

АНОТАЦІЯ

Отряжий П. А. Морфологічна еволюція справжніх тюленів (Phocidae Gray, 1825) Паратетісу. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – «Біологія». Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2025.

Дисертаційна робота присвячена виявленню морфологічних особливостей скелета справжніх тюленів Паратетісу, аналізу морфології та філогенії на основі описів нових екземплярів з міоценових відкладів з території України, Молдови та Казахстану, встановленню екологічних особливостей справжніх тюленів Паратетісу та їх філогенетичних зв'язків із сучасними тюленьми. За останні два сторіччя з території Центрального та Східного Паратетісу було описано 19 номінальних видів справжніх тюленів. Це різноманіття потребує аналізу та обговорення на основі сучасних знань і з застосуванням сучасних методичних підходів, зокрема з морфометричних та філогенетичних методів. Таким чином, мета цього дослідження – визначити особливості морфології справжніх тюленів Паратетісу в екологічному та філогенетичному контекстах.

Дослідження проведено на базі Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, а також за підтримки Університету Фрібура (Швейцарія) та музею «Jurassica» (Поррентруй, Швейцарія). Дослідження здійснено на матеріалах колекцій наукових установ та музеїв України, Австрії, Грузії, Данії, Казахстану, Молдови, Польщі, Румунії, Угорщини, Швейцарії. Загалом проаналізовано 204 екземпляри вимерлих справжніх тюленів (Phocidae). Досліджені представники справжніх тюленів походять з міоцену, а саме з декількох його регіональних ярусів – баденського, сарматського (*sensu stricto*) (Центральний Паратетіс); конкського, сарматського (*sensu lato*) (Східний Паратетіс). Для порівняння та аналізів також використано скелети сучасних представників справжніх тюленів, загалом 40 екземплярів.

Методи дослідження - вимірювання кісток, тривимірне сканування поверхні, тривимірна геометрична морфометрія, методи математичної

статистики, філогенетичний аналіз. Тривимірну геометричну морфометрію виконано в програмі 3D Slicer та її модулі SlicerMorph. Філогенетичний аналіз виконано на основі доповненої морфологічної матриці в програмі TNT 1.6 та на основі комбінованої генетично-морфологічної матриці в програмі BEAST 2.5.

Дослідження екземплярів *Monachopsis pontica*, які поєднують краніальний та посткраніальний матеріал, показує, що вони мають характерну для досі відомих представників *Monachopsis pontica* морфологію, зокрема будову носової кістки. Це підтверджує таксономічний статус *Monachopsis pontica*, а аналіз цих екземплярів дозволяє оновити його діагноз. *Monachopsis pontica* відрізняється від інших тюленів підродини Phocinae тонкою задньою частиною носової кістки, довгою верхньощелепною частиною рострума, розміщеним вище за альвеоли вентральним краєм виличної дуги та довгим дельтоподібним гребенем плечової кістки. Однаковий розмір четвертого премоляра та першого моляра відрізняє *Monachopsis pontica* від усіх Phocinae (окрім *Histiophoca fasciata*), здутий піднебінний відросток верхньощелепної відрізняє його від усіх Phocinae (окрім *Hi. fasciata* та *Pusa sibirica*). Вищий за проксимальний край головки плечової кістки великий горбок плечової кістки відрізняє *M. pontica* від більшості Phocinae (окрім *Hi. fasciata*, *Pagophilus groenlandicus* і *Erignathus barbatus*). Водночас *Monachopsis pontica* відрізняється від неогенових Phocinae сильним розширенням барабанного пухиря, а його малий горбок плечової кістки розташований вище проксимального краю головки кістки. Верхні четвертий премоляр та перший моляр – двокореневі із діастемою між ними.

Знайдений в середньосарматських відкладах Молдови скелет MCFFM V-150 має будову плечової кістки, подібну до деяких плечових кісток середньосарматських тюленів *Pachyphoca* spp. і *Pontophoca sarmatica*. Водночас він відрізняється від *Pontophoca sarmatica* за будовою діафіза стегнової кістки. Наявність в скелеті MCFFM V-150 кісток з майже усіх частин скелета та унікальна комбінація синапоморфій черепа дозволила описати на основі цього екземпляра новий рід та вид *Paratethyphoca libera* у складі підродини Phocinae. Унікальними для Phocinae синапоморфіями *Paratethyphoca libera* є наявність

надорбітального відростка в задній частині лобної кістки, та довга відносно черепа плечова кістка (88% від його довжини). Малий горбок плечової кістки, який нижче проксимального краю плечової кістки та плавний дистальний перехід дельтоподібного гребеня відрізняють *Paratethyphoca libera* від усіх сучасних Phocinae. Наявність добре розвиненого виступу нижньої щелепи також відрізняє *Paratethyphoca libera* від більшості Phocinae окрім *Erignathus barbatus*. Низька надостна ямка лопатки відрізняє *Paratethyphoca libera* від більшості Phocinae (за винятком деяких тюленів Паратетісу), проте вигнутий краніальний край лопатки відрізняє *Paratethyphoca libera* від *Pachyphoca* (NMNHU-P 64-707).

Тюлень з нижньосарматських відкладів України (екземпляр MWGUW/ZI/99/065) належить до Phocinae, та він морфологічно подібний до деяких справжніх тюленів з конкських і нижньосарматських відкладів Карагіє, Казахстан.

Черепи *Paratethyphoca libera* та деяких екземплярів *Monachopsis pontica* мають стерті коронки зубів, що може свідчити про всмоктувальну стратегію захоплення здобичі (як у сучасного *Erignathus barbatus*).

Деякі морфологічні особливості скелета міоценових тюленів Паратетісу (такі як довгий дельтоподібний гребінь плечової кістки у *Monachopsis pontica*) можуть бути адаптацією для компенсації важкого остеосклеротичного скелета, який можливо є спадком від предків, які еволюціонували в умовах високої солоності.

У справжніх тюленів найбільша міжвидова мінливість в морфології плечової кістки спостерігається у довжині дельтоподібного гребеня, його дистальному переході у діафіз, висоті малого та великого горбків відносно головки плеча та загальній формі кістки. Мінливість стегнової кістки спостерігається в розмірах медіального та бічного надвиростків, увігнутості бокового краю діафіза. Ці ознаки потребують подальших досліджень для використання в майбутніх таксономічних роботах. Таксони справжніх тюленів, які були в центрі уваги цієї роботи, а саме *Paratethyphoca libera* та *Monachopsis pontica*, у філогенетичному дереві знаходяться серед сучасних Phocinae або

близько до них. Так, в аналізі максимальних парсімоній *Monachopsis pontica* розташований як сестринський таксон до *Cystophora cristata* та *Erignathus barbatus*, тоді як в деяких аналізах *Paratethyphoca libera* утворює кладу із *Cystophora cristata*.

Наукова новизна полягає в аналізі морфології *Monachopsis pontica* на основі матеріалів, що поєднують краніальний та посткраніальний матеріал, а також в аналізі морфології скелета MCFFM V-150, на основі якого описано новий рід та вид *Paratethyphoca libera*. Проведено філогенетичний аналіз тюленів родини Phocidae зі включенням цих таксонів і показано близьку спорідненість цих міоценових тюленів Паратетису з сучасними Phocinae. Описано ранньосарматського справжнього тюленя з України та показано його схожість з тюленими з конкських відкладів Казахстану. Проведено порівняльний морфологічний аналіз деяких пахіостеосклеротичних тюленів з Паратетису (*Pachyphoca* spp., *Pontophoca sarmatica*, *Phoca bessarabica*). Виявлено сильну стертість зубів у *Paratethyphoca libera* та *Monachopsis pontica* і висунуто гіпотезу про всмоктувальну стратегію захоплення здобичі в них. На основі довжини плечової кістки розраховано довжину тіла тюленів Паратетису, а також перевірено висунуті раніше іншими авторами припущення щодо довжини тіла найменших міоценових тюленів, представники яких *Monachopsis pontica* та *Praepusa procaspica* виявились одними з найменших справжніх тюленів в еволюційній історії цієї групи. Висунуто гіпотези щодо причин пахіостеосклерозу справжніх тюленів Паратетису та деяких морфологічних адаптацій *Monachopsis pontica* до змінних умов середовища.

Практична цінність роботи полягає в тому, що її результати дозволяють розширити розуміння таксономії справжніх тюленів, допомогти із визначенням нових та перевизначенням старих матеріалів, удосконалити розуміння адаптацій справжніх тюленів до змін середовища та місце справжніх тюленів Паратетису на еволюційному дереві справжніх тюленів. Що своєю чергою дозволяє покращити майбутні ревізії міоценових таксонів справжніх тюленів, а також розбудувати основу для майбутніх досліджень їхніх екологічних ніш, локомоції та адаптацій. Показаний близький зв'язок тюленів Паратетису із

сучасними таксонами дозволяє покращити розуміння їх походження та шляхи їх розселення по планеті. В процесі роботи було оцифровано матеріали сучасних та вимерлих ластоногих з фондів та колекцій наукових установ та музеїв, що покращує доступність до матеріалів для наукової спільноти, сприяє збереженню копій типових екземплярів та важливих порівняльних матеріалів, а також відкриває можливості для використання новітніх методів аналізу морфології кісток справжніх тюленів. Матеріали, отримані в ході роботи, можуть бути використані для викладання курсів «Палеозоологія», «Еволюційна морфологія», «Основи філогенії тварин» та «Робота з викопними матеріалами та їх консервація», а також для підсилення співпраці між науковими установами.

Ключові слова: справжні тюлені, еволюція, морфологія, таксономія, філогенія, геометрична морфометрія, Паратетис, міоцен.

ANNOTATION

Otriazhyi P. A. Morphological evolution of true seals (Phocidae Gray, 1825) from Paratethys. – Qualifying scientific work printed as a manuscript.

The dissertation for a scientific degree of the Doctor of Philosophy on a speciality 091 – «Biology». I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2025.

The dissertation work is dedicated to the identification of morphological features of the skeleton of Paratethyan true seals, the analysis of morphology and phylogeny based on descriptions of new specimens from Miocene deposits from Ukraine, Moldova and Kazakhstan, the establishment of ecological features of Paratethyan true seals and their phylogenetic relationships with modern seals. Over the past two centuries, 19 nominal species of true seals have been described from the territory of the Central and Eastern Paratethys. This diversity requires analysis and discussion based on modern knowledge and with the usage of modern methodology, in particular morphometric and phylogenetic methods. Thus, the aim of this study is to identify the features of the morphology of true Paratethys seals in ecological and phylogenetic contexts.

The research was done at the I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, as well as with the support of the University of Fribourg (Switzerland) and the JURASSICA Museum (Porrentruy, Switzerland). The research was conducted on materials from collections of scientific institutions and museums in Ukraine, Austria, Georgia, Denmark, Kazakhstan, Moldova, Poland, Romania, Hungary, and Switzerland. A total of 140 fossil specimens of true seals (Phocidae) were analysed. The studied specimens originate from the Miocene, specifically from its regional stages – Badenian, Sarmatian (*sensu stricto*) (Central Paratethys); Konkian, Sarmatian (*sensu lato*) (Eastern Paratethys). Skeletons of modern true seals, a total of 40 specimens, were also used for comparison and analysis.

Research methods – bone measurements, 3D surface scanning, 3D geometric morphometry, estimation of body length based on power regression, phylogenetic methods. 3D geometric morphometry was made in 3D Slicer software and its module SlicerMorph. Phylogenetic analysis was made in TNT 1.6 software (based on a

morphological matrix) and BEAST 2.5 (based on a combined morpho-molecular matrix).

The study of associated *Monachopsis pontica* specimens, which combine cranial and postcranial material, shows that they have morphological features, which was previously described for *Monachopsis pontica*, in particular the structure of the nasal bone. This confirms the taxonomic status of *Monachopsis pontica*, and the analysis of these specimens allows us to update its diagnosis. *Monachopsis pontica* differs from other seals of the subfamily Phocinae by the thin posterior part of the nasal bone, the long maxillary part of the rostrum, the ventral edge of the zygomatic arch located above the alveoli, and the long deltoid crest of the humerus. The similar size of the fourth premolar and the first molar distinguishes *Monachopsis pontica* from all Phocinae (except *Histiophoca fasciata*), and the swollen palatine process of the maxilla distinguishes it from all Phocinae (except *Hi. fasciata* and *Pusa sibirica*). The greater tubercle of the humerus, which is higher than the proximal edge of the humeral head, distinguishes *M. pontica* from most Phocinae (except *Hi. fasciata*, *Pagophilus groenlandicus*, and *Erignathus barbatus*). At the same time, *Monachopsis pontica* differs from Neogene Phocinae by: a strongly expanded tympanic vesicle; a lesser tubercle of the humerus is located above the proximal edge of the humeral head. The upper fourth premolar and first molar are double-rooted with a diastema between them.

Found in middle Sarmatian *sensu lato* deposits of Moldova, the skeleton MCFFM V-150 has a humerus similar in shape to some humeri of the Middle Sarmatian seals *Pachyphoca* spp. and *Pontophoca sarmatica*. At the same time, it differs from *Pontophoca sarmatica* in the shape of the femoral diaphysis. The specimen MCFFM V-150 includes bones from almost all parts of the skeleton, and it has a unique combination of skull synapomorphies, which allowed a description of a new genus and species *Paratethyphoca libera* in the subfamily Phocinae. *Paratethyphoca libera* has synapomorphies unique to Phocinae: the presence of a supraorbital process in the posterior part of the frontal bone and a long humerus relative to the skull (88% of its length). A humeral lesser tubercle is below the proximal edge of the humerus, and a smooth distal transition of the humeral deltoid crest distinguishes *Paratethyphoca libera* from all crown Phocinae. The presence of a well-developed chin

prominence also distinguishes *Paratethyphoca libera* from most Phocinae except *Erignathus barbatus*. The low supraspinous fossa of the scapula distinguishes *Paratethyphoca libera* from most Phocinae (except some *Paratethys* seals), but the convex shape of the scapular cranial margin distinguishes *Paratethyphoca libera* from *Pachyphoca* (NMNHU-P 64-707).

Described early Sarmatian skeleton MWGUW/ZI/99/065 belong to Phocidae and are morphologically similar to some true seals from Konkian deposits of Kazakhstan.

Skulls of *Paratethyphoca libera* and some specimens of *Monachopsis pontica* have worn tooth crowns, which may indicate a suction prey capture strategy (like in modern *Erignathus barbatus*).

Some morphological features of Paratethyan seals skeletons (e. g. long deltoid crest of humerus in *Monachopsis pontica*) could be an adaptation to heavy pachyosteosclerotic skeletons, which could be a legacy from ancestral forms, which evolved in high salinity conditions.

In true seals the largest interspecific variability of humeral morphology is observed in the length of the deltoid crest, its distal transition to the diaphysis, the height of lesser and greater tubercula to the height of the humeral head and its general shape. Variation of femoral morphology was observed in the size of medial and lateral epicondyles, and a concavity of the lateral edge of diaphysis. These features need further studies to use them in future taxonomical works. Phylogenetic analysis shows that taxa of true seals, which were under focus of this study (*Paratethyphoca libera* and *Monachopsis pontica*), are located close to or among modern Phocinae. Thus, in maximum parsimony analysis, *Monachopsis pontica* was placed as the sister taxon to *Cystophora cristata* and *Erignathus barbatus*, while *Paratethyphoca libera* made a separate clade *Cystophora cristata* in some analysis.

The scientific novelty of the study consists of a morphological analysis of *Monachopsis pontica* based on associated materials, which include cranial and postcranial parts, and in a morphological analysis of skeleton MCFFM V-150, which become a base for the new genus and species *Paratethyphoca libera*. The phylogenetic analysis of the Phocidae family was made, with the inclusion of these Paratethyan taxa

and showed their close relationship to modern Phocinae. Described early Sarmatian true seal from Ukraine and showed its similarity with Konkian deposits of Kazakhstan. A comparative morphological analysis was made for some pachyosteosclerotic Paratethyan seals (*Pachyphoca* spp., *Pontophoca sarmatica*, *Phoca bessarabica*).

The severe teeth worn were detected in *Paratethyphoca libera* and *Monachopsis pontica*, and a hypothesis has been put forward about their suction prey-capturing strategy. Based on the length of humeri, the body length was estimated for Paratethyan true seals, also previous body size estimations of the smallest Miocene true seals were reviewed. Among them, *Monachopsis pontica* and *Praepusa procaspica* appear to be one of the smallest in the evolutionary history of true seals. Hypotheses were put forward about reasons for Paratethyan seals' pachyosteosclerosis and some morphological adaptations of *Monachopsis pontica* to changing environmental conditions.

The practical value of the study is in fact, that its results allow us to expand the understanding of the taxonomy of true seals, to help with the description of new and redescription of old materials, to improve understanding of true seals' adaptations to changing environment and place of Paratethyan true seals on the Phocidae phylogenetic tree. These allow to improve future revisions of Miocene true seals taxa and build a base for further studies of their ecological niches, locomotion and adaptations. There was shown the close relationship between Paratethyan seals and modern Phocinae, improved the understanding of their origins and ways of planet colonisation.

In the process of work, materials of modern and extinct pinnipeds from the collections of scientific institutions and museums were digitized, which improves the accessibility of materials for the scientific community, contributes to the preservation of copies of type specimens and important comparative materials, and opens up opportunities for the use of the latest methods to analyse the morphology of Phocidae bones. Materials obtained during work may be used during the next teaching courses: "Paleozoology", "Evolutionary Morphology", "Basics of Animal Phylogeny" and "Work with Fossil Materials and Preservation", and to strengthen cooperation between scientific institutions.

Keywords: true seals, evolution, morphology, taxonomy, phylogeny, geometric morphometry, Paratethys, Miocene.