

**ВІДГУК**  
**на дисертаційну роботу Гольдіна Павла Євгеновича**  
**“Гетерохронії в еволюції китоподібних”, подану на здобуття наукового ступеня**  
**доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія**

Дисертаційна робота П. Є. Гольдіна є детальним дослідженням різних аспектів морфологічної еволюції китоподібних, а також багатьох питань таксономії та фауністики цієї групи тварин. Головним напрямом цього дослідження є пошук закономірностей і механізмів морфологічної еволюції китоподібних та визначення ролі гетерохроній в еволюційних трансформаціях їхнього скелету.

Тема дисертації є цілком актуальною. Китоподібні є достатньо різноманітною та чисельною групою ссавців, вони дають важливий матеріал для вивчення адаптивної еволюції, оскільки їхні предки, як відомо, здійснили перехід від життя на суходолі до повністю водного способу життя. Очевидно, що ця подія супроводжувалася докорінною перебудовою організації цих тварин, що насамперед відбилося на структурі й відповідних функціях скелета. Педоморфоз і пераморфоз є важливими механізмами морфологічної еволюції, що ведуть до суттєвих перетворень будови, які є необхідними пристосуваннями до нової адаптивної зони.

Дисертацію викладено на 320 сторінках, вона включає вступ, чотири розділи основної частини і сім висновків. Дисертація складається з копій публікацій і коротких анотацій згідно з чинними вимогами до докторських дисертацій, що захищаються за сукупністю статей. Автореферат містить 34 сторінки, його структура відповідає змісту дисертації. П. Є. Гольдін є автором (співавтором) 16 наукових статей у міжнародних журналах, що мають квартилі Q1 – Q2 відповідно до інформації, що надає Scimago Journal & Country Rank.

У Вступі переконливо обґрунтовано актуальність теми дисертації та чітко сформульовано мету дисертаційного дослідження, а саме: виявити закономірності і з'ясувати значення гетерохроній в еволюції китоподібних (Cetacea). Далі автор ставить три завдання дослідження, які стосуються реконструкції філогенії та всебічного вивчення закономірностей появи гетерохроній. Чітко і коректно представлено об'єкт і предмет досліджень. Стикло характеризується матеріал і методи досліджень. Серед новітніх методологій автор використовував філогенетичний аналіз, геометричну морфометрію, рентгенографію та комп'ютерну томографію. Висвітлено наукову новизну отриманих результатів: з'ясовано філогенію повністю водних китоподібних і систематичне положення кількох ранніх форм; філогенетична система неогенових вусатих китів підтвердила результати молекулярних досліджень; описано нову родину нову і п'ять нових для науки родів; наведено свідоцтва педоморфозу серед різних груп китоподібних; показано ендемічність і унікальність неогенової фауни карликових китоподібних Паратетису та подібність їхніх адаптацій та адаптацій сучасних китоподібних Середземного й Чорного морів; запропоновано гіпотезу про механізм живлення карликових китів, що здійснюється завдяки кінетизму черепа; показано, що педоморфоз у китоподібних може вести не тільки до зменшення, а й до збільшення розмірів тіла; виявлено мозаїчність проявів гетерохроній у китоподібних; описано причини, що могли викликати появу структур, які можуть трактуватися як прояви пераморфозу в китів-дзьоборилів, та запропоновано цікаву гіпотезу про їхню функцію – еховізуальну демонстрацію внутрішніх структур; проведено порівняння проявів педоморфозу скелета передньої кінцівки у великих китоподібних і показано механізм утворення нових структур завдяки цьому процесу. Далі повідомляється про практичне значення отриманих результатів, які, як справедливо вважає автор, є

важливими для розуміння механізмів еволюції розмірів тіла і його пропорцій, зміни тривалості життя, зокрема виникнення довголіття. Деякі з використаних підходів і одержаних даних можуть бути корисними для вдосконалення методів хірургії суглобів та рекомендацій з фізичної реабілітації.

Наведено необхідні відомості про творчий внесок здобувача в дисертаційне дослідження та друковані праці. Як я вже зауважував, автор має достатню кількість публікацій у високорейтингових журналах і фахових виданнях, які широко цитуються, про що свідчить його високий індекс Гірша (9) (Scopus). Надається інформація про апробацію результатів дисертації на конференціях, що проводилися переважно за кордоном і були присвячені питанням палеонтології, теріології та вивченню китоподібних.

Основна частина дисертації (автореферату) починається з короткого огляду стану проблеми. Звідси ми дізнаємося про попередні дослідження гетерохроній у китоподібних, зокрема педоморфозу, а також про пояснення виникнення гіперфалангії завдяки гетерохронії.

Наступний розділ – матеріал і методи. Цей розділ є лише в авторефераті, в дисертації його немає через те, що, як я зазначив вище, вона складається з окремих статей і коротких пояснень. Автор використовує сучасні методи досліджень і репрезентативний матеріал. Очевидно, що автор працював з достатньою для докторської дисертації кількістю зразків. Він обробив колекції з 36 музеїв різних європейських країн, а також США, працював з 1500 екземплярів китоподібних, що належать до 190 видів (67 сучасних і 123 вимерлих). Вік досліджених зразків охоплює весь період існування китоподібних, від раннього еоцену до сучасності. Матеріал походить з басейнів Атлантичного й Тихого океанів, Антарктики, а також басейнів Тетису та Паратетису. Автор брав участь у польових дослідженнях на території України. Тут слід зупинитися на філогенетичному аналізі, який використовував автор. Він застосовує в усіх публікаціях одну методологію – матриці таксонів і невпорядкованих (unordered) ознак аналізуються за допомогою критерію парсимонії (ощадливості) в програмі TNT. Однак, на нашу думку, палеонтологічні дані (на відміну від даних, отриманих від рецентних організмів) можуть містити багато інформації про порядок і полярність трансформації ознаки. Ця інформація може бути використана в аналізі у вигляді впорядкованих (ordered) і полярних ознак. Крім класичної кладистики, палеонтологи й інші дослідники, які вивчають морфологічні ознаки, дедалі частіше використовують Баєсів аналіз, який застосовує моделі еволюції ознак. На наш погляд, варто було б порівняти результати застосування цих двох методологій. Ба більше, крім філогенетичних зв'язків між таксонами, цікаво було б побачити в цій роботі використання методів реконструкції ознак предкових таксонів (або, принаймні накладення станів ознак на гілки філогенетичних дерев), що є досить поширеною практикою в сучасній філогенетиці.

Далі слідує частина «Результати досліджень та їх обговорення» (очевидно, правильніше було б написати «їхне»). Під назвою цієї частини дається коротке пояснення термінів «пераморфоз» і «педоморфоз». На наш погляд, автор мав можливість окремо викласти в авторефераті результати досліджень і після того запропонувати їхнє обговорення. Таким чином читачу було б легше побачити як власний доробок дисертанта, так і запропоновані ним еволюційні сценарії в контексті досліджень інших авторів. Розділ «Філогенія китоподібних та походження повністю водних китоподібних (Pelagiceti)» складається з підрозділів, зокрема «Походження повністю водних китоподібних (Pelagiceti)», в якому розглядаються відомості про еволюцію китоподібних від напівводних форм до тих, хто не покидає водного середовища. Базилізавриди є найдревнішою та найпримітивнішою відомою групою пелагіцетів. П. Є. Гольдін є співавтором нового роду і

виду базилозаврид *Basilotritus uheni* Goldin & Zvonok, 2013 з середнього еоцену території України, Єгипту та США, що є значним внеском у палеонтологію китоподібних. Однак, незрозумілою залишається філогенія базилозаврид. Автор стверджує, що ця група є **парафілетичною**. Філогенетичне дерево, яке знаходимо на рис. 1 в авторефераті та на Fig. 7 у Goldin et al. (2014) (публікація № 2 в авторефераті) свідчить, що ця родина є

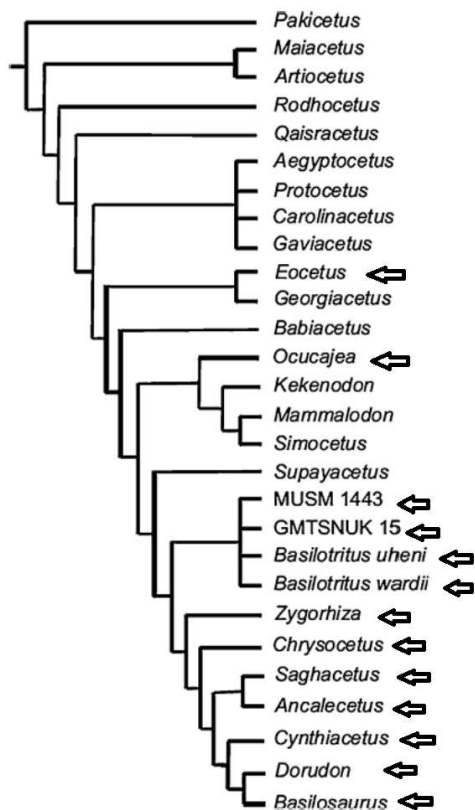


Fig. 7. Phylogeny of Basilosauridae, strict consensus tree arising from the phylogenetic analysis.

думку автора, може бути причиною як карликовості, так і гігантизму. Педоморфоз у китоподібних може реалізовуватися як через прогенез, так і неотенію. Автор припускає, що важливим чинником, який сприяє педоморфозу в китоподібних, може бути всмоктувальне живлення, яке супроводжується педоморфними рисами у багатьох родинах китоподібних. Ці узагальнення є надзвичайно важливими для розуміння еволюції повністю водних китоподібних. На жаль, автор виклав їх у коротких тезах (публікації № 21 і 22 в авторефераті) без детальніших пояснень у авторефераті.

Наступний підрозділ – «Філогенія вусатих китів (Mysticeti) від неогену до сучасності». У цьому підрозділі характеризується описана автором родина *Tranatocetidae* і рід *Tranatocetus*, що поза сумнівом є значним внеском у палеонтологію та систематику китоподібних. Цікаво, що *Tranatocetidae* схожі одночасно і на цетотеріїв (*Cetotheriidae*), і на смугачів (*Balaenopteridae*), і на сірих китів (*Eschrichtiidae*). Філогенетичний аналіз демонструє зв'язки цих груп. Автор доходить висновку, що неогенові та сучасні родини вусатих китів характеризуються численними гомоплазіями, що частково є наслідком гетерохроній в їхній еволюції. У відповідній статті (публікація № 3) знаходимо деякі приклади і пояснення цього важливого узагальнення.

Розділ 2 називається «Прояви та функції педоморфозу в еволюції китоподібних». Одразу слід зауважити, що, на нашу думку, слово «функції» краще було б замінити на «роль» або «значення». Функція може бути притаманною частині цілого, наприклад органу. Незрозуміло, частиною чого є педоморфоз і заради якого цілого він виконує свою функцію.

**поліфілетичною**. Ця публікація не містить відповідного обговорення філогенії базилозаврид або підродин, що входять до складу цієї родини. Я помітив стрілкою представників родини, які є на дереві, щоб продемонструвати поліфілію базилозаврид. Звідси витікає висновок про незалежну появу ознак цієї групи в різних таксонах китоподібних. З іншого боку, більшість базилозаврид (за винятком *Eocetus* і *Ocucajea*) утворюють монофілетичну групу. На жаль, на дереві не показано її статистичну підтримку.

У наступному підрозділі обговорюється сповільнення індивідуального розвитку у повністю водних китоподібних. Автор вважає, що головною педоморфною рисою скелета китоподібних є сповільнення або відсутність скостеніння швів черепа й елементів посткраніального скелета, що призводить до затримки фізичної зрілості. Крім того, ще однією спільною педоморфною рисою є редукція або затримка розвитку скелетних структур, що формуються у дорослому віці. Педоморфоз, на

Цей розділ починається з підрозділу «Походження карликових китів-цетотеріїв (Cetotheriidae)». Автор приділяє особливу увагу характеристиці описаного ним виду карликових китів *Ciuciulea davidi* Gol'din, 2018. Наступний підрозділ «Функціональне значення гетерохроній у вусатих китів – забезпечення кінетизму черепа під час живлення» ґрунтується на детальному аналізі морфології скелета унікального вусатого кита *Cetotherium riabinini* Hofstein, 1948. Його видовжений череп складає третину довжини тіла. Надзвичайно цікавим є порівняння способу живлення цього кита з тим, як живиться крижень. Автор повідомляє про численні конвергенції в будові черепа цих китів і качок. Далі слідує підрозділ з детальним описом вусатого кита-цетотерія *Brandtocetus chongulek* Gol'din & Startsev 2014, описаний з пізнього сармату Східного Паратетису з території Керченського півострова. Наступні два підрозділи присвячено детальним описам фауни цетотеріїв й сарматської фауни дрібних китоподібних Східного Паратетису. Серед сарматських китоподібних знаходимо найдрібніших представники як вусатих, так і зубатих китів в історії Землі, зокрема *Microphocaena podolica* довжиною тіла всього 80–90 см. У підрозділі, що слідує далі, показано, що сарматські китоподібні Центрального Паратетису характеризуються зменшенням розмірів, як і кити Східного Паратетису, серед яких описано новий для науки рід і вид. Після того проаналізовано риси, які можуть вважатися педоморфозом у дельфінів (Delphinidae). Автор вважає, що зменшення розмірів китоподібних, подібне до еволюційних тенденцій у міоценових форм Паратетису, спостерігається також у сучасних форм, що живуть у внутрішніх морях – Азовському, Чорному та Середземному. Після того автор аналізує географічні відмінності проявів педоморфозу в онтогенезі скелета морської свині *Phocoena phocoena* і мозаїчність проявів педоморфозу у формі її черепа.

Третій розділ присвячено пераморфозу в еволюції китоподібних. Автор розглядає гіперморфоз черепа китів-дзьоборилів (Ziphiidae) на прикладі роду *Africanacetus*, а також причини, що могли викликати появу структур, які можуть трактуватися як прояви пераморфозу в китів-дзьоборилів, та пропонує гіпотезу про їхню функцію – еховізуальну демонстрацію внутрішніх структур.

Четвертий розділ дисертації розглядає питання гетерохронії в еволюції кінцівок китоподібних. Автор висуває припущення, що повернення китоподібних у водне середовище веде до поступового зменшення розміру вторинних центрів скостеніння або їхнє зникнення у декількох філогенетичних лініях.

Розділ “Висновки” складається з семи пунктів. Він коротко підсумовує результати проведених досліджень. На жаль він не містить традиційної преамбули, яка узагальнює та підсумовує головні результати дисертації. Положення висновків відповідають матеріалу, викладеному в попередніх розділах дисертації.

Дисертаційна робота П. Є. Гольдіна характеризується високою якістю методичних підходів, великою новизною отриманих результатів, які викладені в достатній кількості публікацій, що вийшли в міжнародних високореєтингових журналах. Основні висновки дисертації обґрунтовано великим репрезентативним матеріалом та коректною математичною обробкою даних. Текст автореферату відображає всі основні положення дисертації та публікації, що лягли в її основу. Деякі недоліки були відмічені мною вище. У дисертації є кілька невдалих виразів і помилок, які, однак, не впливають на правильність розуміння тексту. Тут можна наголосити на головних зауваженнях і рекомендаціях: 1) окреме викладення результатів та обговорення дало б можливість глибшого теоретичного осмислення результатів; 2) викладення результатів у вигляді традиційних розділів «Систематична частина», «Філогенія», «Морфологічна еволюція» дозволили б представити дисертаційне дослідження в більш логічно-последовні формі; 3) найважливіші узагальнення

та теорії, представлені в дисертації, можуть бути опубліковані у вигляді окремої статті в міжнародному журналі з високим рейтингом; 4) корисним було б провести аналіз еволюції не лише таксонів, але й ознак (методи оптимізації). Наведені зауваження не знижують наукової цінності дисертаційної роботи Павла Євгеновича, вони мають рекомендаційний характер або є приводом для подальшої дискусії та нових гіпотез. Представлена дисертація є завершеною науковою працею, монографічним дослідженням еволюції китоподібних. Велике наукове значення цієї роботи полягає в ретельному морфологічному аналізі матеріалу, описі нових таксонів, важливих узагальненнях і гіпотезах.

Враховуючи актуальність теми, наукову новизну результатів, обсяг досліджень та їхній високий методичний рівень, теоретичну цінність розглянутої роботи, вважаю, що дисертація Гольдіна Павла Євгеновича “Гетерохронії в еволюції китоподібних”, подана на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук, відповідає всім поточним вимогам до докторських дисертацій, а її виконавець заслуговує на присудження йому наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія.

25 березня 2021 р.

Офіційний опонент  
професор кафедри зоології та екології тварин  
Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна,  
доктор біологічних наук, професор

Сергій УТЕВСЬКИЙ

Підпис засвідчую  
Начальник служби управління  
персоналом

