

# Облікова картка дисертації

## I. Загальні відомості

**Державний обліковий номер:** 0825U002713

**Особливі позначки:** відкрита

**Дата реєстрації:** 04-07-2025

**Статус:** Наказ про видачу диплома

**Реквізити наказу МОН / наказу закладу:** Диплом: № Н 25 003676 Додаток до диплому: № 1706082



## II. Відомості про здобувача

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові:**

1. Теліженко Валерія Сергіївна

2. Valeriia S. Telizhenko

**Кваліфікація:**

**Ідентифікатор ORCID ID:** 0000-0002-8571-6053

**Вид дисертації:** доктор філософії

**Аспірантура/Докторантура:** так

**Шифр наукової спеціальності:** 091

**Назва наукової спеціальності:** Біологія

**Галузь / галузі знань:** біологія

**Освітньо-наукова програма зі спеціальності:** 091 Біологія

**Дата захисту:** 15-09-2025

**Спеціальність за освітою:** 162

**Місце роботи здобувача:** Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена Національної академії наук України

**Код за ЄДРПОУ:** 05416975

**Місцезнаходження:** вул. Богдана Хмельницького, буд. 15, Київ, 01054, Україна

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:** Національна академія наук України

**Ідентифікатор ROR:**

### **III. Відомості про організацію, де відбувся захист**

**Шифр спеціалізованої вченої ради (разової спеціалізованої вченої ради):** PhD 9962

**Повне найменування юридичної особи:** Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена Національної академії наук України

**Код за ЄДРПОУ:** 05416975

**Місцезнаходження:** вул. Богдана Хмельницького, буд. 15, Київ, 01054, Україна

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:** Національна академія наук України

**Ідентифікатор ROR:**

### **IV. Відомості про підприємство, установу, організацію, в якій було виконано дисертацію**

**Повне найменування юридичної особи:** Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена Національної академії наук України

**Код за ЄДРПОУ:** 05416975

**Місцезнаходження:** вул. Богдана Хмельницького, буд. 15, Київ, 01054, Україна

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:** Національна академія наук України

**Ідентифікатор ROR:**

### **V. Відомості про дисертацію**

**Мова дисертації:** Англійська

**Коди тематичних рубрик:** 34.33.27, 34.03.17, 34.03.23, 34.33., 34.41.

**Тема дисертації:**

1. Генетичні і морфологічні індикатори еволюційних змін онтогенезу скелета китоподібних
2. Genetic and morphological proxies for evolutionary changes in the ontogeny of cetacean skeleton

**Реферат:**

1. Дисертація присвячена вивченню морфологічних і молекулярних маркерів, пов'язаних із еволюційними змінами скелета китоподібних. Розглянуто постнатальне окостеніння швів черепа, генетичні маркери трансформації передніх кінцівок і експресію генів у ластах, плавцях і хвості. Морфологічний аналіз охоплює 434 черепа й 145 скелетів кінцівок із музейних колекцій, а також 56 літературних описів. Еволюцію окостеніння та додаткових кісток реконструйовано за допомогою методів максимальної правдоподібності й стохастичного картування; філогенетичні сигнали оцінено за Blomberg's K, Pagel's  $p$  та D-статистикою. Для статистичного порівняння між групами використовувалися t-тести або критерій Манна-Уїтні. Моделі темпів еволюції тестували за допомогою програм geiger, evrates та BAMM. Генетичні послідовності було взято з баз даних GenBank, NCBI та DNA Zoo. Використано MAFFT, PAL2NAL, MrBayes, PAML і HyPhy. Для аналізу експресії генів застосовували метод  $\Delta C_t$  після виділення РНК, синтезу кДНК і qPCR. Зразки тканин для

аналізу експресії генів відібрано з мертвих китоподібних під час розтинів автором і колегами. У дослідженні розвитку черепа (47 китоподібних, 15 парнокопитних) виявлено повільне окостеніння швів і сильний філогенетичний сигнал. Ідентифіковано шість типів додаткових кісток, деякі з яких можуть бути реверсіями або інноваціями. Зменшення окостеніння корелює з наявністю додаткових елементів і розщеплень в черепі. Реконструкції предкового стану показали, що додаткові кістки могли з'явитися вже на початку еволюції вусатих і зубатих китів, але були втрачені в деяких групах. BAMM виявив загальне уповільнення окостеніння. Серед можливих причин – збільшення мозку, тривалий онтогенез, адаптації до підводного живлення та ехолокації. Морфологію передніх кінцівок вивчали використовуючи реконструкцію предкових станів у 88 видів ссавців (55 китоподібних). Варіації кількості фаланг і кісток зап'ястка стали підставою для вибору філогенетичних гілок для аналізу добору. У 25 генах виявлено релаксацію стабілізуючого добору в *HoxD*, *EVX1/2* і *GDF5*. Ідентифіковано неконсервативні заміни, зокрема в *BMP2* у всіх китів і північного морського слона. Зміни довжини поліаланінового фрагмента *HOXD13* асоційовані з аномаліями кінцівок, хоча ця кореляція не є універсальною. Серед 11 генів, пов'язаних із формуванням плечової кістки, релаксований добір виявлено в *PTCH1*, *GLI3* і *PBX3*. У *GLI3* в *Kogia breviceps* знайдено два сайти під впливом позитивного добору. Зміни *PBX3* є значно прискореними у вусатих китів. У *Delphinapterus* знайдено передчасний стоп-кодон у *PANX3* без морфологічних змін. Це свідчить про роль регуляторних генів в еволюції плечової кістки. Експресію *HoxD*, *HOXA13* і *NOTTIP* досліджено у трьох видів зубатих китів на різних стадіях життя. У ювенільного *H. ampullatus* найвищу експресію мали *NOTTIP*, *HOXD10*, *HOXD11* і *HOXD13* у плавці та хвості. У дорослої *P. phocoena* рівень експресії був вищим, особливо *HOXD11/13* у спинному плавці. У сенільного *T. truncatus* найвища експресія *HOXD11* і *NOTTIP* була виміряна в ластах. *HOXD12* не виявлено в дорослих зразках. Отже, активність 5'-кінцевих *Hox* генів зберігається протягом усього життя, що потребує подальшого вивчення. Робота вперше надає кількісну оцінку окостеніння швів і додаткових кісток у китів, а також аналізує філогенетичний сигнал і темпи еволюції елементів черепа і кінцівок. Вивчено кореляції між анатомією та генетикою, ідентифіковано релаксацію добору в ключових генах. Вперше вивчено експресію *Hox* генів у постнатальному віці в ластах, плавцях і хвості китоподібних. Практична цінність даної роботи полягає у запропонованих методах, зібраних матеріалах і підході до аналізу асоціації ген-фенотип у немодельних тварин. Це відкриває перспективи для медицини й викладання курсів «Еволюційна морфологія» та «Основи філогенії тварин».

2. The dissertation investigates morphological and molecular markers linked to evolutionary changes in the cetacean skeleton. It addresses postnatal suture ossification, genetic markers of forelimb transformation, and gene expression in flippers, fins, and flukes. Morphological analysis used 434 skulls and 145 limb skeletons from museums, plus 56 literature records. Ossification and accessory bone evolution were reconstructed via maximum likelihood and stochastic mapping; phylogenetic signals were assessed with Blomberg's K, Pagel's  $\rho$ , and D-statistics. Statistical tests included t-tests and Mann-Whitney U. Evolutionary rate shifts were tested with geiger, evrates, and BAMM. Gene sequences were sourced from GenBank, NCBI, and DNA Zoo. Tools used included MAFFT, PAL2NAL, MrBayes, PAML, and HyPhy. Expression studies used RNA from stranded animals;  $\Delta$ Ct method was applied after RNA extraction, cDNA synthesis, and qPCR. Cranial development study (47 cetaceans, 15 artiodactyls) revealed slow suture ossification and strong phylogenetic signal. Six accessory bone types were found; some suggest reversals or innovations. Ossification reduction correlated with accessory bones and clefts. Reconstructions showed accessory bones appeared early in crown cetaceans but were lost in some lineages. BAMM showed slowdowns without shifts. Factors like brain size, ontogeny, feeding, and echolocation may drive cranium evolution. Forelimb morphology was studied via ancestral state reconstruction across 88 mammals (55 cetaceans). Bone number variation (hyper-/hypophalangy and carpal count) guided selection scan targets. Among 25 genes, distal *HoxD*, *EVX1/2*, and *GDF5* showed relaxed selection, linking to bone number variation. Non-synonymous changes (e.g., *BMP2* in cetaceans and elephant seal) were noted. Polyalanine tract changes in *HOXD13* were associated with limb anomalies, though not universally. In 11 humerus morphogenesis genes, relaxed selection appeared in *PTCH1*, *GLI3*, and *PBX3*. *GLI3* had two selected sites in *Kogia breviceps*. *PBX3* showed mysticete-specific acceleration. *PANX3* had a premature stop codon in *Delphinapterus*, without visible phenotype.

These findings support the role of regulatory gene changes in humerus evolution. Expression of posterior HoxD, HOXA13, and HOTTIP was studied in odontocetes across life stages. In juvenile *H. ampullatus*, highest expression was observed in fluke and fin. In adult *P. phocoena*, expression increased, especially HOXD11/13 in the dorsal fin. In old *T. truncatus*, flipper expression was the highest. HOXD12 was absent in all adult samples. Posterior Hox activity persists postnatally and requires further study. The study presents the first quantitative data on cetacean cranial ossification and accessory bones, highlighting phylogenetic patterns and evolutionary rates. It provides insights into limb evolution via anatomical and genetic trait correlation, relaxed selection, and element-specific gene analysis. Persistent postnatal expression of posterior Hox genes in flippers, fins, and flukes is newly reported. The work has methodological and conceptual value for skeletal evolution studies. Datasets support hypothesis testing, pattern identification, and AI training in anatomy. The approach enables linking genes with phenotypes across taxa. Expression findings stress the need to study gene activity in non-model species, with implications for medicine. The results are applicable in teaching courses like “Evolutionary Morphology” and “Fundamentals of Animal Phylogeny.”

**Державний реєстраційний номер ДіР:**

**Пріоритетний напрям розвитку науки і техніки:** Фундаментальні наукові дослідження з найбільш важливих проблем розвитку науково-технічного, соціально-економічного, суспільно-політичного, людського потенціалу для забезпечення конкурентоспроможності України у світі та сталого розвитку суспільства і держави

**Стратегічний пріоритетний напрям інноваційної діяльності:** Не застосовується

**Підсумки дослідження:** Нове вирішення актуального наукового завдання

**Публікації:**

- 1. Telizhenko, V. & Gol'din, P. (2025). Evolution of accessory bones in cetacean skull coupled with decreasing rate of ossification of cranial sutures. *Scientific Reports*, 15, 10268. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-95566-x>
- 2. Ghazali, M., Davydenko, S., Telizhenko, V., Otriazhyi, P., Vishnyakova, K., Bukhsianidze, M., Solis-Añorve, A., Dzeverin, I. & Gol'din, P. (2025). Humerus shape evolved in cetaceans under relaxed selection and random drift. *Communications Biology*, 8, 518. <https://doi.org/10.1038/s42003-025-07952-w>
- 3. Telizhenko, V., Kosiol, C., McGowen, M.R. & Gol'din, P. (2024) Relaxed selection in evolution of genes regulating limb development gives clues to variation in forelimb morphology of cetaceans and other mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 291: 20241106. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.1106>

**Наукова (науково-технічна) продукція:**

**Соціально-економічна спрямованість:**

**Охоронні документи на ОПВ:**

**Впровадження результатів дисертації:** Впровадження не планується

**Зв'язок з науковими темами:** 0121U100334, 0120U104706

## **VI. Відомості про наукового керівника/керівників (консультанта)**

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові:**

1. Гольдін Павло Євгенович

2. Pavlo Y. Gol'din

**Кваліфікація:** д. б. н., професор, 091

**Ідентифікатор ORCID ID:** 0000-0001-6118-1384

**Додаткова інформація:**

**Повне найменування юридичної особи:** Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена Національної академії наук України

**Код за ЄДРПОУ:** 05416975

**Місцезнаходження:** вул. Богдана Хмельницького, буд. 15, Київ, 01054, Україна

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:** Національна академія наук України

**Ідентифікатор ROR:**

## VII. Відомості про офіційних опонентів та рецензентів

### Офіційні опоненти

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові:**

1. Фрейтас Нері Маріана Mariana Freitas Nery

2. Mariana Freitas Nery

**Кваліфікація:** д.філософ, доц., 091

**Ідентифікатор ORCID ID:** 0000-0001-6501-0486

**Додаткова інформація:** докторка філософії (PhD) у галузі систематики та екології, доцентка кафедри генетики, еволюції, мікробіології та імунології Інституту біології

**Повне найменування юридичної особи:** Державний університет міста Кампінас, Кампінас, штат Сан-Паулу, Бразилія

**Код за ЄДРПОУ:** 28132

**Місцезнаходження:** Av. Albert Einstein 763, Campinas, 13083-852, Бразилія

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:**

**Ідентифікатор ROR:**

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові:**

1. Рейчел Расіко Rachel Racicot

2. Rachel Ann Racicot

**Кваліфікація:** д.філософ, доц., 103

**Ідентифікатор ORCID ID:** 0000-0002-5047-8892

**Додаткова інформація:** завідувачка секції досліджень Месселя – Еволюція сенсорних систем, керівниця лабораторії візуалізації, відділ досліджень Месселя та мамалогії

**Повне найменування юридичної особи:** Дослідницький інститут і Музей природознавства  
Зенкенберга, Франкфурт-на-Майні, Гессен, Німеччина.

**Код за ЄДРПОУ:** 2925533

**Місцезнаходження:** Senckenberganlage 25, Франкфурт, 60325, Німеччина

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:**

**Ідентифікатор ROR:**

## Рецензенти

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові:**

1. Шатковська Оксана Веніамінівна

2. Oksana V. Shatkovska

**Кваліфікація:** к. б. н., 03.00.08

**Ідентифікатор ORCID ID:** 0000-0002-5758-4364

**Додаткова інформація:**

**Повне найменування юридичної особи:** Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена Національної академії наук України

**Код за ЄДРПОУ:** 05416975

**Місцезнаходження:** вул. Богдана Хмельницького, буд. 15, Київ, 01054, Україна

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:** Національна академія наук України

**Ідентифікатор ROR:**

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові:**

1. Кузьмін Юрій Ігорович

2. Yuriy I. Kuzmin

**Кваліфікація:** д. б. н., с.д., 03.00.25

**Ідентифікатор ORCID ID:** 0000-0002-1723-1265

**Додаткова інформація:**

**Повне найменування юридичної особи:** Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена Національної академії наук України

**Код за ЄДРПОУ:** 05416975

**Місцезнаходження:** вул. Богдана Хмельницького, буд. 15, Київ, 01054, Україна

**Форма власності:** Державна

**Сфера управління:** Національна академія наук України

**Ідентифікатор ROR:**

## VIII. **Заключні відомості**

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові  
голови ради**

Гумовський Олексій Васильович

**Власне Прізвище Ім'я По-батькові  
головуючого на засіданні**

Гумовський Олексій Васильович

**Відповідальний за підготовку  
облікових документів**

Н.В. Золотова-Гайдамака

**Реєстратор**

УкрІНТЕІ

**Керівник відділу УкрІНТЕІ, що є  
відповідальним за реєстрацію наукової  
діяльності**



Юрченко Тетяна Анатоліївна