

**„Adaptacyjne zmiany kształtu czaszki u delfinów butlonosych (*Tursiops* spp.):
wnioskowanie na podstawie analiz morfologicznych 3D”
mgr Morgane Dromby**

Morfometria geometryczna (GM) jest potężnym narzędziem do analizowania zmienności kształtu, oferującym wgląd w relacje ewolucyjne, procesy ekologiczne oraz zmiany rozwojowe. Postępy w obliczeniach komputerowych i obrazowaniu 3D rozszerzyły zastosowania GM, umożliwiając badanie skomplikowanych struktur i subtelnych wariacji w większym szczególe. Aby analizować zmienność kształtu czaszki, badacze często używają trójwymiarowej morfometrii geometrycznej (3DGM), która uchwyci skomplikowane kształty i zależności przestrzenne z modeli 3D. Dzięki temu zmniejszają się błędy związane z uchwyceniem obrazu 2D, takie jak perspektywa i zniekształcenia obiektu, a także poprawia się umiejscowienie punktów charakterystycznych, zachowując cechy powierzchniowe, takie jak kontury i krzywe, które giną w projekcjach 2D. Umożliwia to dokładniejszą analizę kształtu oraz zwiększa zdolność wykrywania subtelnych wariacji kształtu, co jest szczególnie przydatne w porównaniach wewnątrzgatunkowych. Ponadto dane GM mogą być integrowane z danymi biologicznymi i środowiskowymi, dodając kontekst ekologiczny i funkcjonalny do analizy kształtu. Ta integracja z kolei zapewnia bardziej kompleksowe zrozumienie relacji między zmiennością kształtu, funkcją, adaptacją i historią ewolucyjną.

Różnorodne siedliska zajmowane przez odontocety, od rzek po otwarte oceany, sprawiają, że są one odpowiednim modelem do badania morfologicznych kształtów, ponieważ ta różnorodność napędza rozwój unikalnych cech morfologicznych u różnych gatunków. Na przykład kształt czaszki u odontocetów jest ściśle związany z różnicami w czasie rozwoju, szczególnie z różnicami w szybkości wzrostu między gatunkami, co uważa się za czynnik napędzający dywersyfikację i zmiany kształtu w obrębie kładu. U delfinów drapieżnych szybszy wzrost rostrum prowadzi do odmiennych morfologii dorosłych osobników w porównaniu do ssaków żywiących się ssaniem. Podobny wzór obserwuje się w środowiskach rzecznych, gdzie przyspieszony wzrost twarzy i rostrum (prowadzący do wydłużenia tych struktur) może być związany z adaptacjami żywieniowymi w płytkich wodach. Badania morfologiczne zidentyfikowały związek między zmiennością kształtu czaszki a strukturami zaangażowanymi w kluczowe funkcje życia odontocetów, w tym w karmieniu, echolokacji, oddychaniu oraz zachowaniach pływackich i nurkowych. Na przykład zmiany w rostrum, kościach skroniowych, ciemieniowych i jarzmowych są związane z mięśniami szczęki, co może ułatwiać mechanikę żuchwy związaną z określonymi strategiami żywieniowymi. Podobnie, zmiany w asymetrii czaszki, wklęsłości regionu czołowego i kształcie rostrum są związane ze strukturami echolokacyjnymi, sugerując, że mogą one wpływać na właściwości echolokacji. Na koniec, ogólny profil czaszki (smukły versus masywny) oraz orientacja otworu potylicznego i rostrum są związane z mechanicznymi i efektywnościowymi aspektami pływania.

Ponadto badania z użyciem 3DGM zidentyfikowały także dimorfizm płciowy (SD) w kształcie czaszki u niektórych gatunków, w tym u delfina butlonosego. SD wydaje się być wynikiem różnic w szybkościach wzrostu i czasach trwania, odzwierciedlając różnice w lokalnych

warunkach ekologicznych. Sugeruje to, że stopień i natura SD w kształcie czaszki mogą różnić się pomiędzy różnymi populacjami tego samego gatunku. Zmienność ta może początkowo wynikać z plastyczności fenotypowej w odpowiedzi na lokalne warunki środowiskowe, często przejawiającej się różnicami w zależnościach skalowania rozmiaru. Pomimo postępów w zrozumieniu ewolucji odontocetów na poziomie gatunku, czynniki napędzające zmienność kształtu czaszki wewnątrzgatunkowej pozostają stosunkowo niedostatecznie zbadane. Jednak badanie zmienności kształtu czaszki wewnątrzgatunkowej mogłoby ujawnić ukryte procesy ekologiczne i ewolucyjne, które są niezbędne do zrozumienia dywersyfikacji gatunków delfinów. Rodzaj *Tursiops*, dobrze zbadany członek rodziny Delphinidae, obejmuje trzy odrębne gatunki: delfina butlonosego pospolitego (*Tursiops truncatus*), delfina butlonosego Indo-Pacyficznego (*Tursiops aduncus*) oraz delfina Tamamenda (*Tursiops erebennus*). Szczególnie *T. truncatus* wykazuje znaczną zmienność wewnątrzgatunkową, co czyni go cennym modelem do badania kształtu czaszki. Ta zmienność jest związana z szerokim rozmieszczeniem gatunku, obejmującym różnorodne siedliska i szereg cech ekologicznych oraz behawioralnych. Powszechnym wzorem jest rozróżnienie między regionami przybrzeżnymi a morskim, obserwowane w różnych regionach na całym świecie. Delfiny z regionów przybrzeżnych zwykle zamieszkują płytkie obszary bogate w ofiary, podczas gdy delfiny morskie żyją w głębszych wodach o mniejszej bioróżnorodności. Sugeruje się, że te różnice w siedliskach wprowadzają różne presje selekcyjne, które przyczyniają się do zaobserwowanej regionalnej dyferencjacji. Wiele badań zidentyfikowało genetycznie unikalne populacje delfinów butlonosych pospolitych o wyraźnych kształtach czaszek, co w niektórych przypadkach doprowadziło do wyodrębnienia podgatunków, mianowicie *Tursiops truncatus gephyreus* na wybrzeżu Atlantyku w Ameryce Południowej oraz *Tursiops truncatus ponticus* w Morzu Czarnym. Ta kombinacja różnorodności ekologicznej, genetycznej i morfologicznej sprawia, że *Tursiops* jest idealnym systemem do badania sił ewolucyjnych kształtujących morfologię czaszki, szczególnie umożliwiając porównania między dobrze zdefiniowanymi jednostkami operacyjnymi taksonomicznymi.

Zmienności kształtu czaszki zdają się odzwierciedlać zróżnicowanie populacyjne w obrębie rodzaju, a kilka jednostek przybrzeżnych zostało zasugerowanych. Jednakże konieczne są dalsze badania, aby określić dokładne procesy napędzające te różnice w kształcie czaszki między jednostkami przybrzeżnymi i morskim.

Mianowicie, nie jest jasne, czy te różnice odzwierciedlają spójny wzór adaptacji do środowiska przybrzeżnego, czy też obserwowane wariacje są unikalne dla poszczególnych jednostek. Jeśli zmienności są unikalne dla konkretnych jednostek, sugeruje to, że inne procesy ewolucyjne, takie jak dryf genetyczny lub inne formy selekcji, mogą również napędzać obserwowane różnice. Kluczową przeszkodą w zrozumieniu czynników napędzających zmienność kształtu czaszki wewnątrzgatunkowej są wyzwania metodologiczne, w tym niespójne metody oznaczania punktów charakterystycznych, które zmniejszają porównywalność i powtarzalność. Ponadto, ręczne umieszczanie punktów charakterystycznych jest czasochłonne, co utrudnia analizowanie dużych zbiorów danych i skomplikowanych struktur. Na koniec, wciąż występują

trudności w powiązaniu danych o kształcie czaszki z czynnikami środowiskowymi (np. głębokość, temperatura wody), co utrudnia wyciąganie wniosków na temat potencjalnych czynników napędzających lub testowanie związanych z tym implikacji funkcjonalnych.

Niniejsza praca stanowi pierwszy krok w badaniu globalnych trendów w zmienności kształtu czaszki delfinów butlonosych z wykorzystaniem 3DGM. Zastosowanie automatycznego oznaczania punktów charakterystycznych na powierzchni, badanie to łączy kształt czaszki z danymi środowiskowymi i bada związane z tym wzorce allometryczne na małą skalę geograficzną. Celem tego podejścia jest określenie, czy rozbieżność kształtu czaszki jest zjawiskiem globalnym, czy też specyficznym dla regionów, co pozwoli na lepsze zrozumienie adaptacyjnej natury zmian kształtu czaszki u cetaceów, mechanizmów napędzających dywersyfikację czaszki u delfinów butlonosych oraz potencjalne zidentyfikowanie nowych przybrzeżnych jednostek operacyjnych. Konkretnie, badania te badają, czy zmiany kształtu czaszki są wynikiem lokalnej adaptacji, zdarzeń stochastycznych lub historii biogeograficznej. Odpowiedź na te pytania pozwoli uzyskać wgląd w czynniki inicjujące dywersyfikację i ujawni implikacje funkcjonalne związane z procesami ekologicznymi w obrębie kładu.

Badanie to obejmuje cztery główne cele: 1) Określenie różnic w kształcie czaszki 3D między dobrze opisanymi jednostkami przybrzeżnymi i morskim delfinów butlonosych w skali światowej. 2) Zbadanie korelacji między tymi kształtami czaszek a zmiennymi środowiskowymi. 3) Zbadanie zmienności kształtu czaszki na małą skalę geograficzną w obrębie jednostki operacyjnej zamieszkującej zachodnią część Północnego Atlantyku (WNA).

4) Zbadanie wzorców allometrycznych związanych z różnymi populacjami na małą skalę regionalną (WNA).

Aby osiągnąć te cele, rozdział 2 przedstawia opracowanie ustandaryzowanego protokołu tworzenia modeli 3D z wykorzystaniem fotogrametrii. Protokół ten zawiera szczegółowe wytyczne dotyczące konstruowania dokładnych i powtarzalnych modeli 3D, które będą wykorzystywane w analizie morfometrii geometrycznej (GM).

W rozdziale 3 przetestowano techniki Surface Semi-Landmarking (SSL), aby rozwiązać ograniczenia związane z ręcznym oznaczaniem punktów charakterystycznych, porównując kształty czaszek populacji przybrzeżnych z Zatoki Guayaquil (Ekwador) i Morza Śródziemnego z kształtami czaszek próbek z wód morskich. Wyniki pokazują, że SSL jest skuteczne w wykazywaniu, że obie populacje przybrzeżne wykazują odrębne wzory kształtu, które różnią się nie tylko od ekotypu morskiego, ale także między sobą. W porównaniu z ręcznym oznaczaniem punktów charakterystycznych, SSL zapewnia lepsze pokrycie powierzchni, co poprawia dokładność i wydajność analizy kształtu czaszki. Te postępy umożliwiają bardziej solidne porównania wewnątrzgatunkowe i pozwalają na efektywniejszą analizę dużych zbiorów danych.

W rozdziale 4 zrealizowano pierwszy cel, porównując kształty czaszek 10 regionów przybrzeżnych z ich odpowiednikami w wodach morskich na skali światowej. Choć zmienność

kształtu czaszki między jednostkami przybrzeżnymi a morskimi jest dobrze udokumentowana, żadne wcześniejsze badania 3DGM nie porównywały bezpośrednio wielu jednostek przybrzeżnych z próbkami morskimi. Chociaż warunki ekologiczne były sugerowane jako potencjalne czynniki napędzające te zmiany, hipoteza ta nie była szeroko testowana przy użyciu danych środowiskowych. W związku z tym w tym badaniu zbadano związek między kształtem czaszki a tymi zmiennymi środowiskowymi, aby określić, które czynniki najlepiej korelują z kształtem czaszki. Wyniki ujawniają spójne wzorce różnicowania kształtu czaszki między jednostkami przybrzeżnymi, przy czym ekotyp morski pełni rolę średniego kształtu czaszki. Kształt czaszki okazał się korelować z kilkoma zmiennymi środowiskowymi, które odzwierciedlają cechy siedlisk przybrzeżnych i morskich. Rozdział ten wnosi nowe spostrzeżenia dotyczące różnorodności fenotypowej delfinów butlonosych, identyfikuje czynniki napędzające zmienność fenotypową i poprawia nasze zrozumienie procesów ewolucyjnych i ekologicznych kształtujących różnorodność w tym gatunku.

W rozdziale 5 zrealizowano cele trzeci i czwarty, przeprowadzając szczegółową analizę zmienności kształtu czaszki w WNA, badając potencjalne wzorce allometryczne związane z kształtem czaszki. Chociaż podział genetyczny zaobserwowano wśród kilku populacji przybrzeżnych wzdłuż wybrzeża USA oraz w Zatoce Meksykańskiej i na Karaibach, zmienność kształtu czaszki w tych populacjach pozostaje niedostatecznie zbadana. Ponadto, choć zidentyfikowano szerokokąsięgowe wzorce allometryczne między delfinami butlonosymi z wód morskich i przybrzeżnych, brakuje szczegółowych analiz geograficznych tych wzorców. Wyniki ujawniają wyraźne wzory kształtu czaszki w różnych lokalizacjach, z diagnostycznymi kształtami czaszek z Florydy, Zatoki Meksykańskiej i Delaware Bay.

Ponadto, zmienność kształtu czaszki obserwowana w różnych lokalizacjach została powiązana z różnicami allometrycznymi, co sugeruje, że plastyczność ekologiczna częściowo odpowiada za zaobserwowane różnice w kształcie. W związku z tym zarówno zmienność kształtu, jak i statyczna allometria są skutecznymi kryteriami do rozróżniania populacji delfinów butlonosych. Dodatkowo nasza analiza allometryczna ujawnia wyraźne wzorce płciowe w niektórych populacjach, co sugeruje, że lokalne warunki środowiskowe mogą wpływać na zmienność kształtu i dymorfizm płciowy u delfinów. Różnice te mogą wynikać z różnych potrzeb ekologicznych samców i samic w tych populacjach.

Rozdział 6 podsumowuje kluczowe wyniki niniejszych badań doktoranckich. Przybrzeżne jednostki delfinów butlonosych wykazują wyraźnie różne kształty czaszek związane z lokalnymi środowiskami, podczas gdy delfiny morskie wykazują bardziej jednorodne kształty czaszek, prawdopodobnie z powodu selekcji stabilizującej. Zatem zmienność kształtu czaszki u delfinów przybrzeżnych prawdopodobnie odzwierciedla także procesy nieadaptacyjne, takie jak dryf genetyczny, wydarzenia historyczne, takie jak cykle glacialne, a także potencjalnie plastyczność fenotypowa. Niektóre zmiany kształtu czaszki u delfinów butlonosych odzwierciedlają te, które występują w obrębie rodziny Delphinidae, i które często korelują z lokalnymi cechami środowiskowymi. Ponadto, zmienność morfologiczna często zachodzi w cechach czaszki, które

mogą być związane z odżywianiem, komunikacją i oddychaniem. Prawdopodobnie odzwierciedla to funkcjonalne wymagania lokalnych siedlisk, z potencjalnymi kompromisami wynikającymi z strukturalnej integracji różnych cech czaszki. Podział nisz, napędzany konkurencją o zasoby pokarmowe, sugeruje również, że jest ważnym czynnikiem napędzającym zmienność kształtu czaszki u delfinów butlonosych, możliwie wzmocnionym przez zachowania społeczne. Na koniec wyniki badania wspierają klasyfikację znanych gatunków/podgatunków (*T. aduncus*, *T. erebennus*, *T. t. gephyreus*) i sugerują możliwość istnienia dodatkowych, odrębnych przybrzeżnych jednostek operacyjnych w Morzu Północnym, Japonii, Zachodniej Afryce i Zachodniej Ameryce Południowej. Szczególnie silna różnicowanie populacji występuje w Południowo-Wschodnim Pacyfiku, prawdopodobnie napędzane przez większą heterogeniczność ekologiczną i efekty założycielskie.