

ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМЕНІ І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ОТРЯЖИЙ ПАВЛО АНАТОЛІЙОВИЧ

УДК 599.745:591.4:57.07

ДИСЕРТАЦІЯ
МОРФОЛОГІЧНА ЕВОЛЮЦІЯ СПРАВЖНІХ ТЮЛЕНІВ (PHOCIDAE
GRAY, 1825) ПАРАТЕТИСУ

Спеціальність 091 – Біологія

(09 – Біологія)

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 П. А. Отряжий

Науковий керівник Гольдін Павло Євгенович, доктор біологічних наук, професор

Київ - 2025

АНОТАЦІЯ

Отряжий П. А. Морфологічна еволюція справжніх тюленів (*Phocidae* Gray, 1825) Паратетису. – 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 Паратетису, аналізу морфології та філогенії на основі описів нових екземплярів з міоценових відкладів з території України, Молдови та Казахстану, встановленню екологічних особливостей справжніх тюленів Паратетису та їх філогенетичних зв'язків із сучасними тюленими. За останні два сторіччя з території Центрального та Східного Паратетису 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 Паратетису 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 Паратетис); конкського, сарматського (*sensu lato*) (Східний Паратетис). 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 сінапоморфій черепа дозволила описати на основі цього екземпляра новий рід та вид *Paratethyphoca libera* у складі підродини Phocinae. Унікальними для Phocinae сінапоморфіями *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 Паратетісу 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, Паратетіс, 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 *Histriophoca 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.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА, В ЯКИХ ОПУБЛІКОВАНІ ОСНОВНІ НАУКОВІ РЕЗУЛЬТАТИ ДИСЕРТАЦІЇ

У виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз даних:

1. Gol'din, P., Haiduc, B., S., Kovalchuk, O., Górka, M., **Otryazhyi, P.**, Brânzilă, M., Păun, E. I., Barkaszi, Z., Țibuleac, P., and Rățoi, B., G. (2020). The Volhynian (late Middle Miocene) marine fishes and mammals as proxies for the onset of the Eastern Paratethys re-colonisation by vertebrate fauna. *Palaeontologia Electronica*, 23(3), a43. <https://doi.org/10.26879/1091> **Q2**
2. **Otrialzhyi, P.**, Vasilyan, D., Vishnyakova, K., Gladilina, E., & Gol'din, P. (2025). The Miocene seal *Monachopsis pontica*: isolated in a shrinking sea and adapting to its changing conditions. *Royal Society Open Science*, 12(3), 242261. <https://doi.org/10.1098/rsos.242261> **Q1**
3. **Otrialzhyi, P.**, Obadă, T., Kovalchuk, O., Vasilyan, D. and Gol'din P. (2025). A new seal from the Late Miocene of the Eastern Paratethys highlights the past regional diversity of true seals (Phocidae). *Swiss Journal of Palaeontology*. **144**, 28. <https://doi.org/10.1186/s13358-025-00372-7> **Q1**

Публікації, які засвідчують апробацію результатів дисертації

4. **Отряжий, П.**, Обаде, Т. (2019). Таксономічне положення міоценового справжнього тюленя *Pachyphoca chapskii* Koretsky and Rahmat, 2013 (Carnivora: Phocidae) за зовнішньою будовою барабанної кістки. Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2019. Київ, Україна. с 18.
5. **Отряжий, П.** (2021). Морфологія скелета міоценового тюленя *Monachopsis pontica*. Тези доповідей наукової конференції «Зоологія в сучасному світі: виклики XXI століття». Київ, Україна. с 31.
6. **Otrialzhyi, P.**, Gol'din, P. (2021). Anatomy of a dwarf Miocene seal *Monachopsis pontica* from the Eastern Paratethys. 9th Secondary Adaptation of Tetrapods to life in water (SECAD) Virtual Meeting. p 80.

7. **Otriazhyi, P.**, Obadă, T., Răţoi, B.G. (2021). Re-examination of the *Phoca bessarabica* holotype. «Thirteenth Romanian Symposium on Paleontology». Iasi, Romania. p 37.

8. **Otriazhyi, P.**, Obadă, T., Gol'din, P. (2024). A new specimen of the true seal *Pachyphoca* from the Late Miocene of Paratethys with the cranial and postcranial elements. 10th Secondary Adaptation of Tetrapods to life in water (SECAD), Liege, Belgium. p. 92.

9. **Otriazhyi, P.**, Gol'din, P. (2024). Tooth wear in two genera of Miocene seals from the Eastern Paratethys. Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2024, Київ, Україна. с. 19.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
ANNOTATION.....	7
СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ.....	12
ВСТУП.....	17
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	23
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	25
1.1. Ранні етапи еволюції ластоногих	25
1.2. Паратетіс	26
1.2.1. Ізоляція Паратетісу від світового океану.....	28
1.3. Різноманіття справжніх тюленів Паратетісу.....	32
1.3.1 Історія дослідження тюленів Паратетісу	33
1.3.2 Короткий опис матеріалів тюленів Центрального та Східного Паратетісу... 38	
1.4. Пахіостеосклероз скелета у морських ссавців	44
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ	46
2.1. Матеріал	46
2.2. Місцезнаходження та вік.....	49
2.2.1. Типове місцезнаходження <i>Monachopsis pontica</i>	49
2.2.2. Типові середньосарматські місцезнаходження пахіостеосклеротичних тюленів	51
2.3. Тривимірне сканування поверхні	52
2.4. Препарування скам'янілостей	53
2.5. Вимірювання.....	54
2.6. Порівняння.....	54
2.7. Оцінка розмірів тіла	54
2.8. Філогенетичний аналіз	55
2.9. Геометрична морфометрія	57
РОЗДІЛ 3. КАРЛИКОВИЙ ТЮЛЕНЬ З ПІЗНЬОГО САРМАТА УКРАЇНИ, <i>MONACHOPSIS PONTICA</i>	60
3.1. Систематична палеонтологія	61

3.2. Типові екземпляри	62
3.3. Уточнений діагноз.....	63
3.4. Опис.....	64
3.5. Стертість зубів.....	79
РОЗДІЛ 4. ТЮЛЕНЬ З СЕРЕДНЬОГО САРМАТА МОЛДОВИ, <i>PARATETHYPHOSA LIBERA</i>	82
4.1. Типовий екземпляр	84
4.2. Діагноз.....	84
4.3. Опис екземпляра	85
4.4. Стертість зубів.....	94
РОЗДІЛ 5. ПОРІВНЯННЯ НОВИХ ЗНАХІДОК ІЗ ІНШИМИ ТАКСОНАМИ	96
5.1. Порівняння <i>Monachopsis pontica</i> із вимерлими таксонами	96
5.2. Огляд інших знахідок визначених як <i>Monachopsis pontica</i> (<i>Ph. pontica</i>).....	103
5.3. Порівняння <i>M. pontica</i> із сучасними таксонами	105
5.4. Порівняння <i>Paratethyphoca libera</i> із вимерлими таксонами.....	114
5.5. Порівняння <i>Paratethyphoca libera</i> із сучасними таксонами	126
5.6. Таксономія пахіостеосклеротичних тюленів Паратетісу.....	131
РОЗДІЛ 6. ТЮЛЕНЬ З РАННЬОГО САРМАТА УКРАЇНИ	134
6.1. Місцезнаходження та стратиграфія	134
6.2. Опис	135
6.3. Порівняння із тюленими Паратетісу	135
6.4. Спорідненість ранньосарматського тюленя з іншими тюленими Паратетісу.	137
РОЗДІЛ 7. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ.	140
7.1. Розмір тіла.....	140
7.2. Філогенетичний аналіз	142
7.3. Узагальнений прокрустів аналіз.....	146
7.4. Живлення окремих тюленів Паратетісу	153
7.5. Можливі адаптації тюленів Паратетісу до змін солоності басейна.....	153
ВИСНОВКИ.....	156

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ.....	158
ДОДАТКИ.....	175

ВСТУП

Актуальність теми. Справжні тюлені (Phocidae Gray, 1821) – одна з найбільш різноманітних, глобально поширених груп морських ссавців, яка є прикладом адаптацій ссавців до життя у водному середовищі. Питання їх походження та еволюції містять багато проблем, які потребують розв’язання. Не менш важливим є питання еволюції тюленів підродини Phocinae, Gray, 1821 та їх походження від міоценових тюленів. Серед можливих предків сучасних Phocinae є справжні тюлені з Паратетису, з яких за останні півтора сторіччя описано 19 номінальних видів (Eichwald, 1850; Nordmann, 1858; Toula, 1897; Koretsky, 2001; Koretsky & Rahmat 2013). Більшість з цих видів описано за фрагментарними знахідками, і часто їх типові матеріали не містять черепів. Внаслідок цього більшість цих видів деякими сучасними авторами вважаються *nomina dubia* (Rule et al., 2024) і тому потребують таксономічної ревізії, морфологічного і філогенетичного аналізу і всебічного обговорення.

Потрібні ґрунтовна оцінка еволюційних процесів, філогенетичних зв’язків, змін видового різноманіття та екології місцевих Phocinae. Розв’язання таксономічних проблем є першим кроком для подальших досліджень фауни тюленів Паратетису, що є важливим через величезне морфологічне різноманіття місцевих форм, які включають як карликові форми *Monachopsis pontica* (Eichwald, 1850) і *Praepusa procaspica* (Kretzoi, 1941), так і форми з унікальними рисами: наприклад, *Pontophoca sarmatica* (Alekseev, 1924) має надзвичайно розвинені проксимальні надвиростки стегнової кістки, а *Cryptophoca maeotica* (Nordmann, 1860) та *Monachopsis pontica* мають дуже довгий дельтоподібний гребінь плечової кістки тощо.

В цій роботі описано і проаналізовано нові матеріали та проведено оцінку старих матеріалів, в результаті чого здійснено переопис *Monachopsis pontica*, описано новий таксон *Paratethyphoca libera* та проведено порівняльний аналіз пахіостеосклеротичних тюленів, описано тюленя з нижньосарматських відкладів України та вказано на його зв’язок зі знахідками з конкських та нижньосарматських відкладів Казахстану. Новоописані матеріали включають і

рештки черепів *Monacohopsis pontica* та *Paratethyphoca libera* які містили ознаки стирання зубів, що свідчить про всмоктувальний тип захоплення здобичі в цих тюленів, що об'єднує їх із сучасним бородатим тюлем *Erignathus barbatus*.

Використання геометричної морфометрії та філогенетичних методів дозволило зрозуміти положення тюленів Паратетису на еволюційному дереві ластоногих та продемонструвало їх близькі філогенетичні зв'язки із сучасними групами Phocinae.

Об'єкт дослідження: вимерлі представники підродини Phocinae з Паратетису з міоценових відкладів Центральної та Східної Європи.

Предмет дослідження: морфологічні особливості скелета і філогенетичні зв'язки міоценових справжніх тюленів Паратетису.

Мета і завдання. Мета дисертаційної роботи – визначити особливості морфології справжніх тюленів Паратетису в екологічному та філогенетичному контекстах. Для досягнення мети поставлені наступні завдання:

1. Охарактеризувати морфологію тюленів з верхньосарматських відкладів Керченського півострова, Україна, і на основі цього провести аналіз морфології пізньосарматського тюленя *Monachopsis pontica*.
2. Проаналізувати морфологічні ознаки пахіостеосклеротичного скелета тюленя з середньосарматських відкладів Молдови, провести порівняльний аналіз інших пахіостеосклеротичних тюленів з середнього сармата Східного Паратетису.
3. Провести порівняльний аналіз морфології посткраніального скелета тюленя з нижньосарматських відкладів заходу України.
4. На основі виявлених особливостей морфології визначити особливості екології та адаптацій міоценових тюленів до змін середовища Східного Паратетису.
5. Охарактеризувати морфологічні варіації в будові плечової та стегнової кісток справжніх тюленів.
6. З'ясувати філогенетичні зв'язки справжніх тюленів Паратетису із сучасними формами.

Методи дослідження: тривимірне сканування поверхні, препарування скам'янілостей, геометрична морфометрія, порівняльна морфологія, філогенетичний аналіз на основі морфологічних та змішаних морфогенетичних ознак, статистичні методи аналізу.

Наукова новизна отриманих результатів. Зроблено морфологічний опис тюленя *Monachopsis pontica* з верхньосарматських відкладів України на основі матеріалів, які поєднують краніальний і посткраніальний скелет, з'ясовано його філогенетичні зв'язки. За результатами дослідження скелета MCFFM V-150 описано новий рід та вид *Paratethyphoca libera* та завдяки йому проведено таксономічну ревізію деяких пахіостеосклеротичних тюленів з Паратетису (*Pachyphoca* spp., *Pontophoca sarmatica*, *Phoca bessarabica*). Описано екземпляр ранньосарматського тюленя з України і з'ясовано його подібність з тюленими з конкських відкладів з Казахстану. Для *Paratethyphoca libera* та *Monachopsis pontica* описана сильна стертість зубів, що може бути свідченням всмоктувального способу захоплення здобичі. На основі довжини плечової кістки оцінено довжину тіла міоценових тюленів, зокрема уточнено довжину тіла найменших міоценових представників справжніх тюленів. Висунуто гіпотези щодо причин пахіостеосклерозу справжніх тюленів Паратетису та деяких морфологічних адаптацій *Monachopsis pontica* до змінних умов середовища. Уточнено філогенетичні зв'язки справжніх тюленів Паратетису із сучасними представниками Phocinae та показано їх близьку спорідненість.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувача. Здобувач провів аналіз літературних джерел та опрацював матеріали музейних фондів колекцій, самостійно препарував та оцифрував частину описаних та порівняльних матеріалів, провів їх аналіз. Здобувач об'єднав та доповнив раніше запропоновані морфологічні матриці для філогенетичного аналізу, розробив нову схему розміщення міток для морфометричного аналізу плечових та стегнових кісток поєднавши традиційні мітки та напівмітки, після чого самостійно провів серію філогенетичних аналізів

та здійснив морфометричний аналіз. Здобувач самостійно розрахував гіпотетичну довжину тіла міоценових справжніх тюленів.

Публікації: За темою дисертації вийшли друком дві публікації та одну прийнято до друку в закордонних наукових виданнях, що проіндексовані у базах даних Web of Science Core Collection і/або Scopus та віднесені до першого (Q1) та другого (Q2) квантилів відповідно до класифікації SCImago Journal and Country Rank.

Апробація результатів дисертації: Результати дисертаційного дослідження було представлено та обговорено на всеукраїнських та міжнародних конференціях: 9th Secondary Adaptation of Tetrapods to life in water (Чилі, онлайн, 19-23 квітня, 2021 р.), «10th SECAD meeting (Secondary adaptation of tetrapods to life in water)» (Льєж, Бельгія, 25-28 червня 2024 р.), Міжнародна наукова конференція та XL сесія Українського палеонтологічного товариства НАН України «Еволюція органічного світу як основа стратиграфії і кореляції фанерозойських відкладів України» (Київ, Україна, 10-12 листопада 2021), Семінар «Paratethys» (музей «Jurassica», Поррентруй, Швейцарія, 14-15 лютого 2023), Thirteenth Romanian Symposium on Paleontology (Ясси, Румунія, онлайн, 16-17 вересня 2021 р.), Міжнародна наукова конференція та XLI сесія Українського палеонтологічного товариства НАН України «Органічний світ докембрію та фанерозою: теоретичні та прикладні аспекти досліджень» (Київ, Україна, онлайн, 11-12 жовтня 2023 р.), Конференції молодих дослідників-зоологів – 2024 (Київ, Україна, 23-24 жовтня 2024 р.).

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на 208 сторінках, складається з анотації, змісту, основної частини, списку використаних джерел (151 посилань) та сімнадцяти додатків. Основна частина складається з наступних розділів: вступ, огляд літератури, матеріали та методи, результати та обговорення, висновки, та викладена на 140 сторінках. Текст дисертації містить 50 ілюстрацій та 6 таблиць.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами.

Дисертаційна робота була виконана у відділі еволюційної морфології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України в рамках планової теми III-52-21 «Формування складних високоінтегрованих структур в еволюції та онтогенезі тварин» (державний реєстраційний номер 0121U100334) і за грантом 2020.02/0247 Національного фонду досліджень України «Цілісність організму ссавців як фактор стійкості при водному та повітряному способах життя (на прикладі скелетних ознак)» (державний реєстраційний номер 0120U104706).

Практичне значення отриманих результатів. Матеріали та результати дисертаційного дослідження можуть бути використані для удосконалення розуміння таксономії та еволюції вимерлих справжніх тюленів, їх спорідненості з сучасними таксонами. Отримані результати закладають базу для майбутніх ревізій інших таксонів міоценових тюленів, опису їх екологічних ніш та адаптацій. Показано близький зв'язок між тюленими Паратетису та сучасними Phocinae, що дозволить розкрити таємницю їх походження та шляхи розселення по планеті. В ході роботи було оцифровано матеріали викопних тюленів з музейних фондів та колекцій, що сприятиме доступності цих матеріалів іншими науковцями, збереженню цих матеріалів і застосування новітніх методів аналізів з урахуванням складних тривимірних форм, які мають кістки справжніх тюленів. Результати роботи можуть бути використані в рамках викладання курсів «Палеозоологія», «Еволюційна морфологія», «Основи філогенії тварин» та «Робота з викопними матеріалами та їх консервація».

Подяки. Автор щиро вдячний своєму науковому керівнику Павлу Гольдіну за всебічну підтримку протягом написання дисертації.

Автор висловлює подяку Університету Фрібура та Музею «Jurassica» за надання можливості працювати в їх лабораторіях протягом 2022-2024 років. Автор вдячний колективу Музею «Jurassica» за підтримку протягом цього часу, в особливості Давіду Василянчу за визначення моллюсків, консультації, обговорення та редакцію статей та Сергію Лазареву за обговорення стратиграфії Паратетису.

Автор вдячний подякувати колективу відділу еволюційної морфології, зокрема Марії Гхазалі, Валерії Теліженко за консультації щодо філогенетичних

аналізів, Світозару Давиденко та Олені Гладіліній за фотографії екземплярів, Юлії Іванчиковій і Каріні Вишняковій за всеосяжну підтримку.

Хочу подякувати Юлії Вернигоровій та Олександрі Ольштинській за консультації щодо стратиграфії та палеогеографії Паратетису, Олександрю Ковальчуку за допомогу із впорядкуванням українських місцезнаходжень та редагуванням статті, Теодору Обаде за організацію роботи в молдавських колекціях та preparatoцію MCFFM V-150, Маріушу Стойці за визначення форамініфер, Мікаелю Мурламу за створення хмарного бекапу даних на початку 2022 р.

Величезна подяка кураторам колекцій Антону Городецькому, Дмитру Іванову, Марині Комар, Томарі Деркач, Штефану Васіле, Анн-Клер Фабр, Мортену Танге Ольсену, Даніелю Йоханссену, Фарнку Захосу, Олександрю Біблу, Урсулі Гьоліх, Анні Дурішовій, Мартіну Сабо, Кристині Себе, Володимирю Лобкову, Майї Бухсіанідзе.

А також подяка Анні Федоровій, Миколі Дрогваленко, Артему Зінковському, Олексію Марущаку, Денису Опалейніку, Альоні Шульзі, Микиті Литінському, Валерії Дупак, Іванці Дмитрівій, Віктору Ковальову, Валерії Спіріній, Іллі Бродському, Олегу Рожко, Люсі Тібо, Ремі Лефебvre, Ларі Скішо, Рено Рошу.

Особлива подяка моїй родині Отряжим Анатолію, Галині, Надії, й Енсарі Марії, Шекіпу, Яшим, Емре та Паміру за підтримку на науковому шляху.

Вічна подяка і шана Збройним Силам України за можливість зробити та завершити це дослідження, в особливості Марку Головею, Кирилу Лиходіду, Марії Грабовецькій та Андрію Касьянову.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

млн – мільйон

і – ікло

м – моляр

пм – премоляр

ЗКМ - Запорізький обласний краєзнавчий музей, Запоріжжя, Україна

ННПМ НАНУ (NMNHU-P) - Національний науково-природничий музей
НАН України, Київ, Україна

ОНУ - Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, Одеса,
Україна

DNFO/RH - відстань від носового отвору до очниці/висоту рострума
ростеральній частині носової кістки

AICUPM - Alexandru Ioan Cuza University Department of Geology Collections,
Iași, Romania

FFM - Feldman Family Museum, Харків, Україна

GNM - Georgian National Museum, Tbilisi, Georgia

HMZ - Museum of Zoology, Helsinki, Finland

MCFFM - Muzeul Complexelor faunistice fosile din Moldova (Museum of Fossil
Faunistic Complexes of Moldova), Chișinău, Moldova

MNEIN - National Museum of Ethnography and Natural History, Chișinău,
Moldova

MNHN - National Museum of Natural History, Paris, France

NMB - Natural History Museum Basel, Basel, Switzerland

NMBE - Natural History Museum of Bern, Bern, Switzerland

NWM - Natural History Museum Vienna, Vienna, Austria

NU - Nazarbayev University, Astana, Kazakhstan

SNM - Slovak National Museum, Bratislava, Slovakia

USNM - Department of Palaeobiology, National Museum of Natural History,
Washington, DC, USA

UAM - University of Alaska Mammals, Fairbanks, USA

UWBM - University of Washington Burke Museummandibula, Washington, USA

ZMUC - Natural History Museum of Denmark, Copenhagen, Denmark

РОЗДІЛ 1 ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Ранні етапи еволюції ластоногих

Про ранні етапи еволюції справжніх тюленів (Phocidae) наразі мало відомо. Вони належать до ластоногих (Pinnipedia), які вважаються монофілогенетичною групою, і ймовірно відділились від однієї з груп арктоїдей (Arctoidea) 27-25 мільйонів років тому. Сучасні гіпотези виводять їх походження від або ведмежачих (Ursidae), таких як *Kolponomos* (Tedford et al., 1994), або від куніцевих (Mustelidae), таких як *Potamotherium* sp. (Savage, 1957) та *Puijila darwini* (Rybczynski et al., 2009; Park et al., 2024)

Найдавнішою родиною в складі ластоногих є Enaliarctidae, що з'явилися в ранньому олігоцені (30-28 млн років тому) і ймовірно зникла в середньому міоцені (17,3-16,6 млн років тому) (Berta, 1991). Окрім Enaliarctidae, існувало ще дві групи вимерлих ранніх ластоногих. Перша включає рід *Pinnarctidion* (представники якого існували орієнтовно 25-19 мільйонів років тому), а друга складається з родів *Pteronarctos* та *Pacificotaria*: обидва роди були знайдені на узбережжі Орегону, США, та походять з відкладів раннього і середнього міоцену (20,7-16,6 млн років тому).

Наприкінці олігоцену від ранніх ластоногих відділяються сучасні родини: вухаті тюлені (Otariidae), моржі (Odobenidae) та справжні тюлені (Phocidae). Кожна з цих груп має унікальні риси скелета і зубної системи, якими і відрізняється одна від одної. Так, вухаті тюлені (Otariidae) мають однокореневі третій та четвертий верхні премоляри, однокореневі другий та четвертий нижні премоляри, прикріплення круглого м'яза-привертача променевої кістки знаходиться в проксимальних 40% кістки та п'ятова кістка має широку вторинну підпору до надп'ятової кістки (Churchill et al., 2014). Моржеві (Odobenidae) мають великий та дорсовентрально-еліптичний носовий отвір із товстим краєм, крилоподібна дуга латерально широка та товста дорсовентрально, великий надбарабанний закуток, кістковий намет притиснутий до кам'янистої кістки, перший верхній великий кутній зуб має три корені (хоча ця риса також присутня

у деяких ранніх Phocidae (*Devinophoca* spp.) (Boessenecker and Churchill, 2013). Справжні тюлені (Phocidae) мають сильно розвинений відросток надп'ясткової кістки та сильно редукований горбок п'яткової кістки, мають пахіостичний соскоподібний відросток та сильно роздутий барабанний пухир (Amson and Muizon, 2014)

Родина справжніх тюленів (Phocidae) виникає найпізніше в олігоцені, а найраніша відома викопна форма, що належить до цієї родини, *Noriphoca gaudini*, датована 23-22 мільйонів років тому та походить з середземноморського регіону (Dewaele et al., 2018). В міоцені справжні тюлені вже трапляються у Паратетісі – величезному епіконтинентальному морі центральної Євразії (Koretsky and Holec, 2002; Koretsky and Rahmat, 2015; Lazarev et al., 2025). Найраніші добре визначені знахідки зводять датуються пізнім баденським віком (MN 6, ~13,7-~12,5 млн років тому, Holec et al., 1987). Вони були знайдені на території сучасної Словаччини і описані як *Devinophoca claytoni* and *Devinophoca emryi* (Koretsky and Holec, 2002; Koretsky and Rahmat, 2015).

1.2. Паратетіс

Протягом пізнього еоцену західна частина Тетису починає розпадатись на південну – середземноморську – та північну – Паратетіс – частини (Baldi, 1980; Rusu, 1988). Починаючи з олігоцену Паратетіс поступово ізолюється як від середземноморського басейну, так і від світового океану. Протягом та внаслідок цієї ізоляції Паратетіс зазнавав багато змін у палеогеографії, гідрологічному режимі, хімічному складі води, що також вплинуло й на розвиток унікальної ендемічної фауни. Внаслідок цього стратиграфія відкладів Паратетісу описується як послідовність регіональних ярусів, які відрізняються для Центрального та Східного Паратетісу (табл. 1.1). Найранішими відкладами, з яких на даний час описані справжні тюлені, є баденські для Центрального Паратетісу (Koretsky and Holec, 2002) та конкські для Східного Паратетісу (Lazarev et al., 2025). Обидва ці яруси перекриваються сарматським, який відрізняється для Східного та Центрального Паратетісу. Для Центрального Паратетісу виділяють сармат *sensu*

stricto (після якого слідує паннонський регіоярус), в той час, як для Східного Паратетису - сармат *sensu lato* (Papp et al., 1974), який включає три під'яруси: волинський (ранній сармат – 12,65-12,05 мільйонів років тому, рис. 1.1), бессарабський (середній сармат – 12,05-9,90 мільйонів років тому, рис. 1.2), та херсонський (пізній сармат – 9,90-7,65 мільйона років тому, рис. 1.3) (Gradstein et al., 2020; часові проміжки за Lazarev et al., 2025, рис. 1.3).

Таблиця 1.1

Міоценові регіояруси Паратетису (модифіковано з Raffi et al., 2020, датування відкладів сармата *sensu lato* за Lazarev et al., 2025).

Епоха/Ярус		Центральний Паратетіс (яруси)	Східний Паратетіс (яруси)
Міоцен	Мессінський	Паннонський	Меотичний
	Тортонський		Верхній (Херсонський)
	Серравальський		Середній (Бессарабський)
	Лангський		Нижній (Волинський)
	Бурдігальський	Сарматський (s. s.)	Конкський
		Баденський	Караганський
	Аквітанський	Карпатський	Чокракський
		Оттангійський	Тарханський
		Егтенбургійський	Коцахурський
		Егеріанський	Сакараульський
			Кавказький

Примітка. * – Межа між сарматським s. s. та паннонським регіоярусами різниця для Віденського та Паннонського басейнів (11,60 млн років тому), та Трансильванського басейну (11,30 млн років тому). ** – Межа між коцахурським та тарханським регіоярусами наразі знаходиться під обговоренням через різну інтерпретацію нанофосілій з тарханських відкладів (Raffi et al., 2020).

1.2.1. Ізоляція Паратетісу від світового океану

Перша повна ізоляція Паратетісу від світового океану відбулось приблизно 30 мільйонів років тому (Rögl, 1996). Після чого Паратетіс сполучається з Північною Атлантикою (~30 мільйонів років тому), і північноатлантична фауна заселяє Паратетіс (Rögl, 1999). Пізніше Паратетіс сполучається з Індійським океаном крізь середземноморський та месопотамські басейни, але через кліматичні та географічні перепони обміну фауни майже не відбувається (Rögl, 1999). Через особливості циркуляції води в Паратетісі біля дна на глибинах утворюється безкисневий прошарок, що заважає заселенню цих регіонів місцевою фауною. В ранньому міоцені відкривається пряме сполучення з месопотамським басейном, що цього разу призводить до обміну місцевої фауни (Rögl, 1999).

Протягом кінця раннього міоцену та початку середнього міоцену з'єднання Паратетісу зі світовим океаном знову поступово зменшується. Наприкінці раннього міоцену відбувається ще одна важлива подія – Паратетіс починає розпадатись на Центральний та Східний, кожен з яких проходить свій еволюційний шлях, як з погляду геології, так і екології. Водночас Західний Паратетіс остаточно висихає (Kuhlemann & Kempf, 2002). Протягом середнього міоцену (пізній коцахурський вік або тарханський для Східного Паратетісу (дивись примітку до табл. 1.1) і ранній баденський вік для Центрального Паратетісу), Східний Паратетіс має найбільший зв'язок зі світовим океаном (через Баденське море Центрального Паратетісу на заході і Турецько-Іранський басейн на сході) через що Паратетіс активно заселяє морська біота. Одразу після цього (пізній тарханський – ранній чокракський вік для Східного Паратетісу; відповідно, середній баденський вік для Центрального Паратетісу) рівень світового океану знижується, що призводить до утворення перемички між Центральним (Паннонський та Передкарпатський басейни) та Східним Паратетісом (Чорноморський та Каспійський басейни). В середньому чокраку відбувається підвищення рівня моря і Східний та Центральний Паратетіс знову частково з'єднуються. Не пізніше пізнього баденського віку для Центрального Паратетісу (відповідно караганський та конкський для Східного Паратетісу)

справжні тюлені починають одночасно траплятися в акваторії Паратетису на території від сучасної Словаччини до Казахстану (Koretsky and Holec, 2002; Lazarev et al., 2025)

Ранній сармат у Східному Паратетісі (волинський регіон під'ярус; ~12,65–~12,05 млн років тому, датування за Lazarev et al., 2025), якому для Центрального Паратетису на ранньому етапі частково відповідає сарматський ярус *s.s.*, починається гідрологічною ізоляцією Паратетису від світового океану через що вимирають локальні стеногалинні види (Harzhauser and Piller, 2007; Palcu et al., 2015). В цей час відбувається сарматська трансгресія, і зв'язок між Східним та Центральним Паратетісом збільшується, Передкарпатський басейн стає частиною Східного Паратетису, а Паратетіс ізолюється від світового океану. В цей час починає утворюватися унікальна ендемічна сарматська фауна Паратетису.

Після сарматської трансгресії (кінець раннього сармата для Східного Паратетису, ~12,05 млн років тому) Карпатські гори починають розділяти Східний та Центральний Паратетіс (Kováč et al., 2007; Vernyhorova et al., 2023; Lazarev et al., 2025) (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Паратетіс у ранньому сарматі з обрисами сучасних морів та волинські місцезнаходження тюленів. (1) – Колубаївці, Україна; (2) – Карагіє, Казахстан. Реконструкція Паратетісу модифікована за Schneider et al., 2013.

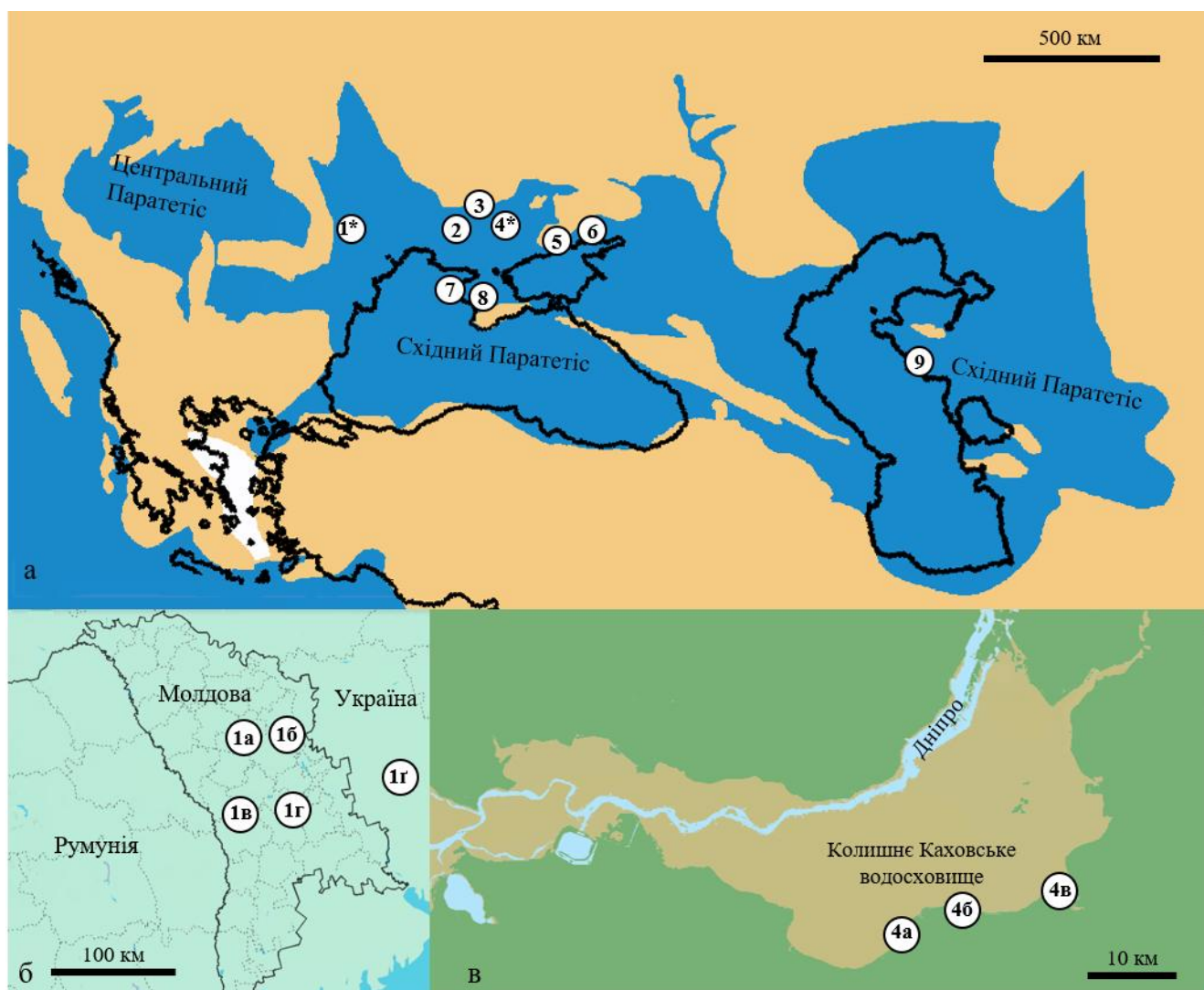


Рис. 1.2. Паратетіс у середньому сарматі з обрисами сучасних морів та бессарабські місцезнаходження тюленів: 1*: 1а – Вережені (Молдова), 1б – Мирзешть (Молдова), 1в – Лапушна (Молдова), 1г – Кишинів (Гулбочиха та Прункул) (Молдова), 1г – Вишневе (Україна); 2 – Золота Балка (Україна); 3 – Жовтокам'янка (Україна); 4* – лівий берег Каховського водосховища (Україна): 4а – Златопіль, 4б – Скелькі, 4в – Лиса Гора; 5 – Гнилозубово (Україна); 6 – Хомутове (Україна); 7 – Тарханкут (Україна); 8 – Куліківка (Україна); 9 – Карагіє (Казахстан). а. Реконструкція Паратетісу модифікована за Lazarev et al. (2025), б-в. © Google.com.

Середній сармат (бессарабський регіопід'ярус, 12,05-9,9 млн років тому, датування за Lazarev et al., 2025), якому для Центрального Паратетісу частково

відповідають сарматський і паннонський регіоярус, межа між якими наразі датується від 11,60 до 11,30 млн років тому (табл. 1.1). Середній сармат у Східному Паратетісі починається з трансгресії, яка сягає свого максимуму в середині середнього сармата (рис. 1.2). Впродовж цього інтервалу Центральний Паратетіс остаточно відділяється від Східного: 11,60 млн років тому відділяються Віденський та Паннонський басейни, а 11,30 відділяється і Трансильванський басейн (ter Borgh et al., 2014). З кінця середнього сармата в Східному Паратетісі відбувається декілька великих знижень рівня води, за кожним з яких слідувала трансгресія, після чого на межі середнього та пізнього сармата відбулось різке зниження рівня води і масове вимирання морської фауни з невстановлених причин (Белокрис, 1976).

Пізній сармат (херсонський регіопід'ярус; 9,9-7,65 млн років тому, датування за Lazarev et al., 2025, рис. 1.3) почався із трансгресії, й після цього рівень моря постійно коливався, в тому числі сягаючи найнижчого рівня в другій половині пізнього сармата (Palcu et al., 2021). Ці флуктуації скоріше за все супроводжувались і флуктуаціями солоності басейну та його хімічного складу (Butiseaca et al., 2021), що впливало і на місцеву фауну, викликаючи в неї сильний екологічний стрес (Bratishko et al., 2023) та призводило до деградації екосистеми. Так більшість видів риб вимирають біля межі середнього і пізнього сармата. Наприклад, дослідження отолітів риб з відкладів мису Хроні Керченського півострова показують повне зникнення ендемічних стеногалінних риб (Gaidropsaridae, Soleidae, а також деяких ендемічних родів Gobiidae - таких як *Pontogobius* та *Globogobius*) з Паратетісу, внаслідок чого залишились тільки евригалінні риби родин Clupeidae, Atherinidae, Sciaenidae, Gadidae, Gobiidae, Macroramphosidae, Bothidae та Serranidae (Bratishko et al., 2023). Це вимирання отримало назву пізньосарматського вимирання (Bratishko et al., 2023). Також В. Шварцганс та співавтори (Schwarzgans et al., 2023) наводять докази на користь гіпотези, що різноманіття бентосних риб Східного Паратетісу впало через збіднення киснем придонних шарів води. Остання пізньосарматська регресія

змінюється меотичною трансгресією, через яку Паратетіс знову об'єднується зі Світовим океаном у (Rögl, 1999).

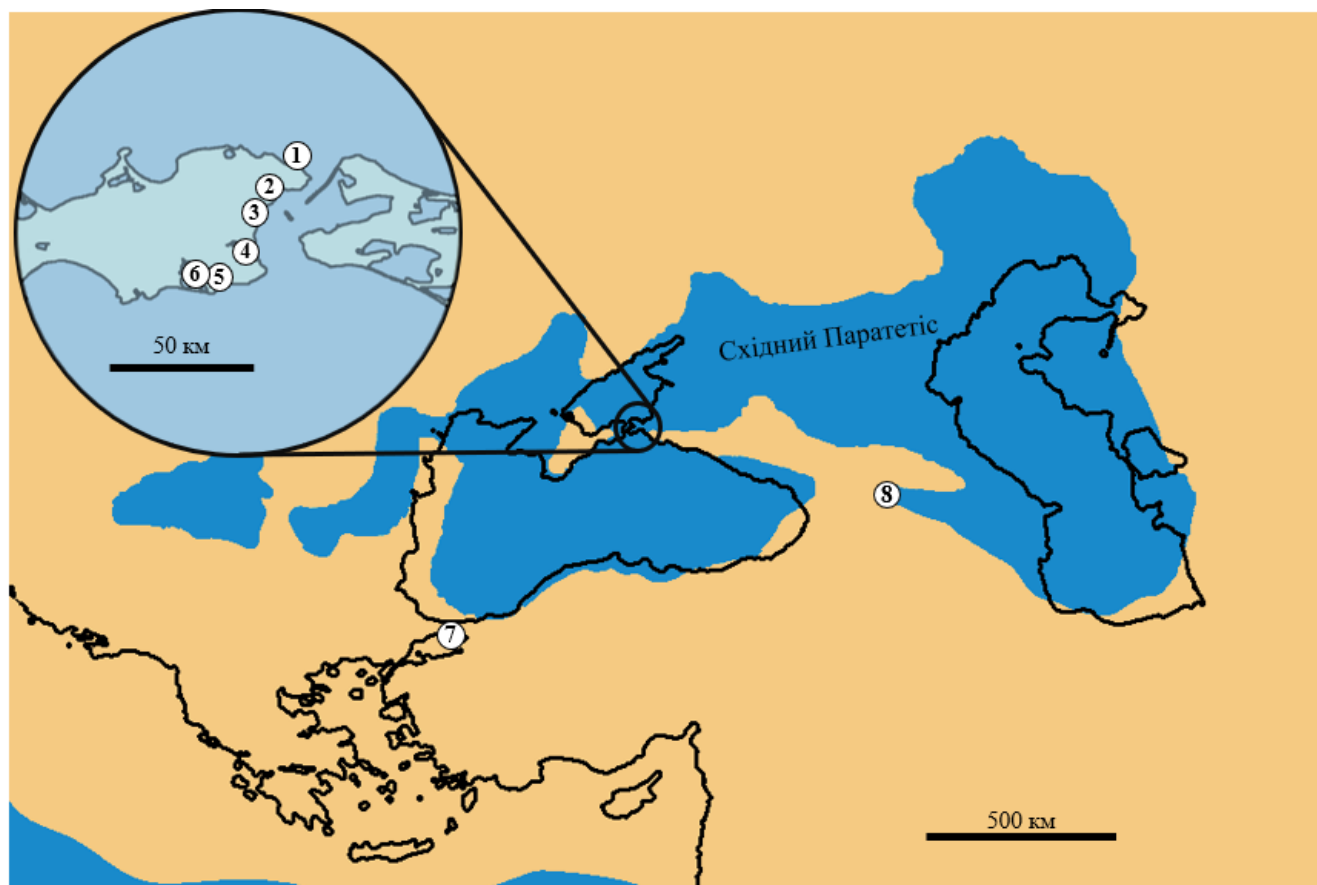


Рис. 1.3. Паратетіс у пізньому сарматі з обрисами сучасних морів та херсонські місцезнаходження тюленів: 1 – Мис Хроні (Україна); 2 – Ак-Бурун та гора Мітридат (Керч, Україна); 3 – Камиш-Бурун (Україна); 4 – озеро Тобечик (Україна); 5 – Киз-Аул (Україна); 6 – Узунларське озеро (Україна); 7 – Кучукчекмедже (Стамбул, Туреччина); 8 – Ельдарі І (Грузія). Реконструкція Паратетісу модифікована за Palcu et al., 2019.

1.3. Різноманіття справжніх тюленів Паратетісу

Ізоляція, постійні зміни умов існування, та можливо, видоутворення ендемічних риб в басейні Східного Паратетісу сприяли еволюції місцевих видів морських ссавців, в тому числі й справжніх тюленів, протягом середнього, а потім і пізнього сармата (Grigorescu, 1976; Koretsky, 2001; Gol'din et al., 2020; Lazarev et al., 2025). Деякі з них набули незвичних рис, таких як карликові розміри тіла (*Monachopsis pontica*, *Praepusa procaspica*), масивні стегнові кістки із широким

дистальним кінцем (*Pontophoca sarmatica*), надзвичайно пахіостеосклеротичні кістки (вище згадані таксони та в особливості *Pachyphoca* spp). І хоча описаних зі Східного Паратетису номінальних видів - 19 (Алексеев, 1924; Koretsky, 2001; Koretsky and Rahmat, 2013), більшість з них описано на основі фрагментарних та розрізнених решток, здебільшого фрагментів посткраніального скелета, і як наслідок багато з них мають за голотипи ізольовані плечові або стегнові кістки, які часто не повні (Koretsky, 2001, Churchill and Uhen, 2019, Valenzuela-Toro and Ryenson, 2019). До того ж знахідки черепів справжніх тюленів є достатньо рідкісними, і зрідка використовувались для опису таксонів з Паратетису та у зведеннях, присвячених еволюції та філогенії тюленів.

1.3.1 Історія дослідження тюленів Паратетису

Дослідження справжніх тюленів Паратетису мають довгу історію і почались в середині XIX сторіччя з опису декількох видів тюленів. Ймовірно перша згадка справжніх тюленів Паратетису належить Г. М. Д. Бленвілю (Blainville, 1840): в тій праці згаданий зліпок стопи тюленя, знайдений у відкладах, нині датованих як сарматські s. s., біля міста Голіч, Словаччина, без опису важливих таксономічних ознак. Цей екземпляр отримав ім'я *Phoca viennensis antique*. Пізніше, К. Б. Брюль (Brühl, 1860) переописав цей екземпляр як *Phoca holitchensis*. Ф. Тула (Toula, 1897) переописує цю знахідку, а також додає до опису інші знахідки (хребці, кістки верхніх та нижніх кінцівок) з сармата Віденського басейну (Нюсдорф, Відень, Австрія) і надає їм ім'я *Phoca vindobonensis*. Ця видова назва і наразі вживається для того таксону.

Зі Східного Паратетису викопного тюленя ймовірно першим описує Е. Ейхвальд за матеріалами, які належали тварині із малим розміром тіла, знайденими в верхньосарматських відкладах мису Ак-Бурун (нині в межах міста Керчі, Україна). Він отримав назву *Phoca pontica* (Eichwald, 1850) і пізніше був виведений в окремий рід *Monachopsis* (Kretzoi, 1941). Десять років потому А. фон Нордман описав інший вид тюленя за матеріалами, знайденими в середньосарматських відкладах Кишинева, Молдова, та вид отримав назву *Phoca*

maeotica (Nordmann, 1860), а більше ніж сотню років потому його вивели в окремий рід *Cryptophoca* (Koretsky and Ray, 1994; Koretsky, 2001).

В 1880 р. Ф. Калверт і М. Ноймейр (Calvert and Neumayr, 1880) вказують *Phoca pontica* з верхньосарматських відкладів Туреччини біля Босфору та Дарданелл. Пізніше А. Малік і Г. Нафіз (Malik and Nafiz, 1933) описують *Phoca pontica* з цього регіону та ілюструють фрагменти верхньої та нижньої щелеп. Пізніше С. Піжін (Peigné, 2016) віднесе частину знахідок звідси до *Monachopsis pontica*, а іншу частину до *Cryptophoca maeotica*.

В 1920-х роках також виходить серія праць О. К. Алексєєва (Алексеев, 1924a, 1924b, 1926), присвяченим опису середньосарматських тюленів північного Причорномор'я, серед яких опис краніального матеріалу *Phoca pontica* з Кишинєва (Алексеев, 1924a), який пізніше став основою для опису *Histriophoca alekseevi* (Koretsky, 2001) та опис посткраніальних матеріалів, в тому числі для декількох нових видів: *Phoca sarmatica* (*Pontophoca sarmatica* sensu McLaren, 1960) та *Phoca novorossica* (Алексеев, 1924b, 1926).

В 1926 р. І. Сіміонеску (Simionescu, 1926) описує знахідки із середньосарматських вапняків біля Кишинєва, серед яких описує *Phoca maeotica* та *Phoca pontica*. Останній проілюстрований в тому числі й стегном, яке має широкий дистальний епіфіз і морфологічно більше подібний до *Phoca sarmatica*, ніж до *Phoca pontica* (Эйхвальд, 1850). Окрім того, І. Сіміонеску описує новий вид тюленя середнього розміру (і одного з найбільших для Паратетісу) на основі фрагмента плечової кістки, тазової та п'ятої передплюснкової кістки та надає йому назву *Phoca bessarabica*.

В 1941 році виходить праця М. Крецюя (Kretzoi, 1941), в якій він описує новий вид та рід тюленя з сарматських відкладів біля міста Ерд, Угорщина (Центральний Паратетіс). Таксон отримує назву *Praepusa rannonica*. В ній М. Крецюй пропонує нову родову назву для *Phoca pontica*, а саме *Monachopsis*, та відмічає відмінність стегнової кістки *Phoca pontica* з праці І. Сіміонеску (Simionescu, 1926) від оригінального опису, зробленого Е. Ейхвальдом, і

внаслідок цього визначає цю стегнову кістку як голотип для нового роду та виду *Pontophoca simionescu*.

В 1960 Я. Макларен (McLaren, 1960) синонімізує *Phoca sarmatica* (Алексеев, 1924b) та *Pontophoca simionescu* через подібність морфології стегнової кістки та утворює нову таксономічну комбінацію *Pontophoca sarmatica*. До того ж він підбиває підсумки попереднім дослідженням *Phoca pontica* та визначає черепну коробку з типової серії Е. Ейхвальда як лектотип.

А. Кірпічніков (Кирпичников, 1964) порівнює скелет *Phoca pontica* та *Pusa capsica*, але порівняння не містить ілюстрацій, промірів та колекційних номерів, через що не можливо зрозуміти про які саме матеріали він пише, через що ці дані вважають ненадійними (Koretsky, 2001).

В середині 1970-х років виходять дві публікації про різноманіття тюленів з сармата Добруджи (Румунія). М. Каряк і Д. Григореску (Chariac and Grigorescu, 1975) описують зуби та посткраніальний матеріал справжніх тюленів, яких відносять до *Phoca pontica* та *Phoca maeotica*. Наступного року Д. Григореску (Grigorescu, 1976) робить загальний аналіз тюленів Паратетису, здебільшого звертаючи увагу на знахідках з Добруджи та Кишинева. Він також створює філогенетичне дерево тюленів Паратетису на основі їх стегнових кісток, в якому *Phoca maeotica* та *Phoca bessarabica* утворюють сестринську гілку до *Phoca vindobonensis*, *Phoca sarmatica* та *Phoca pontica*. Щодо знахідок останньої на території Добруджи І. Корецька (Koretsky, 2001) відмічає сильну відмінність їх від *Phoca pontica* з Керчі й робить висновок, що вони не належать цьому виду.

В кінці XX сторіччя міоценових тюленів Європи, і передусім Паратетису, починає вивчати Ірина Корецька, яка з 1984 року публікує низку статей про їх морфологію, таксономію та філогенетику.

Так, А. Антонюк і І. Корецька (Антонюк, Корецкая, 1984) публікують нові знахідки черепа із плечовими кінцівками ювенільної особини та черепну коробку дорослої особини з середнього сармата Тарханкуту, Україна, та надають їм ім'я *Praepusa tarchankutica*.

Через три роки І. Корецька (Корецкая, 1987) описує статевий диморфізм *Monachopsis pontica* на основі відмінностей стегнових та плечових кісток. Після цього І. Корецька описує знайдену в верхньосарматських відкладах Керченського півострова верхню щелепу, яку приписує до *Monachopsis pontica* на основі близькості до типового місцезнаходження (Корецкая, 1988).

У 1994 р. І. Корецька та К. Рей (Koretsky & Ray, 1994) описали нижню щелепу, яку визначили як *Phoca maeotica*, і на основі її та посткраніальних матеріалів описали новий рід *Cryptophoca* з видом *Cryptophoca maeotica*.

У 2001 р. І. Корецька (Koretsky, 2001) видає монографію, присвячену морфології та систематиці справжніх тюленів Паратетису та Північного моря. В ній І. Корецька пропонує екоморфотипну гіпотезу, яка припускає, що через те що нижня щелепа та кістки кінцівок можуть вказувати на певну екологічну нішу тварини, і як наслідок розділяє справжніх тюленів на 5 груп. Це дозволяє пов'язувати між собою деякі ізольовані матеріали (наприклад плечову кістку зі стегною) і на основі цього описувати нові таксони. Окрім цього в цій праці аналізуються попередні праці, присвячені справжнім тюленим Паратетису і підбивається їх підсумок. До того ж І. Корецька описує нові таксони з Паратетису: *Histriophoca alekseevi* на основі черепа, описаного О. К. Алексєєвим (Алексеев, 1924a), *Sarmatonectes sintsovi* на основі ізольованих стегнової (голотип) та плечової кістки. Також вони синонімізує *Praepusa tarchankutica* з *Phoca vindobonensis* як *Praepusa vindobonensis*. В цій праці І. Корецька описує біогеографію та розселення справжніх тюленів у Європі.

У 2002 р. І. Корецька і Д. Григореску (Koretsky and Grigorescu, 2002) публікують статтю, присвячену детальному та ілюстрованому опису відомих кісток *Pontophoca sarmatica*, додаючи до опису фрагмент нижньої щелепи з місцезнаходження Лиса Гора, Україна. Одночасно І. Корецька і П. Голєць (Koretsky and Holec, 2002) описують череп примітивного справжнього тюленя з баденських відкладів Словаччини та називають його *Devinophoca claytoni*. Також через деякі унікальні (трикореневий перший моляр) та проміжні між Monachinae та Phocinae риси виводять цей таксон в окрему підродину Devinophocinae.

Пізніше в рамках цього роду описано ще один вид з тих же відкладів – *Devinophoca emryi* описавши її череп (Koretsky and Rahmat, 2015), нижню щелепу (Rahmat and Koretsky, 2018) та посткраніальні кістки (Rahmat and Koretsky, 2016).

Наступним був описаний ще один представники роду *Praepusa* – *Praepusa magyarus* (Koretsky, 2003). Таксон описаний з сарматських відкладів півдня Угорщини на основі чисельних посткраніальних матеріалів.

У 2012 р. П. Гольдін та співавтори (Гольдін та ін., 2012) дослідили та описали фауністичний комплекс знахідок з правого узбережжя колишнього Каховського водосховища, з якого визначили наступні таксони: *Cryptophoca maeotica*, *Praepusa cf. vindobonensis*, *Phoca novorossica*, а також стегнову кістку, яке ймовірно належить до *Leptophoca* sp. – роду, який відомий з міоцену Нідерландів (Koretsky et al., 2012) та США (Van Baden, 1876, Dewaele et al., 2017)

У 2013 році І. Корецька і С. Рахмат (Koretsky and Rahmat, 2013) описують новий рід *Pachyphoca* і два види. Рід *Pachyphoca* складається з двох видів: менший – *Pachyphoca ukrainica*, чиїм голотипом є ізольована плечова кістка з с. Хомутового, та більший (за розміром як *Phoca bessarabica*) – *Pachyphoca chapskii*, чиїм голотипом стала неповна стегнова кістка з с. Жовтокам'янки.

З Південного Кавказу описаний ще один тюлень, один з найменших на сьогодні відомих. Він був знайдений у верхньосарматських (херсонських) або меотичних відкладах місцезнаходження Ельдарі І. Перший опис містив в собі краніальний матеріал та кістки тазової кінцівки (Гаджиєв, 1961, 1997). На основі цих матеріалів був описаний новий вид *Phoca procaspica*. Пізніше там була знайдена асоційована права передня кінцівка та вид переведено в інший рід – *Praepusa procaspica* (Vanishvili, 2024).

Ще одним описаним з України таксоном є *Planopusa semenovi*, описана з найпереднішої частини роstrума та зубів, знайдених у середньосарматських (бессарабських) відкладах біля селища Грицева Хмельницької області (Koretsky and Rahmat, 2021).

Через неповноту типового матеріалу, використаного для опису більшості таксонів справжніх тюленів (в тому числі і з Паратетису), деякі автори нещодавніх

зведень пропонують перевести більшість з них у статус *nomina dubia* і почати їх таксономічну ревізію ледь не з нуля (Churchill and Uhen, 2019; Rule et al., 2024). Також у праці Дж. Рула та ін. (Rule et al., 2024) критикується екоморфотипна гіпотеза (Koretsky, 2001) – підхід до опису таксона за комбінацією ізольованих посткраніальних кісток на основі їх подібності в певних характеристиках. Разом з тим, з Центрального та Східного Паратетису описано як мінімум шість морфотипів плечових кісток і шість морфотипів стегнових кісток, які мають морфологічно відмінні аутапоморфні риси. Деякі з цих морфотипів було визначено як *Monachopsis*, *Praepusa*, *Cryptophoca*, *Pontophoca*, *Devinophoca* і *Pachyphoca* (Эйхвальд, 1850; Nordmann, 1858; Toula, 1897; Алексеев, 1924б; Koretsky, 2001; Koretsky and Rahmat, 2013; Rahmat and Koretsky, 2016; Rahmat and Koretsky, 2021). Описи деяких з них включають ще й матеріали черепів (*Monachopsis*, *Devinophoca*, деякі види *Praepusa*), а в описах інших вказано ізольовані кістки з різних місцезнаходжень (*Pachyphoca*, *Praepusa*, *Cryptophoca*, *Pontophoca*). Такий опис з ізольованих кісток без краніальних матеріалів робить переопис цих таксонів достатньо складним. Проте ревізія таксонів справжніх тюленів має бути обережною та враховувати контекст та діагностичні особливості типових матеріалів.

1.3.2 Короткий опис матеріалів тюленів Центрального та Східного Паратетису

Cryptophoca Koretsky and Ray, 1994

Cryptophoca maeotica (Nordmann, 1860) (голотип – стегнова кістка HMZ 1815; типова серія також включає плечову кістку HMZ 1812)

Phoca maeotica Nordmann, 1860

Monatherium maeoticum Trouessart, 1897

Phoca maeotica Toula, 1898

Monatherium maeoticum Trouessart, 1904

Phoca maeotica Alekseev, 1924

Monatherium maeoticum Friant, 1947

Monotherium maeoticum Kellogg, 1922

Monotherium maeoticum Kretzoi, 1941

Monotherium maeoticum McLaren, 1960

Monotherium maeoticum Grigorescu, 1977

Cryptophoca maeotica Koretsky and Ray, 1994

Cryptophoca maeotica Koretsky, 2001

Тюлень відомий з середнього сармата Східного Паратетису (Кишинів, Молдова; Камиш-бурун, Україна; Тобечик, Україна (Koretsky & Ray, 1994. Koretsky, 2001). Голотип – стегнова кістка HMZ 1815, яке морфологічно ідентично стегну NMNHU-P 64-455. Також до цього виду приписують плечові кістки (NMNHU-P 64-455, 64-530, NMNHU-P Nordmann n/a) стегнові кістки та нижні щелепи, більшість матеріалів не асоційовані. Через фрагментарність знахідок цей таксон потребує ревізії і деякими авторами вважається *nomen dubium* (Rule et al., 2024).

Devinophoca Koretsky and Holec, 2002

Devinophoca claytoni Koretsky and Holec, 2002

Devinophoca claytoni Koretsky and Rahmat, 2015

Devinophoca claytoni Rahmat and Koretsky, 2016

Devinophoca claytoni Rahmat and Koretsky, 2018

Devinophoca emryi Koretsky and Rahmat, 2015

Devinophoca emryi Rahmat and Koretsky, 2016

Devinophoca emryi Rahmat and Koretsky, 2018

Рід наразі включає два види *Devinophoca emryi* та *Devinophoca claytoni*. Обидва описані з баденського місцезнаходження Центрального Паратетису – пагорб Бонанза (Bonanza Hill), Словаччина (Koretsky and Holec, 2002; Koretsky and Rahmat, 2015; Rahmat and Koretsky, 2016; Rahmat and Koretsky, 2018), що робить *Devinophoca* sp. найранішими відомими тюленими Паратетису. *Devinophoca claytoni* описана по єдиному черепу, а *Devinophoca emryi* описана по черепу та не

асоційованим посткраніальним кісткам, які були знайдені під час одних розкопок на місцезнаходженні Бонанза (Rahmat and Koretsky, 2016).

Histriophoca alekseevi Koretsky, 2001 (голотип – череп NMNHU-P 40-121). Тюлень відомий з середнього сармата Східного Паратетису, (Кишинів, Молдова) (Koretsky, 2001) за ростральною частиною черепа. У першому опису визначений як *Phoca pontica* (Алексеев, 1924а). Наразі матеріал вважається втраченим або тимчасово недоступним, пряме та детальне порівняння з цим матеріалом було неможливим, і в цій праці для порівняння були використані наявні зображення та описи.

Monachopsis Kretzoi, 1941

Monachopsis pontica (Eichwald, 1850)

Phoca pontica Eichwald, 1850

Phoca pontica Alekseev, 1924

Phoca pontica McLaren, 1960

Monachopsis pontica Kretzoi, 1941

Monachopsis pontica Koretsky, 1987

Monachopsis pontica Koretsky, 1988

Monachopsis pontica Koretsky, 2001

Карликовий тюлень відомий з декількох пізньосарматських місцезнаходжень Керченського півострова (Україна) та Кучукчекмедже (Туреччина). Оригінальний опис зроблений Е. Ейхвальдом (1850) описує серію кісток з мису Ак-Бурун, Керченський півострів, Україна та добре їх ілюструє. Типова серія включає черепну коробку, носову кістку, хребці, ребра, кістки кінцівок. Більша частина лектотипу була втрачена протягом другої світової, тож І. Корецька (2001) визначила як неотип плечову кістку.

Pachyphoca Koretsky and Rahmat, 2013 (NMNHU-P 64-701 та NMNHU-P OF 1210). Рід включає два номінальних види *Pachyphoca chapskii* та *Pachyphoca*

ukrainica. Тюлені відомі з середнього сармата Східного Паратетису (Хомутове, Україна; Жовтокам'янка, Україна; Золота Балка, Україна (Koretsky and Rahmat, 2013)).

Pachyphoca ukrainica Koretsky and Rahmat, 2013 (голотип – плечова кістка NMNHU-P 64-701). Голотипом виду є трохи окатана ліва плечова кістка з місцезнаходження Хомутового, окрім того, там було знайдено і дві променеві кістки. Через типовий матеріал який складається з ізольованої плечової кістки наразі вважається *nomen dubium* (Rule et al. 2024)

Pachyphoca chapskii Koretsky and Rahmat, 2013 (голотип – стегнова кістка NMNHU-P OF 1210). Голотипом є неповна стегнова кістка (без шийки та головки) з місцезнаходження Жовтокам'янка, окрім нього звідти відомі й інші кістки кінцівок (ліктьові, променеві, стегнові, гомілкові, тазові), хребта та ребер. Окрім того, вони були знайдені разом із кістками *Pachyphoca ukrainica*. Через типовий матеріал який складається з ізольованої неповної стегнової кістки наразі вважається *nomen dubium* (Rule et al., 2024)

Phoca bessarabica Simionescu, 1925 (голотип – фрагмент плечової кістки AICUPM SF-3). Тюлень описаний з середньосарматських відкладів Молдови за трьома ізольованими кістками – плечовою AICUPM SF-3, п'ятим плесном AICUPM SF-7 та тазовою кісткою AICUPM SF-5. Один з найбільших тюленів Паратетису. Через фрагментарний типовий матеріал наразі вважається *nomen dubium* (Rule et al. 2024).

Planopusa semenovi Koretsky and Rahmat, 2021 (голотип – передня частина черепа NMNHU-P 64-709). Тюлень, описаний з середнього сармата Східного Паратетису (с. Гриців, Україна) за рostrальною частиною черепа та декількома зубами.

Pontophoca Koretsky and Grigorescu, 2002

Pontophoca sarmatica (Alekseev, 1924) (голотип – стегнова кістка з колекції ОНУ (місцезнаходження не відоме).

Phoca sarmatica Alekseev, 1924

Phoca sarmatica Grigorescu, 1976

Phoca pontica Simionescu, 1925

Pontophoca simionescu Kretzoi, 1941

Pontophoca sarmatica McLaren, 1960

Pontophoca sarmatica Koretsky and Grigorescu, 2002

Тюлень описаний з середнього сармата Молдови за ізольованими кістками кінцівок, з яких особливо виділяється стегнова кістка з гіпертрофованими надвиростками. Через фрагментарність типового матеріалу деякими авторами цей таксон запропоновано вважати *nomen dubium* (Rule et al. 2024).

***Praepusa* Kretzoi, 1941**

Рід включає 6 номінальних видів.

Praepusa pannonica Kretzoi, 1941

Praepusa pannonica McLaren, 1960

Phoca pannonica King, 1964

Голотип – нижня щелепа із першим моляром, паратип – проксимальний фрагмент зрошених гомілкових кісток. Голотип знайдений у сарматських s.s. відкладах Центрального Паратетису біля міста Ерд, Угорщина.

Praepusa magyricus Koretsky 2003 (голотип – плечова кістка SARA V 20890, Старий номер 5394). Тюлень описаний за серією посткраніальних кісток з сарматських s.s. відкладів Угорщини (Центральний Паратетис). Через фрагментарність типового матеріалу деякими авторами цей таксон запропоновано вважати *nomen dubium* (Rule et al. 2024).

Praepusa procaspica (Gadzhiev, 1961) (неотип – майже повна передня кінцівка El-I 1 IPB)

Phoca procaspica Gadzhiev, 1961

Phoca procaspica Gadzhiev, 1997

Phoca procaspica Meladze, 1985

Praepusa procaspica Vanishvili, 2024

Один з найменших описаних з Паратетису тюленів, був знайдений в верхньосарматських відкладах Ельдари (Грузія) (Каспійський басейн).

***Praepusa tarchankutica* Antonyuk and Koretsky, 1984** (голотип - NMNHU-P 64-468)

Praepusa tarchankutica Antonyuk and Koretsky, 1984

Praepusa vindobonensis Koretsky, 2001

Praepusa tarchankutica Rule et al., 2024

Тюлень з середнього сармата Криму, Україна (Антонюк, Корецкая, 1984; Koretsky, 2001). Описано спочатку як окремий вид на основі черепа дорослої тварини NMNHU-P 64-469 та передньої половини скелета ювенільної особини (включаючи череп, лопатку, плечова та ліктьову кістку) (Антонюк, Корецкая, 1984), у 2001 р. був синонімізований із *Praepusa vindobonensis* (Koretsky, 2001). Однак, через повноту голотипу *Praepusa tarchankutica* було запропоновано наразі рахувати *Praepusa tarchankutica* як окремий таксон (Rule et al., 2024), що підтримано в цій праці

***Praepusa vindobonensis* (Toula, 1897)** (лектотип – стегнова кістка NMW SK173)

Phoca viennensis antiqua Blainville, 1842

Phoca viennensis antiqua Kellogg, 1922

Phoca halithensis (sic; lapsus) Alekseev, 1924

Phoca viennensis antiqua Kretzoi, 1941

Phoca holitschensis Brühl, 1860

Phoca holitschensis Trouessart, 1897

Phoca holitschensis Kellogg, 1922

Phoca holitschensis Kretzoi, 1941

Phoca vindobonensis Toula, 1897

Phoca vindobonensis Trouessart, 1904

Phoca vindobonensis Alekseev, 1924

Phoca vindobonensis Bogachev, 1927

Phoca vindobonensis Kretzoi, 1941

Phoca vindobonensis McLaren, 1960

Phoca vindobonensis Ray, 1976

Phoca vindobonensis Grigorescu, 1977

Leptophoca? vindobonensis Ray, 1977

Leptophoca? vindobonensis Savage & Russell, 1983

Phoca vindobonensis Kretzoi, 1941

Phoca vindobonensis Hendey & Repenning, 1972

Phoca vindobonensis McLaren, 1975

Тюлень відомий з сармата s.s. Австрії та з нижнього і середнього сармата Молдови, України, Казахстану, типова колекція з Нюсдорфа включає хребці, кістки верхніх та нижніх кінцівок. Один з найрозповсюдженіших тюленів Паратетису, але потребує ревізії через фрагментований типовий матеріал.

Sarmatonectes sintsovi Koretsky, 2001 (голотип – стегнова кістка PIN 1713/140). Тюлень відомий з середнього сармата Молдови. Приписаний до роду матеріал складається з голотипу, плечової кістки PIN 1713/146 та стегнової кістки PIN 1713/1352. Через неповноту та ізольованість типового матеріалу деякими авторами наразі вважається *nomen dubium* (Rule et al., 2024).

1.4. Пахіостеосклероз скелета у морських ссавців

Протягом переходу до водного способу життя у багатьох груп вторинноводних хребетних часто виникають модифікації кісток (Houssaye, 2009), що сприяє їх контролю плавучості (Ricqlès et al., 2001). Однією з таких модифікацій є пахіостоз – збільшення об'єму кісток, другою є остеосклероз – внутрішнє ущільнення кісткової тканини без зміни форми самої кістки (Nopcsa, 1923). Ці адаптації часто з'являються на початку переходу до водного способу життя для покращення плавучості (Buffrènil and Rage, 1993), і часто зникають на пізніших стадіях для покращення швидкості та маневреності. Але в деяких групах

вони не зникають, як це відбулось у сиренових (de Buffrenil et al., 2010), та у різних морських ссавців Паратетису, які знову розвинули ці модифікації (Dewaele et al., 2022). В деяких тварин одночасно і ущільнюється кісткова тканина, і збільшується об'єм самих кісток. Така комбінація є пахіостеосклерозом, і її можна спостерігати у деяких морських ссавців Паратетису, таких як *Pachyacanthus* sp. та *Pachyphoca* spp. (Dewaele et al., 2022). Так чи інакше, пахіостоз чи остеосклероз спостерігається в більшості тюленів Паратетису (Dewaele et al. 2022), тоді як в інших представників ластоногих він зустрічається не часто. Так остеосклероз можна спостерігати у деяких моржових (*Odobenus* - остеосклеротична верхня щелепа (Kaiser, 1967), та *Valenictus* - остеосклеротичні довгі кістки кінцівок (Deméré, 1994)), а також у деяких особин *Pagophilus groenlandicus* та *Pusa hispida* (Koretsky and Rahmat, 2017).

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ

2.1. Матеріал

Основні матеріали, які використовувались для опису та переопису таксонів:

1) скелет тюленя з нижньосарматських відкладів біля селища Колубаївці, Хмельницька область, Україна (рис. 1.1). Містить фрагмент лопатки, фрагменти плечової кістки, ліктьової та променевої кісток, їх відбитки, фрагменти ребер та хребців.

2) скелет MCFFM V-150, знайдений у 2013 р. в середньосарматському вапняку біля селища Мирзешть, Оргіївського району, Молдова (рис. 1.2), складається з черепа, нижніх щелеп, хребців, ребер, кісток плечових кінцівок (дві неповні лопатки, дві плечові кістки, фрагмент ліктьової кістки, променева кістка, кістки кисті), кісток тазових кінцівок (діафіз стегнової кістки, фрагмент малої гомілки, кістки стопи).

3) матеріали з середньосарматських відкладів Запорізької області (рис. 1.2), що зберігаються у Запорізькому обласному краєзнавчому музеї (Гольдін та ін. 2012).

4) скелет *Monachopsis pontica* FFM 10246, знайдений у верхньосарматських відкладах на мисі Хроні у 2010 р. (рис. 1.3), Керченський півострів, Крим, Україна.

5) екземпляри *Monachopsis pontica*, знайдені у верхньосарматських відкладах на мисі Хроні у 2010-2012 роках, що зберігаються в Інституті зоології НАН України (рис. 1.3).

6) типова серія та інші описані матеріали *Monachopsis pontica* (Koretsky, 2001) із верхньосарматських відкладів Криму, Україна (рис. 1.3), а також не описані раніше кістки з декількох пізньосарматських місцезнаходжень Криму, що зберігаються у ННПМ НАН України (додаток 1).

Попередньо описані матеріали *Monachopsis pontica* складаються з фрагмента черепа, лівої плечової та стегнової кісток (Эйхвальд, 1850), інших кісток з типової серії та інших матеріалів з Керчі (Крим, Україна) (ці екземпляри сфотографував П. Гольдін у 2010 р.), і екземплярів з колекції ННПІМ НАНУ, описаних І. Корецькою (2001: верхня щелепа NMNHU-P 64-516 і плечова кістка (NMNHU-P 64-170) з Узунларського озера, стегнова кістка з місцезнаходження Камиш-Бурун (NMNHU-P 64-405, 64-412), стегнова кістка (NMNHU-P 64-314) з місцезнаходження Киз-Аул (всі місцезнаходження – Крим, Україна).

Попередньо описані матеріали *Pachyphoca* з середньосарматських відкладів України містять голотип *Pachyphoca ukrainica* (плечова кістка NMNHU-P 64-701), голотип *Pachyphoca chapskii* (стегнова кістка NMNHU-P OF 1210), і пахіостеосклеротичні кістки, раніше визначені як *Pachyphoca* spp. з місцезнаходжень Жовтокам'янка та Золота Балка (Koretsky & Rahmat, 2013) (додаток 2).

Матеріали для порівняння складаються з сучасних, так і вимерлих форм (додаток 3). Досліджені матеріали містять екземпляри з колекцій музеїв Австрії, Грузії, Данії, Молдови, Румунії, Словаччини, Угорщини, Швейцарії та України (повний перелік колекцій і екземплярів наведений в додатку 3).

Матеріали викопних тюленів Паратетісу походять з бадену, сармата s. s. Центрального Паратетісу (табл. 2.1) та з конки, раннього, середнього та пізнього сармата Східного Паратетісу (табл. 2.2)

Таблиця 2.1

Тюлені Центрального Паратетісу їх вік та статус.

Регіонарус	Таксон та кількість досліджених екземплярів	Статус, джерело
Сармат s. s.	<i>Praepusa vindobonensis</i> – 2 екз.	<i>Nomen dubium</i> (Rule et al., 2024)
	<i>Praepusa pannonica</i>	Валідний
	<i>Praepusa magyarus</i> – 1 екз.	<i>Nomen dubium</i> (Rule et al., 2024)
Баден	<i>Devinophoca claytoni</i> – 1 екз.	Валідний
	<i>Devinophoca emryi</i> – 10 екз.	Валідний

На додачу, було використано деякі фотографії кісток сучасних тюленів з Idaho Virtual Museum (virtual.imnh.iri.isu.edu). Так, звідти були використані для порівняння зображення кісток кінцівок *Histriophoca fasciata*.

Таблиця 2.2

Тюлені Східного Паратетису їх вік та статус.

Регіонарус	Таксон та кількість досліджених екземплярів	Статус, джерело
Пізній сармат s. l.	<i>Monachopsis pontica</i> – 90 <i>Praepusa procaspica</i> – 1 екз	Валідний (Otriazhyi et al., 2025b) Валідний (Otriazhyi et al., 2025b)
Середній сармат s. l.	<i>Cryptophoca maeotica</i> – 6 екз. <i>Histriophoca alekseevi</i> – 1 екз. <i>Pachyphoca chapskii</i> – 1 екз. <i>Pachyphoca ukrainica</i> – 1 екз. Phocidae indet – 43 екз. Phocidae indet. (Добруджа) – 5 екз. Phocidae indet. (Вишневе) – 20 екз. Phocidae indet. (Куліківка) – 1 екз. <i>Phoca bessarabica</i> – 3 екз. <i>Phoca novorossica</i> <i>Planopusa semenovi</i> – 1 екз <i>Pontophoca sarmatica</i> – 6 екз. <i>Praepusa tarchankutica</i> – 2 екз. <i>Sarmatonectes sintsovi</i> – 2 екз. <i>Paratethyphoca libera</i> – 1 екз.	Валідний (Otriazhyi et al., 2025a) Валідний <i>Nomen dubium</i> (Rule et al., 2024) <i>Nomen dubium</i> (Rule et al., 2024) Потребує визначення Потребує визначення Потребує визначення Потребує визначення <i>Nomen dubium</i> (Otriazhyi et al., 2025a) <i>Nomen nudum</i> (Otriazhyi et al., 2025a) Валідний Валідний (Otriazhyi et al., 2025a) Валідний <i>Nomen dubium</i> (Rule et al., 2024) Валідний (Otriazhyi et al., 2025a)
Ранній сармат s. l.	Phocidae indet. (Колубаївці) – 1 екз. <i>Praepusa</i> sp. (Капаріє) – 1 екз.	Потребує визначення Потребує визначення
Конка	<i>Praepusa</i> sp. (Капаріє) – 4 екз.	Потребує визначення

2.2. Місцезнаходження та вік

2.2.1. Типове місцезнаходження *Monachopsis pontica*

В оригінальному описі таксона (Ейхвальд, 1850) згадано два головних місцезнаходження *Phoca pontica*, і відстань між ними – 3,5 км. Згідно з Е. Ейхвальдом (Ейхвальд, 1850), шари, які містять викопні рештки тюленів, описані як шари залізистих глин із вкрапленнями кристалів селеніту. Ці шари знаходяться між верхніми шарами вапняку в мисі Ак-Бурун, Керченський півострів, Україна, або між шаром сланцюватих глин та мергелем у горі Мітридат, Керч, Україна. Саме з мису Ак-Бурун і походить типова серія. Стратиграфію цього місцезнаходження тільки словесно описано в літературі (Андрусов, 1893, Шнюков, 1981). Друге місцезнаходження – гора Мітридат – стратиграфічно описано Андрусовим (1893). Описані ним шари носії скам'янілостей літологічно схожі з описаними Е. Ейхвальдом (Ейхвальд, 1850) та зазначені як горизонти 3, 4 та 5. Горизонт 3 складається з світло-сірих глин, та двома шарами мергелю, який містить зліпки *Chersonimactra caspia*. Горизонт 4 складається з мергелю, що лежить над світло сірими глинами, які залягають над залізоносними глинами із кристалами селеніту. Горизонт 5 складається з мергелю із *Chersonimactra caspia*. Таким чином, за наявності *Chersonimactra caspia*, ці горизонти можуть бути визначені як пізній сармат (Херсонські відклади). Цей відкритий розріз Гори Мітридат були зруйновані будівельними роботами декілька десятиліть тому і наразі не доступні для перевірки.

Типове місцезнаходження для *Monachopsis pontica* - мис Ак-Бурун, Керченський півострів, Крим, Україна (географічні координати 45.318 N, 36.493 E). Геологічний розріз в оригіналі описаний як «залізисті глини верхнього ярусу моласової формації». Над ними знаходиться шар світло-сірих сланцевих глин, під ним – мергель. Всі ці шари можуть бути датовані пізнім сарматом на основі їх подібності до шарів гори Мітридат, з якої також відомі скам'янілі кістки цього виду. Напрямку ці шари залишаються недатованими і потребують сучасної ревізії.

Окрім того, з літератури відомо 7 місцезнаходжень, з яких було можливо ідентифікувати *Monachopsis pontica*. Усі вони датовані пізнім сарматом чи

меотичним регіоярусом (більш точна стратиграфічна прив'язка наразі неможлива) та здебільшого розташовані на Керченському півострові Криму, Україна, за виключенням єдиного – Кучукчекмедже (Küçükçekmece, Стамбул, Туреччина).

Мис Хроні, Крим, Україна (також це місцезнаходження відоме як Хроня, село Осовіни або Юркіне, приблизні географічні координати 45.439 N, 36.581 E). Місцевий розріз був нещодавно описаний (Bratishko et al., 2023): він складається з послідовності відкладів від середнього сармата до меотісу.

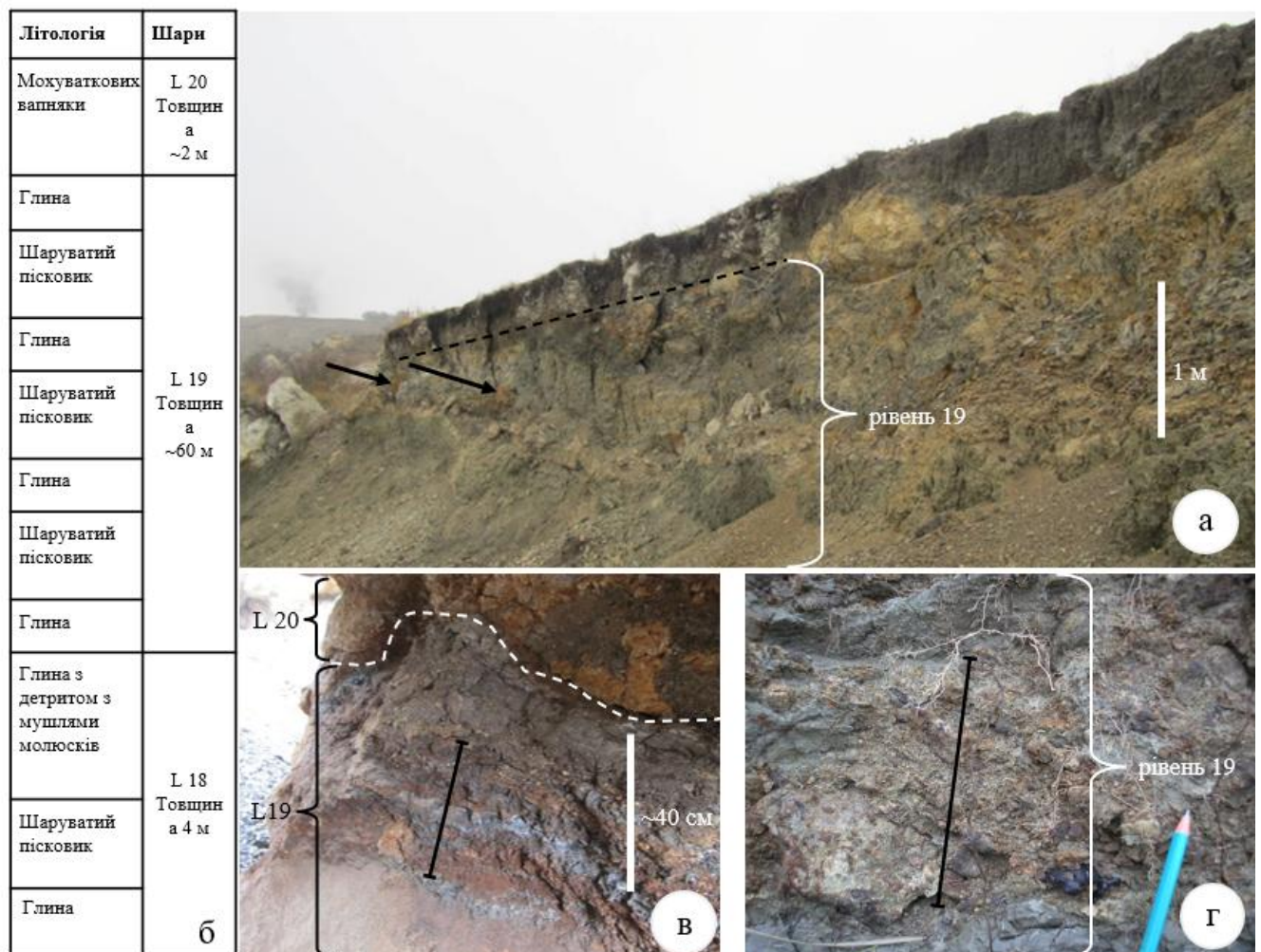


Рис. 2.1. Відклади мису Хроні де досліджені екземпляри *Monachopsis pontica* були знайдені. (а, в, г) шари в яких були знайдені залишки *Monachopsis pontica*, (б) стратиграфічна колонка місцезнаходження Юркіно (частина мису Хроні) з літологією (адаптовано з Bratishko et al., 2023, не масштабовано). (а) Стрілки вказують на ламіновані темно-сірі глини, (в) стовпчик вказує на глини з червоними теригенними відкладами, (г) стовпчик вказує на плитчасто-шаруватий пісковик. Фото зроблені Павлом Гольдіним.

Частина розрізу, яка багата на знахідки *Monachopsis pontica*, належить до верхів пізнього сармата або низів меотичного ярусу (Рівень 19 згідно з Bratishko et al., 2023). Ці шари залягають під глинами з брекчією, або перевідкладені в меотичний горизонт, а саме в теригенні шари між вапняками рифових блоків (рис. 2.1). Рівень 19 дуже високий – до 60 метрів, і він містить *Chersonimactra caspia*. Він складається з сірих шаруватих глин з включенням плитчасто-шаруватих пісковиків (до 10 см). Цей рівень залягає на зеленисто-сірих глинах з включенням пісковиків та черепашками *Chersonimactra caspia* (верхня частина рівня 18, загальна товщина – 4 метри) і під меотичними мохуватковими вапняками (Рівень 20, Bratishko et al., 2023).

Екземпляр СН00-01 був знайдений ex situ на пляжі, в той час, як скелет FFM 10246 був знайдений in situ у відкладах місцевих глин.

Огляд інших пізньосарматських місцезнаходжень наведено в Додатку 4.

2.2.2. Типові середньосарматські місцезнаходження пахіостеосклеротичних тюленів

1. Місцезнаходження: Мирзешть (Mîrzești), Республіка Молдова (точка 1b на рис. 1.2).

Приблизні координати: 47.499 N, 28.999 E. Точне місцезнаходження розрізу, звідки походять описані тут матеріали, наразі не відомо.

Вік та стратиграфія: 12,05-9,90 млн років тому, середній сармат. Екземпляр був знайдений в бессарабському черепашнику, який включав залишки *Potamides taitboutii*, *Obsoletiformes* sp., та *Donax* sp.

2. Місцезнаходження: Гулбочиха (також відома як Hulbocița, Вестернічені, Vesterniceni, Кишинів, Chișinău), Республіка Молдова (Точка 1г на рис. 1.2).

Приблизні координати: 47.0556 N, 28.8575 E.

Вік та стратиграфія: 10.7-9.9 мільйонів років тому, середній сармат згідно з Lazarev et al. (2025) та ґрунтуючись на згадках таксонів: *Sarmatimactra fabreana*, *Sarmatimactra podolica*, та *Plicatiformes fittoni* (Simonov and Zheru, 1961).

3. Місцезнаходження: Жовтокам'янка, Україна (Точка 3 на рис. 1.2).

Приблизні координати: 47.796441 N, 33.827005 E.

Вік та стратиграфія: Середній сармат, ґрунтуючись на наявності згаданих звідси таксонів таких як *Sarmatimactra fabreana*, *Plicatiformes fittoni* (Карлов, 1940). Наразі вік місцезнаходження потребує уточнення та підтвердження, через відсутність задокументованих морських двостулкових молюсків в шарах звідки походять залишки хребетних (Підоплічко 1956). До того ж наявні кістки мають два різних забарвлення – брунатне та сіре – що свідчить про наявність як мінімум двох шарів звідки походять викопні знахідки.

4. Місцезнаходження: Хомутове, Україна (точка 6 на рис. 1.2).

Приблизні координати: 47.254836, 38.137350.

Вік та стратиграфія: І. Корецька та С. Рахмат (Koretsky and Rahmat, 2013), вказують понтійський вік для цього місцезнаходження, що відповідає проміжку від 6.1 до ~5.3 мільйонів років тому (згідно з Matoshko et al., 2023). Враховуючи середньосарматське походження інших знахідок, це місцезнаходження виокремлюється від них, а через відсутність у літературі його геологічного опису, який би включав біостратиграфічно важливі групи, вік потребує критичного перегляду. Через це, в рамках цієї роботи вік знахідок з цього місцезнаходження вважається невідомим.

Інші обговорені в цій роботі середньосарматські місцезнаходження - додаток 5, а матеріали з них представлені в додатку 2.

2.3. Тривимірне сканування поверхні

Більшість матеріалів було відскановано за допомогою 3D сканерів поверхні Artec Space Spider та Artec Eva. Сканер Artec Space Spider було використано для об'єктів менших за 10 см в довжину та частин більших об'єктів, які потребували особливої деталізації (як то зубна система або окремі елементи монтованого скелета). Сканер Artec Eva було використано для об'єктів більших за 10 см в довжину, як то черепа та монтовані скелети. На основі цих сканів було отримано 3D моделі, які були створено в програмах Artec Studio 15 та Artec

Studio 17 за допомогою інструмента «Глобальна реєстрація», і на основі отриманого результату за допомогою алгоритму «точне злиття» із роздільною здатністю 0,3 мм. Текстура на моделі накладалась за допомогою інструменту «Текстура», для зручного оцінювання швів черепа, колекційних номерів та поміток на кістках протягом подальшої роботи.

2.4. Препарування скам'янілостей

Препарування скам'янілих решток проводилось у два етапи.

Перший етап відбувався протягом 2014-2019 років на базі Інституту зоології Академії наук Молдови (з 2014 по 2018 роки – співробітниками музею і у 2019 році – автором). Під час нього виконувались наступні кроки:

Першим кроком рештки хімічно препарували за допомогою 1% оцтової кислоти: екземпляри породи з рештками викладали у ємність і потім заливали кислотою. Рештки перебували в розчині до моменту завершення реакції кислоти із породою. Після цього процес повторювався зі свіжим розчином кислоти. Хімічне препарування продовжувалось до того моменту, як порода перестала реагувати з кислотою. Після того на рештки наносили спиртовий розчин клею «Дракон» для надання їм стійкості, з особливою увагою до місць потенційних зламів. На пізніших етапах препарування для склеювання кісток також застосовували епоксидний клей. Після висихання клею для прибирання матричної породи проводили механічну очистку за допомогою багатофункціонального інструменту «Dremel 3000» із фігурними фрезами по граніту.

Другий етап відбувався протягом 2022-2024 років на базі музею «Jurassica», Поррентруй, Швейцарія. На ньому хімічне препарування проводили за допомогою 10% мурашиної кислоти, рештки занурювались у кислоту на 30-90 хвилин, після якої вона вимивалась із звичайною стоячою водою протягом часу, втричі більшого за час взаємодії решток із кислотою. Хімічне препарування чергували із механічним. Механічне препарування проводили за допомогою пневматичної ручки (pneumatic air scribe). Для закріплення скам'янілостей та надання їм міцності, на сухі рештки наносили 10% ацетоновий розчин Paraloid b72, за можливості оминаючи породу. Його наносили в декілька шарів, після

висихання попереднього, або після очищення від породи нових фрагментів кісток. Крім того, 3% розчин Paraloid b72 використовували у випадках, коли треба було розчинити попередньо нанесені шари Paraloid b72. Для склеювання кісток використовували 40% розчин Paraloid b72.

2.5. Вимірювання

Для промірів кісток кінцівок використовували схему Еріксона і Сторе (Ericson and Storå, 1999), додавши додатковий промір для плечової кістки – довжину дельтоподібного гребеня (додаток 6). Для проміру нижньої щелепи використовували схему Валенсуела-Торо та ін. (Valenzuela-Toro et al., 2024, додаток 7). Для кісток стопи та фаланг пальців вимірювали тільки більшу довжину (додаток 8). Фізичні проміри робили за допомогою електронного штангенциркуля, проміри фотографії (в особливості для кісток з Idaho Virtual Museum) використовували програму Fiji (Schindelin et al., 2012). Тривимірні моделі було виміряно відповідними інструментами в програмі Artec Studio 17.

2.6. Порівняння

В рамках порівняння із сучасними таксонами, було взято скелети як мінімум по одному виду кожного роду Phocinae, порівняння було сфокусоване на будові черепа, плечової, ліктьової, променевої, стегнової кісток (за наявності їх у викопного таксона із яким відбувалось порівняння).

Під час порівняння із викопними видами особливу увагу було приділено справжнім тюленим Паратетісу. Для тих родів, які містять більше одного виду, для порівняння був використаний вид із найповнішим голотипом. В родах в яких голотипом є ізольована кістка, окрім назви наводиться також і інвентарний номер екземпляра для уникнення плутаниці у разі майбутнього переопису таксону.

2.7. Оцінка розмірів тіла

Оцінка довжини тіла основана на ступеневій регресії довжини плечової кістки до довжини тіла (від морди до кінця хвоста). Для регресійного аналізу було використано п'ять видів сучасних справжніх тюленів - *Erignathus barbatus*,

Cystophora cristata, *Histiophoca fasciata*, *Pusa hispida* та *Phoca vitulina*. Крім того, до аналізу було додано молоду особину *Cystophora cristata* як приклад невеликого тюленя, розміром із найменших представників вимерлих справжніх тюленів. Також виміряно довжину змонтованого скелета *Monachopsis pontica* FFM 10246. В рамках аналізу було розраховано очікувану довжину тіла карликових міоценових тюленів *Monachopsis pontica*, *Australophoca changorum*, *Batavipusa neerlandica* MAB 3789, *Nanophoca vitulinoides*, *Praepusa boeska* MAB 4686, та *Praepusa procaspica*, а також більших за розміром справжніх тюленів Паратетису - таких як *Pachyphoca chapskii* та *Pachyphoca ukrainica*. Розрахунок регресії проведено в програмі Past 4.10

2.8. Філогенетичний аналіз

В рамках філогенетичного аналізу було використано два набори даних: морфологічний та молекулярний.

Морфологічний набір даних складається з 92 ознак та 35 таксонів. За основу була взята матриця запропонована Девеле та співавторами (Dewaele et al., 2017; Dewaele et al., 2018). Ознаки 89 та 90 були взяті з монографії І. Корецької (Koretsky, 2001), а ознаки 91 (наявність чи відсутність надорбітального відростка лобної кістки) та 92 (наявність чи відсутність на нижній щелепі виступ підборіддя) були додані автором (додаток 9). Окрім того, з матриці, запропонованої Л. Девеле та співавторами (Dewaele et al., 2017, 2018), були виключені таксони зі збереженими менше ніж 15 ознаками (*Praepusa boeska*, *Praepusa rannonica*). До морфологічної матриці автором було додано *Monachopsis pontica*, голотип *Paratethyphoca libera* (скелет MCFFM V-150) і голотип *Pachyphoca ukrainica* (плечова кістка NMNHU-P 64-701) (додаток 10). Для додаткового аналізу в матрицю *Paratethyphoca libera* було також додано тазову кістку тюленя NMNHU-P OF 1207 (за деталями дивись підрозділ 7.2 та додаток 10).

Генетичний набір даних містить набір з чотирьох генів запропонованих Т. Л. Фултон та К. Стробек (Fulton and Strobeck, 2010) та включає FLVCR1, PNOС,

RAG1, RAG2. В рамках філогенетичного аналізу були використані гени сучасних таксонів, які наявні на GenBank (Benson et al., 2013) (табл. 2.3).

В рамках філогенетичного аналізу було використано два підходи – аналіз максимальної парсімонії та баєсівський метод (аналіз загальних доказів з моделлю fossilised birth-death).

Таблиця 2.3

Нуклеотидні послідовності для філогенетичного аналізу. FLVCR – ген клітинного рецептору вірусу котячої лейкемії типу C; RAG – Ген білка активатора рекомбінази. [a] – Fulton and Strobeck, 2009, [b] – Arnason et al., 2006.

	FLVCR1	Prepronocicepti	RAG 1	RAG 2
<i>C. cristata</i>	GU167790.1 [a]	GU167825.1 [a]	GU167840.1 [a]	GU167855.1 [a]
<i>E. barbatus</i>	GU167791.1 [a]	GU167826.1 [a]	GU167841.1 [a]	GU167856.1 [a]
<i>Ha. grypus</i>	GU167793.1 [a]	GU167828.1 [a]	GU167843.1 [a]	GU167858.1 [a]
<i>Hy. leptonyx</i>	GU167800.1 [a]	GU167835.1 [a]	GU167850.1 [a]	GU167865.1 [a]
<i>Hi. fasciata</i>	GU167798.1 [a]	GU167833.1 [a]	GU167848.1 [a]	GU167863.1 [a]
<i>L. carcinophaga</i>	GU167801.1 [a]	GU167836.1 [a]	GU167851.1 [a]	GU167866.1 [a]
<i>Le. weddellii</i>	GU167802.1 [a]	GU167837.1 [a]	GU167852.1 [a]	GU167867.1 [a]
<i>Mi. leonina</i>	-	XM035023169.1 [b]	-	-
<i>Mo. monachus</i>	GU167449.1 [a]	GU167516.1 [a]	-	GU167569.1 [a]
<i>O. rossii</i>	GU167799.1 [a]	GU167834.1 [a]	GU167849.1 [a]	GU167864.1 [a]
<i>Pu. caspica</i>	GU167797.1 [a]	GU167832.1 [a]	GU167847.1 [a]	GU167862.1 [a]
<i>Pa. groenlandicus</i>	GU167792.1 [a]	GU167827.1 [a]	GU167842.1 [a]	GU167857.1 [a]
<i>Pu. hispida</i>	GU167794.1 [a]	GU167829.1 [a]	GU167844.1 [a]	GU167859.1 [a]
<i>Ph. vitulina</i>	GU167795.1 [a]	GU167830.1 [a]	GU167845.1 [a]	GU167860.1 [a]
<i>Pu. sibirica</i>	GU167437.1 [a]	GU167504.1 [a]	GU167529.1 [a]	GU167557.1 [a]

Аналіз максимальної парсімонії був зроблений з використанням спеціалізованої програми TNT 1.6 (Goloboff and Morales, 2023). В рамках цього аналізу ми використовували тільки морфологічний набір даних. Для філогенетичної позиції сучасних таксонів було використано обмежене

(constrained) молекулярне дерево Т. Фултон та К. Стробек (Fulton and Strobeck, 2010) із *Otaria flavescens* в якості аутгрупи. Налаштування вагнерівського дерева: 10000 ітерацій, зі збереженням 10 дерев з кожної, та увімкнутою функцією неявне зважування (implied weighting) ($k=3$). Було використано Функцію возз'єднання дерев (Tree bisection reconnection) як алгоритму заміни (swapping algorithm) і налаштування заміни існуючих дерев було увімкнено. Результати було виведено як різницю частот – GC. Ми використали модуль STATS.RUN для отримання індексу узгодженості та індексу утримання.

Аналіз загальних доказів (Total evidence analysis) (Ronquist et al., 2012) з моделлю fossilised birth-death (Heath et al., 2014) було зроблено за допомогою BEAST 2.5 (Bouckaert et al., 2019) та з використанням пакетів sampled-ancestor 1.1.3 (Gavryushkina et al., 2014) та morph-models 1.0.2 (<https://github.com/CompEvol/morph-models>). В якості моделі сайту для морфологічної частини датасету було використано модель Lewis Mk без гамма варіації. Для молекулярної частини було використано чотири категорії для моделі гамма варіації з очікуваним параметром Shape. Для обох наборів даних я обрав модель Relaxed Clock Log Normal (Drummond et al., 2006). Було використано модель народження-смерті вимерлих організмів для апіорного розподілу дерев (tree prior distribution) з початковим значенням 0,05 для темпів диверсифікації. Параметр Rho був передбачений. Довжина ланцюга Маркова була встановлена на 15 мільйонів поколінь з записом через кожні 1000 дерев. Для перевірки досягнення конвергенції аналіз було повторено двічі і візуально порівняно у Tracer (Rambaut et al., 2018) для всіх параметрів. Отримані дерева було описано в TreeAnnotator 2.7.7.

2.9. Геометрична морфометрія

Для порівняння форм плечових та стегнових кісток використано тривимірну геометричну морфометрію, а саме узагальнений прокрустів аналіз в програмному забезпеченні 3D slicer (Fedorov et al. 2012) та його модулі

SlicerMorph (Rolfe et al., 2021). Для плечової кістки було використано дві групи міток (landmarks). Перша складається з 19 традиційних міток, що відмічають найголовніші анатомічні точки кістки (дивись рис. 2.2 та додаток 11). Друга група складається з 15 напівміток (semilandmarks), які рівномірно розподілені по краніальній стороні плечової кістки, описуючи форму дельтоподібного гребеня від великого горбка до блока плечової кістки (рис. 2.2).

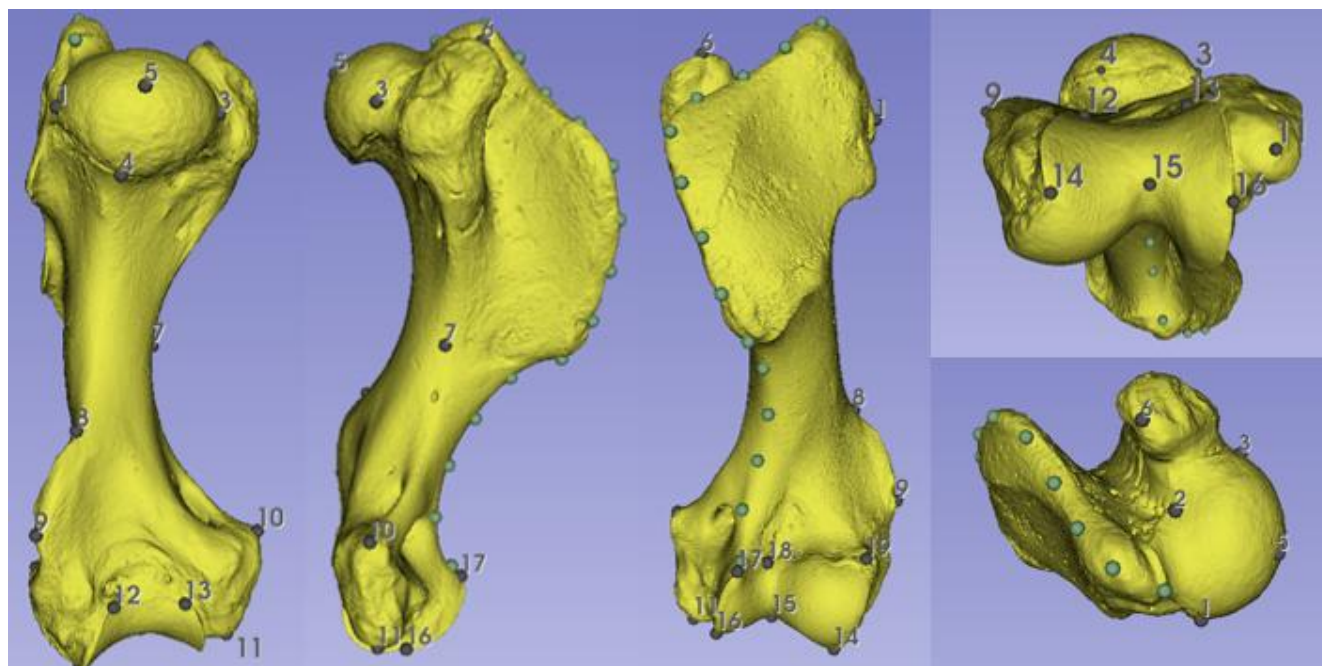


Рис. 2.2. Мітки плечової кістки, які використані в узагальненому прокрустовому аналізі на прикладі *E. barbatus*. Сірі мітки – 19 традиційних міток, які відмічають основні анатомічні точки кістки; Зелені мітки – 15 напівміток, які рівномірно розподілені по кривій від великого горбка по дельтоподібному гребню до блоку плечової кістки.

Для стегнової кістки запропоновано 19 традиційних міток, що описують основні анатомічні точки кістки (рис. 2.2 та додаток 12). На додачу також було використано два набори з 15 напівміток. Перший описує латеральний край стегнової кістки від дистального краю більшого вертлюга до дистального краю латерального надвиростку. Другий набір напівміток описує медіальний край стегнової кістки від найтоншої точки діяфіза до дистального краю медіального надвиростку. У кінцевому аналізі ми не використовували мітки стегнової кістки

16-19, які описують голівку стегнової кістки. Це було зроблено для того, щоб включити в аналіз голотип *Pachyphoca chapskii* NMNHU-P OF 1210.

Список матеріалів, використаних для аналізу наведено в додатку 13.

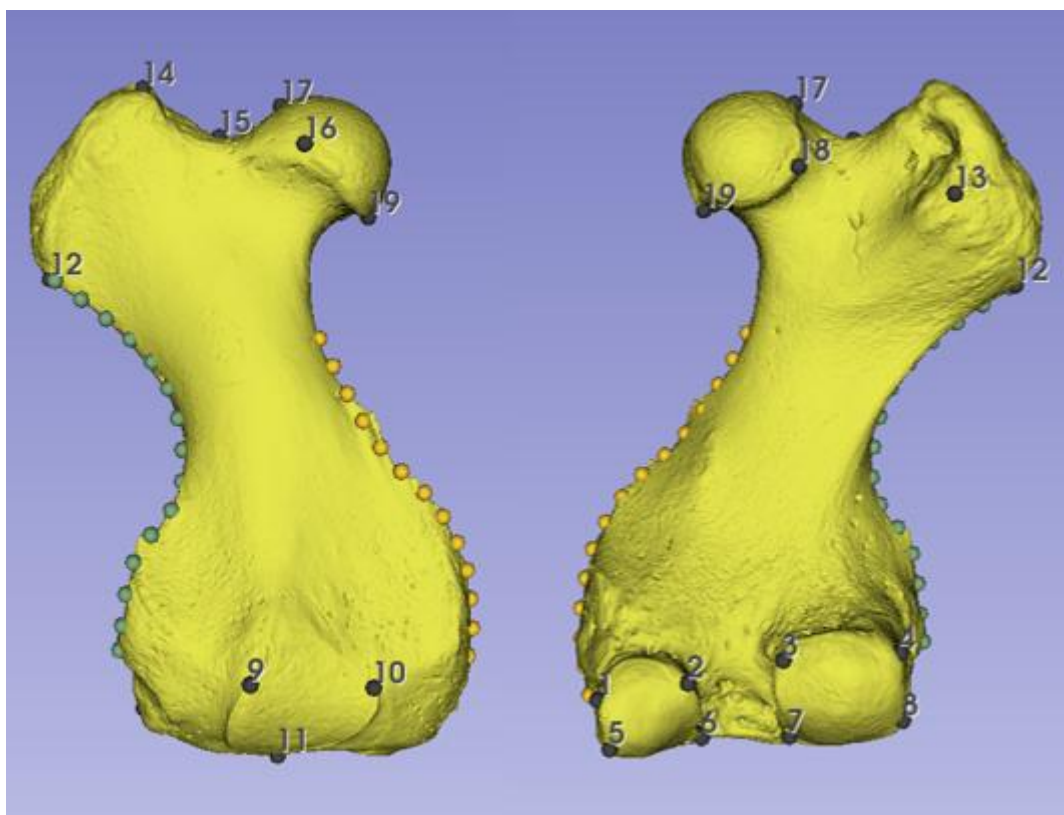


Рис. 2.1. Мітки стегнової кістки, які використані в узагальненому Прокрустовому аналізі на прикладі *E. barbatus*. Сірі мітки – 19 традиційних міток, що відмічають головні анатомічні точки стегнової кістки. Зелені мітки – 15 напівміток, які рівномірно розподілені по латеральному краю стегнової кістки від дистального краю великого вертлюга до дистального краю латерального надвиростку. Жовті мітки – 15 напівміток, рівномірно розподілені по медіальному краю стегнової кістки від найвужчої точки діафіза до дистального краю медіального надвиростку.

РОЗДІЛ 3

КАРЛИКОВИЙ ТЮЛЕНЬ З ПІЗНЬОГО САРМАТА УКРАЇНИ, *MONACHOPSIS PONTICA*

Monachopsis pontica був найпершим видом тюленя, описаним з Паратетису. Е. Ейхвальд (Эйхвальд, 1850) описав його як *Phoca pontica*, взявши за основу краніальні (зокрема носові кістки) і посткраніальні елементи (хребці, кістки кінцівок) та зуби, які були знайдені на мисі Ак Бурун Керченського півострова (Україна). Приналежність кісток до індивідуума не відома, але всі кістки знаходяться в одній розмірній категорії, мають схожі відмінні морфологічні риси, подібні особливості збереженості та фосилізації, та походять з одного місцезнаходження та шарів одного віку, з яких жодний інший таксон справжніх тюленів не був знайдений та описаний з 1850 року. Внаслідок цього ці кістки скоріше за все належать до єдиного виду. Інші автори розширили опис виду на основі нових знахідок. Так, О. К. Алексєєв (Алексеев, 1924а) описав ростральну частину черепа на основі нової знахідки та спробував ілюстративно об'єднати її з черепною коробкою з праці Е. Ейхвальда (Эйхвальд, 1850). А. Малік і Г. Нафіз (Malik and Nafiz, 1933), в праці, присвяченій міоценовій фауні Кучукчекмедже, Туреччина, також згадують краніальний матеріал *Ph. pontica*. М. Крецой (Kretzoi, 1941) на основі *Ph. pontica* виводить новий рід – *Monachopsis*. А. Кірпи́чников (Кирпичников, 1964) порівняв скелет *Monachopsis pontica* із *Pusa caspica*, але в цій публікації відсутні як ілюстрації, так і колекційні номери кісток. І. Корецька (Корецкая, 1987, 1988) на основі наявних морфотипів стегнової та плечової кістки описує статевий диморфізм в посткраніальних кістках *Monachopsis pontica*, а також розширює опис виду на основі новознайденної частини верхньої щелепи. Також І. Корецька (Koretsky, 2001) зробила огляд історії вивчення *Monachopsis pontica*, підсумувала попередні описи, переглянула частину типової серії, та повідомила, що з неї залишилась тільки одна ліва плечова кістка, яку було обрано як неотип. Також, П. Гольдін у 2010 році ідентифікував і інші фрагменти типової серії в тому числі і фрагменти черепа, як детальніше зазначено нижче. Таким чином, *Monachopsis pontica* є серед тих небагатьох тюленів Паратетису, чий

перший опис оснований не тільки на ізольованих посткраніальних кістках, але в тому числі і на краніальному матеріалі. В цілому, на основі цього опису та ілюстрації (Эйхвальд, 1850) та опублікованих дослідженнях типового матеріалу, можна зробити висновок, що *Monachopsis pontica* відрізняється малим розміром тіла, одним з найменших серед всіх справжніх тюленів, довгою та вузькою носовою кісткою, короткими та потовщеними плечовими та стегновими кістками.

В першому описі та пізніших публікаціях краніальний матеріал згадується досить поверхнево, але нові, повніші знахідки з верхньосарматських відкладів Керченського півострова дозволили переглянути старі екземпляри та оновити родовий опис із новими даними та ілюстраціями зубної системи та морфології ростральної частини черепа. Цей новий краніальний матеріал дозволив висунути гіпотези щодо екології *Monachopsis pontica* та його розташування на філогенетичному дереві ластоногих. Огляд попередніх знахідок та опис нових дозволив показати географічне розповсюдження *Monachopsis pontica* та зробити припущення щодо його екології під тиском кризових умов - зменшення акваторії Паратетісу, змін солоності та деградації місцевої екосистеми.

3.1. Систематична палеонтологія

Родина Phocidae Gray, 1821

Підродина Phocinae Gray, 1821

Рід *Monachopsis* Kretzoi, 1941

Типовий і єдиний вид *Monachopsis pontica* (Eichwald, 1850)

Синоніми:

Phoca pontica Eichwald, 1850

Phoca pontica Alekseev, 1924

Phoca pontica Malik and Nafiz, 1933

Monachopsis pontica Kretzoi, 1941

Monachopsis pontica McLaren, 1960

Phoca pontica Chiriac and Grigorescu, 1975

Phoca pontica Grigorescu, 1976

Monachopsis pontica Koretsky, 1987

Monachopsis pontica Koretsky, 1988

Monachopsis pontica Koretsky, 2001

3.2. Типові екземпляри

Перший опис *Monachopsis pontica* оснований на типовій серії кісток, знайдених на місі Ак-Бурун та переданих Е. Ейхвальду (Эйхвальд, 1850). Ця серія складається з черепної коробки з фрагментом лівого барабанного пухиря, ікла, премолярів, фрагменту лопатки, плечової, ліктьової, променевої кістки, фрагмента крижа, таз, стегнової кістки, фрагмента великої гомілки, хребців, таранної, п'яткової, кубоподібної, передплюсн та фаланг пальців. В оригінальному описі також згадується носова кістка, яка не була проілюстрована. Е. Ейхвальд не зазначає чи належали кістки одному індивіду, чи декільком. До того ж Е. Ейхвальд не визначив, які кістки з серії є голотипом, тож Я. МакЛарен (McLaren, 1960) в своїй праці обрав фрагмент черепної коробки як лектотип, який він не вивчав особисто; він скористався для цього ілюстрацією з праці Е. Ейхвальда (Эйхвальд, 1850). Цей лектотип І. Корецька (Koretsky, 2001) зазначила як знищений під час Другої світової війни й більшість типової серії визначила як втрачену, за виключенням лівої плечової кістки, яку визначила як неотип через його приналежність до типової серії, типового місцезнаходження та наявність ілюстрації цієї кістки в оригінальній публікації Е. Ейхвальда (Эйхвальд, 1850; Eichwald, o: зображення 13, №17). В 2010 році П. Гольдін виявив частину типової серії, яка містила фрагменти черепа (в тому числі частину черепної коробки та барабанний пухир), хребці, плечову кістку, променеву кістку, фрагменти ліктьової кістки, стегнової кістки та великої гомілки. Таким чином, частина типової серії може бути використана з таксономічною та номенклатурною метою. Враховуючи що майже за 175 років з типового місцезнаходження не знайдено і з типової серії не визначено іншого таксону та всі кістки мають єдину розмірну категорію, морфологічні особливості та стан збереженості, вважатимемо, що вся типова серія належить до єдиного виду не зважаючи на відсутність інформації

про приналежність цих кісток до єдиного екземпляра. Враховуючи наявні ілюстрації та опис, фрагментарний череп все ще є лектотипом (McLaren, 1960), попри його сильне руйнування. Відповідно, попри думку Дж. Рула та ін. (Rule et al., 2024), *Monachopsis pontica* залишається валідною назвою.

3.3. Уточнений діагноз

Monachopsis pontica відрізняється від усіх відомих Phocinae дуже тонкою задньою. частиною носової кістки (7,5% від ширини рострума), довгою верхньощелепною частиною рострума – співвідношення DNFO/RH дорівнює 195%, вентральний край виличної дуги з передньої сторони розміщена вище за рівень альвеол (а не на одному рівні з ним). До того ж він відрізняється довгим дельтоподібним гребенем плечової кістки, що сягає аж вінцевої ямки (Koretsky, 2001). Довгий дельтоподібний гребінь (довший за половину кістки) також присутній у декількох тюленів підродини Monachinae таких як *Virginiphoca maguari* (голотип – плечова кістка USNM 639750), *Auroraphoca atlantica* (голотип – плечова кістка USNM 181419), та *Homiphoca*, і в іншого тюленя підродини Phocinae з Паратетісу *Cryptophoca maeotica* (плечова кістка NMNHU-P 64-530). *Monachopsis pontica* має відросток *pronator teres* променевої кістки розташований дистально (а не проксимально).

Також *Monachopsis pontica* відрізняється від усіх відомих тюленів підродини Phocinae за виключенням *Histriophoca fasciata* розміром четвертого премоляра, який приблизно дорівнює розміру першого моляра. Він також відрізняється від усіх тюленів підродини Phocinae окрім *Hi. fasciata* та *Pusa sibirica* здутим піднебінним відростком верхньощелепної кістки (Koretsky, 2001). Він відрізняється від всіх тюленів підродини Phocinae (окрім *Hi. fasciata*, *Pagophilus groenlandicus* і *Erignathus barbatus*) тим, що його великий горбок плечової кістки вище за проксимальний рівень головки плечової кістки. Водночас *Monachopsis pontica* має деякі синапоморфії з сучасними Phocinae, які відрізняють його від інших неогенових справжніх тюленів: сильне розширення барабанного пухиря, малий горбок плечової кістки вище проксимального рівня головки

(дивись також Koretsky, 2001); сильно викручене крило клубової кістки (відмінне від *C. cristata* та *E. barbatus*); та сильно зменшений міжвертлюжний гребінь стегнової кістки (відмінне від *E. barbatus*). Також нові знахідки демонструють, що верхній четвертий премоляр та верхній перший моляр – двокореневі, та між ними присутня діастема (що відрізняється від діагнозу за Koretsky, 2001) (Otriazhyi et al., 2025b).

Діагноз виду. Такий самий, як і для роду.

3.4. Опис

Оригінальний опис. Опис Е. Ейхвальда (1850) здебільшого був сфокусованим на загальному описі морфології без особливих деталей за рідкісним виключенням. Серед таких деталей була також згадана довга та тонка носова кістка (не проілюстрована) і моляри, які мають тупо-трикутні коронки, а корені товсті (4,5 мм) та короткі (6,8 мм).

Череп. Череп SN00-01 (рис. 3.1) складається з рострума (в тому числі передньощелепної, верхньощелепної та носової кісток), очницею (лобна, слъзова та піднебінна кістки), переднього краю виличної кістки, та певної кількості коренів верхньощелепних зубів. Передня частина черепа SN00-01 (з переднього краю рострума до черепної коробки) має довжину 9,7 см. Рострум тонший та видовженіший ніж у більшості сучасних представників родини Phocidae. Латеральний кут лицьової частини черепа (кут між зубним рядом та носовою кісткою) достатньо малий – $\sim 25^\circ$. Дорсальний кут рострума (кут що утворюють латеральні краї верхньощелепної кістки в виді згори) $\sim 36^\circ$ (додаток 14). У виді збоку краї носового отвору увігнуті. Череп має ледь помітні міжверхньощелепні та міжлобні шви, в наслідок чого череп належав до дорослої тварини із сформованим черепом (рис. 3.1) (Rager et al., 2014).

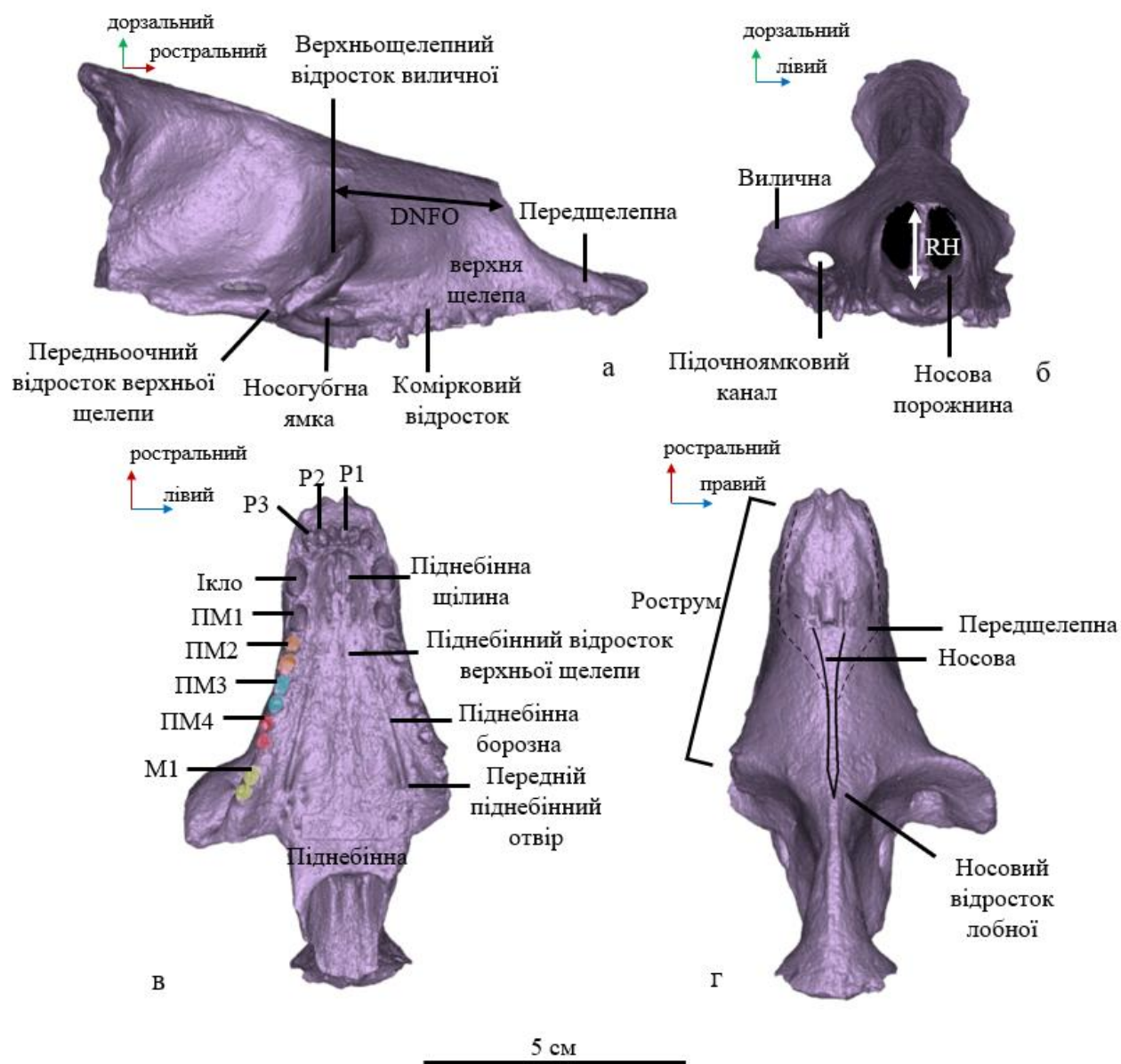


Рис. 3.1. Тривимірна модель черепа *Monachopsis pontica* SN00-01. Вид (а) з боку, (б) спереду, (в) знизу та (г) згори.

Верхньощелепна кістка. Верхньощелепна кістка SN00-01 має невелике здуття на своїй латеральній стороні. Підочний отвір розташований задньолатерально, каудальний край отвору видно в виді зі спини, її найбільший діаметр дорівнює 5.5 мм та розташований горизонтально, в той час, як найменший дорівнює 3.7 мм. Підочний канал розташований на рівні першого моляра. Піднебінний відросток розширюється ззаду, це розширення починається на рівні першого премоляра і формує випуклу поверхню піднебіння і заглиблення біля шва обох верхніх щелеп. Піднебінна щілина розташована на

рівні ікла. міжрізцевий шов і піднебінна борозна верхньої щелепи сильно виражені. Піднебінна борозна більш виражена біля переднього піднебінного отвору, який розташований на рівні із першим моляром. Латеральна борозна не глибока. Носогубна ямка вузька і глибока та розташована на рівні з четвертим премоляром та каудальніше від першого моляра на передочного відростку верхньої щелепи.

Носова кістка. Носова кістка тонша за мінімальну міжочну ширину і розширюється в своїй ростральній третині. Задній край розташований позаду від підочного каналу. Кістка досягає передній чверті міжорбітального сегменту черепа (у SN00-01). Задній край носової кістки має загострену форму.

Лобова. Міжорбітальна зона черепа вузька, її найменша ширина дорівнює всього 6.6 мм та розташована в передній частині міжорбітальної зони. Надорбітальний відросток лобової не розвинений.

Вилична. Передній край виличної кістки розташований на рівні діастеми між четвертим премоляром та першим моляром верхньої щелепи.

Барабанний пухир. Барабанний пухир FFM 10246 має сильно розвинене розширення, а заднє відкриття сонного каналу слабо видимий у виді знизу (рис. 3.2). Зовнішній завитковий отвір відсутній. При виді знизу на з'єднанні барабанної та основної потиличної кісток не видно кам'янистої кістки.

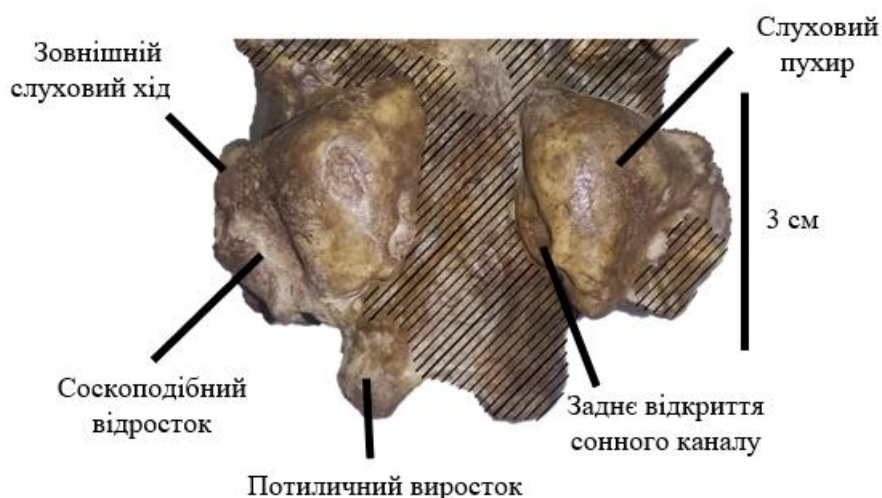


Рис. 3.2. Барабанні пухирі *Monachopsis pontica* FFM 10246, вид знизу, штрихування – реконструкція.

Нижня щелепа. У виді зі спини, нижня щелепа FFM 10246 пряма (рис. 3.3). У виді збоку, тіло нижньої щелепи поступово розширюється від переднього краю і досягає максимум на рівні четвертого премоляра (20 мм), позаду від якого кістка має майже однакову ширину аж до кінця збереженого фрагмента. Виступ підборіддя розвинений. Другий підборідний отвір знаходиться під першим коренем другого премоляра, а третій підборідний отвір знаходиться під третім премоляром. Вінцевий відросток і інші проксимальні частини кістки не збережені.

Зубна система. *Monachopsis pontica* SN00-01 має три верхні різці, число нижніх невідомо. Кожна щелепа має ікло, чотири премоляри і єдиний моляр. Премоляри направлені паралельно до зубного ряду. Верхня щелепа (NMNHU-P 64-516) має редуковану діастему між премолярами ($\frac{1}{3}$ кореня премоляра), в той діастема SN00-01 виражена ($\frac{2}{3}$ кореня премоляра) (рис. 3.3). Діастема між четвертим премоляром та першим моляром у обох екземплярів приблизно вдвічі більша за діастему між третім та четвертим премолярами.

Зуби. Ґрунтуючись на верхній щелепі SN00-01, альвеола третього різця присутня і в 1,3 рази більша за альвеолу другого різця. Альвеоли різців поперечно стиснуті. Альвеола ікла має вдвічі більший діаметр за альвеолу третього різця. Перший верхній премоляр має один корінь і трошки менший за другий премоляр. Другий, третій та четверті премоляри та моляр мають два корені. Четвертий премоляр і моляр та їх альвеоли однакові і за розміром (рис. 3.3). Згідно з І. Корецькою (Корецкая, 1988), єдиний корінь, що залишився в щелепі, належить до першого премоляра, а четвертий премоляр та перший моляр NMNHU-P 64-516 мають по одному кореню. Під час перевірки матеріалу виявлено, що корінь належить другому премоляру, а не першому, в той час, як четвертий премоляр має два корені, а альвеолярний відросток верхньої щелепи із першим моляром частково надламаний в місці, де мав би бути другий корінь першого моляра, тож наявність другого кореня першого моляра NMNHU-P 64-516 залишається невідомим (рис. 3.3). Тим не менш, обидва опрацьовані екземпляри NMNHU-P 64-516 і SN00-01 показують, що *Monachopsis pontica* мав двокореневі четверті премоляри.

Зубні коронки добре збережені на премолярах та молярі нижньої щелепи FFM 10246 і мають конічну форму головного вістря. Головне вістря знаходиться на латеральній частині зубної коронки і має вдвічі меншу довжину ніж сама зубна коронка (додаток 7) та знаходиться на плоскому плато жувальної поверхні. Язиковий пояс відсутній і емаль гладенька, а не горбиста (рис. 3.3). Ізольовані премоляри SN05 мають подібну форму, і другий премоляр SN05 має кіль на обох краях – передньому та задньому.

Стертість зубів. Деякі з досліджених фрагментів *Monachopsis pontica* мають стерті до коренів зуби. Так SN00-01 має задні корені другого та третього лівих премолярів, обидва корені правого четвертого премоляра та передній корінь правого четвертого премоляра. Усі корені мають пласку, на одному рівні в усіх премолярах, стерту поверхню, через що я вважаю, що вони були стерті протягом життя тварини, а не після її смерті та були пошкоджені протягом фосилізації або через тафонімічні процеси. Однак, зубна емаль також має інші пошкодження, такі як тріщини, маленькі круглі сколи, які скоріше за все з'явилися саме через тафонімічні процеси. Через ці пошкодження важко сказати чи залишилися якісь пошкодження на поверхні емалі, які утворилися протягом життя. Єдиний корінь другого премоляра NMNHU-P 64-516 також має пласку поверхню (рис. 3.3)

Хребці (FFM 10246, рис. 3.4).

Шийні. Поперечний отвір атланта видимий в виді ззаду, і поперечний відросток косо направлений в виді збоку. Епістрофей має добре розвинений нейральний відросток, який стає вищим в каудальному напрямку. Остистий та поперечний відростки інших шийних хребців – малі.

Грудні. Остисті відростки передніх грудних хребців довгі (до 1,8 разів довші за ширину тіла хребця). Поперечний відросток латерально направлений. Задні грудні хребці мають низькі остисті відростки (приблизно 60% від ширини тіла), їх поперечний відростки направлені каудально.

Поперекові. Остистий відросток поперекових хребців низький (не вище за висоту тіла хребця).

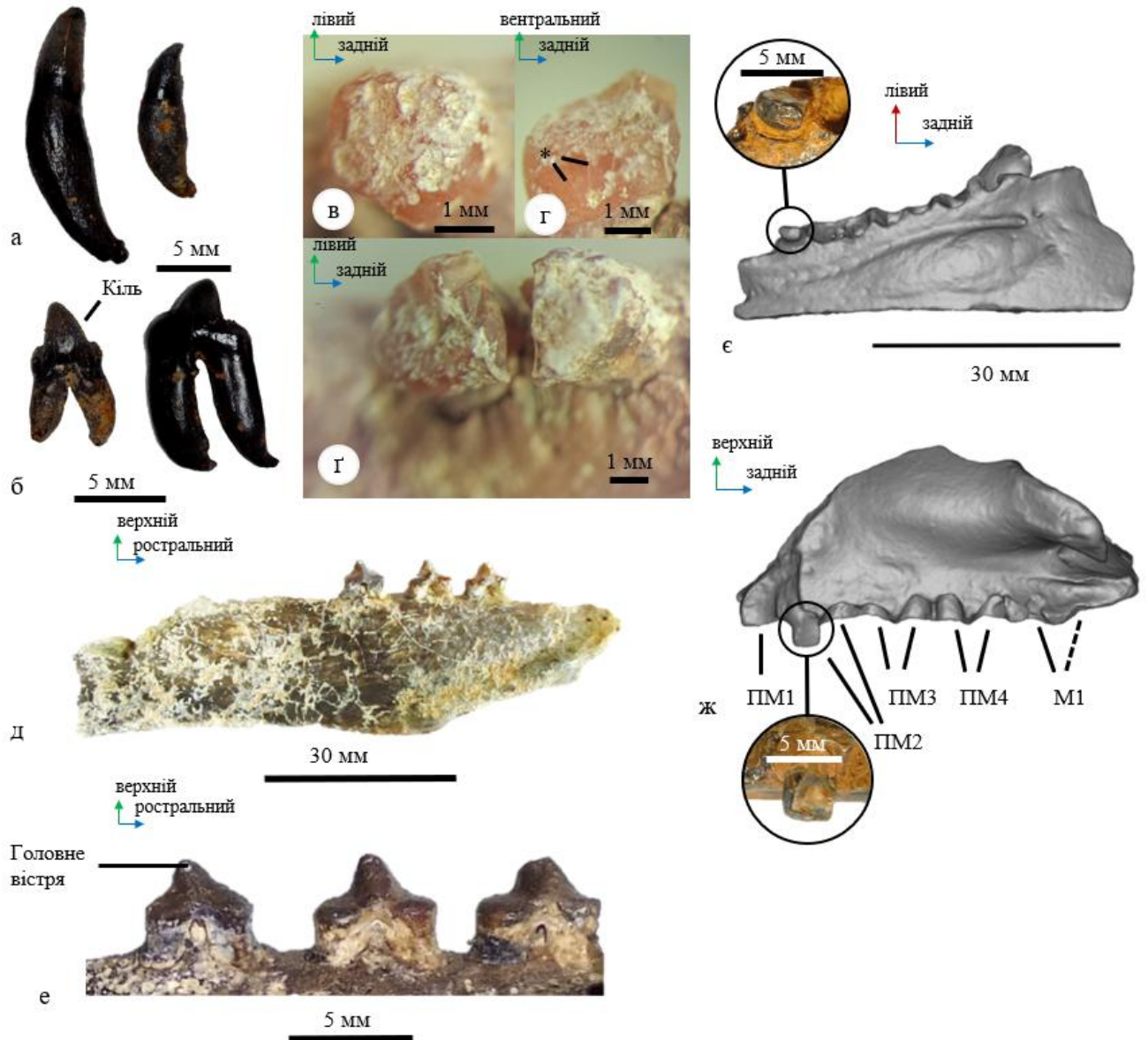


Рис. 3.3. Зубна система *M. pontica*. (а) ікло та третій різець CH05, вид з боку; (б) другий та, можливо, четвертий малі кутні зуби CH05 *M. pontica*, лабіальний вид; (в, г, г) стирання зубів *M. pontica* (CH00-01) (фото зроблено Світозаром Давиденко); (в) емальна поверхня дистального кореня PM3; (г) емальна поверхня ближнього кореня PM4, лінгвальний вид; (г) емальна поверхня PM4; (д) нижня щелепа FFM 10246, медіальний вид; (е) третій та четвертий малі кутні зуби та перший великий кутній зуб нижньої щелепи (FFM 10246, медіальний вид). (є) верхня щелепа *M. pontica* NMNHU-P 64-516 із збільшеним зображенням кореня PM2** (вид збоку); (ж) верхня щелепа *M. pontica* NMNHU-P 64-516 збільшеним зображенням кореня PM2** (вентральний вид). *Пошкодження зуба post mortem. **фото зроблені Дмитром Івановим.

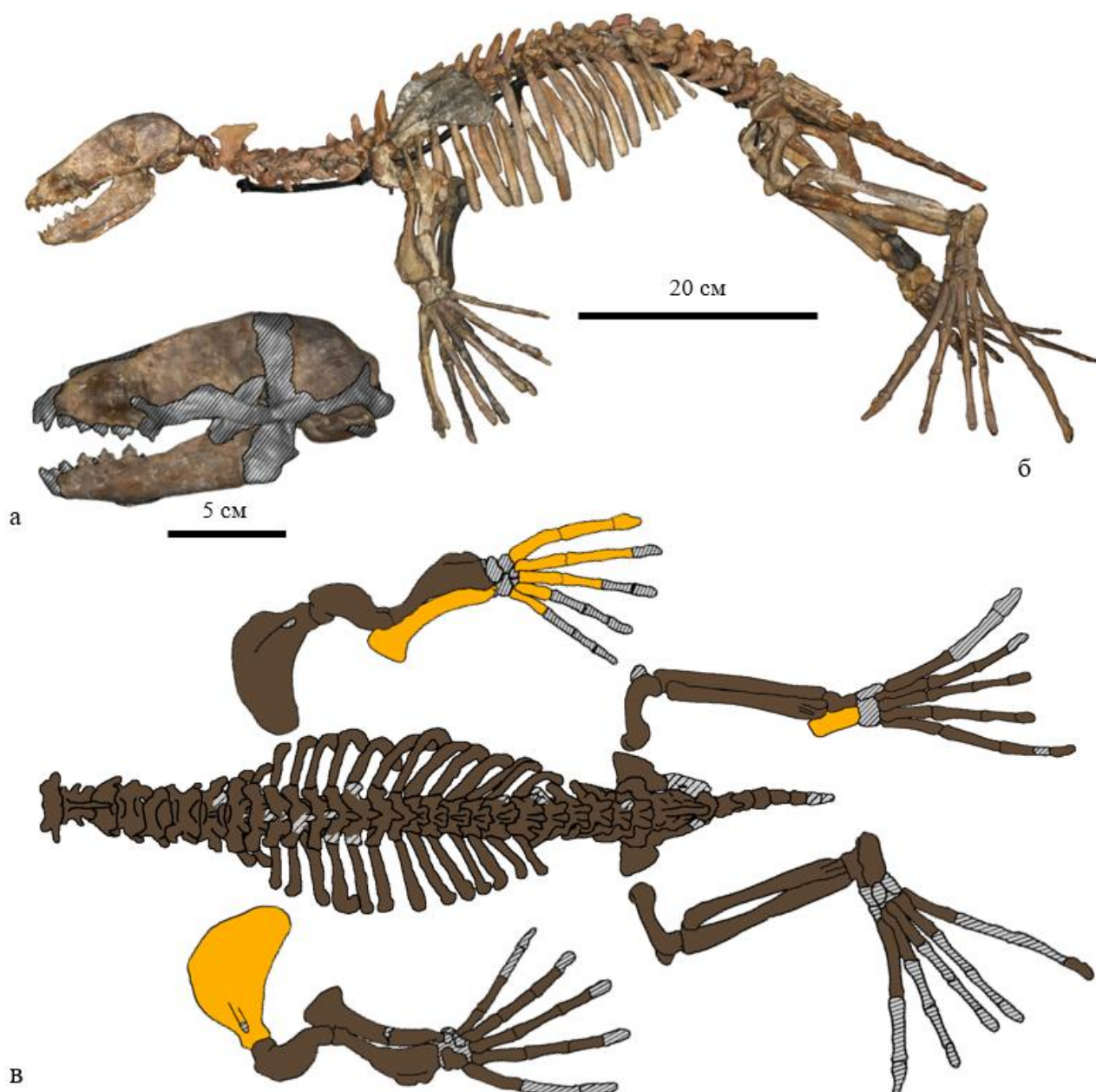


Рис. 3.4. Скелет *M. pontica* FFM 10246. (а) тривимірна модель черепа, сіра штриховка – реконструкція; (б) Загальна тривимірна модель скелета FFM 10246; (в) Посткраніальні кістки FFM 10246, брунатним кольором позначені кістки від основного індивідуума, помаранчевим – від інших індивідуумів, штриховка – реконструкція.

Криж. Обидва крижі SN00-02 та FFM 10246 схожі за формою до сучасних *Phosinae* і складаються з чотирьох хребців, що зрослись. Криж SN00-02 майже повністю зберігся, за виключенням медіального гребеня. Остисті відростки SN00-02 повністю зрослись, а крила крижа частково направлені в краніальному

напрямку (110° до осі тіла крижа (рис. 3.5), латеральний гребінь приблизно такої самої ширини, що і кожен хребець в найширшій точці (перший – 22,9 мм, другий – 23,9 мм, третій – 22,8 мм, четвертий – зламаний). В той час, як у FFM 10246 остисті відростки зрослись не повністю, крила менш направлені в краніальному напрямку (100° до довшої осі тіла крижа). Його латеральний гребінь на рівні другого крижового хребця ширший, ніж на рівні першого та третього (перший – 26,8 мм, другий – 31,8 мм третій – 25,6 мм, четвертий – 19,6 мм). Обидва екземпляри мають широкі крила, які досягають 110% від ширини тіла першого крижового хребця.

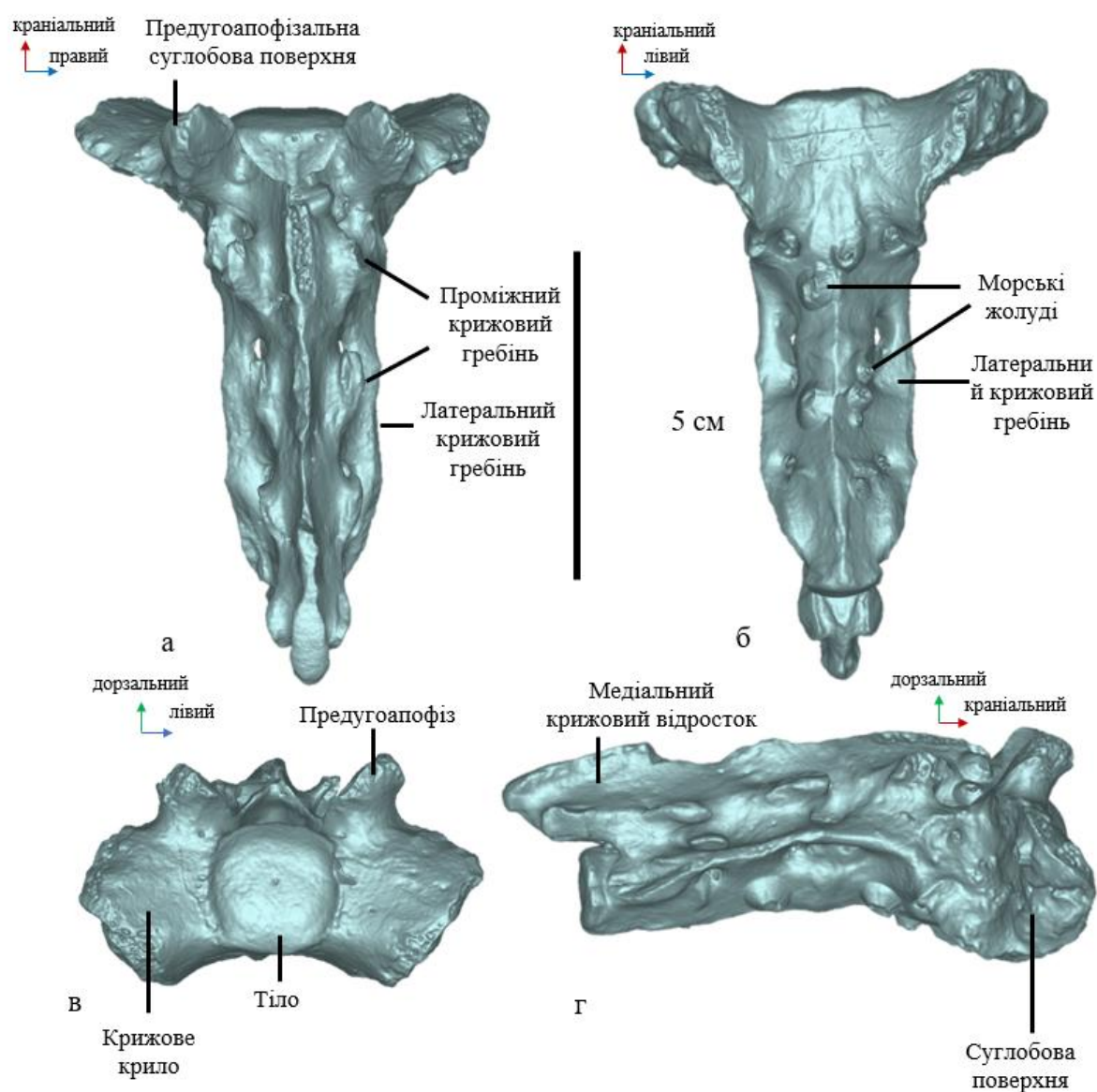


Рис. 3.5. Тривимірна модель крижа *Monachopsis pontica* CH00-02. (а) вид згори; (б) вид знизу; (в) вид спереду; (г) вид збоку

Лопатка. Шийка лопатки CH05 має висоту приблизно в 90% від висоти суглобової поверхні. Реберна поверхня лопатки майже напівкругла, але має подовжений дорсальний край, який має закруглений край. Краніальний край поступово розширяється і має вдвічі більшу висоту ніж надсуглобовий горбок, якщо вимірювати від ості лопатки. Краніальний край поступово переходить в дорсальний край. Каудальний край вентрально увігнутий (а не майже прямий). Лопаткова ость слабо розвинена, підостна ямка вдвічі більша за надостна ямку, підостна ямка подовжена каудально. Довжина лопатки приблизна така сама, як і ширина тіла лопатки. Латеральні гребні не зростаються біля суглобу (рис. 3.6)

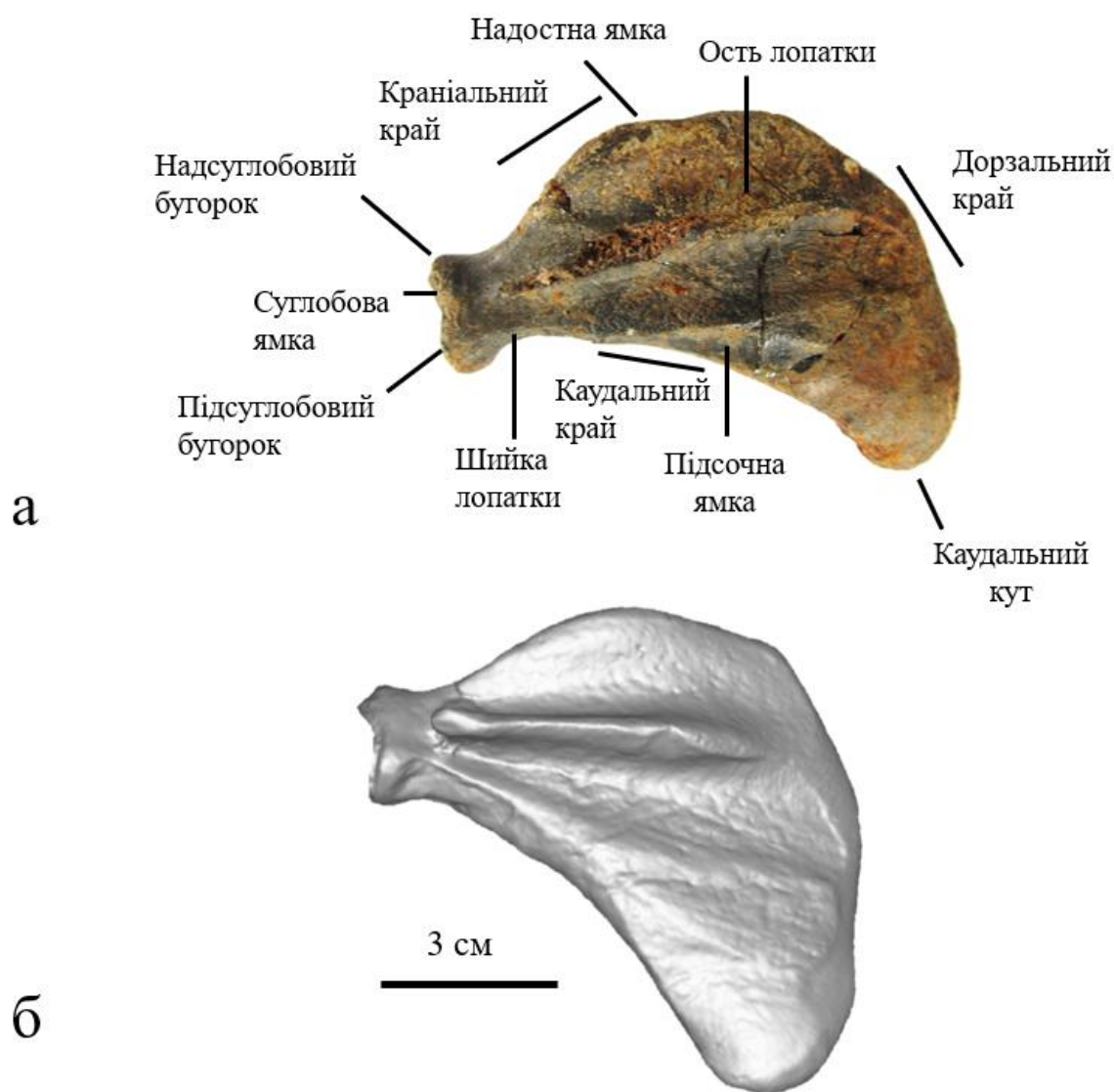


Рис. 3.6. Лопатки *M. pontica* з анатомічними позначеннями, вид збоку. (а) *M. pontica* CH05, (б) *M. pontica* FFM 10246.

Плечова кістка (FFM 10246). плечова кістка потовщена (найменша ширина діафіза дорівнює 15% від довжини кістки), з S-подібним контуром в виді збоку. Дельтоподібний гребінь добре розвинений і сягає трьох-чвертей довжини кістки. Плечова головка сферична і потовщена, в той час, як шийка коротка. Перехід від головки плечової кістки до тіла кістки вентрально увігнутий, а дорсально гладенький.

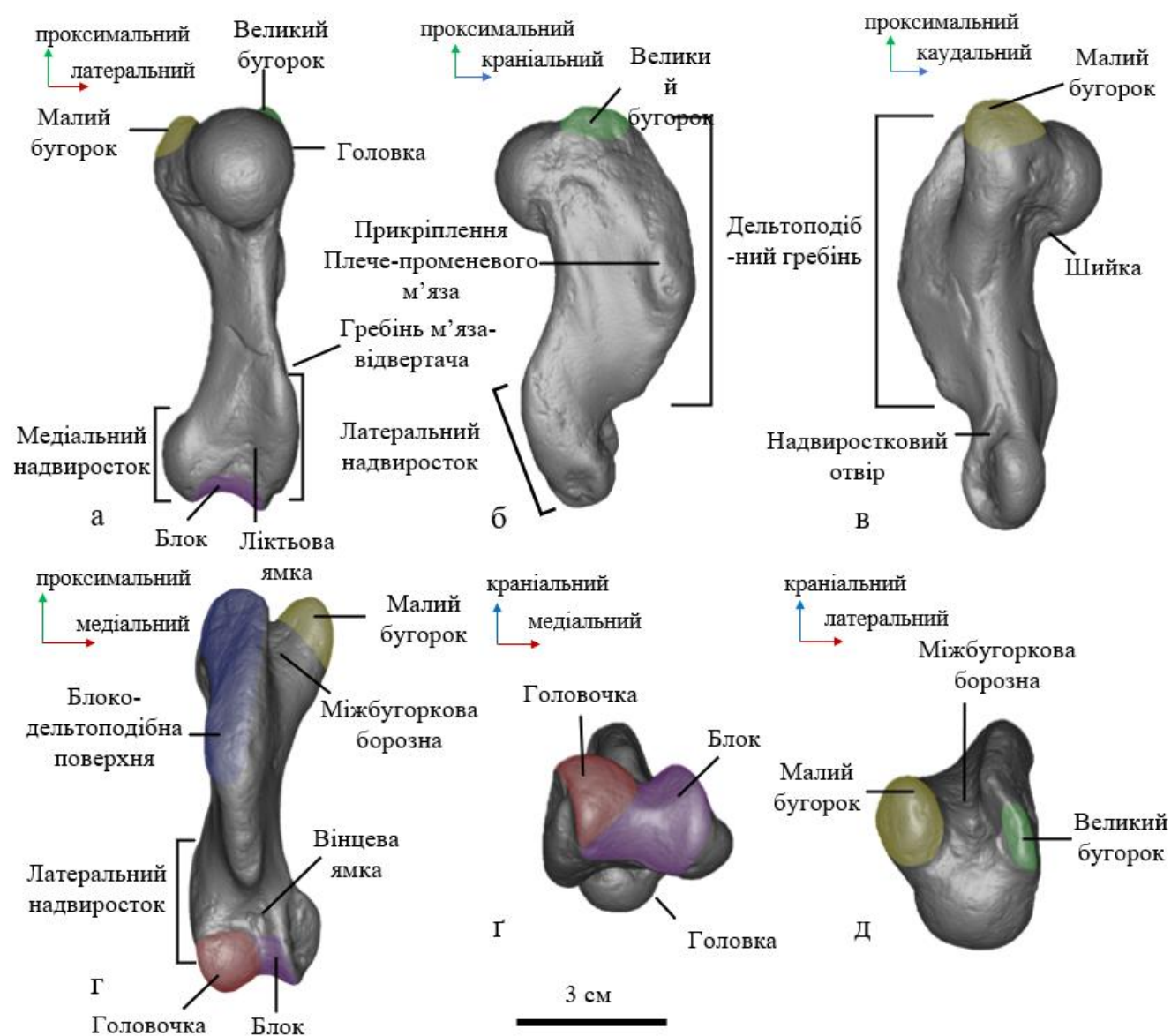


Рис. 3.7. Остеологічна номенклатура плечової кістки *M. pontica* (NMNHU-P 64-257) (а-д). Віртуальна модель кістки в виді (а) ззаду, (б) збоку, (в) з середини, (г) спереду, (г) знизу та (д) згори.

Малий горбок потовщений, його проксимальний край знаходиться нижче за проксимальний край великий горбок і трохи вище за проксимальний край головки

плечової кістки. Поперечний відросток дельтоподібного гребеня відсутній. Міжгорбкова борозна вузька та глибока. Латеральний надвиросток масивний і займає десь одну третину довжини кістки. Медіальний надвиросток слабо випирає в медіальному напрямку та вдвічі коротший за латеральний надвиросток. Надвиростковий отвір наявний та повністю проходить через медіальний надвиросток. Гребінь м'яза-відвертача слабо випирає дорзо-каудально. Ширина каудальної поверхні блоку має таку саму ширину, як і головочка (рис. 3.7). Також кістка має висококомпактну тканину і пахіостеосклеротична.

Променева (FFM 10246). Краніальний край променевої кістки закруглений, шия кістки викривлена. Радіальна горбистість знаходиться на задньо-медіальній стороні. Відросток *pronator teres* знаходиться на проксимальній половині кістки. Проксимальний край прикріплення *brachioradialis* починається на рівні в 35% від довжини кістки (з дистального краю). Дистальна частина широка (у 2,5 рази ширша за шийку променевої кістки) (рис. 3.8).

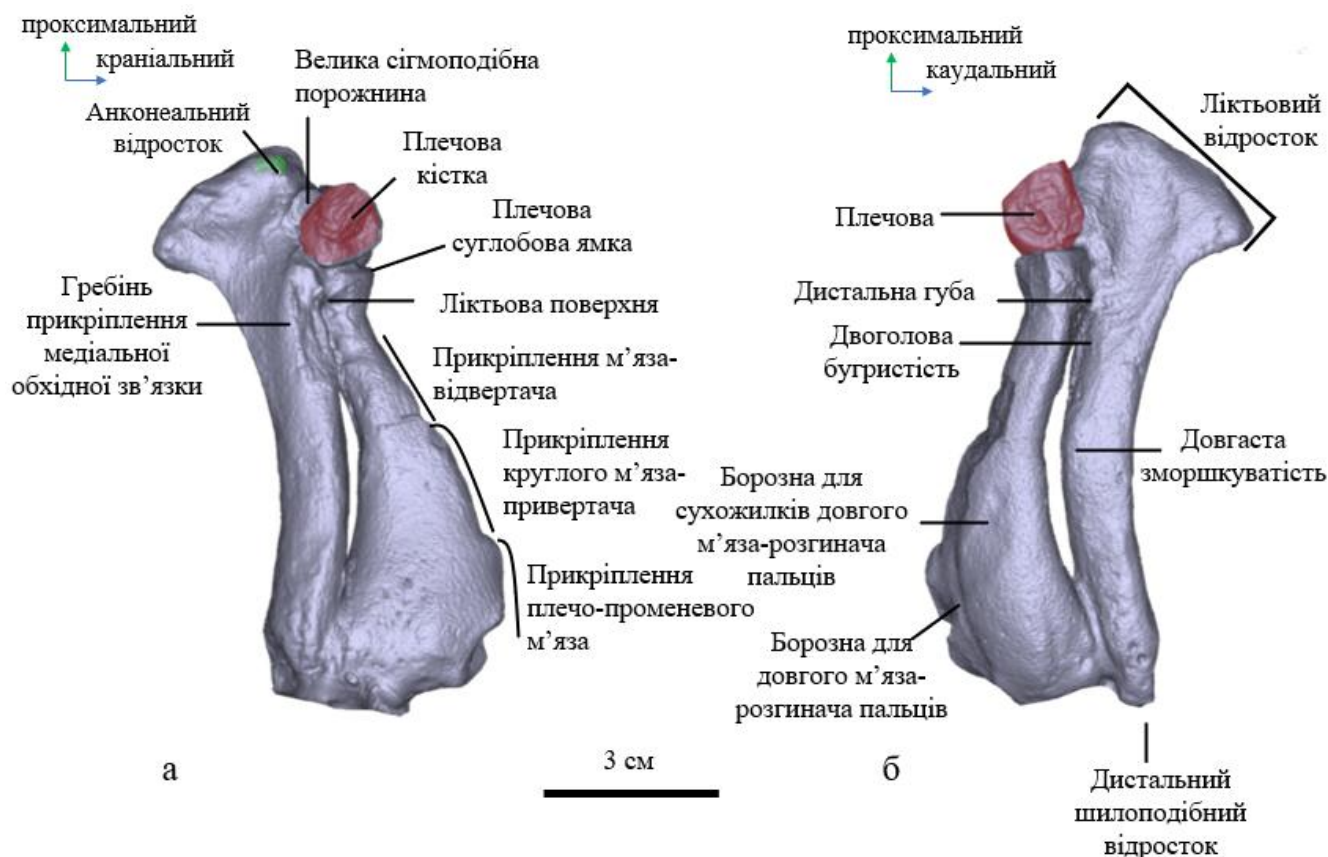


Рис. 3.8. Ліктьова та променева кістки FFM 10246. Медіальний вид (а) та вид збоку (б).

Ліктьова (FFM 10246). Ліктьовий відросток має прямий проксимальний край, який розташований під кутом в 60° до діафіза кістки та в 2,4 рази ширший за нього. Ширина діафіза зберігається майже однаковою по всій довжині кістки. Блокова вирізка займає 15% від усієї довжини кістки, а шилоподібний відросток – загострений (рис. 3.8).

П'ясткова кістка I (FFM 10246). Кістка зігнута в краніальному напрямку і сплюснена в латерально-медіальному напрямку. Кістка трохи довша за п'ясткову кістку II (п'ясткова кістка I має довжину в 115% від довжини п'ясткової кістки II).

Таз (FFM 10246). Клубова кістка коротка і всього в півтора рази довша за діаметр кульшової западини. Її краніальний край округлений, а його дорсальна частина менша за вентральну. Сіднична поверхня неглибока. Крила клубової кістки трохи відігнуті латерально від головної осі тазу. Клубово-гребінне підвищення помірно розвинене (рис. 3.9).

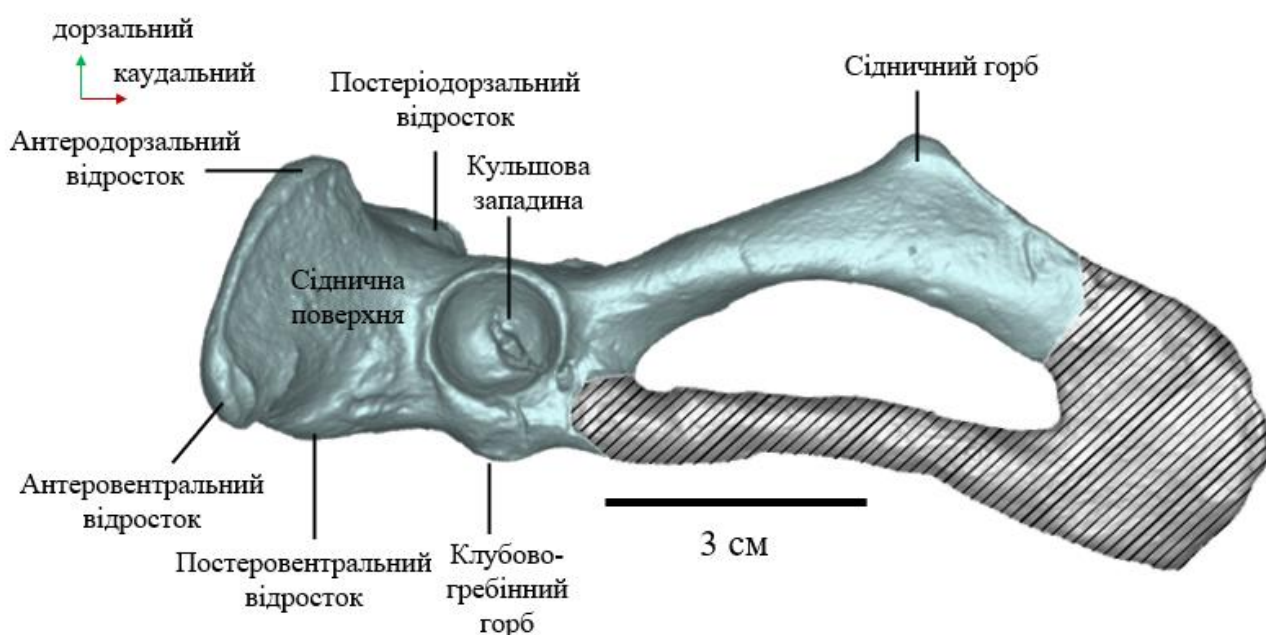


Рис. 3.9. Тазова кістка, вид збоку. Штриховкою вказано реконструкцію.

Стегнова кістка (FFM 10246) коротка та широка (56.8 мм в довжину, найменша ширина спереду 18,2 мм, а найбільша – 34,6 мм). Стегнова кістка вдвічі коротша за велику гомілкову кістку. Шийка стегнової кістки коротка, вузька та добре відокремлена від головки. Ширина шийки дорівнює 60% від ширини

головки стегнової кістки. Великий вертлюг короткий і потовщений. Проксимальний край головки приблизно на одному рівні із великим вертлюгом. Головка орієнтована медіо-дистально. Вертлюжна ямка займає половину великого вертлюга, а міжвертлюжний гребінь низький. Медіальний край великого вертлюга і його діафізо-медіальний край знаходяться в одній площині. Медіальний край діафіза майже прямий і поступово переходить в медіальний надвиросток. Медіальний надвиросток займає 40% від довжини кістки, в той час, як латеральний займає тільки 30%. Латеральний надвиросток випирає в латеральному напрямку. Латеральний край діафіза помірно увігнутий. Найменша ширина стегнового діафіза настільки ж широка, як і половина ширини проксимального або дистального епіфіза. Проксимальний та дистальний епіфізи мають майже однакову ширину. Ширина медіального виростка вимірюється в три чверті ширини латерального виростку. Наднаколінна ямка присутня і неглибока (рис. 3.10).

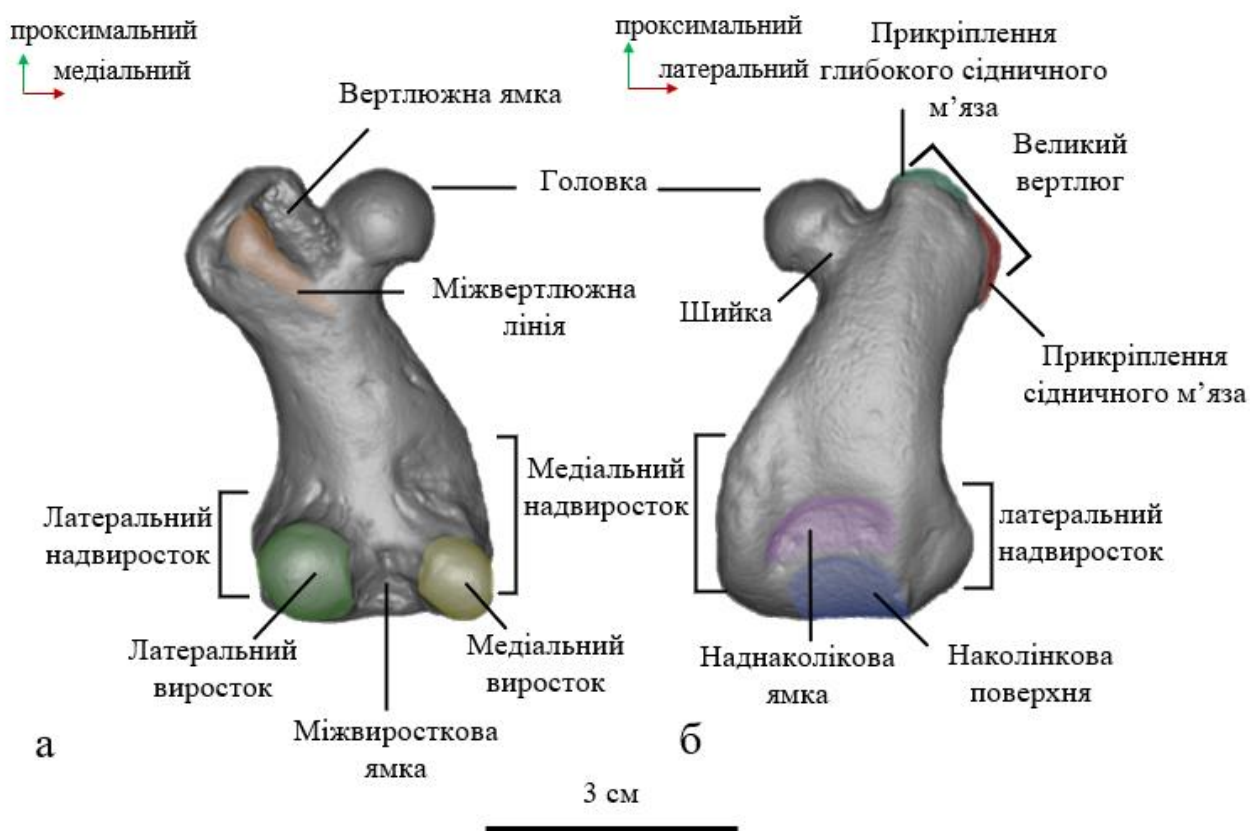


Рис. 3.10. Анатомічна номенклатура стегнової кістки *Monachopsis pontica* NMNH-P 64-256. Вид (а) ззаду, (б) спереду.

Серед знахідок *Monachopsis pontica* присутні два морфотипи (рис. 3.11), причому вони зустрічаються в усіх місцезнаходженнях, де стегнові кістки *Monachopsis pontica* були знайдені в великій кількості. Серед таких місцезнаходжень – Камиш-Бурун та мис Хроні. Наразі жоден інший вид тюленя не був описаний з цих місцезнаходжень, тож я припускаю, що обидва морфотипи належать саме *Monachopsis pontica*, а не двом різним таксонам (Otriazhyi et al., 2025b).

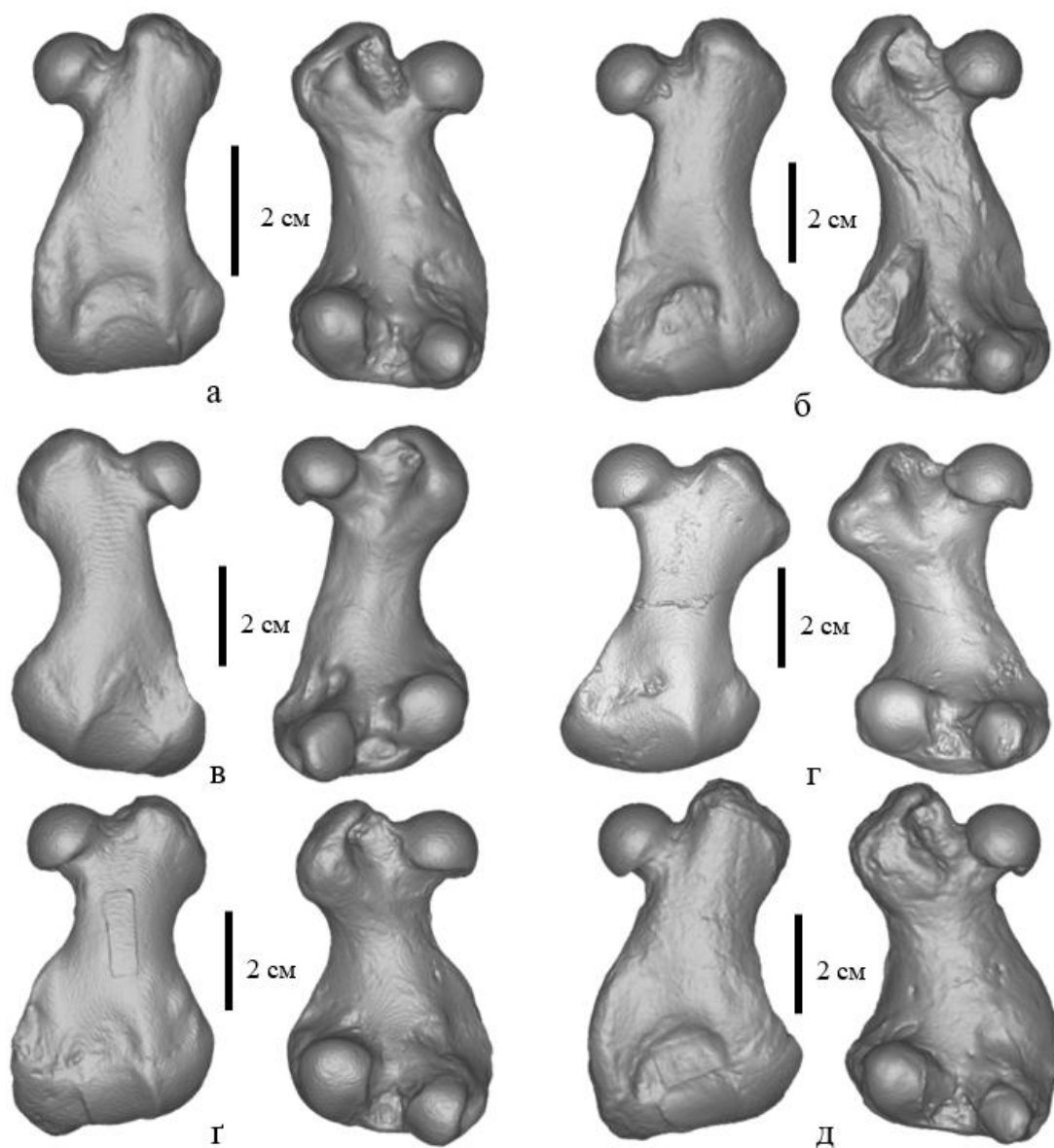


Рис. 3.11. Різноманіття стегнових кісток *M. pontica*. (а) NMNHU-P 64-256, (б), NMNHU-P 64-254 (в), NMNHU-P 64-314. (г) NMNHU-P 64-457, (г) NMNHU-P 64-361, (д) CH4a-029.

Два морфотипи відрізняються між собою за формою медіального краю діяфіза і медіального надвиростка. Морфотип 1 характеризується прямішою медіальною лінією (до нього належать екземпляри NMNHU-P 64-314, 64-457, 64-254, рис. 3.11). В морфотипу 2 медіальна лінія випукла в проксимально-медіальному напрямку, а медіальний надвиросток масивніший ніж у морфотипу 1 (до морфотипу 2 належать екземпляри NMNHU-P 64-256, 64-631, FFM 10246, CH4a-029) (рис. 3.11 г та д).

Велика та мала гомілкові кістки (FFM 10246). Обидві гомілкові кістки зрощені в проксимальній частині (в дистальній вони не зрощені). Обидві кістки видовжені, велика гомілка на 8% довша за малу гомілку. Післявеликогомілкова поверхня добре розвинена. Велика гомілка трохи викривлена в проксимальній половині й майже пряма в дистальній. Мала гомілка сплюснена в краніально-каудальному напрямку (рис. 3.12).

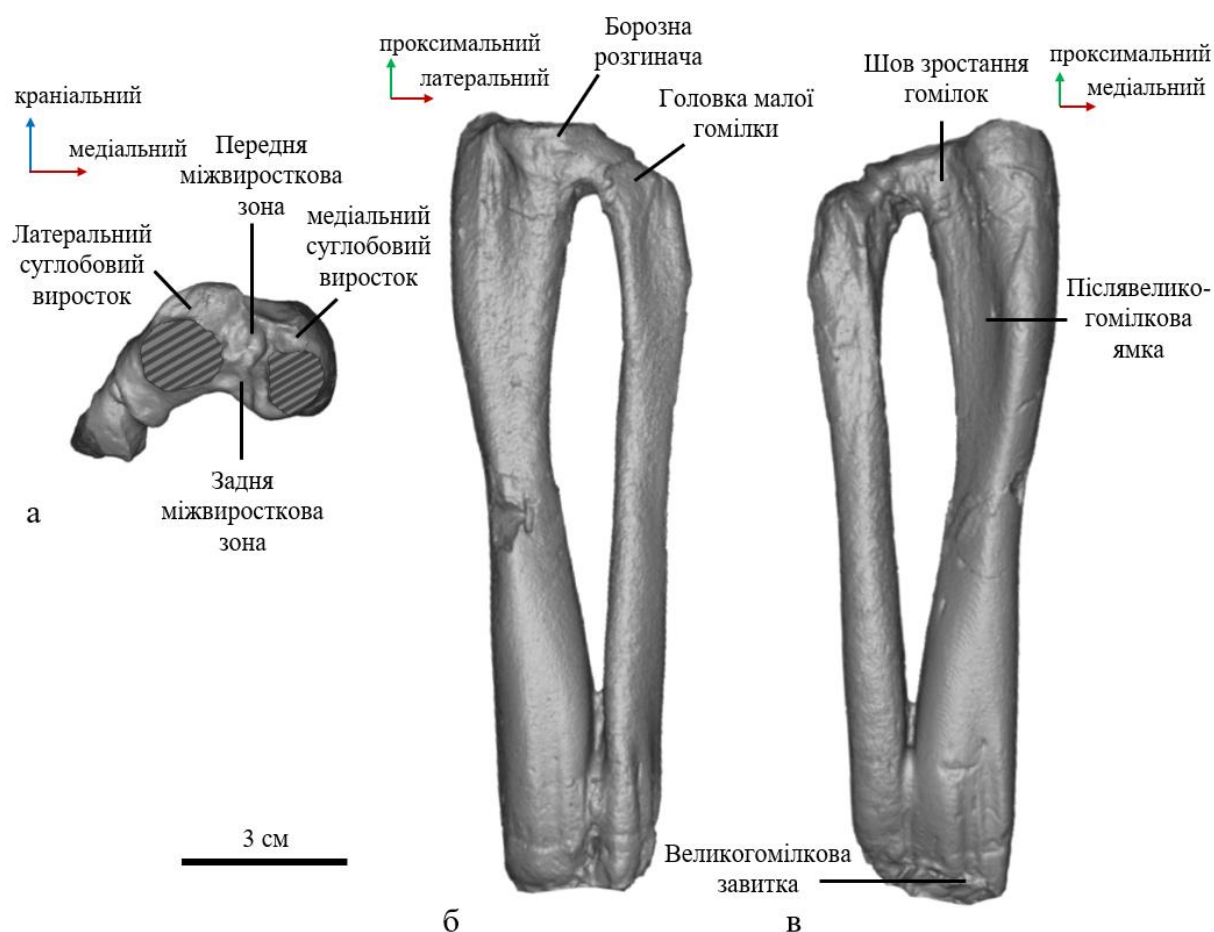


Рис. 3.12. Анатомічна номенклатура великої та малої гомілок *M. pontica* (FFM 10246); тривимірні моделі. Вид (а) згори, (б) спереду та (в) ззаду.

Кубоподібна. Поверхня для четвертої та п'ятої плеснових кісток має Т-подібну форму (рис. 3.13).

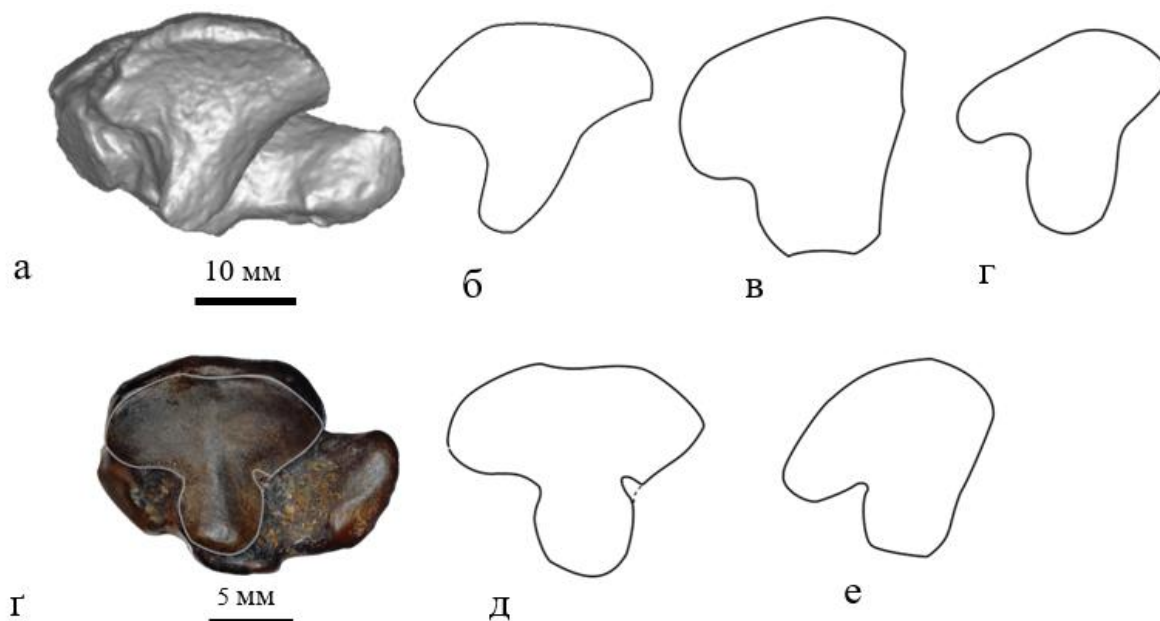


Рис. 3.13. Порівняння кубоподібних кісток та контурів тюленів. (а) тривимірна модель кубоподібної кістки *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150, (г) Фото кубоподібної кістки *M. pontica* CH05; (б-г, д, е) контури поверхня для четвертої та п'ятої плеснових кісток: (б) *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150; (в) *C. cristata* USNM-550317; (г) *E. barbatus* UWBM-34220; (д) *M. pontica* CH05; (е) *Ha. grypus* USNM-504481.

3.5. Стертість зубів

Серед сучасних Phocidae, сильна стертість зубів розвивається тільки у *Erignathus barbatus* через те що він використовує язикостиральне (glossowear) всмоктування під час захоплення здобичі (Marx et al., 2023). Під час такого всмоктування рухи язика призводять до стирання емалі зубів, в першу чергу стираючи ікла, яке своєю чергою втрачає свою спрямовуючу функцію для прикусу, і як наслідок, кутні зуби також стираються.

Череп CH00-01 належить онтогенетично дорослій чи навіть старій особині – її черепні шви слабо виражені, а зуби сильно стерті. Стертість зубів майже сягає коренів і коронка майже відсутня (рис. 3.3). Як зазначалось в підрозділі 3.9, у сучасних Phocidae така сильна стертість зубів з'являється тільки в *Erignathus*

barbatus, та пов'язана із всмоктувальним типом захоплення здобичі. Однак, *Monachopsis pontica* не має інших морфологічних спеціалізацій до всмоктувального живлення, таких як сильно увігнуте піднебіння чи вентрально розвинених альвеолярних відростків верхньої щелепи (вони присутні в *Erignathus barbatus*; Adam and Berta 2001). Це може бути свідченням того, що *Monachopsis pontica* не був спеціалізованим до всмоктувального живлення, а його будова верхньої щелепи (вигнуте піднебіння, низькі альвеолярні відростки) вказує, що скоріше він надавав перевагу кусанню (snapping), як більшість справжніх тюленів (Adam and Berta 2002, Hocking et al., 2017).

На додачу, коронки кутніх зубів скоріше ширші, ніж вузька, а розмір діастеми між зубами неоднаковий, що також свідчить на користь адаптації до хапального (raptorial) типу захоплення здобичі (Churchill and Clementz, 2015). Такий тип захоплення здобичі комбінує в собі кусання та всмоктування. До того ж тварини із хижим типом захоплення можуть використовувати всмоктування та кусання як окремі підходи до захоплення в залежності до типу та розміру здобичі, ба більше, вони можуть не показувати специфічних морфологічних адаптацій до всмоктування (Kienle et al., 2018).

Внаслідок цього та того, що досліджений череп можливо належить до онтогенетично старої тварини, стирання зубів могло бути викликано віком особини. Тварина могла втратити можливість захоплювати здобич хапанням (через травму чи просто вікові особливості) і почала більше спиратись на всмоктування, що і призвело до сильного стирання зубів. З іншого боку, череп NMNHU-P 64-516 також має горизонтально стертий другий малий кутній зуб (інші зуби відсутні, рис. 3.3), а його онтогенетичний вік незрозумілий. Стертість зубів могло бути як аномальною особливістю досліджених екземплярів, так і нормою для дорослих індивідуумів *Monachopsis pontica*. Щоб перевірити це інші знахідки молодих та дорослих *Monachopsis pontica* необхідні.

Виявлені анатомічні риси *Monachopsis pontica* показують його унікальність серед інших справжніх тюленів, а також спорідненість із сучасними представниками підродини Phocinae. Описані особливості зубної системи

Monachopsis pontica показують хапальну (raptorial) стратегію захоплення здобичі, що не виключає і всмоктування (Otriazhyi et al., 2025b).

РОЗДІЛ 4

ТЮЛЕНЬ З СЕРЕДНЬОГО САРМАТА МОЛДОВИ, *PARATETHYPHOSA LIBERA*

З середньосарматських відкладів Молдови та України було описано декілька видів справжніх тюленів з особливо сильно проявленим пахіостеосклерозом скелета, зокрема *Pachyphoca ukrainica*, *Pachyphoca chapskii*, *Phoca bessarabica*. Два з них (*Pachyphoca chapskii*, *Phoca bessarabica*) мають достатньо великі для тюленів-фоцин Паратетісу розміри. Однак всі вони описані за фрагментарним матеріалом. Так, обидва види *Pachyphoca* описані за окремими кістками кінцівок з декількох місцезнаходжень, а за голотипи мають відповідно окрему плечову кістку (*Pachyphoca ukrainica*) та неповну стегнову кістку (*Pachyphoca chapskii*). Водночас всі первинно описані матеріали *Phoca bessarabica* складаються з фрагмента плечової кістки, п'ятої передплюсни та фрагменту тазової кістки.

Скелет MCFFM V-150 знайдено біля селища Мирзешть, Молдова (рис. 4.1). Він належав відносно великому тюленю (співрозмірному з *Pachyphoca chapskii* та *Phoca bessarabica*) та складається з черепа, кісток передніх кінцівок, ребер, хребта і фрагментів кісток задніх кінцівок. Це дозволило якісно описати його, та провести порівняння із іншими вимерлими та сучасними таксонами, а також вивести новий рід та вид. Окрім того деякі особливості цієї знахідки, такі як стерті зуби, дозволили вивести гіпотезу про його харчову поведінку та надати їй еволюційного контексту (Otriazhyi et al., 2025a).

Систематична палеонтологія

Клас Ссавці Mammalia Linnaeus, 1758

Ряд Хижі Carnivora Bowditch, 1821

Родина Справжні Тюлені Phocidae Gray, 1821

Підродина Phocinae Gray, 1821

Рід *Paratethyphoca* Otriazhyi, Obadă, Kovalchuk, Vasilyan et Gol'din, 2025

Типовий вид

Paratethyphoca libera Otriazhyi, Obadă, Kovalchuk, Vasilyan et Gol'din, 2025

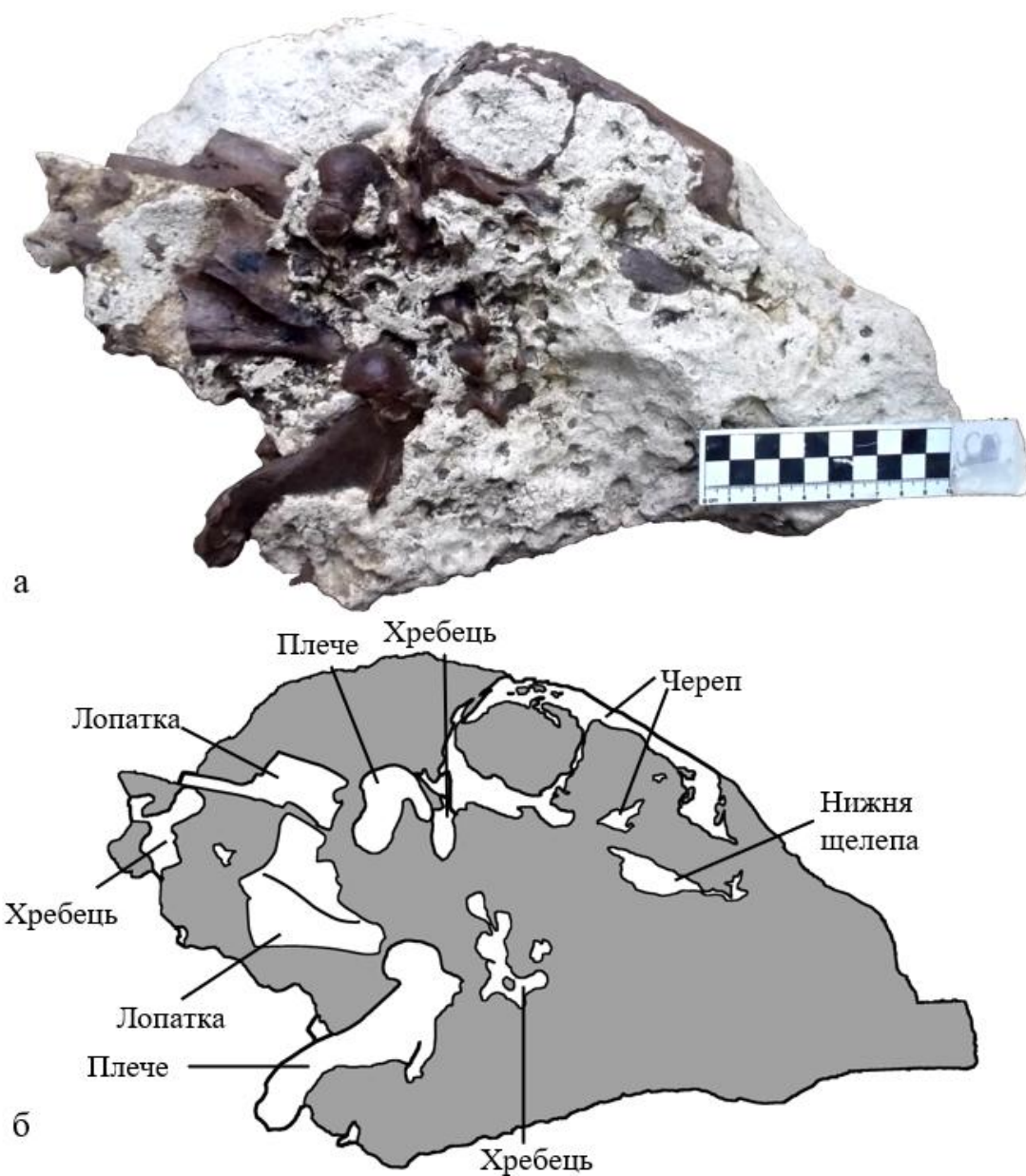


Рис. 4.1. Череп та кістки передніх кінцівок *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 у породі (а) та його контур (б). Білий колір – кістки, сірий колір – порода.

Етимологія

Родове ім'я походить від двох грецьких слів «Παράτηθός» (Паратетіс) – ім'я міжконтинентального моря, в якому мешкала ця тварина, та φώκη (фоке) – тюлень. Видова назва походить від латинського *liber* (лібер) – вільний, на честь таксономічної свободи виду, яка підкріплена новими знайденими екземплярами.

4.1. Типовий екземпляр

Голотип: MCFFM V-150

Типове місцезнаходження: Мирзешть (Mîrzeşti), Молдова (приблизні координати 47.49885 N, 28.99998 E).

Типовий горизонт: бессарабський черепашник.

Вік та стратиграфія: 12.0–9.9 млн років тому, середній сармат Східного Паратетису.

4.2. Діагноз

Paratethyphoca libera належить до Phocinae через наявність (1) висхідного відростка передщелепної кістки, який знаходиться ззовні носової порожнини й видимий в виді збоку та (2) сильно розвиненого гребеня м'яза-відвертача плеча; (3) блок плеча більший за його головочку. До того ж він відрізняється від усіх Monachinae загостреним (а не пласким) дистальним кінцем шилоподібного відростка ліктьової кістки, а його третя плеснова кістка довша за половину довжини першої плеснової кістки.

Paratethyphoca libera відрізняється від усіх Phocinae: (1) наявністю надочного відростка лобної кістки, який знаходиться в її задній частині (більшість інших Phocinae не мають такого відростку, а у випадку із *Cystophora cristata*, яка має його, він розташований у передній частині лобної кістки), (2) плечова кістка *Paratethyphoca libera* довга відносно черепа – 88% від його довжини. Окрім того, відрізняється від більшості Phocinae, за винятком *Monachopsis pontica* (3) наявністю довгої морди (приблизно настільки ж довга, як і очниці). *Paratethyphoca libera* відрізняється від усіх сучасних Phocinae окрім *Erignathus barbatus* наявністю (4) добре розвиненого підборідного виступу нижньої щелепи (також наявний у *Monachopsis pontica*). Відрізняється від більшості Phocinae (за винятком деяких пахіостеосклеротичних тюленів Паратетису, таких як NMNHU-P 64-710 та декількох проміжних форм (наприклад NMNHU-P 64-707, ОНУ 3721, ЗКМ Р-612), (5) низькою надостною ямкою лопатки (20% від довжини кістки від

суглоба до дорсального краю), а також відрізняється від *Phocidae* indet. NMNHU-P 64-707 (6) вигнутим краніальним краєм лопатки.

Paratethyphoca libera також відрізняється від більшості *Phocinae* деякими рисами плечової кістки: (1) малий горбок плечової кістки нижче проксимального краю плечової кістки (ця риса також наявна у *Devinophoca* spp., *Praepusa* spp., *Cryptophoca maeotica* NMNHU-P 64-530, *Pontophoca sarmatica* NMNHU-P 1713/10, *Pachyphoca ukrainica* NMNHU-P 64-701, *Phoca bessarabica* AICUPM SF-3), (2) плавним дистальним переходом дельтоподібного гребеня в діафіз (а не різким переходом) (також наявний у *Pachyphoca ukrainica*, *Pontophoca sarmatica* та *Devinophoca* spp), і відрізняється від більшості тюленів Паратетісу (за винятком *Pachyphoca ukrainica* та *Pontophoca sarmatica*) (3) дельтоподібним гребенем, що сягає тільки половини довжини плечової кістки.

4.3. Опис екземпляра

Череп (MCFFM V-150) включає в себе добре збережену носову, лобову та верхньощелепну кістки з частково збереженим піднебінним та альвеолярним відростками (рис. 4.2). Окрім цього частково збереженими є назальний відросток передщелепної кістки, передній фрагмент виличної кістки, тім'яна, потилична (здебільшого потиличні виростки), луската кістки (здебільшого, нижньо-щелепна ямка) і барабанний пухир також частково збереглись.

Довжина черепа (від основи потиличного виростка до носової порожнини) дорівнює 128 мм. Співвідношення DNFO/RH (співвідношення відстані між носовим отвором та очниці до висоти рострума в передній частині носової кістки) дорівнює 130%. Довжина морди від очниці до носової порожнини дорівнює довжині очниці. Носова кістка має загострений задній край, носова кістка трансверсивно розширюється позаду і у передній частині. Задній край носової кістки знаходиться позаду від верхньощелепно-лобного шву. Носова кістка в 5,7 разів довша за ширину на середині кістки. Передщелепно-носовий шов короткий. Піднебінний відросток верхньощелепної кістки частково вигнутий вентрально. Верхньощелепна кістка має невеликий передорбітальний відросток. Лобова кістка

має короткий надорбітальний відросток. Найменша ширина міжочного регіону знаходиться в його передній половині і дорівнює 10% від ширини черепної коробки.

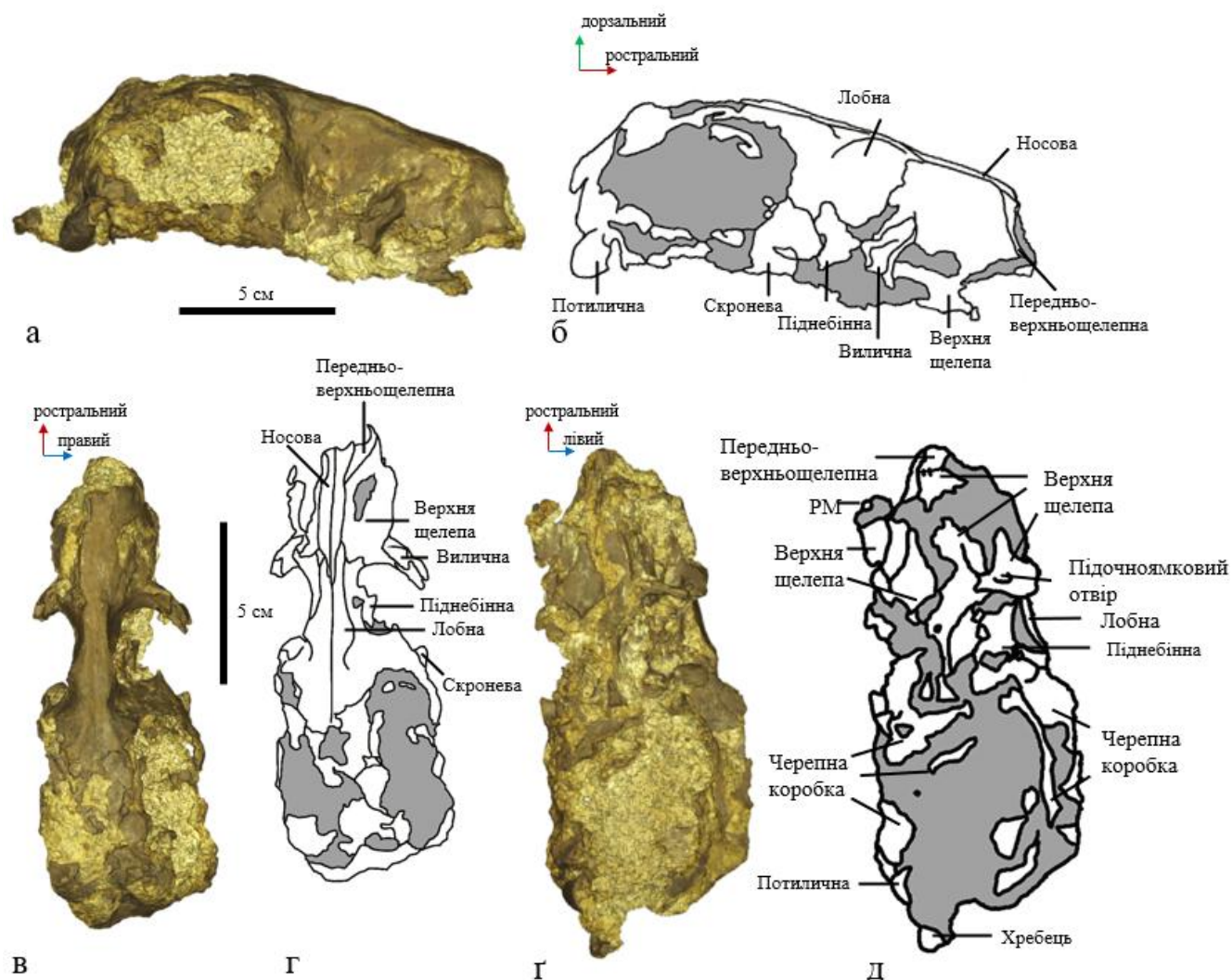


Рис. 4.2. Череп *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150. (а) вид з правого боку (тривимірна модель); (б) контур з правого боку; (в) вид згори (3D модель); (г) контур виду згори; (г) вид знизу (3D модель); (д) контур виду знизу. На контурних малюнках підписані назви кісток; білим кольором відмічено кістки, сірим – породу.

Нижня щелепа (рис. 4.3). Кістка має добре розвинений підборідний виступ, попереду від нього висота нижньої щелепи спочатку зменшується, а потім знову збільшується, таким чином вентральний край нижньої щелепи увігнутий між підборіддям і кутовим відростком при виді збоку. Основуючись на альвеолах,

нижня щелепа має однокореневий перший премоляр, а другий-четвертий премоляри мали два корені. Перший моляр ймовірно менший за четвертий премоляр, але альвеоли погано збережені. Передній підборідний отвір знаходиться на рівні першого премоляра, другий підборідний отвір знаходиться під передньою половиною другого премоляра, а третій під третім премоляром (рис. 4.3 та табл. 4.1).

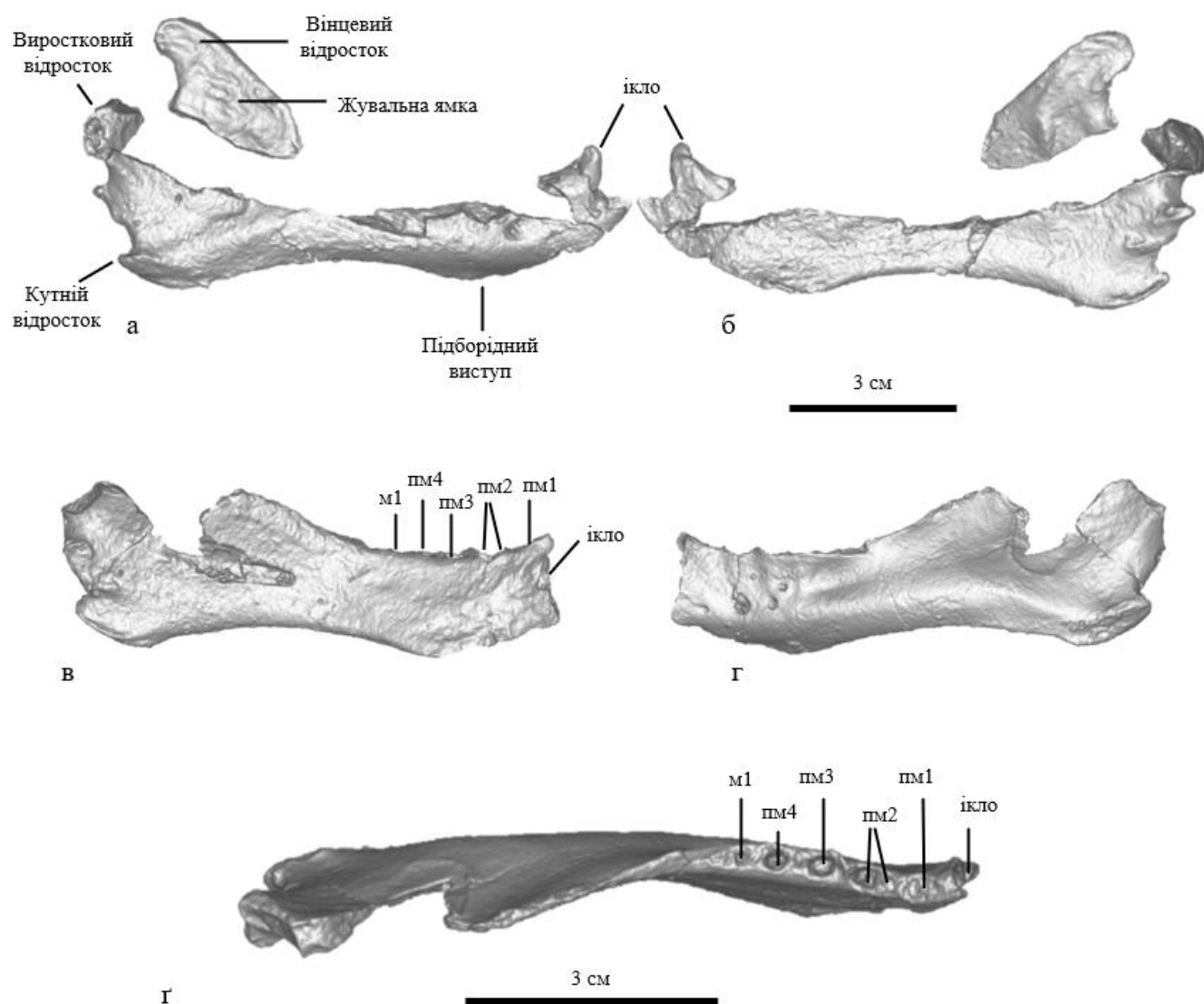


Рис. 4.3. Нижня щелепа *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150. Права нижня щелепа, вид (а) збоку (б) та зсередини; ліва нижня щелепа, вид (в) збоку, (г) зсередини та (г) лабіальної сторони.

Жувальна ямка має два повздовжні гребні. Мінімальна ширина вінцевого відростка дорівнює 10% від довжини кістки. Його дорсальний край округлий (а не

загострений). Збережений фрагмент суглобового відростка має тільки невеликий збережений фрагмент з'єднання до гілки нижньої щелепи, таким чином жодні конкретні висновки щодо його розташування неможливі. Кутовий відросток розвинений і сягає 3,5% від довжини кістки (Otriazhyi et al., 2025a).

Зуби (рис. 4.4) Чотири фрагменти нижніх зубів було знайдено в породі поза нижньою щелепою, і тільки один зуб був знайдений з'єднаним з верхньою щелепою. Всі фрагменти не мали збереженої коронки зуба через її сильну стертість, і мали пласку змикальну ямку на рівні шийки зуба (рис. 4.4).

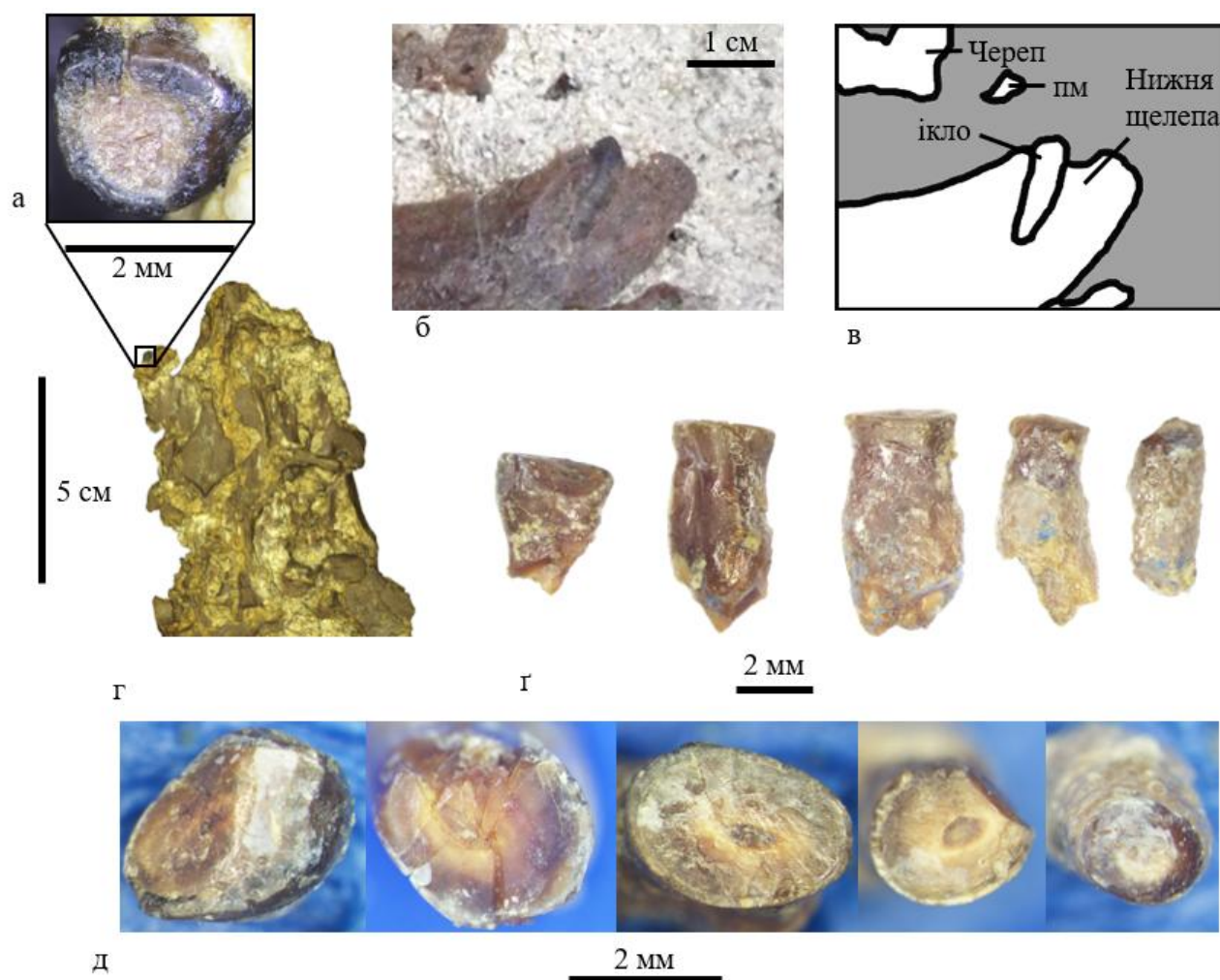


Рис. 4.4. Зуби *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150. а та г – вид знизу на верхню щелепу (г) з збільшенням верхнього премолляра (а; PM1 чи PM2); (б) гілка нижньої щелепи MCFFM V-150 із збереженим іклом у породі (вид зсередини) та (в) його контур (сірий – порода); корені нижньощелепних кутніх зубів знайдених в породі біля нижньої щелепи вид збоку (г) та з лабіальної сторони (д).

Таблиця 4.1

Проміри нижньої щелепи *Paratethyphoca libera* MCFFM V150

Промір	Висота щелепи на рівні пм3	Висота щелепи на рівні пм4	Висота щелепи на рівні м1	Альвеола пм1	Альвеола пм2	Альвеола пм3	Альвеола пм4
Нижня щелепа MCFFM V150	17.7 мм	17.8 мм	16 мм	4.0 мм	5.2 мм	3.2 мм	2.6 мм
	Діастема і - пм1	Діастема пм1 - пм2	Діастема пм2 - пм3	Діастема пм3 - м4	Діастема пм4 - м1		
Нижня щелепа MCFFM V150	2.3 мм	1.2 мм	2.3 мм	2.5 мм	1.9 мм		

Хребці. Грудні хребці мають масивні поперечні відростки заввишки з тіло хребця. (рис. 4.5)



Рис. 4.5. Хребці *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150. (а) грудні хребці; (б) хвостові хребці.

Редра відносно товсті, до 25 мм в ширину, пахіостеосклеротичні, здебільшого круглі в поперечному перерізі на середині їх дистальної частини (рис. 4.6).

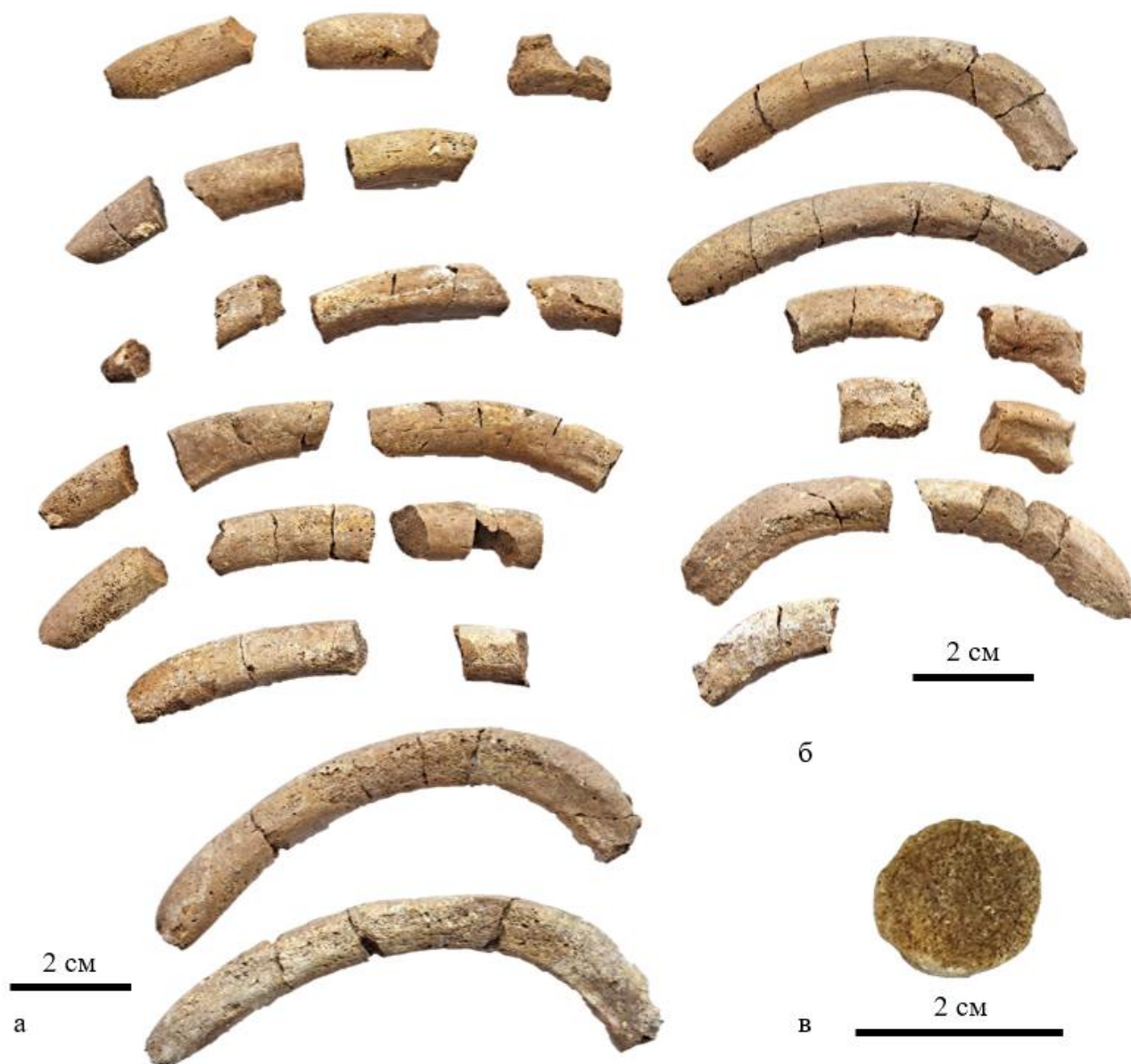


Рис. 4.6. Ребра *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 (а та б); (в) поперечний переріз ребра.

Лопатка (рис. 4.7). Кістка міцна та товста. Висота шийки дорівнює 90% від висоти суглобової ямки. Ширина суглобової поверхні дорівнює 85% від її висоти. Обидва гребні латеральної сторони лопатки не зростаються біля суглоба. Надостна ямка низька, її максимальна висота дорівнює 20% від довжини кістки від суглоба до дорсального краю. Краніальний край трохи вигнутий.

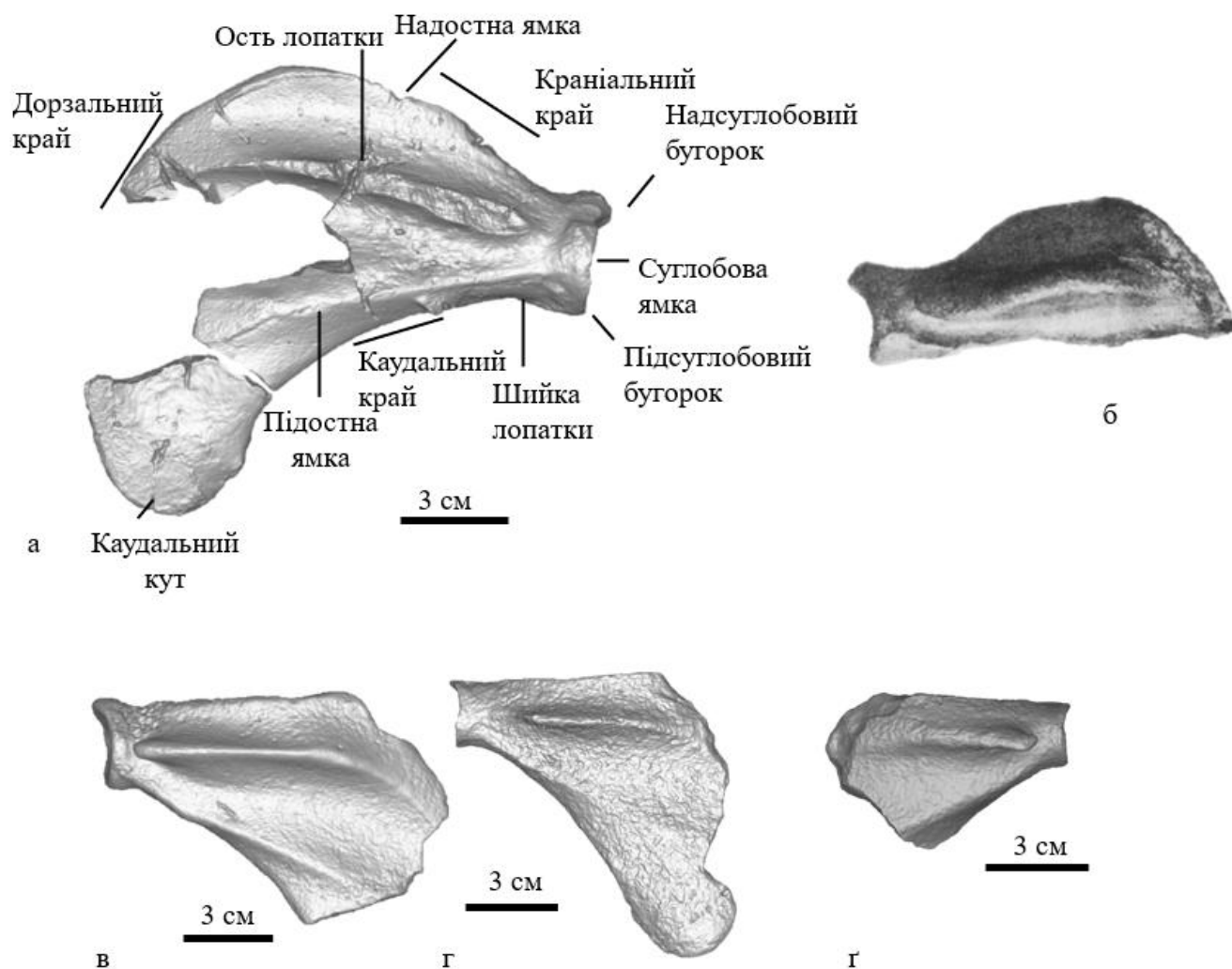


Рис. 4.7. Анатомічна номенклатура та порівняння лопаток пахіостеосклеротичних справжніх тюленів, вид збоку. (а) MCFFM V-150 *Paratethyphoca libera*; (б) *Phoca sarmatica* ілюстрація з: Алексеев, 1924b; (в) Phocidae NMNHU-P 64-707; (г) Phocidae NMNHU-P 64-477; (д) Phocidae з Лапушни (4).

Плечова кістка (рис. 4.8 та 4.9). Кістка довга і дорівнює 88% від довжини черепа (виміряної від назальної порожнини до основи потиличних виростків). Це надзвичайно великий показник, бо зазвичай в інших справжніх тюленів плечова кістка коротше і менше ніж 80% від відповідної довжини черепа, і тільки в *Erignathus barbatus* вона може бути до 83%. Головка плечової кістки сплюснена в проксимально-дистальному напрямку. Проксимальний край дельтоподібного

гребеня трохи вигнутий, а каудальний трохи увігнутий. Проксимальний і каудальний краї утворюють кут в 125° .

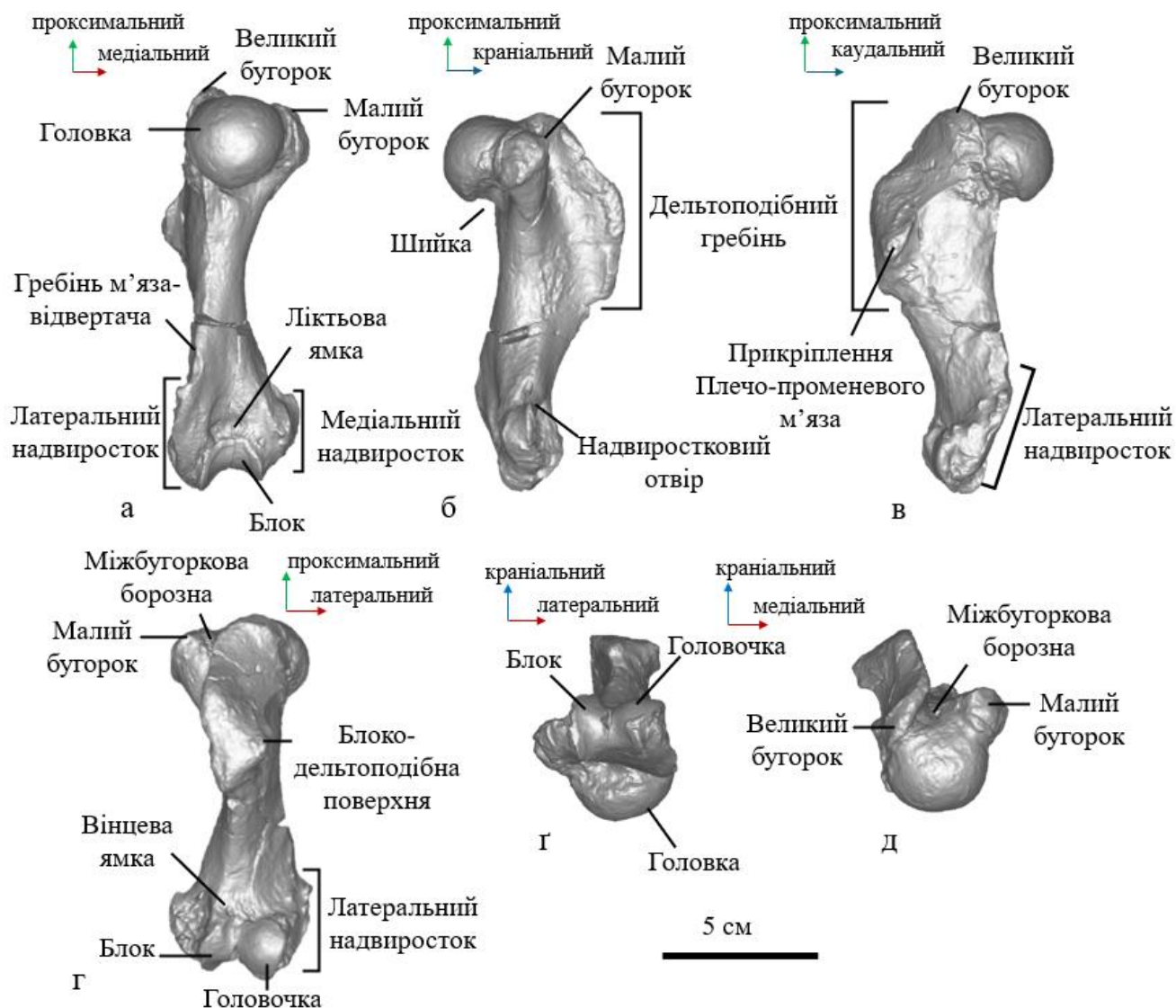


Рис. 4.8. Остеологічна номенклатура плечової кістки *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 (а-д). Віртуальна модель кістки в виді (а) ззаду, (б) з середини, (в) збоку, (г) спереду, (г) знизу та (д) згори.

Дельтоподібний гребінь короткий – до середини кістки, і має поступовий дистальний перехід в діяфіз. Передній край дельтоподібного гребеня знаходиться на рівні дистального краю головки плечової кістки. Великий горбок трохи вище за головку плечової кістки, а менший нижче її. Міжгорбкова борозна неглибока та широка. Прикріплення плечо-променевого м'яза низьке. Латеральний надвиросток вдвічі довший за медіальний і займає 35% від довжини кістки.

Гребінь згинача плечової кістки частково випирає каудально. Ліктюва ямка глибока та вузька. Блок плечової кістки має ширину у дві третини від головки плечової кістки (рис. 4.8, 4.9).



Рис. 4.9. Кістки *Paratethyphoca libera*. (a, b) права плечова кістка MCFFM V-150, вид ззаду (a) та з середини (б); (в) променева кістка MCFFM V-150, вид збоку; (г) Променева кістка FN 144-230 в виді збоку, (г) дистальний фрагмент ліктювої кістки MCFFM V-150; (д) Діафіз стегнової кістки MCFFM V-150; (е) дистальний фрагмент малої гомілкової кістки MCFFM V-150.

Променева кістка. Дистальна частина променевої кістки відносно вузька: Найбільша її ширина тільки 28% від довжини кістки. Прикріплення *pronator teres*

знаходиться в проксимальній половині кістки. Променева горбистість знаходиться на задньо-медіальній частині кістки (рис. 4.9)

Ліктьова кістка (рис. 4.9). Від неї залишились тільки дистальний фрагмент і шилоподібний відросток, який має дистально-загострений кінець.

Проміри **кісток кисті** наведено в додатку 8.

Стегнова кістка (рис. 4.9). Діафіз – єдиний збережений фрагмент кістки. Його медіолатеральна ширина 29 мм, а краніокаудальна – 17 мм. Кістка складається з компактної тканини. Медіальний та латеральний краї трохи увігнуті.

Кубоподібна. Поверхня для четвертої та п'ятої плесневих кісток має дистально загнутий медіальний відросток до третьої медіальної клиноподібної кістки.

Проміри **кісток стопи** (рис. 4.10) наведено в додатку 8.

4.4. Стертість зубів

Зуби *Paratethyphoca libera* мають майже повністю стерті коронки, що також зустрічається й в іншого тюленя з Паратетісу – *Monachopsis pontica* (див. підрозділ 3.8). Серед сучасних Phocidae настільки сильна стертість розвивається тільки в бородатого тюленя *Erignathus barbatus* через те що він використовує язикостиральне (glossowear) всмоктування під час захоплення їжі (Marx et al., 2023). Під час такого всмоктування, рухи язика призводять до стирання емалі зубів, в першу чергу ікла, яке своєю чергою втрачає свою направляючу функцію, і як наслідок, кутні зуби також стираються. В наслідок чого, я вважаю, що *Paratethyphoca libera* також міг використовувати всмоктування як основну стратегію захоплення здобичі. Стертість зубів у MCFFM V-150 може бути ознакою того, що цей вид використовував всмоктувальну стратегію захоплення здобичі, яка також відома і для сучасного бородатого тюленя *Erignathus barbatus* (Otriazhyi et al., 2025a).

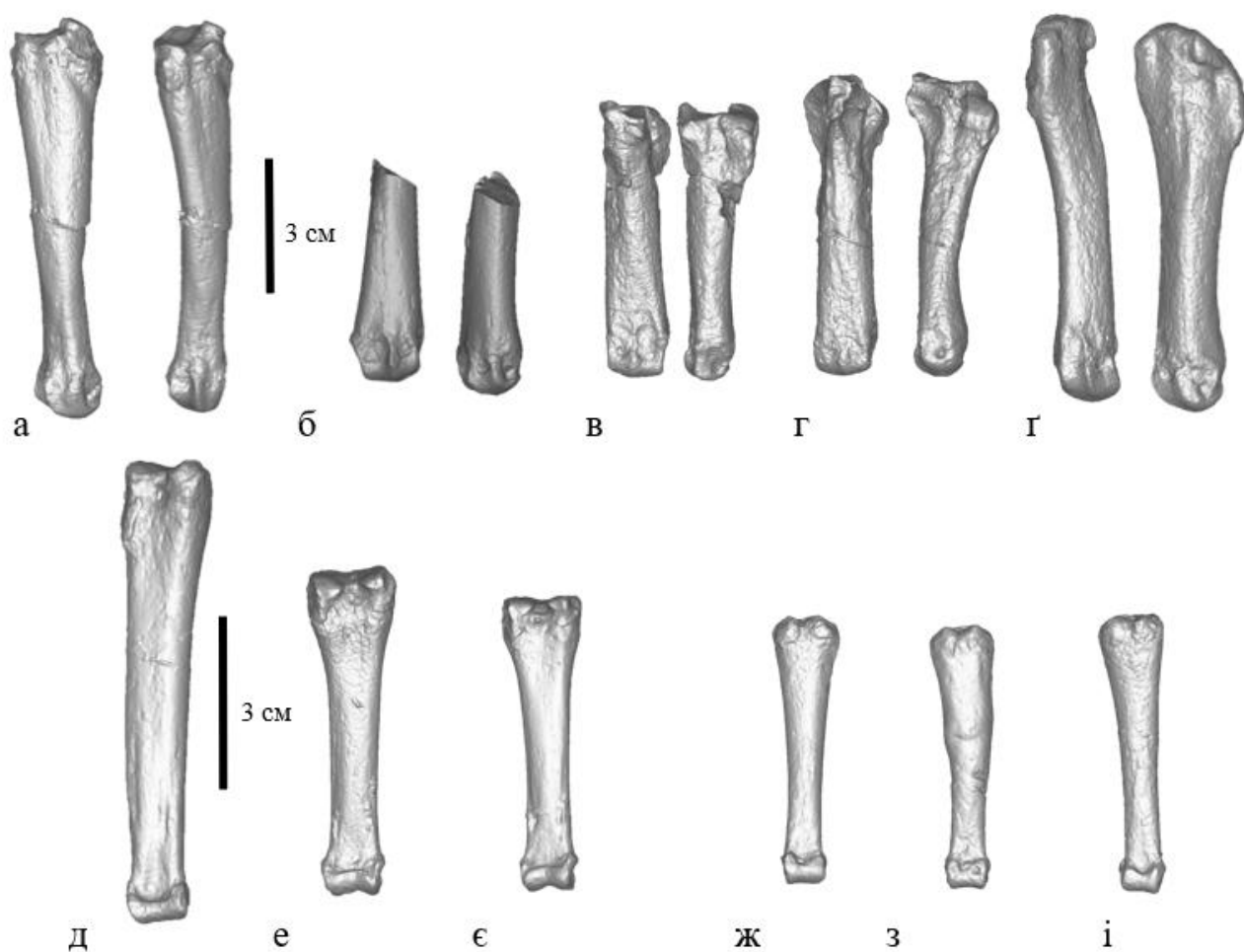


Рис. 4.10. кістки стопи. (а) Плеснова кістка I; (б) плеснова кістка II; (в) плеснова кістка III; (г) плеснова кістка IV; (г) плеснова кістка V; (д) проксимальна фаланга I; (е) проксимальна фаланга II; (є) проксимальна фаланга III; (ж) медіальна фаланга I; (з) медіальна фаланга II; (і) медіальна фаланга III.

РОЗДІЛ 5

ПОРІВНЯННЯ НОВИХ ЗНАХІДОК ІЗ ІНШИМИ ТАКСОНАМИ

5.1. Порівняння *Monachopsis pontica* із вимерлими таксонами

Devinophoca spp. *D. emryi* (SNM Z27870 - Z27873), *D. claytoni* (Z14523) і посткраніальний матеріал, знайдений в тому самому місцезнаходженні – пагорб Бонанза, Словаччина (SNM Z14543, Z14544, Z25507, Z27874, SNM PP1502, PP1503).

Monachopsis pontica має тонший та довший рострум (137% від довжини міжочної перегородки), а доразльна частина рострума пряма в виді збоку, *Monachopsis pontica* має глибоку носогубну ямку. Зубний ряд *Monachopsis pontica* прямий, *Monachopsis pontica* має довокореневий перший моляр верхньої щелепи й розвинене головне вістря в третього премоляра нижньої щелепи. В той час *Devinophoca* sp має ширший та коротший рострум (107% від довжини міжочної перегородки), невеликий горбик на підочній частині рострума (рис. 5.1), *Devinophoca* має неглибоку носогубну ямку, зубний ряд дугоподібний (рис. 5.1). Перший моляр верхньої щелепи *Devinophoca* має три корені, а третій премоляр має розвинені мезіальне та дистальне додаткові вістря.

Окрім цього *Monachopsis pontica* має коротший плечовий діяфіз (співвідношення діяфіза до висоти головки 2,35) (рис. 5.2), дистанція від стегнової головки до великого вертлюга менше ніж дистанція між медіальним та латеральним надвиростками. Дистальний епіфіз більший за проксимальний (його ширина – 93% від дистального епіфіза). *Monachopsis pontica* має короткий та низький ліктьовий відросток ліктьової кістки (30% від довжини кістки). В той час, як плечі SNM PP 1502 і Z25507 мають довгий діяфіз плечової кістки (співвідношення діяфіза до висоти головки – 3,4), стегнова кістка SNM Z14544 відстань від головки до великого вертлюга більшу ніж відстань між медіальним та латеральним надвиростками, проксимальний епіфіз більший за дистальний (ширина проксимального епіфіза – 100% від ширини дистального. Ліктьова кістка SNM PP1503 має видовженіший та вищий ліктьовий відросток (36% від довжини

кістки). У виді збоку клубова кістка *Monachopsis pontica* в 1.5 разів більший за діаметр кульшової западини, в той час таз SNM Z14543 має довшу клубову кістку, що в 2.4 рази більша за діаметр кульшової западини.

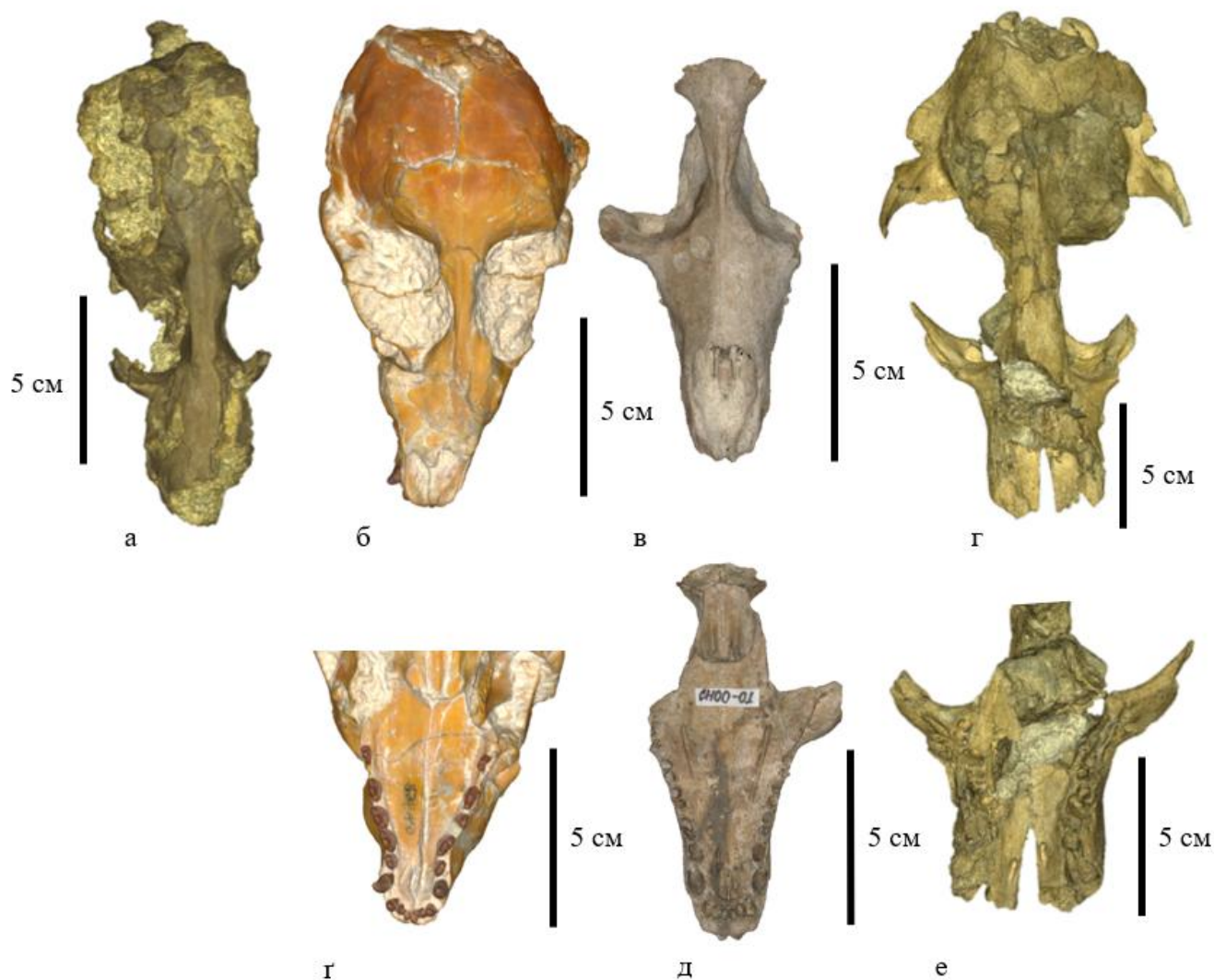


Рис. 5.1. Черепи тюленів Паратетісу, вид згори (а-г) і знизу (г-е). (а та г) *Paratethyphoca libera* MCFPM V-150; (б та г) *Pr. tarchankutica* NMNHU-P 64-468; (в та д) *M. pontica* CH00-01; (г та е) *D. emryi* SNM Z27870.

Praepusa tarchankutica (NMNHU-P 64-468, 64-469). *Monachopsis pontica* має довший роstrum (137% від довжини міжочної перегородки), ніж він у *Praepusa tarchankutica* (в якій він 130% від довжини міжочної перегородки) (рис. 5.1). Обидва види мають глибоку носогубну ямку і глибоке заглиблення під підочним отвором. Інші ознаки черепів важко порівняти через деформацію черепа *Praepusa tarchankutica* NMNHU-P 64-468.

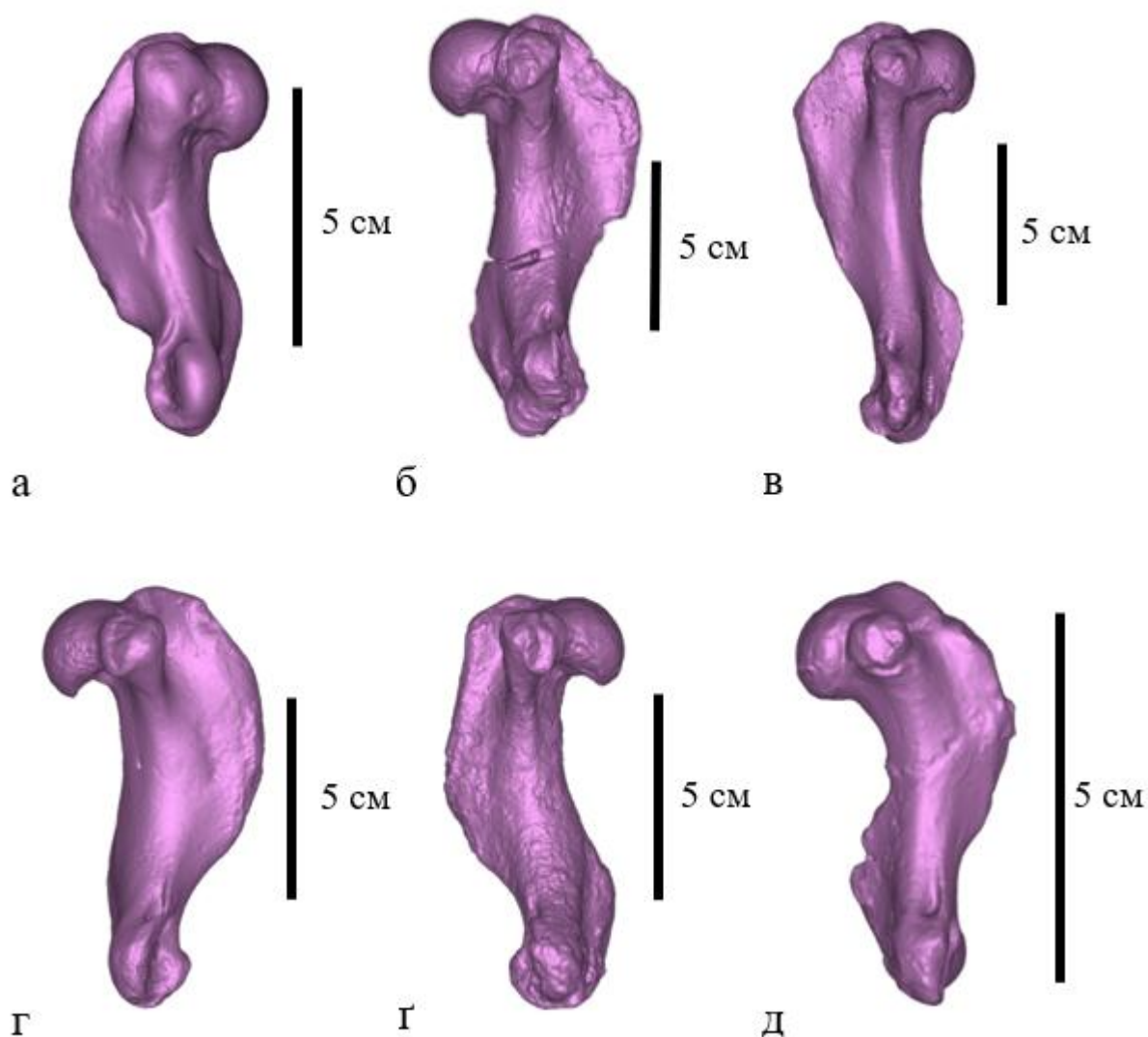


Рис. 5.2. Порівняння плечових кісток тюленів Паратетісу (вид зсередини).
 (а) *Monachopsis pontica* NMNHU-P 64-257; (б) *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150; (в) *Devinophoca emryi* SNM Z 25507; (г) *Cryptophoca maeotica* NMNHU-P 64-530; (г) *Cryptophoca maeotica* NMNHU-P Nordmann; (д) *Praepusa tarchankutica* NMNHU-P 64-468.

Monachopsis pontica має тільки головне вістря з премолярів з другого по четвертий і першого премоляра нижньої щелепи, тіло нижньої щелепи має найбільшу висоту на рівні четвертого премоляра. В той же час у *Praepusa tarchankutica* присутні й мезіальне та дистальне додаткові вістря, які при тому ще й добре розвинені. Максимальна висота тіла нижньої щелепи знаходиться на рівні

діастеми між третім та четвертим премолярами. Великий та малий горбки плечової кістки *Monachopsis pontica* вище ніж проксимальний край головки плечової кістки, в той час, як горбки *Praepusa tarchankutica* нижче за проксимальний край головки (рис. 5.2).

Cryptophoca maeotica (NMNHU-P 64-455, 64-530, NMNHU-P Nordmann (плече), Nordmann (1) стегно). *Monachopsis pontica* має коротку плечову кістку (довжина варіює від 49 до 67,5 мм, Koretsky 2001), дистальний край дельтоподібного гребеня має різкий перехід до діафізу, в той час, як *Cr. maeotica* має довше плечову кістку (100.8 мм у NMNHU-P 64-530 і 95.5 мм у NMNHU-P Nordmann без номера), і дистальний кінець дельтоподібного гребеня плечової кістки має плавний перехід до діафіза (рис. 5.2).

Monachopsis pontica має широкий діафіз стегнової кістки: найменша його ширина трохи більша або дорівнює половини ширини дистального епіфіза, в той час, як у *Cr. maeotica* найменша ширина діафіза менша за половину ширини дистального епіфізу (NMNHU-P 64-455, NMNHU-P Nordmann (1)). стегнова кістка морфотипу 1 у *Monachopsis pontica* відрізняється від стегнової кістки *Cr. maeotica* в розташованій медіальніше дистальної частини медіального надвиростку (рис. 5.3). Вертлюжна ямка *Monachopsis pontica* не глибока і не ширша за половину ширини великого вертлюга, в той час, як у *Cr. maeotica* вертлюжна ямка глибша і ширша за половину ширини великого вертлюга.

Pachyphoca ukrainica (NMNHU-P 64-701). Плечова кістка *Monachopsis pontica* має різкий перехід від дистального краю дельтоподібного гребеня до діафіза кістки, в той час, як дистальний край дельтоподібного гребеня голотипу *Pachyphoca ukrainica* (NMNHU-P 64-701) плавно переходить в діафіз.

Пахіостеосклеротичні Phocidae indet (NMNHU-P 64-166, 64-354, 64-481, 64-710) (*Pachyphoca ukrainica* sensu Koretsky and Rahmat, 2013). У *Monachopsis pontica* прикріплення *brachioradialis* променевої кістки коротше за дистальну частину кістки, а ліктьова кістка має добре розвинений ліктьовий відросток, в той час як прикріплення *brachioradialis* променевої кістки (NMNHU-P 64-481) довше

за дистальну її частину, а ліктьова кістка (NMNHU-P 64-710) має короткий ліктьовий відросток.

Медіальний надвиросток стегнової кістки *Monachopsis pontica* коротший (40% від довжини тіла) і стегнова кістка має слабо розвинену лінію вертлюга, в той час, як пахіостеосклеротичні стегнові кістки Phocidae indet (NMNHU-P 64-354) мають довгий медіальний надвиросток (приблизно половина довжини кістки), а лінія вертлюга стегнової кістки добре розвинена.

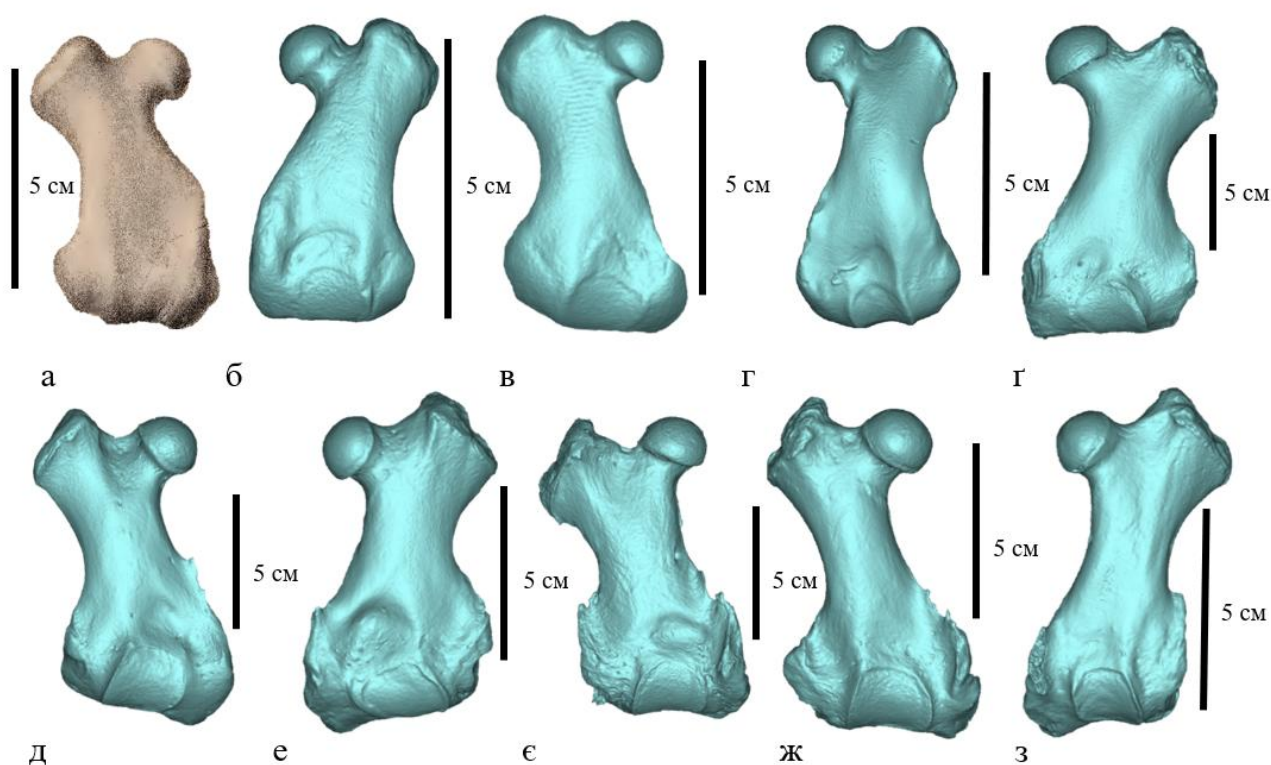


Рис. 5.3. Порівняння стегнових кісток справжніх тюленів (Phocidae), вид спереду. (а) *M. pontica* MPGI 25-113; (б) *M. pontica* NMNHU-P 64-256; (в) *M. pontica* NMNHU-P 64-314; (г) *Cr. maeotica* NMNHU-P 64-455; (г) *E. barbatus* CN 958 (NHMD); (д) *C. cristata* 1134 (NHMD); (е) *Pa. groenlandicus* 154 (NHMD); (е) *Ha. grypus* 1485 (NHMD); (ж) *Ph. vitulina* NMBE 301 91; (і) *Pu. caspica* NMW 66299.

Paratethyphoca libera (MCFEM V-150). У *Monachopsis pontica* надорбітальний відросток відсутній, а міжочна відстань вузька (найменша ширина – 4.5 мм), в той час, як *Paratethyphoca libera* його має, а міжочний регіон

ширший – 7.5 мм. Носова кістка вужча у *Monachopsis pontica* (2 мм в ширину на медіальній частині) і ширша у *Paratethyphoca libera* (8 мм на медіальній частині).

І *Monachopsis pontica*, і *Paratethyphoca libera* мають довгу морду: найменша дистанція від назальної порожнини до черепної коробки – 70 мм (рис. 5.1). Лопатка *Monachopsis pontica* має менш увігнутий каудальний край, ніж лопатка *Paratethyphoca libera* (рис. 5.4). В *Monachopsis pontica* малий горбок вищий за проксимальний край головки, а у *Paratethyphoca libera* проксимальний край головки плеча трохи вище за малий горбок. Дельтоподібний гребінь *Monachopsis pontica* довший і сягає 70% від довжини кістки, а у *Paratethyphoca libera* він коротший і сягає половини довжини кістки. *Monachopsis pontica* має різкий проксимальний перехід дельтоподібного гребеня до діафіза, а у *Paratethyphoca libera* він плавний. Латеральний надвиросток довший у *Monachopsis pontica* ніж у *Paratethyphoca libera* (38% та 28% загальної довжини кістки відповідно) (рис. 5.3).

Histriophoca alekseevi (NMNHU-P 40-121). *Monachopsis pontica* має коротку діастему між іклом та першим премоляром верхньої щелепи, в той час, як у *H. alekseevi* ця діастема настільки ж широка, як і перший премоляр. Також опис черепа (Алексеев 1924а) включає опис носової кістки, яка втратилась в період до переопису, зробленого І. Корецькою (Koretsky, 2001). О. К. Алексеев (Алексеев, 1924а) описує кістку, як тонку, що віялоподібно розширюється в її ростральній частині. Це збігається з описом носової кістки *Monachopsis pontica*, але підтвердити таку форму носової кістки *H. alekseevi* та порівняти її з *Monachopsis pontica* ми не можемо, бо в праці О. К. Алексеева (Алексеев, 1924а) відсутнє зображення черепа з дорсальної сторони.

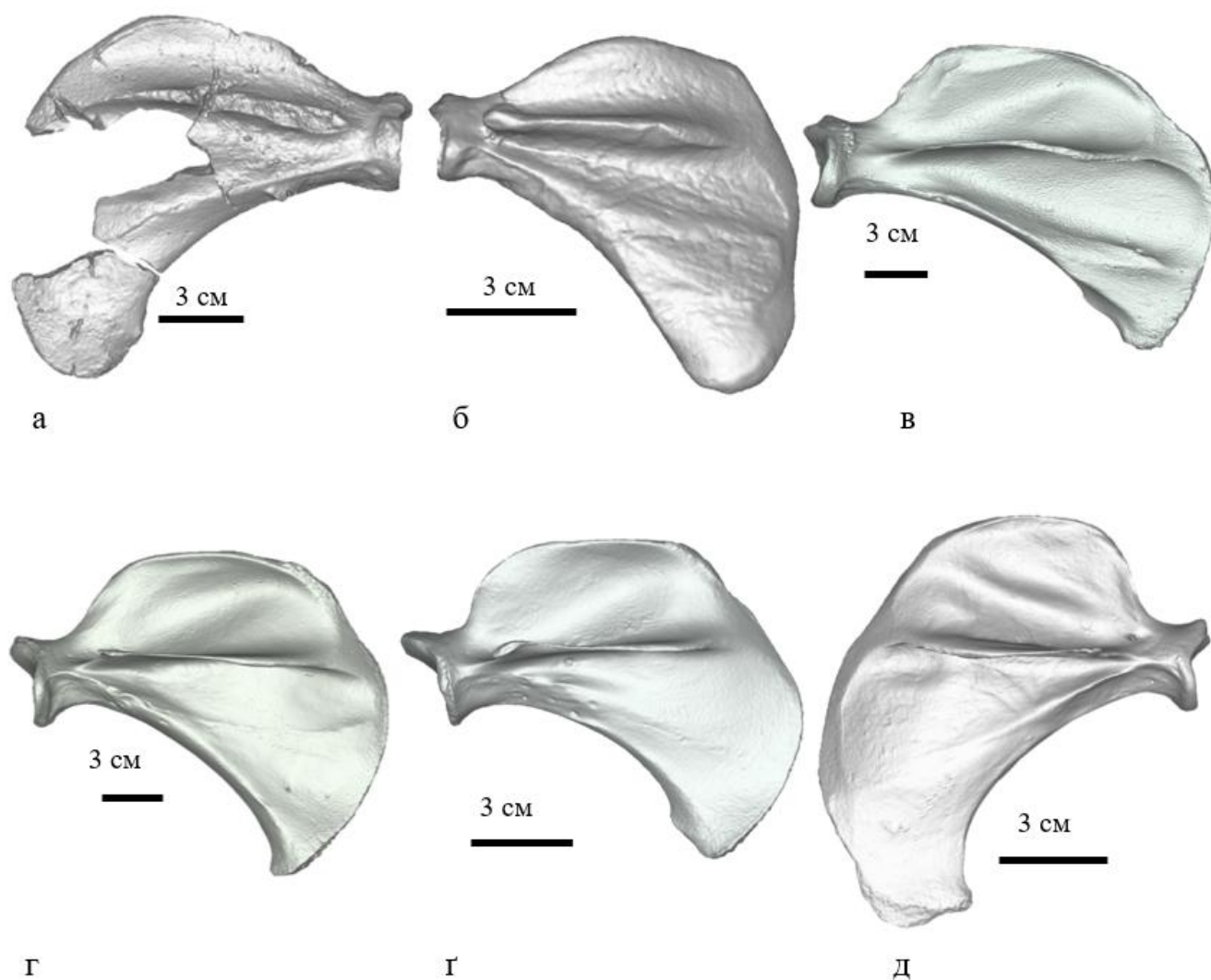


Рис. 5.4. Лопатки тюленів Паратетісу, вид збоку. (а) *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150; (б) *M. pontica* FFM 10246; (в) *E. barbatus* NWM 1950; (г) *Ha. grypus* NWM 31589; (г) *Ph. vitulina* NWM 1462; (д) *Pu. caspica* NWM 66298.

Planopusa semenovi (NMNHU-P 64-709). Співвідношення найменшої ширини рострума (на рівні першого премоляра) до найбільшої його ширини (на рівні ікла) більше у *Monachopsis pontica*, в якого воно 93%, в той час, як у *Pl. semenovi* воно дорівнює 86%. Зазвичай верхні та нижні премоляри та моляри мало відрізняються у Phocidae за морфологією (Чапский, 1955), тож в рамках цієї роботи і відсутності наявних верхніх зубів у *Monachopsis pontica* і нижніх у *Pl. semenovi*, я вирішив, що ми можемо порівняти наявні зуби цих двох таксонів. Нижні премоляри та моляри *Monachopsis pontica* мають тільки головне вістря, який знаходиться віддалено від мезіального та дистального краю зуба, та між його

двох коренів, його довжина варіює від 43 до 49% від довжини коронки (для другого-четвертого премолярів). В той час у *Pl. semenovi* присутні головне та дистальне додаткові вістря на більшості зубів, а у першого моляра верхньої щелепи також присутнє і мезіальне додаткове вістря. Мезіальний край головного вістря досягає мезіального краю зуба і знаходиться здебільшого над мезіальним коренем, довжина вістря досягає 59% від довжини коронки у четвертого премоляра і 50% у першого моляра (Koretsky & Rahmat 2021).

5.2. Огляд інших знахідок визначених як *Monachopsis pontica* (*Ph. pontica*)

Тюлені з Кучукчекмедже, Туреччина. Матеріали з цього місцезнаходження включають дві основні групи:

1) фрагмент черепа (лицьова частина) та нижньої щелепи, описані як *Ph. Pontica* та проілюстровані А. Маліком і Г. Нафізом (Malik & Nafiz, 1933). Через те що екземпляр був знищений в пожежі Університету Стамбулу в 1942 році, він не був доступний для перевірки.

2) екземпляри, що зберігаються в Парижі у Національному музеї природної історії. Матеріали складаються з нижньої щелепи та кістками посткраніального скелета, які переописав С. Піжін (Peigné, 2016).

Порівняння черепа описаного А. Маліком і Г. Нафізом (Malik and Nafiz, 1933) базується на ілюстрації з тієї ж праці. Рострум має DNFO/RH співвідношення близьке до 190%, що трохи менше ніж те саме співвідношення в *Monachopsis pontica* (195%). Піднебінний відросток верхньої щелепи трошки вентрально вигнутий (що збігається із *Monachopsis pontica*). Верхні та нижні премоляри мають добре розвинене головне вістря, що також збігається за формою з *Monachopsis pontica*. Тому цей екземпляр на нашу думку визначається як *Monachopsis* sp.

С. Піжін (Peigné, 2016) приписав всі плечові кістки до *Cryptophoca* sp. Однак, деякі подібності між плечовою кісткою MNHN.F. TRQ930, TRQ935, та плечовою кісткою *Monachopsis pontica* все ж спостерігаються. плечова кістка

TRQ930 розділяє з *Cryptophoca* sp. одну з діагностичних ознак в проксимальній частині кістки – її великий горбок знаходиться нижче проксимального рівня головки плечової кістки (у *Monachopsis pontica* він вищий). Водночас плечова кістка TRQ935 має довгий дельтоподібний гребінь, який сягає проксимального краю надвиросткового отвору, що трохи коротше ніж дельтоподібний гребінь *Monachopsis pontica*, але довше ніж дельтоподібний гребінь *Cr. maeotica*. Стегнові кістки MNHN.F.TRQ944 і TRQ945 належать до молодих особин, і найменша ширина діафіза в виді спереду трошки більше за половину ширини дистального епіфіза, що робить ці кістки ближче до *Monachopsis pontica*. До того ж всі кістки пропорційно коротші за кістки *Cr. maeotica*. Загалом матеріал більше за все схожий на *Monachopsis pontica*, тож визначається ймовірно як *Monachopsis* (?*Monachopsis* sp.) (Otriazhyi et al., 2025b).

Тюлені з Добруджі, Румунія. Кістки описані М. Каряк і Д. Григореску (Chiriac and Grigorescu, 1975), як *Phoca pontica* з середньосарматських відкладів Добруджі, Румунія, відрізняються від *Monachopsis pontica* наступними ознаками: вони мають складнішу морфологію зубів і їх вістрь, коротший дельтоподібний гребінь плечової кістки, видовженішу променеву кістку, довші крила клубової кістки і майже однакові надвиростки стегнової кістки. *Monachopsis pontica* має простішу форму зубів і тільки один головне вістря, в той час, як румунські екземпляри (LPB(FGGUB) 105 і 108) мають два додаткових вістря. Більшість кісток скелета описані М. Каряк і Д. Григореску (Chiriac and Grigorescu, 1975) також відрізняються від *Monachopsis pontica*. Дистальний фрагмент плечової кістки LPB(FGGUB) A6 має коротший дельтоподібний гребінь, який закінчується проксимальніше за проксимальний край надвиросткового отвору. Також стегнова кістка LPB(FGGUB) A7 має латеральний надвиросток тільки трохи коротше за медіальний і він починається трохи дистальніше за середину стегнової кістки. Водночас у *Monachopsis pontica* латеральний надвиросток вдвічі коротший за медіальний і починається в дистальній третині стегнової кістки. Екземпляр LPB(FGGUB) 157, згаданий у Grigorescu (1976), відрізняється від *Monachopsis pontica* в латеральніше розташованій дистальній частині медіального надвиростка,

тож мною визначений як *C. cf. maeotica*, але менший за нього розміром. Таким чином, опубліковані та ілюстровані М. Каряк і Д. Григореску (Chiriac and Grigorescu, 1975) та Д. Григореску (Grigorescu, 1976) матеріали з Румунії не належать до *Monachopsis pontica*, але до якогось іншого тюленя (Otriazhyi et al., 2025b).

5.3. Порівняння *M. pontica* із сучасними таксонами

Erignathus barbatus (NMW CN958, CN958, 7556). *Monachopsis pontica* має довгуватий рострум в порівнянні з *E. barbatus*: його DNFO/RH співвідношення дорівнює 195%, в той час, як в *E. barbatus* воно всього 90% (додаток 15). *Monachopsis pontica* має менші латеральний та дорсальні кути рострума, ніж в *E. barbatus* (25° та 36° у *Monachopsis pontica*, і 30° та 45° у *E. barbatus*, рис. 5.5 та додаток 15). *Monachopsis pontica* пряму в виді збоку носову кістку та його піднебінний відросток верхньої щелепи вигнутий, *E. barbatus* натомість має вигнуту носову кістку при виді збоку і увігнутий піднебінний відросток верхньої щелепи. *Monachopsis pontica* має глибоку та вузьку носогубну ямку і відсутню діастему між іклом, першим та другим премоляром верхньої щелепи, *E. barbatus* має неглибоку та широку носогубну ямку та наявну діастему між верхнім іклом, першим та другим премоляром (рис. 5.6). *Monachopsis pontica* має тільки головне вістря розвиненим у другого-четвертого премоляра та першого моляра, в той час, як у *E. barbatus* також присутні мезіальне та дистальне додаткові вістря. Альвеоли верхніх різців *Monachopsis pontica* сильно сплюснуті поперечно і мають еліпсоподібну форму, більший радіус цього еліпсу першого та другого різця в 1.5 разів більший за менший радіус. В той час, як у *E. barbatus* вони слабо сплюснуті. Тіло нижньої щелепи *Monachopsis pontica* сягає максимальної висоти на рівні четвертого премоляра, а підборідний виступ розвинений, але низький, в той час, як у *E. barbatus* тіло нижньої щелепи має свою найбільшу висоту на рівні першого моляра, а підборідний виступ добре розвинутий.



Рис. 5.5. Черепи сучасних тюленів, вид згори. (а) *E. barbatus* NWM 4026; (б) *C. cristata* NWM 1620; (в) *Pa. groenlandicus* NMBE 638; (г) *Hi. fasciata* ZMUC CS-303-67; (г) *Ha. grypus* NWM 31588; (д) *Ph. vitulina* NWM 1462; (е) *Pu. caspica* GNM 2-2013/98.

Лопатка *Monachopsis pontica* має свою найвищу точку краніального краю на його середині, висота дорсального краю сягає 60% від довжини кістки (на рівні ості лопатки), в той час, як в *E. barbatus* найвища точка краніального краю знаходиться на його дистальній половині, а висота дорсального краю сягає 47% від довжини кістки (рис. 5.4). У *Monachopsis pontica* трохідельтоїдна поверхня дельтоподібного гребеня розвинена середньо, а в *E. barbatus* вона величезна і сильно розвинена (рис. 5.7). Медіальний надвиросток стегнової кістки

Monachopsis pontica довший за латеральний і має 130% від його довжини, в той час, як у стегнової кістки *E. barbatus* медіальний надвиросток трохи більший за латеральний і має всього 115% від його довжини (рис. 5.3).

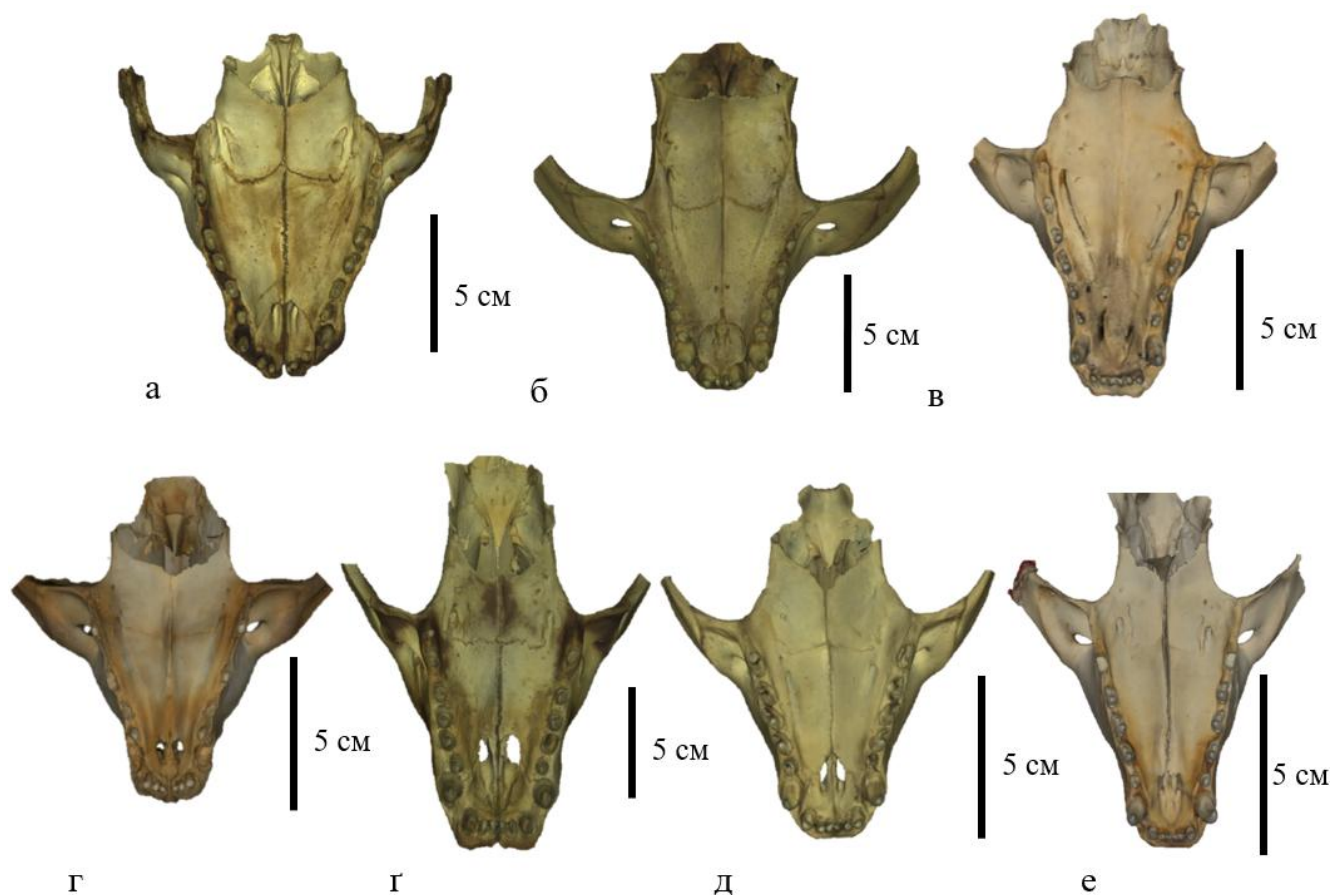


Рис. 5.6. Черепи сучасних тюленів, вид знизу. (а) *E. barbatus* NWM 4026; (б) *C. cristata* NWM 1620; (в) *Pa. groenlandicus* NMBE 638; (г) *Hi. fasciata* ZMUC CS-303-67; (г) *Ha. grypus* NWM 31588; (д) *Ph. vitulina* NWM 1462; (е) *Pu. caspica* GNM 2-2013/98.

Cystophora cristata (ZMUC 1134, 1265). Співвідношення DNFO/RH у *Monachopsis pontica* майже в десять разів більше ніж у *C. cristata* і дорівнює 195% та 20% відповідно (додаток 15). Латеральний кут обличчя *Monachopsis pontica* (рис. 5.1) більший на 5° за відповідний кут у *C. cristata* (25° та 20° відповідно, додаток 15), натомість в виді зі спини роstrum *Monachopsis pontica* менший на 21° і дорівнює 36° та 57° у *C. cristata* (рис. 5.5). Проксимальний край носової порожнини *Monachopsis pontica* знаходиться на рівні другого премоляра верхньої щелепи, а носова кістка довга та тонка, до того ж надорбітальний відросток

лобної кістки у *Monachopsis pontica* відсутній. Проксимальний край носової порожнини у *C. cristata* знаходиться на рівні виличної дуги, носова кістка коротка та широка, а надорбітальний відросток лобної кістки присутній.

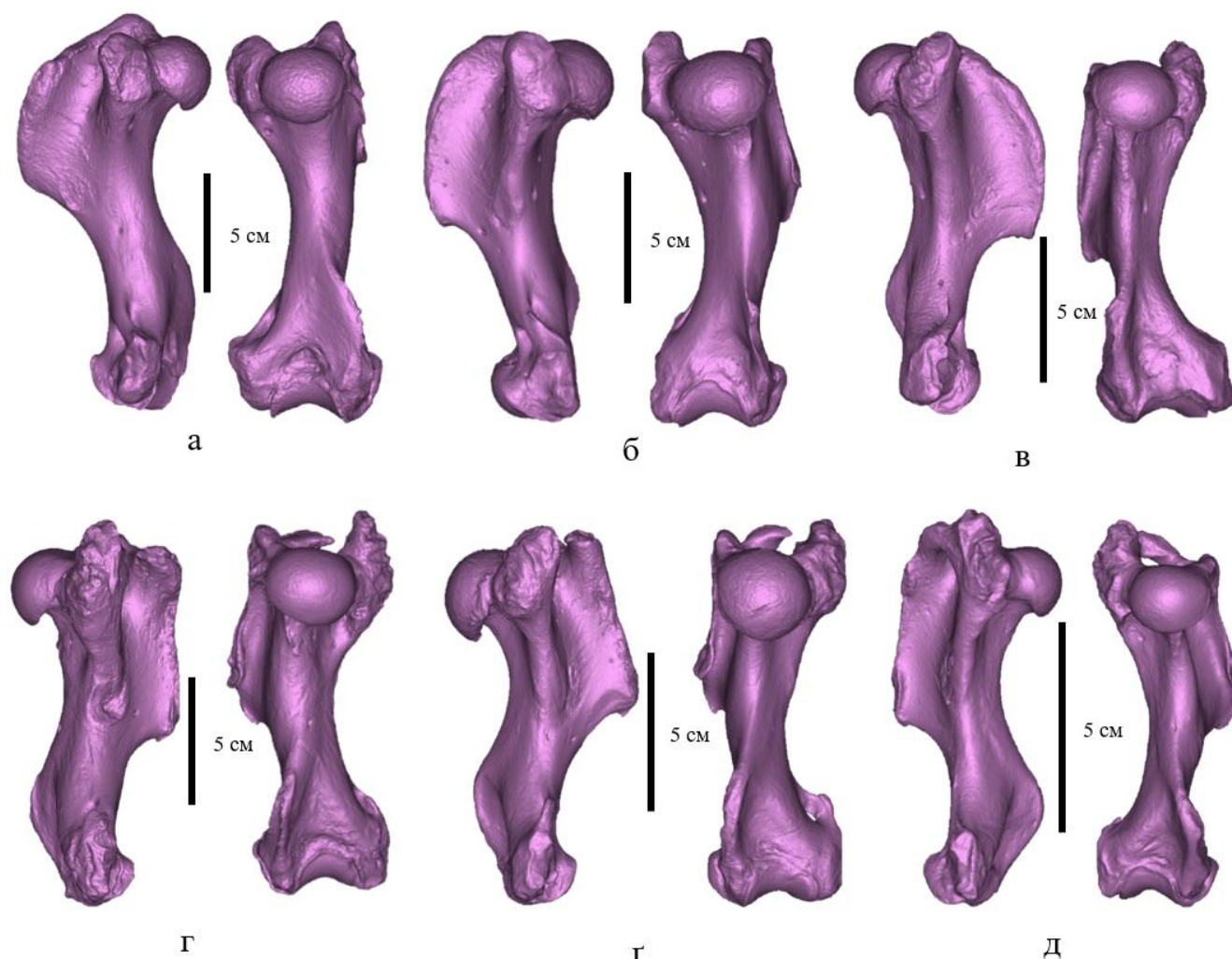


Рис. 5.7: Порівняння плечових кісток сучасних тюленів, медіальний та вид ззаду. (а) *E. barbatus* NHMD CN 958; (б) *C. cristata* NHMD 1134; (в) *Pa. groenlandicus* NHMD CN 961; (г) *Ha. grypus* NHMD 1485; (г) *Ph. vitulina* NMBE 301-91; (д) *Pu. caspica* NMW 66298.

Зубні ряди верхньої щелепи у *Monachopsis pontica* має рострально направлений кут, а носогубна ямка глибока та вузька (рис. 5.1). На противагу у *C. cristata* зубні ряди більш менш паралельні один до одного, а носогубна ямка неглибока і широка. Краніальний край піднебіння *Monachopsis pontica* закінчується на рівні середини міжочної зони, а у *C. cristata* він сягає задньої половини міжочної зони (рис. 5.6). *Monachopsis pontica* має три різці верхньої

щелепи й альвеоли першого та другого різця сильно сплюснуті поперечно та мають еліпсоїдну форму, їх більший радіус в 1.5 рази більший за менший радіус (рис. 5.1), в той час, як у *C. cristata* тільки два верхніх різці, а їх альвеоли круглої форми (рис. 5.6). У *Monachopsis pontica* розвинений тільки головне вістря другого-четвертого премолярів та моляра нижньої щелепи, а у *C. cristata* і головне вістря слабо розвинений. Висота тіла нижньої щелепи збільшується в краніальному напрямку і сягає найбільшої висоти на рівні четвертого премоляра, підборідний виступ виражений, в той час, як у *C. cristata* тіло нижньої щелепи має майже однакову висоту, а підборідний тільки слабо проявлений.

Висота надостної ямки лопатки *Monachopsis pontica* дорівнює 27% довжини кістки на рівні ості лопатки, в той час, як у *C. cristata* вона варіює від 32% у самця USNM-550317 до 39% у самиці USNM-188962.

Гребінь м'яза-відвертача плеча *Monachopsis pontica* слабо розвинений в проксимальному напрямку, проксимальний край великого та малого горбків плечової кістки знаходяться на одному рівні (рис. 5.2). В той час, як у *C. cristata* гребінь згинача сильно розвинений проксимально, а малий горбок проксимально вищий за великий горбок (рис. 5.7). Міжгорбкова борозна *Monachopsis pontica* вужча за цю борозну у *C. cristata* (13% від довжини кістки у *Monachopsis pontica* і 17% у *C. cristata*).

У *Monachopsis pontica* медіальний надвиросток стегнової кістки довший за латеральний (130% від довжини латерального надвиростка). В цей же час у самця *C. cristata* медіальний надвиросток має 110% від довжини латерального надвиростка, а у самиці він дорівнює 150% від довжини латерального.

Histriophocini

Pagophilus groenlandicus (Череп NMBE 638, скелети ZMUC 154, ZMUC CN 961). Співвідношення DNFO/RH у *Monachopsis pontica* як мінімум втричі більше ніж у *Pa. groenlandicus* (195% та 60% відповідно, додаток 15). Латеральний кут обличчя у *Monachopsis pontica* більший ніж у *Pa. groenlandicus* (25° та 20° відповідно), в той час, як дорсальний кут рострума менший (36° та 45° відповідно (рис. 5.5 та додаток 15)). *Monachopsis pontica* має глибоку носогубну ямку, а у *Pa.*

groenlandicus вона менш глибока. Краніальний край піднебінної кістки *Monachopsis pontica* сягає половини міжочної зони (рис. 5.1), а у *Pa. groenlandicus* він знаходиться в його краніальній половині (рис. 5.6). Другий-четвертий премоляри нижньої щелепи мають тільки головне вістря у *Monachopsis pontica*, в той час, як у *Pa. groenlandicus* присутні й мезіальне та дистальне додаткові вістря. Тіло нижньої щелепи *Monachopsis pontica* сягає найбільшої висоти на рівні четвертого премоляра, в той час, як у *Pa. groenlandicus* тіло нижньої щелепи сягає максимальної висоти на рівні першого моляра.

Monachopsis pontica має низьку надостну ямку лопатки (максимальна висота дорівнює 27% від довжини кістки на рівні ості лопатки), а у *Pa. groenlandicus* вона відносно висока (до 40% від довжини лопатки).

Проксимальний край великого горбка плечової кістки *Monachopsis pontica* вище за проксимальний край головки плечової кістки (рис. 5.2), Міжгорбкова борозна вузька (13% від довжини кістки), а діафіз має прямий край від головки плечової кістки до медіального надвиростка. В той час, як у *Pa. groenlandicus* великий горбок нижчий за проксимальний край головки плечової кістки, малий горбок значно вищий за головку плечової кістки (рис. 5.7), Міжгорбкова борозна широка (20% від довжини кістки), а діафіз має увігнутий край між головою та медіальним надвиростком.

Латеральний надвиросток стегнової кістки *Monachopsis pontica* коротший за медіальний (всього 75% від його довжини), більший вертлюг стегнової кістки проксимально знаходиться на одному рівні із головою. В той час, як у *Pa. groenlandicus* надвиростки однакові за розміром, а більший вертлюг вищий за головку стегнової кістки. Наднаколінна ямка *Pa. groenlandicus* більш виражена ніж *Monachopsis pontica* (рис. 5.3).

Histriophoca fasciata (череп ZMUC CS-303-67). *Monachopsis pontica* має овальні міжочні отвори, а у *Hi. fasciata* вони скоріше круглі. Співвідношення DNFO/RH у *Monachopsis pontica* втричі більше за це співвідношення у *Hi. fasciata* (195% та 63% відповідно, додаток 15). Латеральний кут обличчя дорсальний кут рострума *Monachopsis pontica* менші ніж у *Hi. fasciata* (25° та 36° у *Monachopsis*

pontica та 30° 50° у *Hi. fasciata* відповідно, рис. 5.6, додаток 15). *Monachopsis pontica* має глибоку та вузьку носогубну ямку, а у *Hi. fasciata* вона неглибока та широка. Тіло нижньої щелепи *Monachopsis pontica* сягає максимальної висоти на рівні четвертого премоляра, а у *Hi. fasciata* воно сягає максимальної висоти на рівні діастеми між третім та четвертим премолярами.

Monachopsis pontica має вужчу міжгорбкову борозну плечової кістки ніж *Hi. fasciata* (13% від довжини кістки у *Monachopsis pontica* і 29% у *Hi. fasciata*). Блок *Monachopsis pontica* вузький і у *Hi. fasciata* він широкий (17% та 30% від довжини кістки відповідно). Шийка променевої кістки у *Monachopsis pontica* у 2.5 тонша за ширину її дистальної частини, в той час, як у *Hi. fasciata* вона у 2 рази тонша за ширину дистальної частини променевої кістки. У стегнової кістки *Monachopsis pontica* медіальний надвиросток стегнової кістки довший за латеральний (130% від довжини останнього), у *Hi. fasciata* навпаки – медіальний коротший за латеральний (91% від довжини останнього)

Phocini

Monachopsis pontica відрізняється від усіх Phocini відсутністю проксимальної біфуркації дельтоподібного гребеня плечової кістки, в той час, як у Phocini вона присутня (Otriazhyi et al., 2025b).

Phoca vitulina (NMW 1462, 28587). Співвідношення DNFO/RH у *Monachopsis pontica* більш ніж вдвічі більше за таке ж співвідношення у *Ph. vitulina* (195% та 85% відповідно, додаток 15). Латеральний кут обличчя та дорсальний кут рострума менші у *Monachopsis pontica* ніж у *Ph. vitulina* (25° та 36° у *Monachopsis pontica* та 35° та 55° у *Ph. vitulina* відповідно, рис. 5.1 та 5.5, додаток 15).

Найменша міжочна ширина *Monachopsis pontica* всього 15% від найбільшої ширини верхньої щелепи, що трохи вужче ніж у *Ph. Vitulina*, у якої найменша міжочна ширина всього 20%. *Monachopsis pontica* має глибоку носогубну ямку, а у *Ph. vitulina* вона не глибока. У *Monachopsis pontica* розвинений тільки головне вістря другого-четвертого премолярів та першого премоляра нижньої щелепи. Її тіло має найбільшу висоту на рівні четвертого премоляра. В той час, як у *Ph.*

vitulina добре розвинений головне вістря, мезіальне та дистальне додаткове вістря, а також інколи розвинений менше вістря, а тіло нижньої щелепи сягає максимальної висоти на рівні третього премоляра.

Monachopsis pontica має слабо розвинений гребінь згинача плечової кістки, в той час у *Ph. vitulina* він добре розвинений в каудальному напрямку (рис. 5.7). Більший вертлюг стегнової кістки *Monachopsis pontica* так само широкий, як і найменша ширина діафіза, а медіальний надвиросток починається проксимальніше, в той час, як у *Ph. vitulina* більший вертлюг ширший за меншу ширину діафіза, а медіальний надвиросток короткий (рис. 5.3).

Halichoerus grypus (ZMUC 1485, NMW 28539). Край носової порожнини *Monachopsis pontica* увігнутий при виді збоку, а у *Ha. grypus* цей край прямий. Співвідношення DNFO/RH у *Monachopsis pontica* в чотири з половиною рази більший за нього ж у *Ha. grypus* (195% та 43% відповідно, додаток 15). Латеральний кут обличчя *Monachopsis pontica* дорівнює 25°, а у *Ha. grypus* носова кістка майже паралельна до зубного ряду в виді збоку. Дорсальний кут *Monachopsis pontica* менший ніж *Ha. grypus* на 14° і дорівнює 36° (у *Ha. grypus* 50°) (рис. 5.1, 5.5, додаток 15). Підочний отвір *Monachopsis pontica* видимий в виді зі спини, а носогубна ямка глибока та вузька, в той час, як у *Ha. grypus* міжочні отвори сховані в виді зі спини, а носогубна ямка вузька і неглибока.

Другий-четвертий премоляри та перший моляр нижньої щелепи *Monachopsis pontica* мають розвиненим тільки головне вістря, максимальна висота тіла нижньої щелепи знаходиться на рівні четвертого премоляра, а підборідний виступ добре виражено. В протипагу, *Ha. grypus* має добре розвинений головне вістря та дистальне додаткове вістря другого-четвертого премолярів та першого моляра, тіло нижньої щелепи має майже однакову висоту по всій довжині, а підборідний виступ слабо виражений.

Надостна ямка лопатки *Monachopsis pontica* сягає 27% від довжини лопатки на рівні ості лопатки, а у *Ha. grypus* вона може бути до 30% від довжини лопатки (рис. 5.4). Більший та малий горбок плечової кістки *Monachopsis pontica* низькі, але вищі за проксимальний рівень головки плечової кістки, а анконеальний

гребінь плечової кістки слабо розвинений, в той час, як у *Ha. grypus* більший та малий горбок значно вищі за головку плечової кістки, а анконеальний гребінь добре розвинений (Рис. 5.2 та 5.7).

Головка стегнової кістки *Monachopsis pontica* направлена в медіально-проксимальному напрямку, а медіальний надвиросток значно довший за латеральний (130% від його довжини), в той час, як у *Ha. grypus* головка направлена проксимально і довжина медіального надвиростку всього 115% від довжини латерального (рис. 5.3).

Pusa hispida (ZMUC 803). Співвідношення DNFO/RH у *Monachopsis pontica* двічі більше ніж у *Pusa hispida* (195% та 95% відповідно, додаток 15). Латеральний кут обличчя та дорсальний кут рострума *Monachopsis pontica* менші за відповідні кути у *Pusa hispida* (25° та 36° у *Monachopsis pontica* та 30° та 53° у *Pusa hispida* відповідно, рис. 5.1 та 5.5, додаток 15). *Monachopsis pontica* має глибоку носогубну ямку, у *Pusa hispida* вона не глибока. Другий-четвертий премолари та перший моляр нижньої щелепи *Monachopsis pontica* мають тільки головне вістря, а у *Pusa hispida* також добре розвинені мезіальне та дистальне додаткові вістря й інколи присутній менше вістря.

Monachopsis pontica має слабо розвинений гребінь згинача плеча, а у *Pusa hispida* він добре розвинений в проксимальному напрямку. Медіальний надвиросток стегнової кістки *Monachopsis pontica* сягає 40% від довжини кістки й 130% від довжини латерального надвиростка, а у *Pusa hispida* медіальний надвиросток займає 35% від довжини кістки і 154% від довжини латерального надвиростка.

Pusa caspica (NMW 66292 - 66299, GNM 2-2013/988). Співвідношення DNFO/RH у *Monachopsis pontica* в два з половиною рази більше ніж у *Pusa caspica* (195% та 75% відповідно, додаток 15). Латеральний кут лицьового відділу та дорсальний кут рострума *Monachopsis pontica* менші за відповідні кути у *Pusa caspica* (25° та 36° у *Monachopsis pontica* та 35° та 45° у *Pusa hispida* відповідно, рис. 5.1 та 5.5, додаток 15).

Monachopsis pontica має глибоку носогубну ямку, зубний ряд верхньої щелепи прямий при виді збоку, а тіло нижньої щелепи сягає своєї максимальної висоти на рівні четвертого премоляра. У другого-четвертого премолярів та першого моляра нижньої щелепи наявне тільки головне вістря. Носогубна ямка *Pusa caspica* глибока та широка, зубний ряд верхньої щелепи трошки викривлений при виді збоку, максимальна висота нижньої щелепи розташована на рівні першого моляра, а премоляри та перший мolar нижньої щелепи мають головне вістря, мезіальне та дистальне додаткові вістря та менше дистальне вістря.

Анконеальний гребінь плечової кістки *Monachopsis pontica* слабо розвинений, малий горбок трохи вищий за проксимальний край головки плечової кістки. В той час, як у *Pusa caspica* анконеальний гребінь добре розвинений, а малий горбок значно вищий за проксимальний край головки плечової кістки (рис. 5.2 та 5.7).

Проксимальний край більшого вертлюга стегнової кістки знаходиться на тому ж самому рівні, що і головка стегнової кістки, його ширина дорівнює мінімальній ширині діафіза, а медіальний надвиросток більший за латеральний і дорівнює 130% його довжини, в той час, як у *Pusa caspica* більший вертлюг випирає проксимальніше за головку стегнової кістки, його ширина більша за меншу ширину діафіза, а медіальний надвиросток має довжину тільки в 115% від довжини латерального надвиростка (рис. 5.3).

5.4. Порівняння *Paratethyphoca libera* із вимерлими таксонами

Порівняння із можливо близькоспорідненими таксонами

Pontophoca sarmatica (Alekseev, 1924), NMNHU-P 64 1713/10. Перший опис *Pontophoca sarmatica* містить ілюстрацію тільки лопатки, тазової та стегнової кісток (Алексеев 1924б), і з тексту не зрозуміло, чи належать ілюстровані кістки до єдиної особини. Ілюстрована лопатка (рис. 4.7б) має низький і трохи випуклий краніальний край, чим вона схожа на лопатку *Paratethyphoca libera*. В оригінальній праці жодна кістка не була визначена як типовий матеріал, тож

стегнову кістку було обрано лектотипом (Koretsky and Ray, 2002) на основі наявних аутапоморфій (широкі дистальні епіфізи). Однак місцезнаходження лектотипу наразі невідоме. І. Корецька та К. Рей (Koretsky and Ray, 2002) вказують, що плечова та стегнова кістки NMNHU-P 64 1713/10 належать до однієї особини *Pontophoca sarmatica*, тож в рамках цієї роботи саме вони були обрані для порівняння (рис. 5.8г). Стегнова кістка NMNHU-P 64 1713/10 має ідентичну форму зі стегном *Pontophoca sarmatica*, проілюстрованим в оригінальній публікації (Алексеев 19246). Також ідентичну форму з *Pontophoca sarmatica* мають зразки MNEIN 144-208, MNEIN 144-209, MNEIN 144-210, MNEIN 144-211, MNEIN 144-212, MNEIN 144-213.

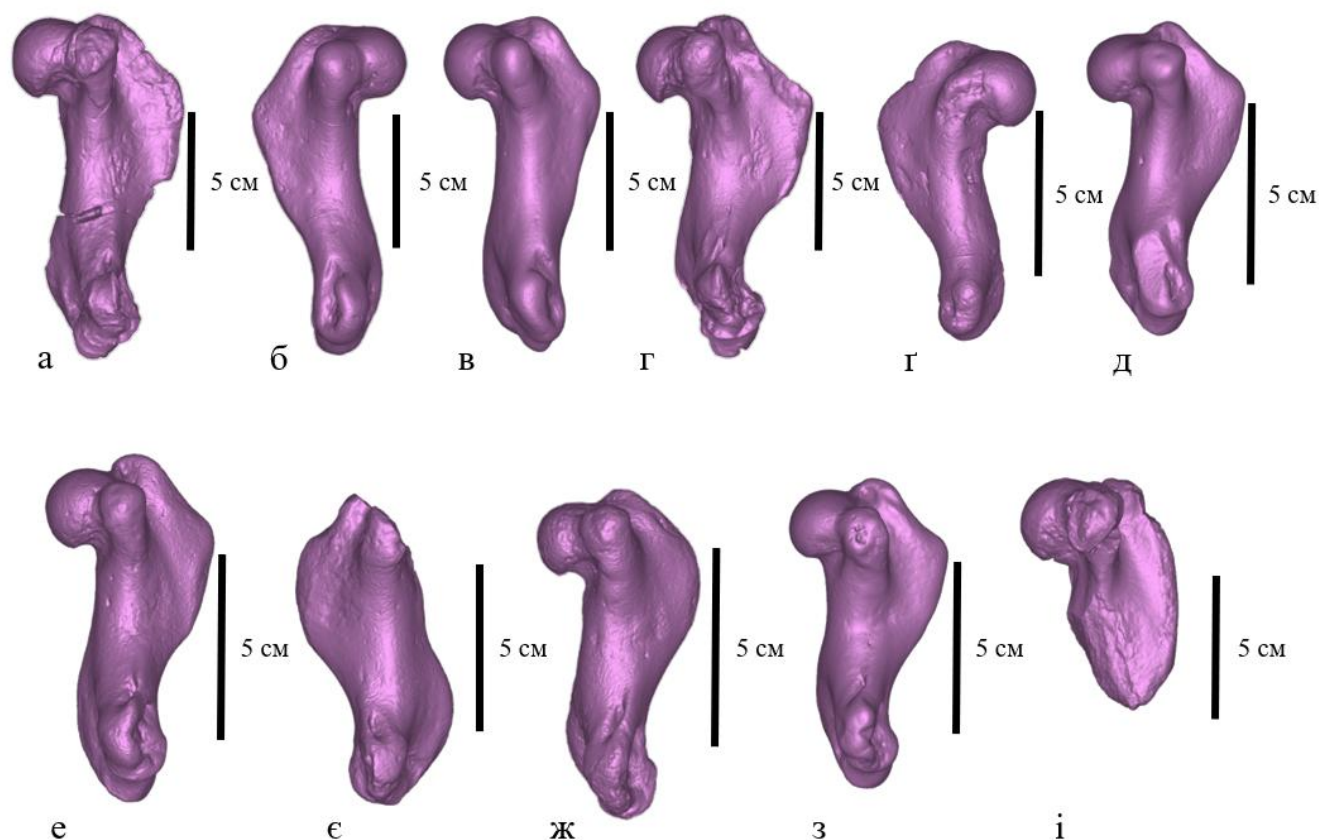


Рис. 5.8. Плечові кістки пахіостеосклеротичних тюленів з Паратетису, медіальний вид. (а) *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150; (б) Phocidae NMNHU-P OF 1209; (в) Phocidae ЗКМ P-492 4; (г) *Pontophoca sarmatica* NMNHU-P 1713-10; (г) Phocidae NMNHU-P OF 1208; (д) Phocidae ЗКМ P-492 17 (1-4); (е) Phocidae ЗКМ P-470; (є) Phocidae FN 144-n/a; (ж) *Pachyphoca ukrainica* NMNHU-P 64-701 (голотип); (з) Phocidae ЗКМ P-492 (1-4) а; (і) *Phoca bessarabica* SF-3 (голотип).

Плечова кістка NMNHU-P 64 1713/10 маж схожу форму із плечовою кісткою *Paratethyphoca libera* (рис. 5.8). Декілька незначних відмінностей наявні в блоковому гребні: у *Paratethyphoca libera* він увігнутий між блоком і головочкою, в той час вигнутий у NMNHU-P 64 1713/10. Блок *Paratethyphoca libera* як у NMNHU-P 64 1713/10 сягає 77% від ширини головки. Проксимальна біфуркація дельтоподібного гребеня відсутня у *Paratethyphoca libera*, і частково розвинена у NMNHU-P 64 1713/10. Наскільки ці відмінності значущі для діагностики таксонів – невідомо.

Стегнова кістка *Pontophoca sarmatica* має надзвичайно великий медіальний і латеральний надвиросток, що також сильно впливає і на форму діафіза, який вузький в його середній частині (на противагу у *Paratethyphoca libera* він широкий). Латеральний і медіальні краї діафіза *Paratethyphoca libera* майже паралельні й трохи увігнуті, майже прямі, в той час, як у стегнової кістки NMNHU-P 64 1713/10 латеральний край сильно увігнутий, і обидва краї розходяться дистально (рис. 5.9, з обрисами кісток). Не дивлячись що різниця між плечовими кістками невелика у *Paratethyphoca libera* (MCFFM V-150) та NMNHU-P 64 1713/10, вони все ж можуть бути важливі. В противагу цьому, різниця у формі діафіза стегнової кістки є великою навіть порівняно з єдиним наявним фрагментом *Paratethyphoca libera*. Для розуміння мінливості та відмінностей між цими таксонами необхідні краще збережені та повніші скелети обох видів. Таким чином на цей час на нашу думку, за різницею в морфології стегнової кістки можна вважати, що ці види належать до двох різних родів. На додаток, *Pontophoca sarmatica* слід вважати валідним родом та видом на основі аутапоморфних ознак стегнової кістки, як і вказували раніше М. Крецой (Kretzoi, 1941), й І. Корецька та К. Рей (Koretsky and Ray, 2002).

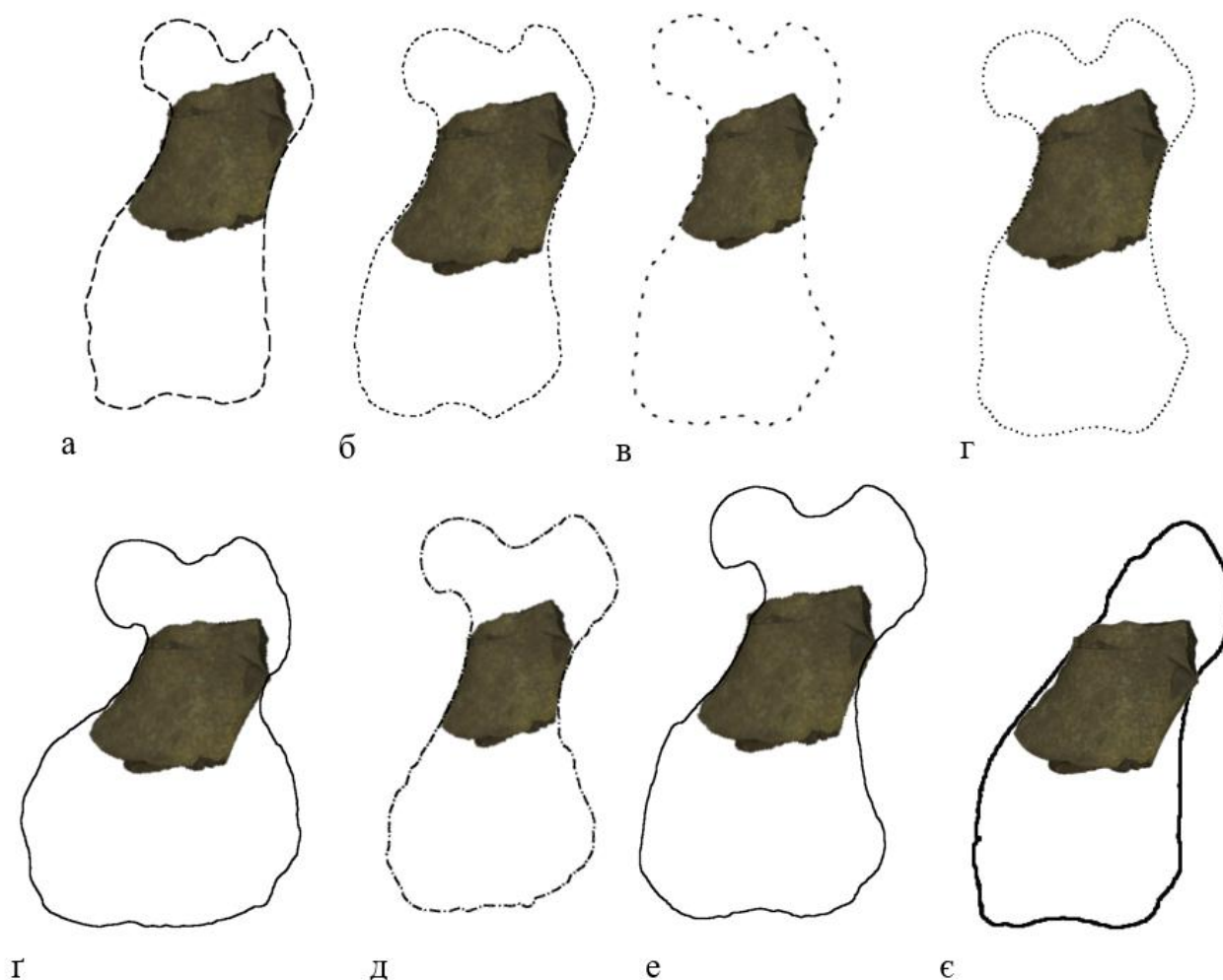


Рис. 5.9. Порівняння стегнової кістки *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 з контурами стегнових кісток інших тюленів з Паратетису. Розмір контурів кісток був змінений, щоб вони співпадали за шириною із MCFFM V-150. Контур стегнових кісток тюленів Паратетису: (а) *Phocidae* indet MNEIN FN 54 294; (б) *Phocidae* indet NMNHU-P 64-354; (в) *Cryptophoca maeotica* MNEIN FN 144-133; (г) Контур *Phocidae* indet AICUPM MS-50; (г) *Pontophoca sarmatica* PIN 1713/10; (д) *Cryptophoca maeotica* NMNHU-P Nordmann; (е) *Cryptophoca maeotica* PIN 1713 23; (є) *Pachyphoca chapskii* NMNHU-P 1210.

***Phoca bessarabica* Simionescu 1925, AICUPM SF-3, SF-5, SF-7.** Перший опис типового матеріалу складається з трьох кісток: проксимальної половини плечової кістки AICUPM SF-3 (рис. 5.8), майже повної тазової кістки без її сідничної частини AICUPM SF-5, і п'ятої плеснової кістки AICUPM SF-7 (рис. 4.13). Матеріал походить з Бессарабських відкладів Кишиніва (Simionescu, 1925).

Phoca bessarabica є так само великим тюленем (для Паратетису, бувши одним з найбільших місцевих тюленів), як і *Paratethyphoca libera*. *Paratethyphoca libera* має головку плечової кістки ширшою ніж вищою, а дельтоподібний гребінь добре розвинений і має трикутну форму. На противагу, *Phoca bessarabica* AICUPM SF-3 має висоту головки плечової кістки більше за її ширину, а дельтоподібний гребінь низький та округлий (рис. 5.8). П'ята плеснова кістка обох екземплярів не має чітко виражених відмінностей (рис. 5.10), але і діагностична цінність цієї кістки під питанням. Таким чином ці таксони можуть належати до одного або близькоспорідненого таксона як мінімум на рівні роду. Однак типовий матеріал *Phoca bessarabica* занадто фрагментарний для однозначних висновків, і слід визнати, що цей таксон наразі є *nomen dubium* (Rule et al., 2024).

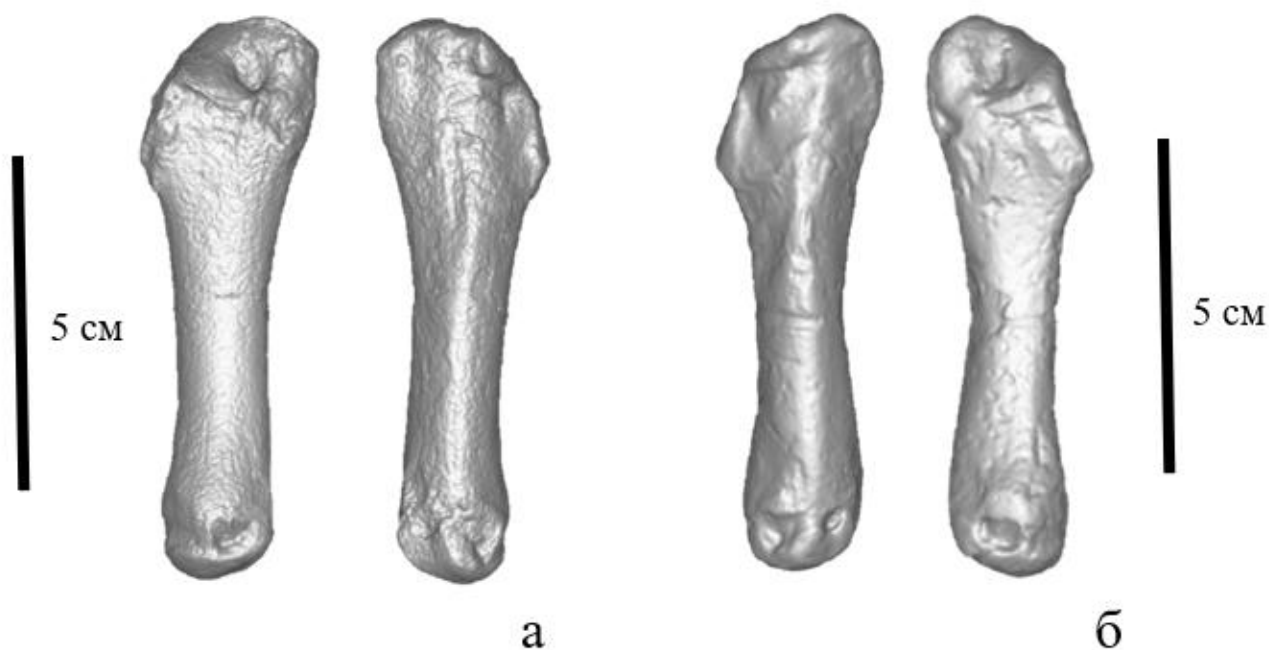


Рис. 5.10. Плеснова кістка V. *Paratethyphoca libera* MCFM V-150 (а) та *Phoca bessarabica* SF-7 (б)

***Pachyphoca ukraine* Koretsky & Rahmat 2013, NMNHU-P 64-701 (голотип).** *Paratethyphoca libera* має більшу плечову кістку, ніж *Pachyphoca ukraine* (115 мм та 85 мм в довжину відповідно). Великий горбок плечової кістки *Paratethyphoca libera* сягає рівня проксимального краю головки плечової кістки, в той час, як у *Pachyphoca ukraine* (NMNHU-P 64-701) він вище за

проксимальний рівень головки плечової кістки. В *Paratethyphoca libera* проксимальний край дельтоподібного гребеня трохи вигнутий, а форма цього гребеня трикутна, в той час, як у *Pachyphoca ukrainica* проксимальний край дельтоподібного гребеня увігнутий, а сам гребінь закруглений (рис. 5.8). Однак ці ознаки гребеня у *Pachyphoca ukrainica* можуть бути пов'язані із тафономічним станом кістки, яка сильно окатана. Міжгорбкова борозна вузька у *Paratethyphoca libera* і широка у *Pachyphoca ukrainica*.

Таким чином, хоча ці відмінності між обома формами присутні, але вони мало відрізняють ізольовану плечову кістку (голотип) *Pachyphoca ukrainica* від *Paratethyphoca libera* та від плечової кістки, що визначено як *Pontophoca sarmatica* (рис. 5.8). Виявляється, що ізольовані плечі цих таксонів слабо діагностичні самі по собі і їх показники здебільшого перекриваються (дивіться нижче: *узагальнений прокрустів аналіз*). Таким чином, обґрунтованим є запропонований раніше висновок (Rule 2024), що *Pachyphoca ukrainica*, і як наслідок сама назва *Pachyphoca* – *nomina dubia*. Тим не менш, близька спорідненість цього тюленя до *Paratethyphoca libera* можлива, враховуючи спільні ознаки, такі як довжина дельтоподібного гребеня (половина довжини кістки), плавний проксимальний перехід дельтоподібного гребеня до діафіза і малий горбок нижче за проксимальний край головки плечової кістки.

Phocidae indet. з Хомутового, Україна (*Pachyphoca ukrainica* sensu Koretsky and Rahmat, 2013), ліктьові кістки Phocidae indet NMNHU-P 64-383, 64-710 (додаток 2). Окрім голотипу *Pachyphoca ukrainica* (плечова кістка NMNHU-P 64-701), з цього місцезнаходження відомо тільки дві ліктьові кістки, одна з яких (NMNHU-P 64-710) може належати до того самого екземпляру, що і голотип. Перетин екземплярів із MCFFM V-150 обмежений тільки дистальною частиною, і відмінностей між ними не виявлено. Однак ліктьові кістки з Хомутового мають надзвичайно короткий ліктьовий відросток, що може допомогти в майбутньому порівняти *Paratethyphoca libera* та тюленів із Хомутового.

***Pachyphoca chapskii* Koretsky & Rahmat 2013, NMNHU-P OF 1210 (старий номер NMNHU-P 64-706 (голотип)).** Екземпляр являє собою неповну

стегнову кістку без головки (рис. 5.11). Медіальний край діафіза з проксимального краю медіального надвиростка до шийки стегнової кістки скоріше прямий (а не увігнутий чи вигнутий). Латеральний і медіальний краї діафіза знаходяться під кутом в 35° один до одного, чим і відрізняється від *Paratethyphoca libera* у якої ці краї майже паралельні (рис. 5.9). Латеральний надвиросток не випирає в латеральному напрямку і його перехід в діафіз кістки ледь помітний. Наднаколінна ямка добре виражена і плавно переходить в наколінкову поверхню. Ймовірно обґрунтованою є думка Дж. Рула та ін. (Rule et al., 2024) вважати *Pachyphoca chapskii* як *nomen dubium* через неповноту типового екземпляра, що робить важким її безпосереднє порівняння зі схожими формами. Проте вона може бути близько спорідненою до *Paratethyphoca libera*. Також плечові кістки із типового місцезнаходження (Жовтокам'янка) схожі за формою з MCFFM V-150 (дивись нижче). Пряме порівняння та ревізія цих таксонів будуть можливі після знаходження нових, краще збережених екземплярів.

Phocidae indet. з Жовтокам'янки, Україна (*Pachyphoca ukrainica* та *Pachyphoca chapskii* sensu Koretsky and Rahmat, 2013), NMNHU-P 64-707, OF 1208, OF 1209 (додаток 2). І. Корецька і С. Рахмат (Koretsky and Rahmat, 2013) приписали пахіостеосклеротичні та потовщені кістки з цього місцезнаходження до двох видів *Pachyphoca* з головною різницею між морфотипами в розмірах їх кісток.

Лопатки *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 має вищий та вигнутий краніальний край, в той час, як краніальний край в Phocidae indet. NMNHU-P 64-707 низький (не вище за суглоб). Плечі MCFFM V-150 трохи менші (113 мм) ніж Phocidae indet. NMNHU-P OF 1209 (120 мм), але значно більші за NMNHU-P OF 1208 (89 мм). Малий горбок нижче за проксимальний край головки плечової кістки у MCFFM V-150 та NMNHU-P OF 1209, але у Phocidae indet. NMNHU-P OF 1208 він вищий (рис. 5.8). Дельтоподібний гребінь короткий і у MCFFM V-150 (50%) і у тюленів з Жовтокам'янки (55% в OF 1208 та OF 1209). Ліктьові кістки MCFFM V-150 та екземплярів з Жовтокам'янки (NMNHU-P 64-711, 64-712, OF 1214, OF 1213) мають дистально загострений край шилоподібного відростку.

Таким чином, ці екземпляри можуть бути близько споріднені з *Paratethyphoca libera*.

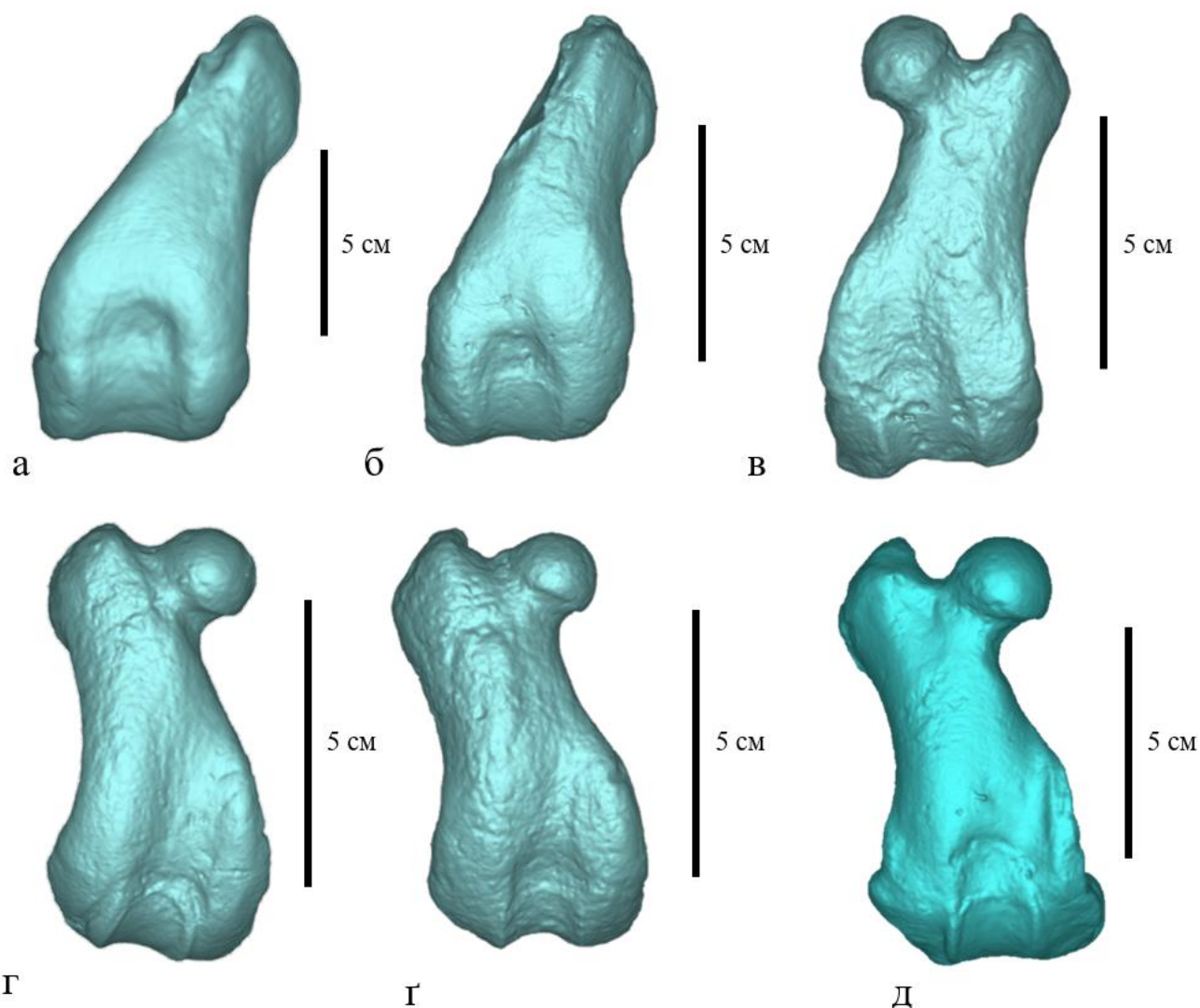


Рис. 5.11. Порівняння пахіостеосклеротичних стегнових кісток Phocidae з Східного Паратетису. (а) *Pachyphoca chapskii* NMNHU-P OF 1210; (б) Phocidae indet FN 144-136; (в) Phocidae indet FN 55-294; (г) Phocidae indet NMNHU-P 64-166; (г) Phocidae indet NMNHU-P 64-354; (д) Phocidae indet MS 50.

Phocidae indet. з Золотої Балки (*Pachyphoca ukrainica* sensu Koretsky and Rahmat, 2013), NMNHU-P 64-354, 64-477, 64-481, 64-482, 64-702, 64-705 (додаток 2). *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 має вигнутий краніальний край лопатки, а каудальний край увігнутіший, в той час, як у Phocidae indet NMNHU-P 64-477 та 64-702, краніальний край прямий і нижчий за суглоб, а каудальний край пряміший. Променева кістка MCFFM V-150 більша (111 мм) за неї у NMNHU-P

64-481 (75 мм), але обидві кістки відносно вузькі: їх максимальна ширина дорівнює 28% від довжини кістки. NMNHU-P 64-705 має короткий ліктьовий відросток, як і у NMNHU-P 64-710 з Хомутового. До того ж діафіз стегнової кістки MCFFM V-150 має схожу форму із діафізом стегнової кістки NMNHU-P 64-354, якщо не брати до уваги наявну різницю в розмірі (рис. 5.9).

Тюлені з південного берега Каховського водосховища (Златопіль, Маячка, Скельки, Лиса Гора), Україна (*Phoca novorossica* sensu Гольдін та ін., 2012), ЗКМ Р-470, Р-492, Р 612, Р-4950 (додаток 2). Більшість кісток знайдених на південному березі Каховського водосховища пахіостеосклеротичні й схожі, якщо не ідентичні, до екземплярів з Жовтокам'янки та Золотої Балки. Лопатка ЗКМ Р 612 має прямий краніальний край, який вигнутий у *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150. Проксимальний край дельтоподібного гребеня *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 трохи увігнутий, а сам гребінь має трикутну форму, в той час, як два морфотипи плечових кісток було знайдено у тюленів з Каховського водосховища: перший мають дельтоподібний гребінь із трохи увігнутим/майже прямим дистальним краєм (ЗКМ-Р-492 4; ЗКМ-Р-492 17 (1-4); ЗКМ-Р-470; ЗКМ-Р-(1-4)), другий має округлений дельтоподібний гребінь із трохи вигнутим дистальним краєм (ЗКМ-Р-4950(16)) (рис. 5.8). Плечова кістка *Paratethyphoca libera* (MCFFM V-150) довше (115 мм) за більшість плечових кісток з Каховського Водосховища, які варіюють від 83 до 91 мм, за виключенням ЗКМ-Р-492(4), чия довжина також дорівнює 115 мм. До того ж дельтоподібний гребінь *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150 дорівнює 50% від довжини кістки, як і у ЗКМ-Р-470 та ЗКМ-Р-(1-4), з єдиним виключенням ЗКМ-Р-492(4) у якого гребінь сягає 55% довжини кістки. До того ж з цих місцезнаходжень були вказані справжні тюлені інших родів, тож місцева фауна справжніх тюленів була достатньо різноманітна (Гольдін та ін., 2012).

Phocidae indet з місцезнаходжень Гульбочиха (Hulbocica), Лапушна (Lăpușna), Прункул (Pruncul), Вережені (Verejeni) (Республіка Молдова) (Obadă, 2019), MNEIN FN 144/230b, FN 54 294, AICUPM MS-50.

Лопатка MCFFM V-150 має вищий краніальний край в порівнянні зі екземпляром з Лапушни, у якого він прямий і на тому самому рівні, що і суглоб (рис. 4.7). Плечова кістка MCFFM V-150 більше за плечову кістку MNEIN FN 144/n/a (довжина від дистального краю блоку до малого горбка 86 мм та 67 мм відповідно (рис. 5.8)). Променева кістка MCFFM V-150 та FN 144/230b дуже схожі, за виключенням, що MCFFM V-150 має відросток *pronator teres* (рис. 4.9). Обидві променеві кістки мають максимальну ширину в 28% від довжини кістки. На додачу діафіз стегнової кістки MCFFM V-150 майже ідеально відповідає контурам стегнових кісток FN 54 294 з Прункул та AICUPM MS-50 з Кишиніва (рис. 5.9).

Тюлені з Капаріє (Karagiye) (Казахстан) (*Pachyphoca* sensu Lazarev et al., 2025), NU KDFs_23_1c. Фрагментарні екземпляри походять з середньосарматських горизонтів - насипів на поверхні розрізу та складаються з тазової та заплесневої кісток; вони загалом нагадують екземпляри з Молдови та Україні, що раніше визначені як *Pachyphoca*.

***Cryptophoca maeotica* (Nordmann, 1860), NMNHU-P 64-455, 64-530.** Дельтоподібний гребінь плечової кістки у *Paratethyphoca libera* коротший і сягає половини довжини кістки, в той час, як у *Cryptophoca maeotica* NMNHU-P 64-530 (Рис 5.2) він значно довший і сягає 65% від довжини кістки. *Paratethyphoca libera* має трикутну форму дельтоподібного гребеня (при виді збоку), а його дистальний перехід в діафіз плавний, в той час, як у *Cryptophoca maeotica* NMNHU-P 64-530 дельтоподібний гребінь округлений і його перехід в діафіз різкіший (рис. 5.2). Співвідношення довжини латерального надвіростка до довжини кістки у MCFFM V-150 28% і у *Cryptophoca maeotica* 37-40%. Стегнова кістка *Paratethyphoca libera* має трохи увігнуті латеральний та медіальний краї, в той час, як у *Cryptophoca maeotica* NMNHU-P 64-455 латеральний край діафіза увігнутий (рис. 5.9). Цих відмінностей достатньо щоб вважати, що ці екземпляри представляють різні таксони, однак наявних екземплярів явно недостатньо, щоб робити висновки про спорідненість *Cryptophoca maeotica* та *Paratethyphoca libera*.

Порівняння з невизначеними окремими кістками, а також екземплярами, що раніше формально відносили до *Pachyphoca* spp., *Phoca bessarabica* або *Phoca novorossica* (що є *nomen nudum* за відсутності голотипу) є важливим, через те що вони мають багато спільних морфологічних ознак та спільний геологічний контекст (походять здебільшого з відкладів верхів середнього сармата). Таким чином ймовірно деякі з цих екземплярів є близько спорідненими з *Paratethyphoca libera* і належать як мінімум до того самого роду. Однак морфологія деяких з них ближча до *Cryptophoca maeotica* або плечової кістки *Pontophoca sarmatica*, що неможливо відкинути, тому їх філогенетичні зв'язки залишаються невизначеними через відсутність повних скелетів (Otriazhyi et al., 2025a).

Порівняння з іншими вимерлими справжніми тюленьми Паратетісу

Devinophoca emryi (SNM Z27870 - Z27874, SNM PP1502, PP1503). *Paratethyphoca libera* має невеликий надорбітальний відросток лобної кістки, на відміну від *Devinophoca emryi*, в якій він відсутній. Мінімальна міжочна ширина розташована в передній половині міжочної області у *Paratethyphoca libera* і в задній половині у *Devinophoca emryi* (рис. 5.1). Верхньощелепна кістка *Paratethyphoca libera* має здуття, а *Devinophoca emryi* його не має. Плечова кістка *Paratethyphoca libera* має увігнутий дистальний перехід до діяфіза кістки, в той час, як у *Devinophoca emryi* він прямий. У *Paratethyphoca libera* великий горбок нижче за проксимальний край головки, а у *D. emryi* він вище. Гребінь згинача плечової кістки менш розвинений у *Paratethyphoca*, ніж у *D. emryi* (рис. 5.2).

Histriophoca alekseevi (NMNHU-P 40-121). *Paratethyphoca libera* має середньої ширини носову кістку з невеликим розширенням в ростральній частині, в той час, як у *Hi. alekseevi* (згідно з оригінальним описом за О. К. Алексєєвим (Алексєєв, 1924a)) носова кістка ледь помітна, вкрай вузька і віялоподібно розширюється ростральніше.

Praepusa tarchankutica (NMNHU-P 64-468, 64-469). *Paratethyphoca libera* має невеликий надорбітальний відросток, який відсутній у *Praepusa tarchankutica*. *Paratethyphoca libera* має ширшу міжочну відстань (найменша ширина 7,5 мм), в

той час, як у черепа NMNHU-P 64-469 *Praepusa tarchankutica* вона 3,5 мм, і це при тому, що череп NMNHU-P 64-469 більший за череп *Paratethyphoca libera*, див рис. 5.1). Виступ підборіддя добре розвинений у *Paratethyphoca libera*, в той час, як у *Praepusa tarchankutica* він середньо розвинений. Малий горбок *Paratethyphoca libera* нижче за проксимальний край головки плечової кістки, а дельтоподібний гребінь дорівнює половини довжини кістки, в той час, як у *Praepusa tarchankutica* малий горбок вищий за проксимальний край головки, а дельтоподібний гребінь сягає 65% від довжини кістки. Дистальний перехід дельтоподібного гребеня плечової кістки плавний у *Paratethyphoca* і різкий у *Praepusa tarchankutica*. *Paratethyphoca libera* має короткий латеральний надвиросток (28% від довжини кістки), а у *Praepusa tarchankutica* він довший (38% від довжини кістки) і добре розвинений ззаду (рис. 5.2).

Monachopsis pontica (скелет FFM 10246, череп CH00-01, плечова кістка NMNHU-P 64-257). *Paratethyphoca libera* має невеликий надорбітальний відросток лобної кістки й ширший міжочний регіон (найменша ширина – 7,5 мм), в той час, як у *Monachopsis pontica* надорбітальний відросток відсутній, а міжочна відстань вузька (найменша ширина – 4,5 мм). Носова кістка ширша у *Paratethyphoca libera* (8 мм на медіальній частині), а у *Monachopsis pontica* вона вужча (2 мм в ширину на медіальній частині) (рис. 5.1).

І *Paratethyphoca libera*, і *Monachopsis pontica* мають довгу морду: найменша дистанція від назальної порожнини до черепної коробки – 70 мм (рис. 5.1). Лопатка *Paratethyphoca libera* має увігнутіший каудальний край, ніж лопатка *Monachopsis pontica* (рис. 5.4). *Paratethyphoca libera* має проксимальний край головки плечової кістки трохи вище за малий горбок, а в *Monachopsis pontica* малий горбок вищий за проксимальний край головки. Дельтоподібний гребінь *Paratethyphoca libera* сягає половини довжини кістки, в той час, як у *Monachopsis pontica* він довший і сягає 70% від довжини кістки. *Paratethyphoca libera* має плавний проксимальний перехід дельтоподібного гребеня до діяфіза, а у *Monachopsis pontica* він різкий. Латеральний надвиросток коротший у

Paratethyphoca libera, ніж у *Monachopsis pontica* (28% та 38% загальної довжини кістки відповідно) (рис. 5.2).

Planopusa semenovi (NMNHU-P 64-709). *Pl. semenovi* описана на основі передньої частини передщелепної і верхньощелепної кістки (Koretsky & Rahmat, 2021), тож цей екземпляр слабо перетинається з описаним черепом *Paratethyphoca*. Ба більше, точні проміри передньої частини черепа *Paratethyphoca libera* неможливі через її деформацію протягом фосилізації. Але наявний матеріал показує, що *Paratethyphoca libera* не має розширення рострума і скоріше за все має довгу грацильну морду, в той час, як *Pl. semenovi* виокремлюється від інших тюленів широкою та короткою передньою частиною рострума.

***Sarmatonectes sintsovi* Koretsky, 2001.** Голотип *Sarmatonectes sintsovi* – окрема стегнова кістка PIN 1713/140, чий діафіз вужчий за діафіз MCFFM V-150 (22 мм та 28 мм відповідно). На додачу, плечову кістку 1713/146 було визначено як *Sarmatonectes sintsovi* (Koretsky, 2001). Плечова кістка MCFFM V-150 відрізняється від PIN 1713/146 коротшим дельтоподібним гребенем (50% та 65% від довжини кістки відповідно), а великий горбок знаходиться на рівні проксимального краю головки плечової кістки (у *Sarmatonectes sintsovi* він вищий за проксимальний край головки плечової кістки). Ґрунтуючись на цих відмінностях, можна дійти висновку, що матеріал визначений як *Sarmatonectes sintsovi* відноситься до іншого таксону ніж *Paratethyphoca libera*.

5.5. Порівняння *Paratethyphoca libera* із сучасними таксонами

Paratethyphoca libera відрізняється від усіх сучасних справжніх тюленів (Phocidae) (окрім *Cystophora cristata*), наявністю надорбітального відростку лобної кістки та плавним дистальним переходом дельтоподібного гребеня плечової кістки до його діафіза (він різкий у більшості сучасних Phocidae (рис. 5.7) за виключенням деяких екземплярів *Hi. fasciata*). Наступні риси наявні у декількох вимерлих Phocinae (Dewaele et al., 2022): товсті та пахіостеосклеротичні лопатки, плечові та стегнові кістки. Латеральний край діафіза стегнової кістки

майже прямий, в той час, як у сучасних справжніх тюленів він значно увігнутий (рис. 5.3, Otriazhyi et al., 2025a).

Erignathus barbatus (NMW CN958, CN958, 7556). Краніальний край носової кістки загострений у *Paratethyphoca libera* і закруглений в *E. barbatus*. Носова кістка *Paratethyphoca libera* вужча: її медіальна ширина сягає 10%, а максимальна – 16% від загальної довжини кістки, в той час, як в *E. barbatus* вони дорівнюють відповідно 18% та 22% (рис. 5.1 та 5.5). Висота надостної ямки лопатки менша за суглобову ямку у *Paratethyphoca libera*, в той час, як в *E. barbatus* навпаки вона більша за висоту суглобової ямки (рис. 5.4). *Paratethyphoca libera* має малий горбок нижче за проксимальний край головки плечової кістки, а великий горбок вищий за цей край, в *E. barbatus* обидва горбки вищі за проксимальний край головки плечової кістки (рис. 5.2 та 5.7). Блокодельтоїдна поверхня мала у *Paratethyphoca libera*, і добре розвинена та широка в *E. barbatus*. *Paratethyphoca libera* має прикріплення *m. pronator teres* променевої кістки проксимальніше середини кістки, а в *E. barbatus* воно знаходиться дистальніше. Прикріплення *m. brachioradialis* коротше у *Paratethyphoca libera* (24% від довжини кістки, в той час, як в *E. barbatus* – 38%).

Cystophora cristata (ZMUC 1265, 1134). *Paratethyphoca libera* має вузьку носову кістку з загостреним краніальним краєм. Її медіальна ширина дорівнює 10% від довжини кістки, а максимальна – 16%. Носова кістка *C. cristata* навпаки коротка та широка із закругленим краніальним краєм (рис. 5.1 та 5.5): медіальна довжина варіює в різних екземплярів від 11% до 17% від загальної довжини кістки, а найширша частина варіює від 27% до 33%. Зубні альвеоли коренів одного зуба розділені в *Paratethyphoca libera* і зрощені у *C. cristata*. Верхнещелепна частина морди довга у *Paratethyphoca libera* (23% від довжини черепа виміряної від носової порожнини до потиличного виростка), в той час вона екстремально коротка у *C. cristata* (7% від довжини черепа виміряної від носової порожнини до потиличного виростка). Передщелепно-носовий шов наявний у *Paratethyphoca libera* і відсутній у *C. cristata*. Нижня щелепа *Paratethyphoca libera* має добре розвинену підборідний виступ та увігнутий вентральний край, в той

час, як у *C. cristata* підборідний виступ відсутній, а вентральний край трохи вигнутий. Надостна ямка лопатки низька у *Paratethyphoca libera* (нижча за висоту суглобової ямки), а краніальний край трохи вигнутий, в той час, як у *C. cristata* ця ямка висока (майже вдвічі вища за висоту суглобової ямки), а краніальний край сильно випуклий. *Paratethyphoca libera* має малий горбок нижче за проксимальний край головки, а у *C. cristata* він вище неї (рис. 5.2 та 5.7).

Histriophocini

Pagophilus groenlandicus (череп NMBE 638, ZMUC 154, ZMUC CN 961). Довжина морди від орбіт до носової порожнини у *Paratethyphoca libera* довший ніж у *Pa. groenlandicus*, (25% від довжини черепа від потиличного виростка до носової порожнини у *Paratethyphoca libera* та 15% у *Pa. groenlandicus* (рис. 5.1 та 5.5). Нижня щелепа *Paratethyphoca libera* має добре розвинений підборідний виступ, в той час, як у *Pa. groenlandicus* він слабо розвинений. Висота надостної поверхні лопатки менша за висоту за суглобової ямки у *Paratethyphoca*, в той час, як у *Pa. groenlandicus* вона в півтора раза більша за висоту суглобової ямки. У *Paratethyphoca libera* малий горбок плечової кістки нижчий за проксимальний край головки плечової кістки, а у *Pa. groenlandicus* він вищий. Найвища точка латерального надвиростка знаходиться приблизно на середині надвиростка у *Paratethyphoca*, а у *Pa. groenlandicus* ця точка знаходиться в його проксимальній половині. Блок плечової кістки вужчий за головку плечової кістки у *Paratethyphoca libera*, а у *Pa. groenlandicus* вони мають однакову ширину (рис. 5.2 та 5.7). Променева кістка *Paratethyphoca libera* трохи вужча (найбільша ширина дорівнює 28% від загальної довжини кістки), а у *Pa. groenlandicus* вона трохи ширша (30% від довжини кістки).

Histriophoca fasciata (ZMUC CS-303-67). Верхнєщелепна частина морди довша у *Paratethyphoca libera* (25% від довжини черепа від потиличного виростка до носової порожнини), і коротша у *Hi. fasciata* (16% від тієї ж довжини черепа). *Paratethyphoca libera* має висоту надостної ямки меншу за висоту суглобової ямки, в той час, як у *Hi. fasciata* вона варіює від ідентичної з висотою суглобової ямки, до в півтора раза більшу за неї (рис. 5.1 та 5.5). Малий горбок плечової

кістки нижчий за проксимальний край головки у *Paratethyphoca libera*, а ширина блок дорівнює 65% від ширини головки. В той час, як у *Hi. fasciata* малий горбок вище за проксимальний край головки плечової кістки, а блок так само широкий як і головка. Між горбкова борозна вузька у *Paratethyphoca libera* і широка у *Hi. fasciata*.

Phocini

Paratethyphoca libera відрізняється від усіх Phocini відсутністю проксимальної біфуркації дельтоподібного гребеня плечової кістки.

***Phoca vitulina* (NMW 1462, 28587).** Носова кістка вузька у *Paratethyphoca libera* (ширина на середині кістки дорівнює 10% від довжини кістки). На противагу, у *Ph. vitulina*, ширина кістки на її середині дорівнює 20-23% від довжини кістки. Підборідний виступ нижньої щелепи *Paratethyphoca* добре розвинений і слабо розвинений у *Ph. vitulina*; рис. 5.1 та 5.5). Висота надостної ямки лопатки менша за висоту суглобової ямки у *Paratethyphoca*, в той час, як у *Ph. vitulina* навпаки вона більша (рис. 5.4). Малий горбок плечової кістки *Paratethyphoca libera* нижчий за проксимальний край головки, а латеральний надвиросток трохи випирає каудально, в той час, як у *Ph. vitulina* малий горбок вищий за проксимальний край головки, а латеральний надвиросток сильно випирає каудально (рис. 5.2 та 5.7).

***Halichoerus grypus* (ZMUC 1485, NMW 28539)**

При виді збоку морда *Paratethyphoca libera* стає вужчою в ростральному напрямку, а ростральний край передньощелепної кістки увігнутий. В той час, як у *Ha. grypus* при виді збоку дорсальний та вентральний краї морди майже паралельні, а ростральний край передщелепної кістки прямий. Носова кістка вужча у *Paratethyphoca libera* (ширина на середині кістки дорівнює 10%, а максимальна ширина - 16% від довжини кістки), в той час, як у *Ha. grypus* ці проміри дорівнюють 15% та 24% відповідно (рис. 5.1 та 5.5). Підборідний виступ добре розвинений у *Paratethyphoca libera* і трохи розвинена у *Ha. grypus*. Висота надостної ямки лопатки менша за висоту суглобової ямки у *Paratethyphoca*; і більша у *Ha. grypus*. Два гребні лопатки на її латеральній стороні не зростаються

біля суглоба у *Paratethyphoca* і зростаються у *Ha. grypus* (рис. 5.4). Малий горбок плечової кістки нижче за проксимальний край головки у *Paratethyphoca libera*, в той час, як у *Ha. grypus* малий горбок вище за проксимальний край головки (рис. 5.2 та 5.7). Променева кістка *Paratethyphoca libera* вужча при виді збоку: її максимальна ширина дорівнює 28% від довжини кістки, в той час, як у *Ha. grypus* вона сягає 35%.

Pusa hispida (ZMUC 803). *Paratethyphoca libera* має видовженішу морду (її довжина від носової порожнини до очниць дорівнює 25% від довжини черепа від потиличного виростка до носової порожнини, в той час, як у *Pu. hispida* морда всього 20% від відповідної довжини черепа. Мінімальна міжочна ширина *Paratethyphoca libera* ширша і дорівнює 6% від довжини черепа між потиличним виростком та носовою порожниною, у *Pu. hispida* мінімальна ширина дорівнює 3% від відповідної довжини черепа. Підборідний виступ добре розвинений у *Paratethyphoca libera* і слабо розвинений у *Pusa hispida*. Висота надостної ямки лопатки *Paratethyphoca libera* менша за висоту суглобової ямки, а у *Pusa hispida* навпаки – вищий. Латеральні гребні лопатки не зрощуються біля суглоба у *Paratethyphoca libera*, в той час, як у *Pusa hispida* вони зрощуються. Малий горбок плечової кістки *Paratethyphoca libera* нижчий за проксимальний край головки, в той час, як у *Pusa hispida* – вищий. Латеральний надвиросток плечової кістки *Paratethyphoca libera* слабо випирає каудально, а у *Pusa hispida* він добре розвинений в цьому напрямку. Променева кістка *Paratethyphoca libera* тонша при виді збоку: її максимальна ширина дорівнює 28% від довжини кістки, а у *Pusa hispida* – 32%.

Pusa caspica (NMW 66292 - 66299, GNM 2-2013/988). *Paratethyphoca libera* має довшу морду: її довжина від носової порожнини до очниць дорівнює 25% від довжини черепа між носовою порожниною та потиличним виростком. А у *Pusa caspica* морда коротша (всього 20% від відповідної довжини черепа (рис. 5.1 та 5.5)). Нижня щелепа *Paratethyphoca libera* має добре розвинений підборідний виступ, а вентральний край кістки істотно увігнутий, в той час, як у *Pusa caspica* підборідний виступ середньо розвинений, а вентральний край кістки трохи

увігнутий. Лопатка *Paratethyphoca libera* має низьку надостну ямку: її висота менша за висоту суглобової ямки, а латеральні гребні лопатки не зростаються біля суглоба. Водночас *Pusa caspica* має висоту надостної ямки більшою за висоту суглобової ямки, а латеральні гребні зростаються біля суглоба (рис. 5.4). Плечова кістка *Paratethyphoca libera* має низький малий горбок, нижчий за проксимальний край головки, а латеральний надвиросток слабо розвинений в каудальному напрямку. У *Pusa caspica* навпаки, малий горбок вищий за проксимальний край головки, а латеральний надвиросток добре розвинений в каудальному напрямку (рис. 5.2 та 5.7). Променева кістка *Paratethyphoca libera* вузька при виді збоку, її максимальна ширина дорівнює 28% від загальної ширини кістки, в той час, як у *Pusa caspica* максимальна ширина дорівнює 35% від довжини кістки.

5.6. Таксономія пахіостеосклеротичних тюленів Паратетісу

Paratethyphoca libera відрізняється від більшості справжніх тюленів Паратетісу декількома важливими особливостями: відносно короткий дельтоподібний гребінь із плавним дистальним переходом до діяфіза, наявний надорбітальний відросток лобної кістки та інші відмінності обговорені вище. Водночас *Paratethyphoca libera* подібна до екземплярів, що визначали як *Pachyphoca* та *Pontophoca* (тільки за будовою плечової кістки), які своєю чергою представлені тільки видами, голотипи яких - це окремі кістки кінцівок.

Так, голотип *Pachyphoca ukrainica* це плечова кістка NMNHU-P 64-701 з Хомутового, без наявного паратипу. *Pachyphoca chapskii* має за голотип неповну стегнову кістку NMNHU-P 64-706 з Жовтокам'янки; на додачу до нього деякі інші кістки (зокрема і плечові), які також походять з цього місцезнаходження, були приписані до цього виду без жодних додаткових доказів окрім як великого розміру (Koretsky and Rahmat, 2013). Але деякі менші плечові кістки були приписані до вище згаданого виду цього ж виду – *Pachyphoca ukrainica*. Також кістки, схожі на плечові кістки приписані до *Pachyphoca chapskii* (за Koretsky and Rahmat, 2013), були знайдені серед кісток, схожих з *Pachyphoca ukrainica*, в іншому місцезнаходженні – південного берега Каховського водосховища. Через

те що найбільш вагома різниця між двома номінальними видами *Pachyphoca* - це їх розміри, інші їх невеликі відмінності можуть бути результатом внутрішньовидової мінливості. Ба більше, через неповноту голотипів, обидва види було запропоновано вважати *nomina dubia* в нещодавніх публікаціях (Valenzuela-Toro and Pyenson, 2019, Rule et al., 2024). Таким чином, скелет MCFFM V-150 не можна віднести до *Pachyphoca ukrainica* через відмінності в анатомії плечової кістки, а до *Pachyphoca chapskii* через неповноту голотипу *Pachyphoca chapskii* і ще меншу збереженість стегнової кістки MCFFM V-150. Тож, можна тільки припускати їх близьку спорідненість, а вживання назви кожного окремого номінального виду може бути обмеженим тільки їх голотипами. Це цілком стосується і *Phoca bessarabica*, першого з описаних морфологічно подібних видів.

Лектотип *Pontophoca sarmatica* – ізольована стегнова кістка з унікальною аутопоморфною формою та великими надвиростками (Алексеев, 1924б; Koretsky and Grigorescu, 2002). Але навіть наявність тільки діафіза стегнової кістки MCFFM V-150 достатня, щоб побачити суттєву різницю в морфології обох стегнових кісток: *Pontophoca sarmatica* має сильно увігнутий латеральний край стегнової кістки, а у MCFFM V-150 латеральний (як і медіальний) край тільки трохи увігнутий. Внаслідок цього скелет MCFFM V-150 не може бути визначено як *Pontophoca sarmatica*. Однак, деякі з визначених як *Pontophoca sarmatica* кісток (плечова кістка NMNHU-P 1713/10 та проілюстрована лопатка з оригінального опису виду (Алексеев 1924б) мають велику подібність до відповідних кісток MCFFM V-150. Але для однозначних висновків необхідний повніший скелет *Pontophoca sarmatica*.

Екземпляр MCFFM V-150 має аутопоморфні риси черепа, а його посткраніальні елементи подібні до деяких описаних раніше тюленів Паратетису, але відрізняються від більшості інших таксонів. Водночас подібні до MCFFM V-150 таксони вважаються деякими дослідниками *nomina dubia* через фрагментарність та малу діагностичність їх типових матеріалів. Таким чином, екземпляр MCFFM V-150 представляє новий рід та вид *Paratethyphoca libera*.

Також, на основі геометричної морфометрії, філогенетичного аналізу (див. нижче) та загальної схожості морфології кісток між MCFFM V-150 та деяких екземплярів, раніше визначених як *Pachyphoca ukrainica* та *Pachyphoca chapskii*, деякі з цих матеріалів можуть бути віднесені до роду *Paratethyphoca*, але зі знаком питання. Це стосується зокрема екземплярів з Жовтокам'янки, Золотої Балки, Хомутового, Лапушни та південного берега Каховського водосховища. Однак для глибших та точніших висновків стосовно їх таксономії необхідні нові знахідки повніших, анатомічно цілісних скелетів з цих місцезнаходжень (або скелетів зі схожою морфологією з інших місцезнаходжень) (Otriazhyi et al., 2025a).

РОЗДІЛ 6

ТЮЛЕНЬ З РАННЬОГО САРМАТА УКРАЇНИ

Скелет тюленя MWGUW/ZI/99/065 (рис. 6.1) є першою відомою нам знахідкою ластоногих з раннього сармата України. Він складається з сильно пошкоджених ребер та хребців, лопатки (добре збережені тільки шийка та суглобова ямка), плечової кістки (добре збережена дистальна частина, проксимальна частина представлена відбитком латеральної частини), ліктьової кістки, проксимальної частини променевої кістки та відбитком її дистальним.

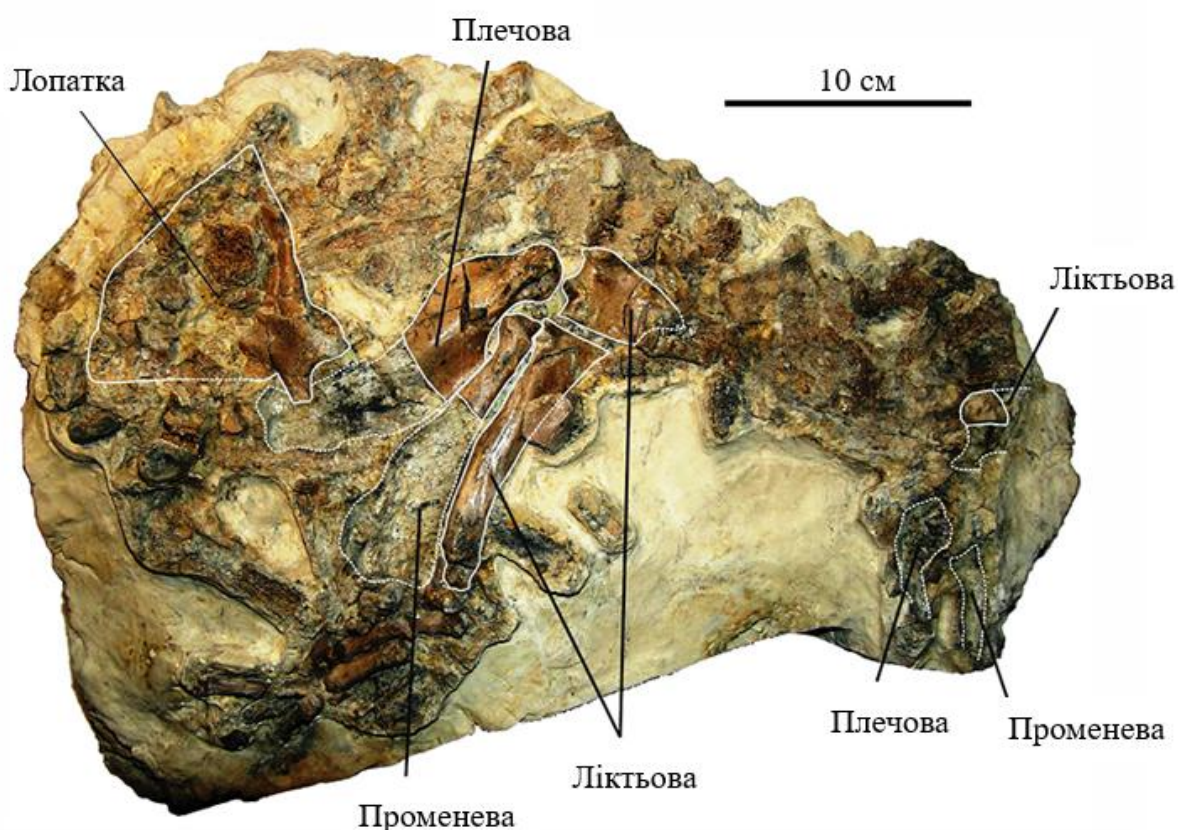


Рис. 6.1. Скелет тюленя MWGUW/ZI/99/065 в материнській породі (Фото Марціна Гурки).

6.1. Місцезнаходження та стратиграфія

Місцезнаходження: Колубаївці, Хмельницька область, Україна, приблизні координати 48.725 N, 26.642 E.

Вік: у блоці породи з тюленем знайдено представників *Fissurina* spp. (*F. elongata*, *F. carpathica*, *F. marginata*, *F. bicaudata*, *F. daraensis*) та статолітів мізід

(*Paramysis mihaii*), тому вік відкладів встановлено як найімовірніше кінець раннього сармата (Маріуш Стойка, особисте повідомлення).

6.2. Опис

Тюлень належить до Phocinae за наявністю надвиросткового отвору плечової кістки та загостреного шилоподібного відростка ліктьової кістки.

Плечова кістка. Загальна довжина кістки (враховуючи її відбиток) – 95 мм. Кістка має надвиростковий отвір, її дельтоподібний гребінь має різкий дистальний перехід, а сам дельтоподібний гребінь довгий і сягає виростка (66% від довжини кістки), блоковий гребінь добре розвинений, великий горбок плечової кістки знаходиться вище за проксимальний край головки.

Ліктьова кістка має відносно прямий задній край та дистальний шилоподібний відросток – гострий. Анконеальний відросток добре виражений – медіолатеральна товщина кістки на його місці – 13 мм, в той час, як товщина ліктьового відростку без нього – 6,6 мм. Ліктьовий відросток добре виражений (у 2,8 разів довший за ширину діафіза кістки) і має клиноподібну форму.

Променева кістка. Краніокаудальна ширина променевої кістки – 33% від її довжини (Gol'din et al., 2020).

6.3. Порівняння із тюленими Паратетісу

Cryptophoca maeotica (Nordmann, 1860), NMNHU 64-530. Плечова кістка MWGUW/ZI/99/065 має різкий дистальний перехід дельтоподібного гребеня, а бічний надвиросток середньо каудально розвинений, в той час, як у *Cryptophoca maeotica* плечова кістка NMNHU 64-530 має плавний проксимальний перехід дельтоподібного гребеня, а її бічний надвиросток слабо розвинений.

Devinophoca emryi Koretsky and Holec 2002, SNM PP1502, PP1503. Дельтоподібний гребінь плечової кістки MWGUW/ZI/99/065 сягає 66% від довжини кістки, а його дистальний край MWGUW/ZI/99/065 має різкий дистальний перехід до діафіза. На відміну від того, плечова кістка SNM PP1502 має коротший дельтоподібний гребінь (57%), а його дистальний перехід плавний. Краніальний край ліктьового відростка ліктя MWGUW/ZI/99/065 закінчується на

рівні анконеального відростка, в той час, як краніальний край ліктьового відростка SNM PP1503 частково розвинений краніально від анконеального відростка.

Monachopsis pontica (Eichwald, 1850), скелет FFM 10246, плечова кістка NMNHU-P 64-257. Плечова кістка MWGUW/ZI/99/065 має коротший дельтоподібний гребінь, який сягає 66% від довжини кістки, в той час, як у *Monachopsis pontica* дельтоподібний гребінь займає понад 70% довжини кістки. Ліктьовий відросток довший у MWGUW/ZI/99/065 (у 2.8 разів ширший за ширину тіла кістки), ніж у *Monachopsis pontica* FFM 10246 (у 2.3 рази ширший за ширину тіла кістки).

Pachyphoca ukrainica Koretsky & Rahmat 2013, NMNHU-P 64-701 (голотип). Дельтоподібний гребінь плечової кістки MWGUW/ZI/99/065 сягає 66% від довжини кістки, а його дистальний край MWGUW/ZI/99/065 має різкий дистальний перехід до діяфіза, в той час, як плечова кістка NMNHU-P 64-701 має коротший дельтоподібний гребінь (50%), а його дистальний перехід поступовий.

Paratethyphoca libera MCFFM V-150 (голотип). Дельтоподібний гребінь плечової кістки MWGUW/ZI/99/065 сягає 66% від довжини кістки, а його дистальний край MWGUW/ZI/99/065 має різкий дистальний перехід до діяфіза, великий горбок плечової кістки вище за головку плечової кістки. В той час плечова кістка MCFFM V-150 має коротший дельтоподібний гребінь (50%), його дистальний перехід плавний, а великий горбок нижчий за головку плечової кістки.

Променева кістка MWGUW/ZI/99/065 широка – 33% від її довжини, а у MCFFM V-150 максимальна ширина променевої кістки дорівнює 28% від її ширини

Phocidae (*Pachyphoca* sp. sensu Koretsky and Rahmat, 2013) з с. Хомутового. Ліктьовий відросток ліктя MWGUW/ZI/99/065 каудально витягнутий, в той час, як у ліктьових кісток NMNHU-P 64-383, 64-710 він короткий.

Praepusa vindobonensis, плечова кістка NWM vL067 243.1957. Дельтоподібний гребінь плечової кістки MWGUW/ZI/99/065 сягає 66% від довжини кістки, а бічний надвиросток середньо каудально розвинений, в той час, як плечова кістка NWM vL067 243.1957 має коротший дельтоподібний гребінь, який сягає 61% від довжини кістки, а бічний надвиросток добре розвинений.

Praepusa sp. з конкських відкладів западини Карагіє (Казахстан) (Lazarev et al., 2025).

Краніальний край шийки лопатки прямий MWGUW/ZI/99/065, а у NU K23_9a увігнутий (рис. 6.2)

Для порівняння плечова кістка була реконструйована на основі проксимального фрагмента плечової кістки NU KG22_10.7 та дистального фрагмента NU K24. Плечова кістка MWGUW/ZI/99/065 та реконструйована плечова кістка морфологічно майже ідентичні, тільки прикріплення плечо-променевого м'яза трохи сильніше розвинене у MWGUW/ZI/99/065, а надвиростковий отвір у MWGUW/ZI/99/065 знаходиться проксимальніше ніж у реконструйованої кістки.

Анконеальний відросток MWGUW/ZI/99/065 добре виражений і вдвічі товщий за товщину ліктьового відростка, в той час, як у фрагмент ліктьової кістки NU KDFs_23_1b_A Анконеальний відросток тільки в 1.4 рази товщий за товщину ліктьового відростка. Сам ліктьовий відросток MWGUW/ZI/99/065 трохи довший за ліктьовий відросток NU KDFs_23_1b_A.

Praepusa sp. з нижньосарматських відкладів западини Карагіє (Казахстан) (Lazarev et al., 2025).

Проксимальний фрагмент KG1_047 має подібну будову до плечової кістки MWGUW/ZI/99/065.

6.4. Спорідненість ранньосарматського тюленя з іншими тюленими Паратетісу.

Таким чином екземпляр MWGUW/ZI/99/065 найбільше подібний з *Devinophoca emryi* (за будовою ліктьової кістки) з баденських відкладів

Центрального Паратетису; екземплярами, визначеними як *Praepusa vindobonensis*, з сарматських відкладів Центрального Паратетису; та найбільше із тюленем з конкських відкладів Карагіє, Казахстан. І найменше він подібний із таксонами, що траплялися протягом середнього та пізнього сарматі у Східному Паратетисі. Таким чином цей скелет може належати до *Praepusa* sp. чи спорідненого ще не описаного таксона.

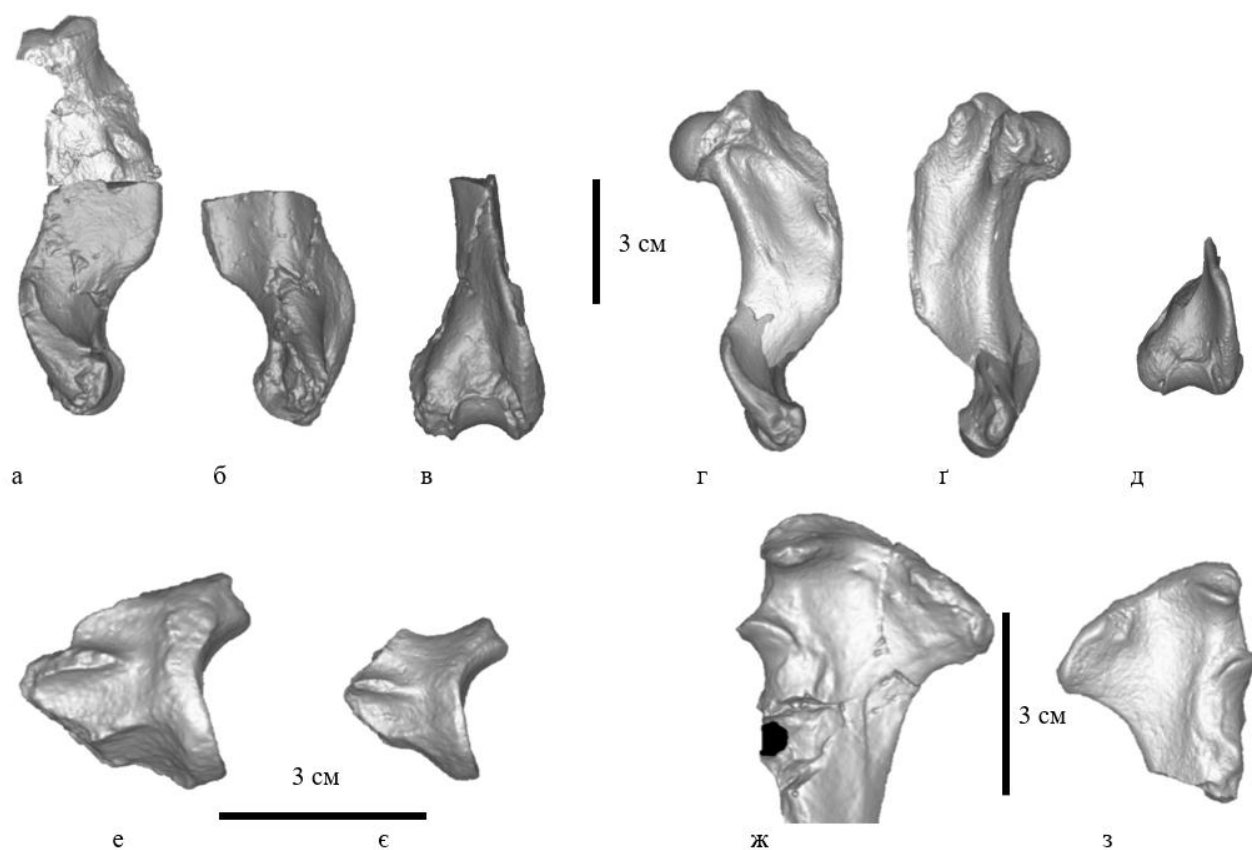


Рис. 6.2. Порівняння MWGUW/ZI/99/065 з конкськими знахідками тюленів Карагіє. (а-в) плечова кістка MWGUW/ZI/99/065 у медіальному, латеральному і краніальному виді відповідно (світло-сірий – відбиток плечової кістки у породі); (г-д) збірна плечова кістка на основі екземплярів KG22_10.7 (світлосірий) та K24 (темносірий) у медіальному, латеральному і краніальному виді відповідно; (е) лопатка MWGUW/ZI/99/065, вид збоку; (є) лопатка K23_9а, вид збоку; (ж) ліктьова кістка MWGUW/ZI/99/065 медіальний вид; (з) ліктьова кістка KDFs_23_1b_A, медіальний вид.

Наявність *Praepusa* sp. та морфологічно наближених до неї тюленів в конкських та нижньосарматських відкладів Східного Паратетису та з сарматських

відкладів Центрального Паратетису може свідчити про те, що у середньому міоцені (що відповідає баденським і конкським відкладам відповідно Центрального і Східного Паратетису) Паратетіс заселяли як мінімум дві форми тюленів – *Devinophoca* та cf. *Praepusa*. Від останнього можливо походять тюлені Центрального Паратетису (*Praepusa vindobonensis*) та як мінімум деякі тюлені Східного Паратетису (*Praepusa tarchankutica*, *Praepusa* з Карагіє, MWGUW/ZI/99/065 та можливо *Cryptophoca maeotica*), в той час, як доля нащадків *Devinophoca* spp. прослідковується гірше, хоча деякі подібні до неї плечові кістки відомі з середньосарматських місцезнаходжень України (берегів Каховського водосховища). Водночас предкові форми для *Paratethyphoca*, *Pontophoca* та *Monachopsis* наразі невідомі, хоча можливо вони пов'язані з якимись з вищезазначених таксонів. Для перевірки цих гіпотез треба більш цілісні знахідки черепів як з Центрального, так і зі Східного Паратетису.

РОЗДІЛ 7

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ.

7.1. Розмір тіла

Прямі проміри *Monachopsis pontica* FFM 10246 показують, що довжина скелета (від кінця морди до кінця хвоста) дорівнюють 75-80 см (точний розмір неможливий через деякі реконструйовані хребці і точно невідома дистанція між хребцями). За результатами регресійного аналізу (Packard, 2014), довжину тіла тюленів можна оцінити за формулою для ступеневої регресії:

$$y = 30.989x^{0.1365} - 50.658,$$

де y - це довжина плечової кістки (в см), а x - довжина тіла (в см).

Для плечової кістки FFM 10246 довжиною 5,9 см оцінка довжини тіла дорівнює 81 см, що майже збігається з нашими промірами. В той же час, плечова кістка *Monachopsis pontica* має довжину 7,8 см, і довжина тіла цього екземпляра оцінюється як 104 см. Згідно з нашими розрахунками, він мав схожі розміри із *Nannophoca vitulinoides*, чия оцінена довжина тіла для плечової кістки IRSNB M2276с – 97,5 см, а для плечової кістки IRSNB 1063-M242 – 105 см. Ці розрахунки для *N. vitulinoides* показують більший розмір тіла, ніж найменша оцінена довжина тіла (51,7 см та 55,9 см відповідно) розрахована Л. Девеле та ін. (Dewaele et al. 2017), але менша ніж найбільша оцінена довжина (121,7 см та 131,4 см відповідно) (Dewaele et al. 2017). Також *Monachopsis pontica* був меншим за *Auroraphoca changorum*, чия оцінена довжина тіла 128 см (що вдвічі більше за оригінальні розрахунки, які давали йому 68 см, Valenzuela-Toro et al., 2016). *Monachopsis pontica* має схожі розміри з *Praepusa boeska* MAB 4686 (108 см), але більший за *Batavipusa neerlandica* MAB 3798 (88,5 см) та найменший таксон в нашому аналізі – *Praepusa procaspica* (70 см) (Таблиця 7.1).

Вочевидь така формула дає тільки приблизні результати й для точніших результатів треба більша вибірка сучасних та вимерлих тюленів, від яких відомі довжина плечової кістки та їх довжина тіла. Проте загальне порівняння, яке базується на розмірі плечової кістки, демонструє, що *Monachopsis pontica* належить до найменших тюленів в історії їх існування (Otriazhyi et al., 2025b).

Таблиця 7.1

Промірі плечової кістки та очікувана довжина тіла справжніх тюленів (в дужках). * Загальна довжина тіла взята з virtual.imnh.iri.isu.edu, ** довжина тіла поміряна на змонтованому скелеті.

Номер	Таксон	Найбільша довжина плечової кістки (від головки) в см	Довжина тіла (в см)
USNM-550317	<i>C. cristata</i>	12.8	169*
USNM-550377	<i>C. cristata</i> (juvenile)	5.36	92*
UAM-11548	<i>E. barbatus</i>	14.2	246*
UAM-11455	<i>E. barbatus</i>	14.85	228,6*
UAM-11469	<i>Hi. fasciata</i>	10.55	155*
UWBM-34934	<i>Pu. hispida</i>	9.6	113*
NMB 1979-98	<i>Ph. vitulina</i>	9.6	119**
NMNHU-P OF 1010	<i>M. pontica</i>	6.9	(92)
NMNHU-P OF 1008	<i>M. pontica</i>	7.78	(103)
NMNHU-P 64-258	<i>M. pontica</i>	7.35	(98)
FFM 10246	<i>M. pontica</i>	5.9	(81)
SGO.PV 21569	<i>A. changorum</i>	9.44 (Valenzuela-Toro et al., 2016)	(128)
MaB 3798	<i>B. neerlandica</i>	6.49 (Koretsky, & Peters 2008)	(88)
IRSNB M2276c	<i>N. vitulinoides</i>	7.24 (Dewaele et al. 2017)	(97)
IRSNB 1063-M242	<i>N. vitulinoides</i>	7.82 (Dewaele et al. 2017)	(104)
MAB 4686	<i>Pr. boeska</i>	8.11 (Dewaele et al. 2017)	(108)
El-I 1 IPB	<i>Pr procaspica</i>	4.77 (Vanishvili. 2024)	(70)

Можливо, різке зниження рівня моря в кінці середнього сармата та декілька знижень протягом пізнього сармата, і як наслідок, загальне зменшення басейну

призвели до зменшення розміру тіла *Monachopsis pontica* в порівнянні з його предками. Подібна фенотипова пластичність в розмірі тіла зустрічається і в сучасних справжніх тюленів і залежить від умов середовища (Holst & Stirling, 2002, McLaren, 1958). Так деякі популяції *Pusa hispida*, які живуть в ізолюваних басейнах мають менший середній розмір тіла. Наприклад, *Pusa hispida saimensis* має середній розмір тіла 117 см (і виростають до 132 см) (Niemi et al., 2019), а *Pusa hispida ladogensis* доростає до 130 см. До того ж найменші сучасні види справжніх тюленів живуть в ізолюваних басейнах Каспійського моря та озера Байкал. Каспійська нерпа *Pusa caspica* має середній розмір тіла 130 см, а байкальська нерпа *Pusa sibirica* доростає до 125 см (McLaren, 1993).

Відсутність хижаків, які полювали на *Monachopsis pontica*, також може бути причиною зменшення розмірів тіла. В сучасних ізолюваних екосистемах відсутність хижаків прибирає тиск з їх боку на тварин, що дозволяє тваринам не переростати їх та не витрачати енергію на втечу від них. Як наслідок, великі тварини можуть ставати меншими (Lomolino, 2005; Ponti et al., 2023). Величезні морські хижаки вершини харчової піраміди зникають з Паратетису в пізньому бадені, до раннього сармата. Наприклад найпізніші знахідки *Otodus megalodon* в цьому регіоні походять з баденських відкладів Румунії (Trif et al., 2016) та Віденського басейну (Schultz, 1971). В бессарабських та херсонських відкладах було знайдено декілька екземплярів рибоїдних *Physeteroidea* (Gol'din and Marareskul, 2013), які навряд полювали на тюленів. Таким чином в пізньому сарматі *Monachopsis pontica* не мав тиску з боку хижаків, що могло стати однією з причин зменшення його розмірів тіла.

7.2. Філогенетичний аналіз

В дереві парсімоній (рис. 7.1) індекс узгодженості дорівнює 0.352, а індекс утримання – 0.705. В аналізі загальних доказів (рис. 7.2), для більшості показників ефективний розмір вибірки складає понад 200. Виключеннями (в яких ефективний розмір вибірки понад 100) є темп диверсифікації за моделлю fossilised birth-death та turn over fossilised birth-death для обох ітерацій аналізів; та апріорність, висота

дерева, довжина дерева, середнє нескорельованого логнормального релаксованого годинника для морфологічної частки, та темп для морфологічної частки.

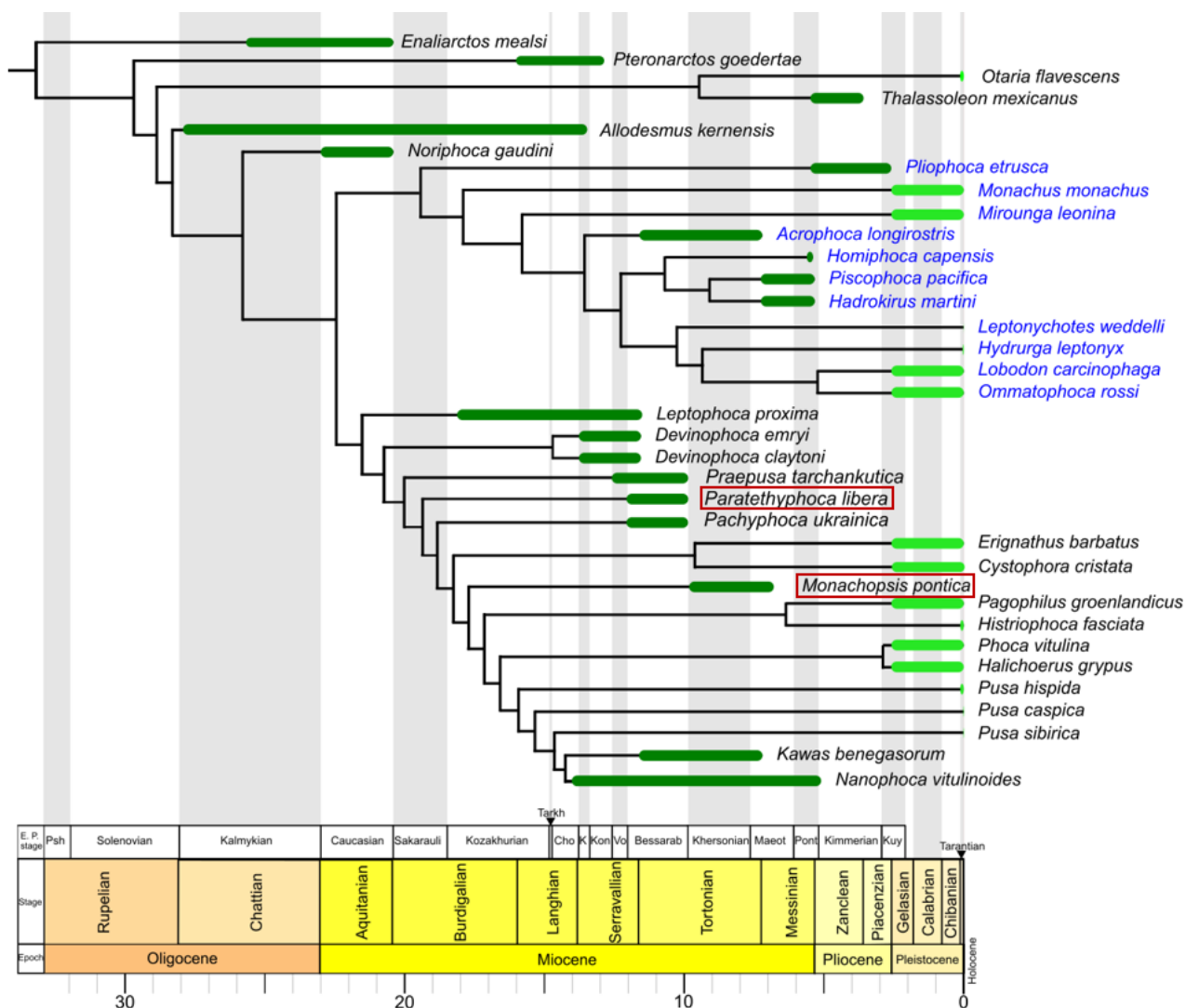


Рис. 7.1. Дерево парсимонії, Індекс узгодженості 0,352, індекс утримання 0,705. Скорочення для регіональних ярусів і під'ярусів: Sakarauli – сакараульський; Tarkh – тарханський; Cho – чокракський; К – караганський; Кон – конкський; Vo – нижньосарматський; Kherson – верхньосарматський; Maeot – меотичний; Pont – понтійський; Куу – куюльницький.

Дерево парсимонії з неявним зважуванням розміщує *Paratethyphoca libera* в основі Phocinae, але ближче до сучасних представників, ніж більшість викопних Phocidae, за виключенням *Pachyphoca ukrainica*, *Monachopsis pontica* та *Nanophoca vitulinoides* (рис. 7.1). В той час, як *Monachopsis pontica* розташований серед сучасних Phocinae як сестринський таксон до *Histiophocini* та *Phocini*, він

також знаходиться ближче до крони філогенетичного дерева, ніж *Erignathus barbatus* та *Cystophora cristata*, які в цьому аналізі утворюють окрему гілку.

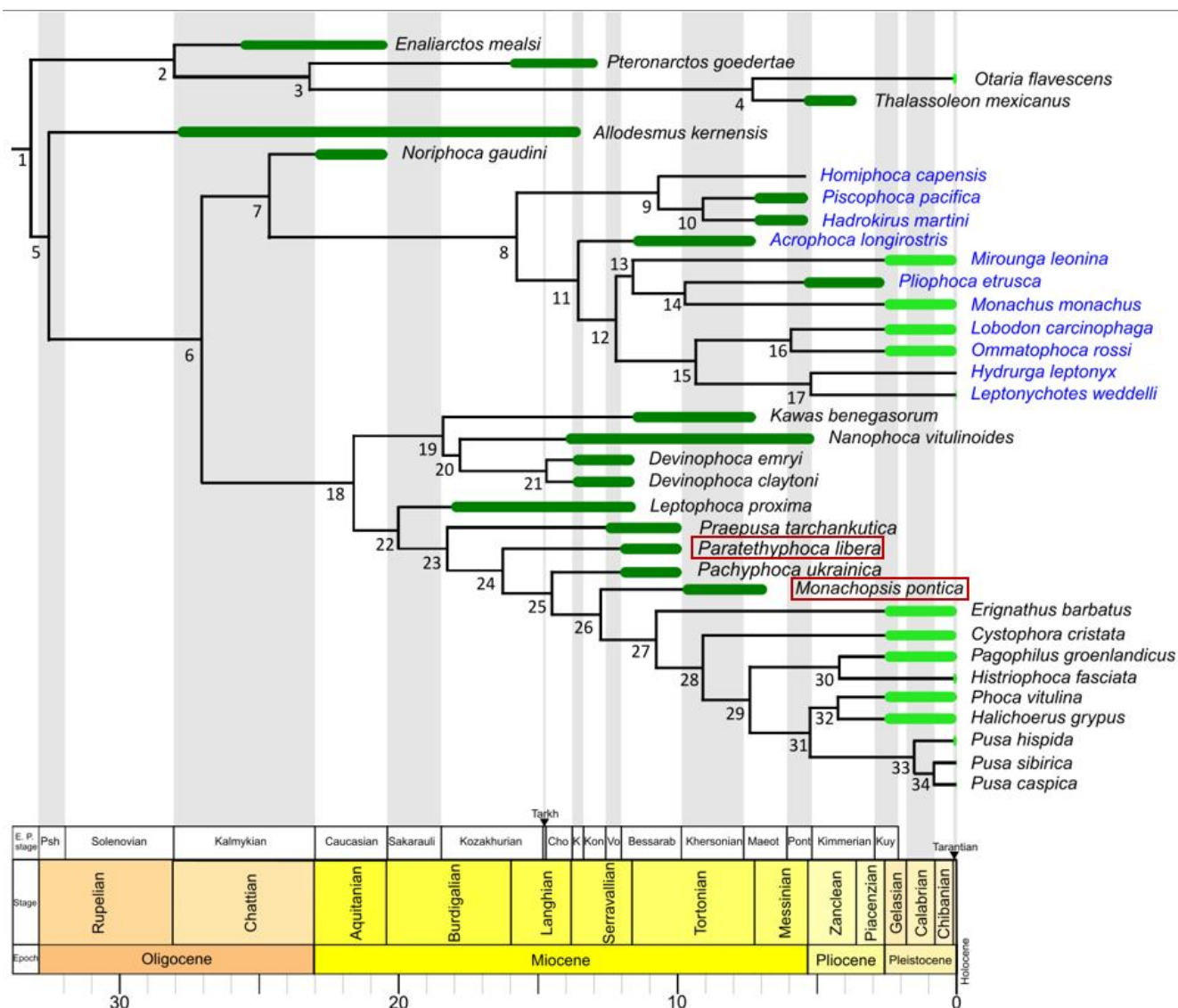


Рис. 7.2. Дерево загальних доказів, вік вузлів та 95% найвищу щільність ймовірності наведено в додатку 16. Скорочення для регіональних ярусів і під'ярусів: Sakarauli – сакараульський; Tarkh – тарханський; Cho – чокракський; K – караганський; Kon – конкський; Vo – нижньосарматський; Kherson – верхньосарматський; Maeot – меотичний; Pont – понтійський; Kuy – куюльницький.

В аналізі загальних доказів *Paratethyphoca libera* та *Monachopsis pontica* формують клади між інших тюленів Паратетису, хоча *Monachopsis pontica* знаходиться ближче до крони (рис. 7.2). З цього аналізу виходить, що

Paratethyphoca libera відділилась від інших Phocinae між 14,57 та 17,46 мільйонами років тому (95% highest probability density: додаток 16), а *Monachopsis pontica* - між 10,46 та 15,22 мільйонами років тому.

Таким чином в обох деревах *Paratethyphoca libera* знаходиться серед інших тюленів Паратетису (за виключенням *Monachopsis pontica* в аналізі парсімонії, де він розташований в кроні дерева (рис. 7.1) та *Devinophoca* sp. яка в аналізі загальних доказів утворює окрему кладу з *Nanophoca vitulinoides* та *Kawas benegasorum*) (рис. 7.2). В той час, як позиція *Monachopsis pontica* не є остаточною, в аналізі парсімонії він знаходиться у кроні дерева, а в аналізі загальних доказів - ні. Ці протиріччя у топографії скоріше за все викликані загальним браком матеріалу (особливо краніального) для більшості вимерлих таксонів, в особливості для тюленів з Паратетису, а також відсутність перетину в матеріалах між деякими видами. Наприклад *Kawas benegasorum* та *Leptophoca proxima* не мають спільного матеріалу зі *Devinophoca claytoni*).

Також в основних аналізах *Paratethyphoca libera* та *Pachyphoca ukrainica* не утворюють окрему кладу з *C. cristata*, на відміну від дерева, запропонованого І. Корецькою і С. Рахматом (Koretsky and Rahmat, 2013). Однак додавання ознак тазу NMNHU-P OF 1207 з Жовтокам'янки до *Pachyphoca* sp. (попередньо приписаного до *Pachyphoca chapskii* (Koretsky and Rahmat, 2013)) змінює позицію *Paratethyphoca libera* та *Pachyphoca ukrainica* таким чином, що вони утворюють окрему кладу з *Cystophora cristata* (додаток 17). Таким чином, близька спорідненість цих таксонів, так само як і запропонована І. Корецькою та С. Рахматом (Koretsky and Rahmat, 2013) близькість до *Cystophora cristata*, не може бути відкинута остаточно. Майбутні знахідки тазових кісток *Paratethyphoca libera* є критичними для розкриття їх зв'язків із сучасними тюленими, та тюленими Паратетису. В обох деревах *Praepusa tarchankutica* розташована ближче до стовбура дерева відносно *Paratethyphoca libera* та *Monachopsis pontica* (Otriazhyi et al., 2025a).

7.3. Узагальнений прокрустів аналіз

Для плечової та для стегнової кістки було зроблено по два аналізи. Перший аналіз включає всі доступні для цієї праці Phocinae та деякі таксони з Паратетісу (*Pachyphoca ukrainica*, Phocidae indet, *Praepusa* sp., *Cryptophoca maeotica*, *Pontophoca sarmatica*, *Monachopsis pontica*). В другому аналізі з вибірки виключено Phocini: Phocini мають добре розвинений проксимальний виріст дельтоподібного гребеня плечової кістки, в той час, як у інших Phocinae (в тому числі і у таксонів з Паратетісу), настільки сильно виражений виріст відсутній, тож було вирішено додатково зробити окремий аналіз без Phocini.

В узагальнений прокрустів аналіз плечової кістки з Phocini PC1 описує 25.9% варіації, PC2 - 12%; без Phocini PC1 описує 19.1% варіації, PC2 – 16.4%. В узагальненому прокрустовому аналізі стегнової кістки з Phocini PC1 описує 24.4% варіації, PC2 – 19.5%; без Phocini, PC1 описує 23.2% варіації, PC2 – 19.7%.

В аналізі плечової кістки з Phocini, останні здебільшого займають негативну половину PC1, в той час, як інші Phocinae (за виключенням *Erignathus barbatus*) займають позитивну половину PC1. *Praepusa vindobonensis* NWM SK175, *Cryptophoca maeotica*, *Monachopsis pontica* знаходяться в правій верхній чверті графіку, а *Devinophoca emryi*, *Pachyphoca ukrainica*, Phocidae indet, *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150, *Pagophilus groenlandicus*, Phocidae indet та самиця *Cystophora cristata* утворюють кластер на правій половині графіку. *Pontophoca sarmatica* NMNHU-P 1713-10 знаходиться між цими двома групами (рис. 7.3). В аналізі плечової кістки з Phocini у вибірці, останні здебільшого займають негативну половину PC1, в той час, як інші Phocinae (за виключенням *Erignathus barbatus*) знаходяться на позитивній стороні PC1. *Praepusa vindobonensis* NWM SK175, *Cryptophoca maeotica*, *Monachopsis pontica* знаходяться в верхній правій чверті графіку, в той час, як *Devinophoca emryi*, *Pachyphoca ukrainica*, Phocidae indet, *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150, самиця *Cystophora cristata* та *Pagophilus groenlandicus* утворюють кластер на право-серединній частині графіку. *Pontophoca sarmatica* NMNHU-P 1713-10 знаходиться між цими групами (рис. 7.3).



Рис. 7.3. Головні компоненти (1 та 2) узагальненого прокрустового аналізу плечової кістки, Phocini включені у вибірку. Морфологічна мінливість вздовж PC1 та PC 2 зображено на рис. 7.4.

На PC1 найбільша морфологічна варіативність спостерігається в формі дистального переходу дельтоподібного гребеня та розвитку його проксимальної біфуркації. На негативних координатах PC1 дистальний перехід дельтоподібного гребні різкий, а проксимальна біфуркація добре розвинута, в той час, як медіальний надвиросток знаходиться на тому ж рівні, як і латеральний. В той час, як на позитивних координатах, дистальний перехід дельтоподібного гребеня плавна, проксимальна біфуркація відсутня, а медіальний надвиросток піднятий в проксимальному напрямку в порівнянні з латеральним надвиростком. На PC2 найбільша морфологічна варіативність спостерігається в довжині дельтоподібного гребеня. На негативних координатах він короткий (приблизно як половина довжини кістки), а в позитивних координатах він довгий (до 70% від довжини кістки), а кістка стиснута в медіо-латеральному напрямку. На обох PC негативних координатах малий горбок великий і знаходиться вище за

проксимальний край голови плечової кістки, а на позитивних координатах він маленький і нижче за головку (рис. 7.4а).

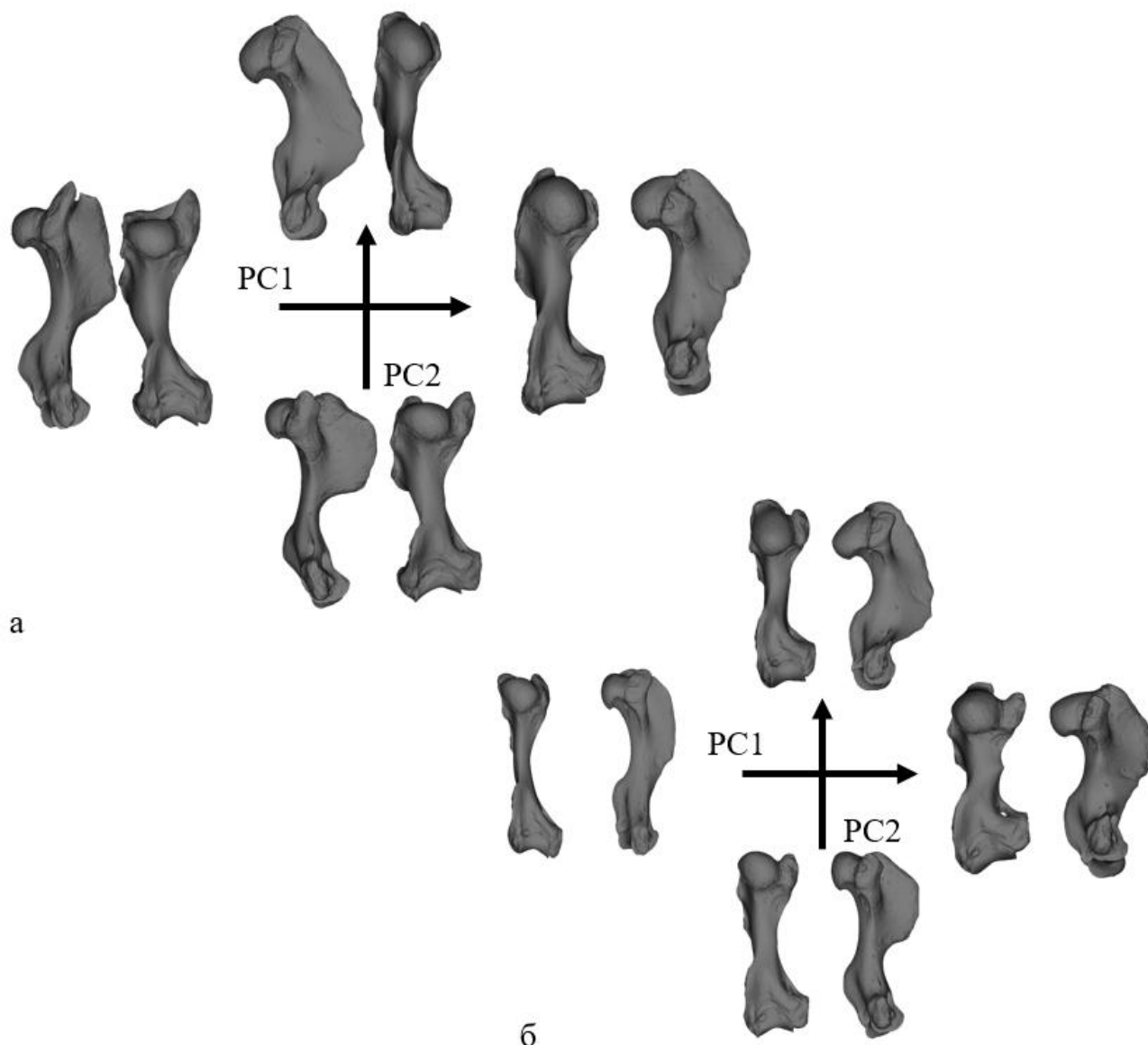


Рис. 7.4. Трансформація плечової кістки *E. barbatus* NMW 1950 вздовж PC1 та PC2 використовуючи інтерактивну тривимірну візуалізацію в 3DSlicer за допомогою модуля SlicerMorph. (а) 3 Phocini у вибірці; (б) Phocini виключені з вибірки.

В аналізі плечової кістки без Phocini у вибірці *Erignathus barbatus*, *Cryptophoca maeotica* (за виключенням NMNHU-P 64-530), *Praepusa vindobonensis* NWM SK175, та *Devinophoca emryi* утворюють групу в негативній частині PC1. *Paratethyphoca libera* MCFFM V-150, деякі Phocidae indet та самиця *C. cristata* згруповані біля центру. *Monachopsis pontica* та *Cr. maeotica* NMNHU-P 64-530

займають позитивну частину PC2. *Pachyphoca ukrainica* та деякі *Phocidae* indet знаходяться на позитивній половині PC1 та біля нульового значення PC2, в той час, як *Po. sarmatica* NMNHU-P 1713-10 знаходиться між *Monachopsis pontica* та *Phocidae* indet (рис. 7.5).

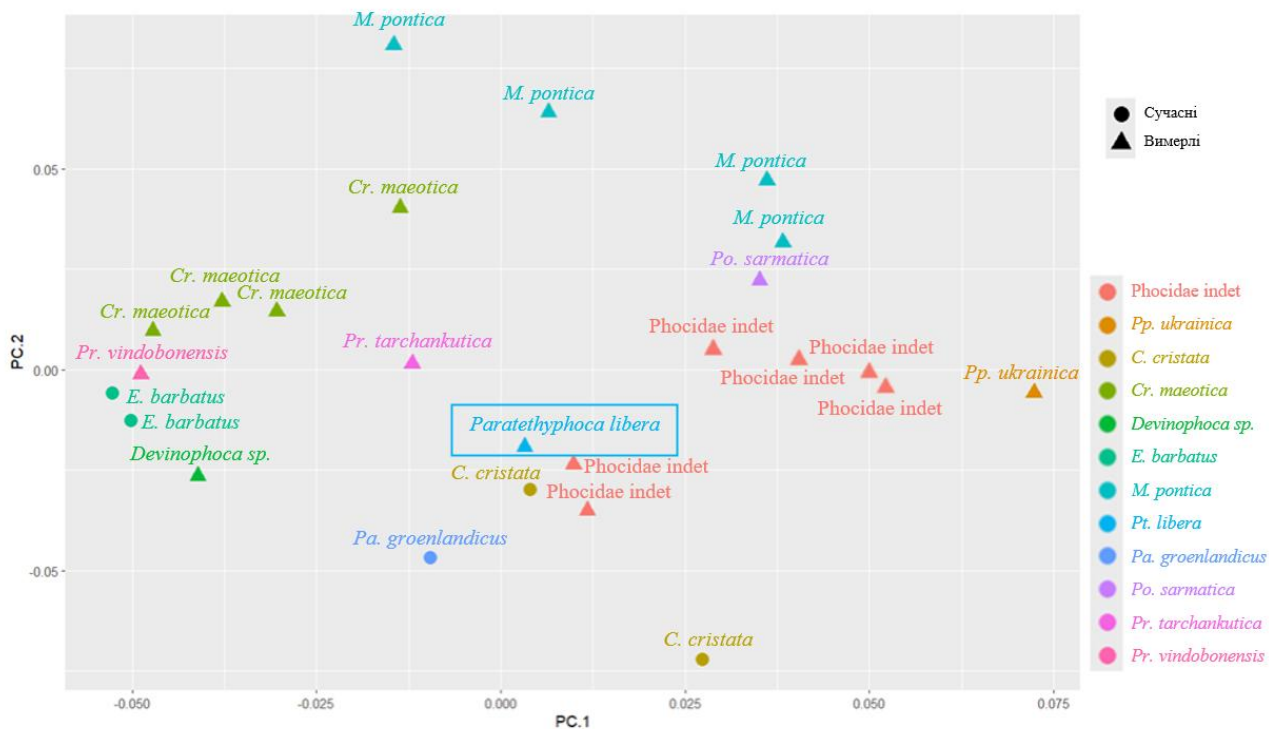


Рис. 7.5. Головні компоненти (1 та 2) узагальненого прокрустового аналізу плечової кістки, Phocini виключені з вибірки. Морфологічна мінливість вздовж PC1 та PC 2 зображено в додатку 16.

На PC1 більша частина морфологічної варіативності спостерігається в загальній формі кістки та позиції медіального надвиростка. В негативних координатах PC1 кістка більш струнка: діяфіз та епіфіз тонкі з маленькою головкою; а медіальний надвиросток розташований дистальніше за медіальний. В той час, як на позитивних координатах кістка більш широка та міцна: головка велика, а діяфіз та епіфіз широкі; медіальний надвиросток знаходиться проксимальніше за латеральний. На PC2 більша частина морфологічної варіативності в довжині дельтоподібного гребеня: в негативних координатах він короткий і займає половину довжини кістки, а в позитивних він довший за половину кістки, сягаючи медіального надвиростка. Також в негативних

координатах головка вигнута проксимально, а в позитивних – дистально (рис. 7.46).

В аналізі стегнової кістки з Phocini в вибірці сучасні види утворюють змішану групу, без поділу на підгрупи, а *Pontophoca sarmatica* відділяється від інших Phocinae. *Monachopsis pontica* утворює компактну групу близько до нульових координат PC2 і в трохи позитивній частині PC1. Інший великий кластер знаходиться в негативній половині PC1, близька нульових координат PC2 та складається з *Praepusa vindobonensis*, *Cryptophoca maeotica*, Phocidae indet та *Pachyphoca chapskii* (рис. 7.6).

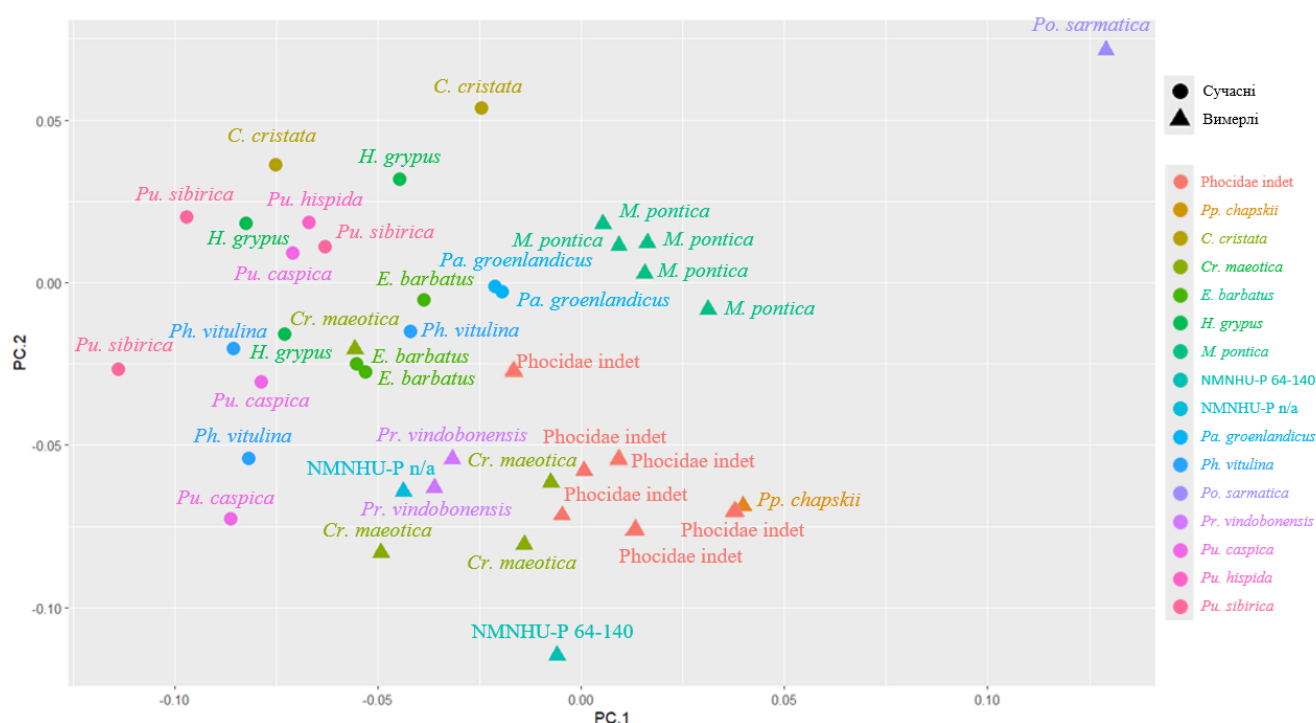


Рис. 7.6. Головні компоненти (1 та 2) узагальненого прокрустового аналізу стегнової кістки, Phocini включені у вибірку. Морфологічна мінливість вздовж PC1 та PC 2 зображено на рис. 7.7.

На PC1 найбільша морфологічна мінливість спостерігається в розміру великого вертлюга та медіального надвиростка, та в формі латерального краю діафіза. В негативних координатах PC1 стегнова кістка має масивний великий вертлюг, короткий медіальний надвиросток, а латеральний край діафіза сильно увігнутий. У позитивних координатах великий вертлюг невеликий, медіальний надвиросток довгий (сягає проксимальної половини кістки), а латеральний край

діафіза трохи увігнутий. На PC2 кістка здебільшого змінюється за загальною формою: негативні координати представляють видовжену форму кістки з вузьким дистальним епіфізом, великий вертлюг та головка маленькі, а виростки однакові за розміром. У позитивних координатах кістка коротка і широка, дистальний епіфіз добре розвинений в медіально-латеральному напрямку, великий вертлюг масивний, а латеральний виросток більший за медіальний (Рис. 7.7а).

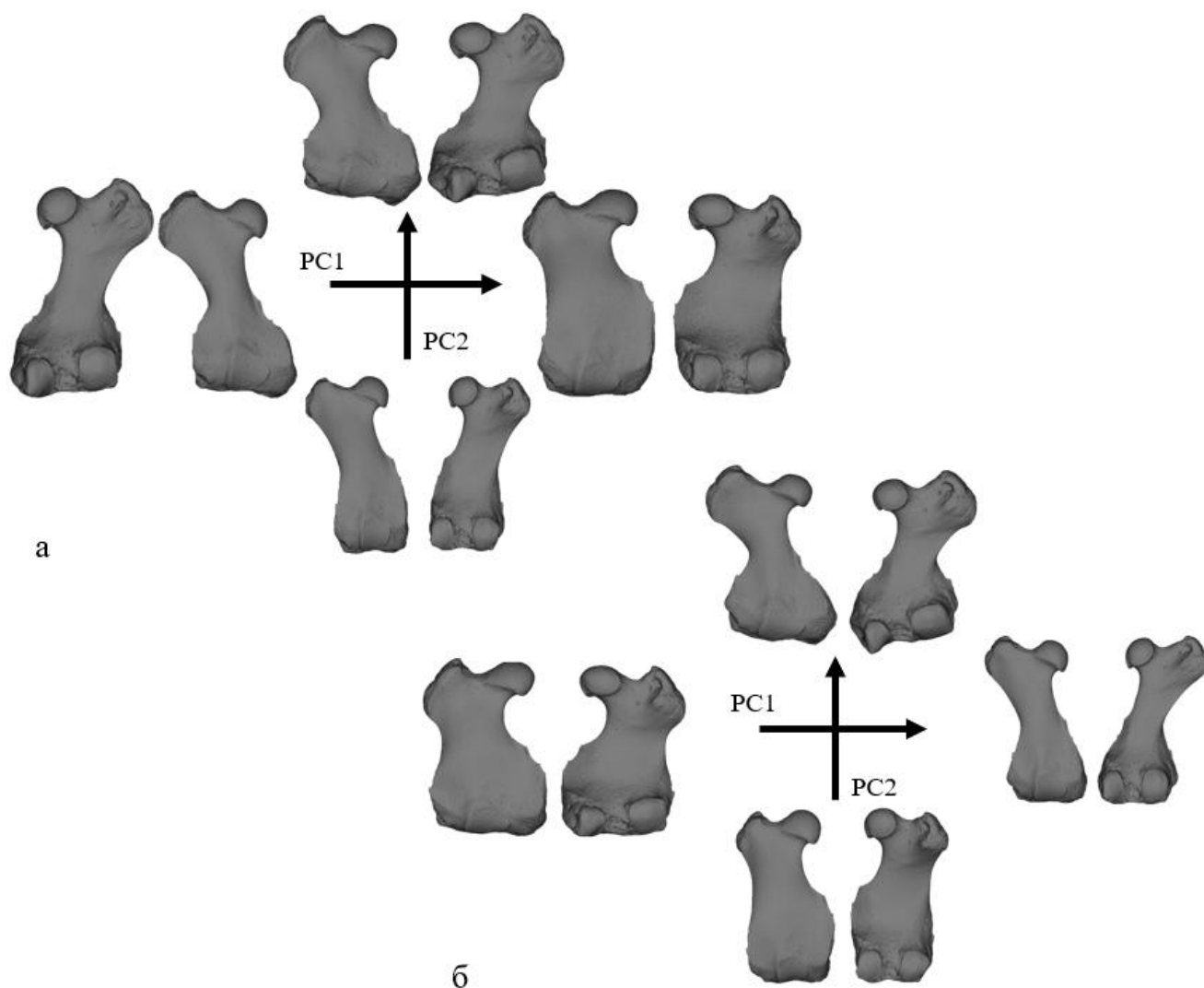


Рис. 7.7. Трансформація стегнової кістки *E. barbatus* NMW 1950 вздовж PC1 та PC2 використовуючи інтерактивну тривимірну візуалізацію в 3DSlicer за допомогою модуля SlicerMorph. (а) 3 Phocini у вибірці; (б) Phocini виключені з вибірки.

В аналізі стегнової кістки без Phocini *Pontophoca sarmatica* також відділена від інших Phocinae і знаходиться в негативній частині PC2. *Pachyphoca chapskii*, Phocidae indet та *Cryptophoca maeotica* розташовані в позитивній половині PC1 і негативній половині PC2. *Monachopsis pontica* розміщений окремо від *Praepusa vindobonensis*, *Erignathus barbatus*, та *Cystophora cristata* на позитивному краї PC1 (рис. 7.8).

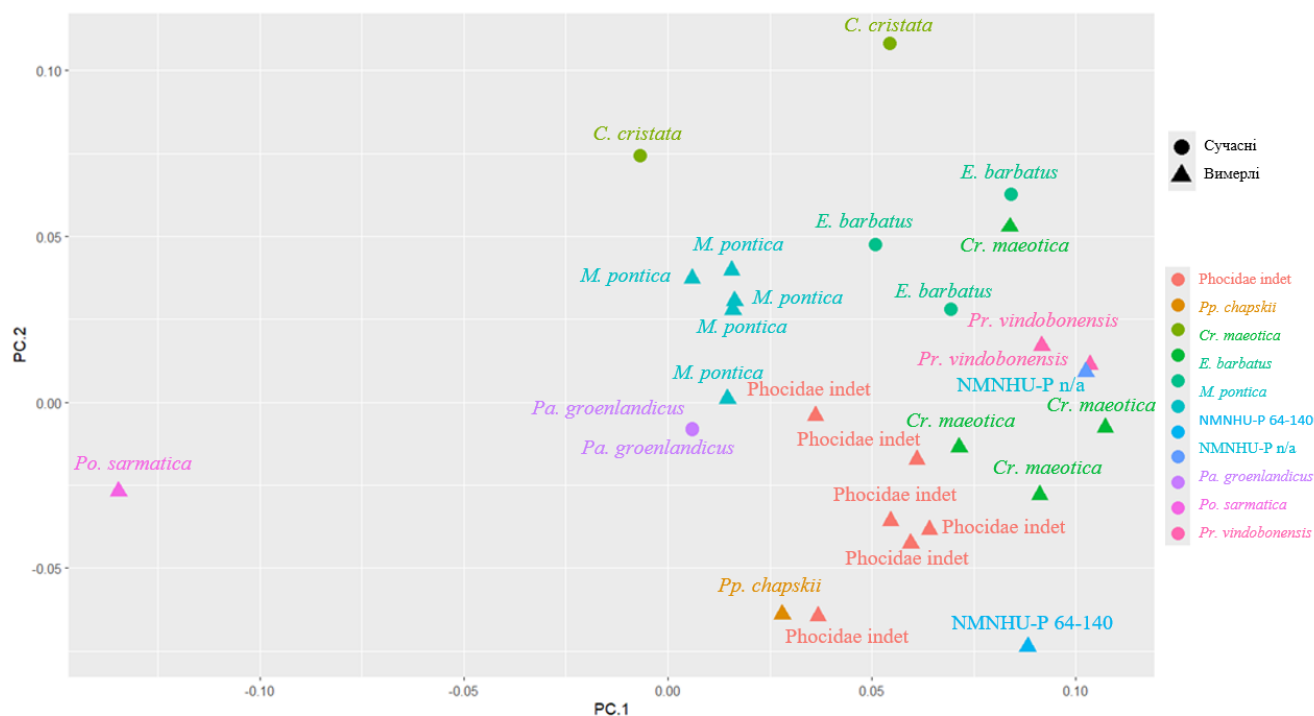


Рис. 7.6. Головні компоненти (1 та 2) узагальненого прокрустового аналізу стегнової кістки, Phocini включені у вибірку. Морфологічна мінливість вздовж PC1 та PC 2 зображено на рис. 7.7.

У негативних координатах PC1 кістка широка із добре розвиненим медіальним надвиростком, шийка довга, а великий вертлюг знаходиться на тому самому рівні, що і головка, в той час, як на позитивних координатах кістка вузька, медіальний надвиросток плавно переходить в діафіз, шийка коротка, а великий вертлюг вище за головку. На PC2 кістка має варіативність в розмірах великого вертлюга і медіального надвиростка, та у формі латерального краю діафіза. На негативних координатах PC2 кістка має невеликий великий вертлюг, великий медіальний надвиросток (довжиною в половину кістки), а латеральний край

діафіза трохи увігнутий. В той час, як в позитивних координатах PC2 великий вертлюг масивний та широкий, медіальний надвиросток короткий, а дистальний край діафіза сильно увігнутий (рис. 7.7б).

Узагальнений прокрустів аналіз не показав сильного розділення в середині Phocini; хоча він добре розділив тюленів з Паратетису. Деяка невизначеність в їх розділенні, однак, може бути викликано невеликою вибіркою, невизначеними філогенетичними зв'язками та таксономічними невизначеністю деяких видів, таких як *Cryptophoca maeotica* чи *Praepusa vindobonensis*. Проте *Monachopsis pontica* добре відокремлюється від інших тюленів Паратетису і за плечовою, і за стегновою кістками. *Paratethyphoca libera* в свою чергу найближче знаходиться до екземпляру який в попередніх працях визначався як *Pachyphoca chapskii* (Koretsky and Rahmat, 2013) і подібного до нього екземпляру Phocidae indet, та відокремлюється від інших тюленів Паратетису (Otriazhyi et al., 2025a).

7.4. Живлення окремих тюленів Паратетису

Враховуючи наявність стертих зубів у *Paratethyphoca libera*, *Monachopsis pontica* та *Erignathus barbatus* і те що ці таксони знаходяться на межі стовбура та крони дерева підродина Phocinae, можна припустити, що всмоктувальна стратегія захоплення здобичі була поширеною серед ранніх Phocinae та була важливою частиною їх харчової поведінки. Водночас в більшості сучасних представників сучасних груп вона втратила свою важливість, або їх підхід до всмоктування змінився таким чином, що він не призводить до стертості зубів. Проте для перевірки цих гіпотез потрібні подальші знахідки та дослідження зубної системи як тюленів Паратетису, так сучасних представників справжніх тюленів (Otriazhyi et al., 2025a; Otriazhyi et al., 2025b).

7.5. Можливі адаптації тюленів Паратетису до змін солоності басейна

Зміни в замкнутій екосистемі Паратетису вплинули на еволюцію місцевих морських ссавців через що вони значно дивергували від своїх океанічних родичів. Як наслідок, велике різноманіття справжніх тюленів Паратетису сягнуло свого максимуму в середньому сарматі: як мінімум чотири морфологічні групи

справжніх тюленів (номінальні роди *Cryptophoca*, *Paratethyphoca*, *Pontophoca*, *Praepusa*) було описано з бессарабських відкладів Східного Паратетису (Эйхвальд, 1850; Nordmann, 1858; Алексеев, 19246; Koretsky, 2001; Koretsky and Rahmat, 2013). В багатьох морських ссавців басейну спостерігається пахіостеосклероз скелета (Dewaele et al., 2022). Вони могли успадкувати ці риси від своїх предків, які жили протягом баденської кризи солоності, після якої вони дивергували (Koretsky, 2001). Можливо, пахіостеосклероз кісток був корисний для регуляції плавучості в морській воді із підвищеною солоністю. Однак, пахіостеосклероз також підвищує вагу скелета, що скоріше за все призвело до зменшення швидкості плавання та маневреності. Тож, коли Паратетіс відділився від світового океану, ця ізоляція могла захистити тюленів Паратетису від конкуренції з боку нових, більш рухливих форм тюленів та хижаків, які розвинулись у відкритому океані, що власне і дозволило тюленим Паратетису досягти піку різноманіття протягом середнього сармата.

Але херсонське вимирання вплинуло не тільки на різноманіття риб (Bratishko et al., 2023), але і на різноманіття місцевих справжніх тюленів. Таким чином *Monachopsis pontica* став одним з останніх справжніх тюленів, який мешкав в Паратетісі протягом пізнього сармата. Іншим справжнім тюленем з Херсонських відкладів є *Praepusa procaspica* з місцезнаходження Ельдари, Грузія (Vanishvili 2022). *Praepusa procaspica* також була карликовою формою, можливо навіть меншою за *Monachopsis pontica* (Otriazhyi et al., 2025a).

Monachopsis pontica також ймовірно успадкував пахіостеосклероз від своїх предкових форм (Dewaele et al., 2022). Це могло бути корисним для прибережних лагун, в яких він мешкав. Згідно з А. Хусайє (Houssaye, 2009), морські ссавці, що живуть на мілководді, часто мають пахіостеосклероз для контролю плавучості, щоб швидше сягати морського дна, де вони часто шукають свою здобич. Проте для компенсації важкого через пахіостеосклероз скелета *Monachopsis pontica* розвинув деякі адаптації для покращення плавання, таких як подовжена підостьова ямка лопатки, довгий дельтоподібний гребінь плечової кістки, збільшений медіальний надвиросток стегнової кістки (Otriazhyi et al., 2025b).

Функція цих структур – прикріплення м'язів, які залучаються у плаванні. А саме добре видовжена підостна ямка та місце прикріплення *m. infraspinatus* свідчить, що *m. infraspinatus* був добре розвинений (цей м'яз використовується для підсилення сили відведення передньої кінцівки). Екстремально видовжений дельтоподібний гребінь свідчить про розвиток *m. atlantoscapularis*, *m. humerotrapezius* (обидва м'язи використовується для потужного розгинання передньої кінцівки), *m. deltoideus* (використовується для потужного відведення передньої кінцівки) (Dewaele et al., 2017), та *m. pectoralis* (використовується для приведення передньої кінцівки) (Gordon, 1983). Таким чином, *Monachopsis pontica* мав відносно потужні передні кінцівки, що могло бути важливим як для наземної локомоції, так і для підводної локомоції (використовуючи їх для веслування на низькій швидкості чи повертання (Kuhn and Frey, 2012). Однак, те що малий горбок плечової кістки вищий за головку плечової кістки свідчить, що *Monachopsis pontica* не використовував передні кінцівки для активного переміщення під водою, на відміну від ранніх Phocidae (Dewaele et al., 2017). Водночас, задні кінцівки мали бути активно задіяні для активного плавання під водою: збільшений медіальний надвиросток та збільшена медіальна частина проксимальної половини діяфіза свідчать про добре розвинену *adductor magnus muscle*, яка використовується для приведення задніх ласт під час плавання (Nakanishi et al., 1978).

ВИСНОВКИ

1. *Monachopsis pontica* відрізняється від усіх відомих Phocinae тонкою задньою частиною носової кістки, довгою верхньощелепною частиною рострума, вентральним краєм виличної дуги вищим за рівень альвеол та довгим дельтоподібним гребенем плечової кістки. Також *Monachopsis pontica* відрізняється низкою ознак як від усіх сучасних Phocinae, так і від решти неогенових Phocinae.

2. Новоописаний вид та рід *Paratethyphoca libera* відрізняється від усіх відомих Phocinae наявністю надорбітального відростка лобної кістки, який знаходиться в її задній частині, і пропорційно довгою плечовою кісткою – 88% від довжини черепа, а також від більшості з них - довгою мордою. Він має плечові кістки, які подібні до пахіостеосклеротичних плечових кісток *Pachyphoca ukrainica*, *Pontophoca sarmatica* та *Cryptophoca maeotica*, але відрізняється від них за низкою ознак плечової і стегнової кістки.

3. Тюлень Phocidae indet. MWGUW/ZI/99/065 з нижньосарматських відкладів України належить до Phocidae та має морфологічну подібність до знахідок з конкських відкладів Карагіє (Казахстан).

4. Стерті зуби *Monachopsis pontica* та *Paratethyphoca libera* можливо є ознаками всмоктувального живлення, подібно до сучасного бородатого тюленя *E. barbatus*. Унікальні адаптації скелета тюленів Паратетісу (такі як довгий дельтоподібний гребінь) могли поступово розвинутись як компенсаторні механізми для важкого остеосклеротичного скелета, який у свою чергу, міг бути наслідком давніх адаптацій до високої солоності.

5. В плечових кістках тюленів найбільшу міжвидову варіативність мають довжина дельтоподібного гребеня, його дистальний перехід у діафіз, висота малого та великого горбків відносно головки плеча та пропорції кістки. В стегнових кістках найбільше варіюють розміри медіального та бічного надвиростків, увігнутість бокового краю діафіза.

6. Міоценові тюлені Паратетісу *Paratethyphoca libera* та *Monachopsis pontica* за філогенетичними аналізами виявляються близько спорідненими з сучасними Phocinae.

Таким чином, в рамках цієї дисертаційної роботи було проведено ревізію двох таксонів тюленів Паратетісу, описано новий для науки рід та вид, виявлені нові особливості морфології тюленів Паратетісу, продемонстровані адаптації деяких таксонів до всмоктувального захоплення здобичі, показано близьку спорідненість справжніх тюленів Паратетісу із сучасними Phocinae.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Amson, E., Muizon, C. (2014). A new durophagous phocid (Mammalia: Carnivora) from the late Neogene of Peru and considerations on monachine seals phylogeny. *Syst. Paleontol.* 12, 523–548.
2. Adam, P. J., & Berta, A. (2002). Evolution of prey capture strategies and diet in the Pinnipedimorpha (Mammalia, Carnivora). *Oryctos*, 4(3-8), 3-27.
3. Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A., Kullberg, M., Lehman, N., Petrov, E. A., & Väinölä, R. (2006). Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Molecular phylogenetics and evolution*, 41(2), 345–354. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.05.022>
4. Báldi, T. (1980). The early history of the Paratethys. *Bulletin of Hungarian Geological Society* 110, 456–472.
5. Benson, D. A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J., & Sayers, E. W. (2013). GenBank. *Nucleic acids research*, 41(Database issue), D36–D42. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
6. Berta A. (1991). New Enaliarctos (Pinnipedimorpha) from the Oligocene and Miocene of Oregon and the Role of "Enaliarctids" in Pinniped Phylogeny / A. Berta // *Smithsonian contributions to paleobiology*. H. 69. C. 1 – 33. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.69.1>
7. Berta, A., & Adam, P. J. (2001). Evolutionary biology of pinnipeds. *Secondary adaptation of tetrapods to life in the water*, 235-260.
8. Berta, A., & Wyss, A. (1994). Pinniped phylogeny. *Contributions in marine mammal paleontology honouring Frank C. Whitmore, Jr. Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 29. 33–56.
9. Boessenecker, R.W., Churchill, M., 2013. A reevaluation of the morphology, paleoecology, and phylogenetic relationships of the enigmatic walrus *Pelagiarchos*. *PLoS ONE* 8, e54311.
10. Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio N., Matschiner, M., Mendes, F. K., Müller, N. F., Ogilvie, H. A., du Plessis, L., Popinga, A., Rambaut, A.,

Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M. A., Wu, C., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T., & Drummond, A. J. (2019). BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 15(4), e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>

11. Bratishko, A., Schwarzhans, W., & Vernyhorova, Y. (2023). The endemic marine fish fauna from the eastern Paratethys reconstructed from otoliths from the Miocene (Middle Sarmatian SL; Bessarabian) of Jurkine (Kerch Peninsula, Crimea). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 129(1). <https://doi.org/10.54103/2039-4942/18877>

12. Brühl, K. B. 1860: *Phoca holitschensis*, der fossile Phocafuss des Pester Universitäts-Museums, ein Unicum. — Mittheilungen aus dem K.K. Zoologischen Institut der Universität Pest. Wien, 2:1—16.

13. Budras, K. D., McCarthy, P.H., Fricke, W., & Richter, R. (2007). *Anatomy of the dog*. Schlütersche, Hannover.

14. Buffrénil, V. D., & Rage, J. C. (1993). La “pachyostose” vertébrale de *Simoliophis rochebrunei*.

15. Butiseaca, G. (2019). Middle-to-Upper Miocene climate variations in Central Eurasia (Eastern Paratethys-Taman Peninsula) inferred from biomarkers analysis. In *Geophysical Research Abstracts* (Vol. 21).

16. Butiseacă, G. A., Vasiliev, I., van der Meer, M. T., Krijgsman, W., Palcu, D. V., Feurdean, A., & Mulch, A. (2021). Severe late Miocene droughts affected western Eurasia. *Global and Planetary Change*, 206, 103644. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2021.103644>

17. Calvert, F., & Neumayr, M. (1880). *Die Jungen Ablagerungen am Hellespont*. Kaiserl. -Königl. Hof-und Staatsdr.

18. Chiriac M. & Grigorescu D. (1975). Asupra focilor bessarabiene din Dobrogea de sud (On the Bessarabian seals from southern Dobrogea). *Studii ~i Cercelari di Geologie* 20: 89-110. (In Romanian.)

19. Churchill, M. and Uhen, M.D. (2019). Taxonomic implications of morphometric analysis of earless seal limb bones. *Acta Palaeontologica Polonica* 64 (2): 213–230. doi: <https://doi.org/10.4202/app.00607.2019>
20. Churchill, M., & Clementz, M. T. (2015). Functional implications of variation in tooth spacing and crown size in Pinnipedimorpha (Mammalia: Carnivora). *The Anatomical Record*, 298(5), 878-902. <https://doi.org/10.1002/ar.23082>
21. Churchill, M., Boessenecker, R.W., Clementz, M.T., 2014. The late Miocene colonization of the Southern Hemisphere by fur seals and sea lions (Carnivora: Otariidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 172(1), 200–225.
22. Davis, C. S., Delisle, I., Stirling, I., Siniff, D. B., & Strobeck, C. (2004). A phylogeny of the extant Phocidae inferred from complete mitochondrial DNA coding regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(2), 363–377. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.06.006>
23. de Blainville, H. M. D. (1839). *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie* (Vol. 2). Bertrand.
24. de Buffrenil, V., Canoville, A., D’Anastasio, R., and Domning, D.P. (2010). Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. *J. Mamm. Evol.* 17, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9130-1>
25. De Ricqlès, A., De Buffrénil, V., & Mazin, J. M. (2001). Secondary adaptation of tetrapods to life in water. In *Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we?* (pp. 289-310). München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
26. Deméré, T. A. (1994). A Phylogenetic Analysis of Fossil and Living Taxa. In *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist* (Vol. 29, pp. 99-123).
27. Dewaele, L., Amson, E., Lambert, O., & Louwye, S. (2017), Reappraisal of the extinct seal *Phoca vitulinoides* from the Neogene of the North Sea Basin, with bearing on its geological age, phylogenetic affinities, and locomotion. *PeerJ* 5:e3316; DOI 10.7717/peerj.3316

28. Dewaele L, Lambert O, Louwye S. (2017). On *Prophoca* and *Leptophoca* (Pinnipedia, Phocidae) from the Miocene of the North Atlantic realm: redescription, phylogenetic affinities and paleobiogeographic implications. *PeerJ* 5:e3024 <https://doi.org/10.7717/peerj.3024>
29. Dewaele L, Lambert O, Louwye S. (2018) A critical revision of the fossil record, stratigraphy and diversity of the Neogene seal genus *Monotherium* (Carnivora, Phocidae). *R. Soc. Open Sci.*5: 171669. doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.17166>
30. Dewaele, L., Gol'din, P., Marx, F. G., Lambert, O., Laurin, M., Obadă, T., & de Buffrénil, V. (2022). Hypersalinity drives convergent bone mass increases in Miocene marine mammals from the Paratethys. *Current Biology*, 32(1), 248-255. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.10.065>
31. Drummond, A. J., Ho, S. Y. W., Phillips, M. J., & Rambaut, A. (2006). Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS biology*, 4(5), e88. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040088>
32. Eichwald, E. (1852). *Lethaia Russica ou le monde primitive de la Russie*. Atlas.
33. Ericson, P. G., & Storå, J. (1999). A manual to the skeletal measurements of the seal genera *Halichoerus* and *Phoca* (Mammalia: Pinnipedia). Department of Vertebrate Zoology, Swedish Museum of Natural History. Stencil, Stockholm.
34. Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J-C., Pujol, S., Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F.M., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S.R., Miller, J.V., Pieper, S., & Kikinis, R. (2012). 3D Slicer as an image computing platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic resonance imaging*, 30 (9), 1323-1341. doi: <https://doi.org/10.1016/j.mri.2012.05.001>
35. Fulton, T. L., & Strobeck, C. (2010). Multiple markers and multiple individuals refine true seal phylogeny and bring molecules and morphology back in line. *Proceedings. Biological Sciences*, 277(1684), 1065–1070. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1783>

36. Gavryushkina A, Welch D, Stadler T, Drummond AJ (2014) Bayesian Inference of Sampled Ancestor Trees for Epidemiology and Fossil Calibration. *PLoS Comput Biol* 10(12): e1003919. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003919>
37. Gol'din, P., Haiduc, B., S., Kovalchuk, O., Górka, M., Otryazhyi, P., Brânzilă, M., Păun, E. I., Barkaszi, Z., Țibuleac, P., and Rățoi, B., G. (2020). The Volhynian (late Middle Miocene) marine fishes and mammals as proxies for the onset of the Eastern Paratethys re-colonisation by vertebrate fauna. *Palaeontologia Electronica*, 23(3):a43 <https://doi.org/10.26879/1091>
38. Gol'din, P. E., & Marareskul, V. A. (2013). Miocene Toothed Whales (Cetacea, Odontoceti) from the Dniester Valley: The First Record of Miocene Sperm Whales (Physeteroidea) from Eastern Europe. *Vestnik Zoologii*. DOI: 10.2478/vzoo-2013-0043
39. Gol'din, P., & Startsev, D. (2017). A systematic review of cetothere baleen whales (Cetacea, Cetotheriidae) from the Late Miocene of Crimea and Caucasus, with a new genus. *Papers in Palaeontology*, 3(1), 49-68. <https://doi.org/10.1002/spp2.1066>
40. Goloboff, P.A. and Morales, M.E. (2023), TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, 39: 144-153. <https://doi.org/10.1111/cla.12524>
41. Gordon, K. R. (1983). Mechanics of the limbs of the walrus (*Odobenus rosmarus*) and the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Journal of Morphology*, 175(1), 73-90.
42. Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., & Ogg, G.M. (eds). (2020). *Geologic time scale 2020*. Elsevier. doi:10.1127/nos/2020/0634
43. Grigorescu, D. (1976). Paratethyan seals. *Systematic Zoology*, 25(4), 407-419.
44. Hammer, Ø., & Harper, D. A. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 1.

45. Harzhauser, M., & Piller, W. E. (2007). Benchmark data of a changing sea—palaeogeography, palaeobiogeography and events in the Central Paratethys during the Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253(1-2), 8-31. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.031>
46. Heath, T. A., Huelsenbeck, J. P., & Stadler, T. (2014). The fossilized birth–death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(29), E2957-E2966. <https://doi.org/10.1073/pnas.1319091111>
47. Hocking, D. P., Marx, F. G., Park, T., Fitzgerald, E. M., & Evans, A. R. (2017). A behavioural framework for the evolution of feeding in predatory aquatic mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1850), <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2750>.
48. Holec, P., Klembara, J., & Meszáros, S. (1987). Discovery of new fauna of marine and terrestrial vertebrates in Devínska Nová Ves. *Geologický zborník*, 38(3), 349-356.
49. Holst, M., & Stirling, I. (2002). A comparison of ringed seal (*Phoca hispida*) biology on the east and west sides of the North Water Polynya, Baffin Bay. *Aquatic Mammals*, 28(3), 221-230.
50. Houssaye, A. (2009). “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4(4), 325-340. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x
51. Houssaye, A. (2009). “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4(4), 325-340. doi: 10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x
52. International Committee on Gross Anatomical Nomenclature, 2005: *Nomina Anatomica Veterinaria*, 5. Ed., *Nomina Histologica*, 3. Ed., Ithaca, N. Y.
53. Ishihara, U., Miyazaki, N., Yurkowski, D. J., Watanabe, Y. Y. (2024). Multi-cusped postcanine teeth are associated with zooplankton feeding in phocid seals. *Marine ecology progress series*, 729, 233–245, <https://doi.org/10.3354/meps14509>
54. Kaiser, H. E. (1967). Pachyostotic bone conditions in certain regions of the skull of *Odobenus rosmarus* L., in relation to weight distribution. *Anatomical Record*, 157, 366.

55. Kienle, S. S., Hermann-Sorensen, H., Costa, D. P., Reichmuth, C., & Mehta, R. S. (2018). Comparative feeding strategies and kinematics in phocid seals: suction without specialized skull morphology. *Journal of Experimental Biology*, 221(15), jeb179424. doi:10.1242/jeb.179424
56. Koretsky, I. A. (2001). Morphology and systematics of Miocene Phocinae (Mammalia: Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic region. *Geologica Hungarica Series Palaeontologica*, 54, 1-109.
57. Koretsky, I., & Grigorescu, D. (2002). The fossil monk seal *Pontophoca sarmatica* (Alekseev) (Mammalia: Phocidae: Monachinae) from the Miocene of eastern Europe. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 93, 149–162. doi: 10.5479/si.00810266.93.149
58. Koretsky, I., & Holec, P. (2002). A primitive seal (Mammalia: Phocidae) from the early middle Miocene of central Paratethys. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 93, 163–178. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.93.163>
59. Koretsky, I., & Rahmat, S. (2013). First Record of Fossil Cystophorinae (Carnivora, Phocidae): Middle Miocene Seals from the Northern Paratethys. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 119, 325–350. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/6043>
60. Koretsky, I., & Rahmat, S. (2015). A New Species of the Subfamily Devinophocinae (Carnivora, Phocidae) from the Central Paratethys. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 121, 31–47. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/6399>
61. Koretsky, I., & Rahmat, S. J. (2017). Preliminary report of pachyosteosclerotic bones in seals. *Zoology*, 74, 1632-1644. DOI: 10.31031/OARA.2017.01.000501
62. Koretsky, I.A., & Rahmat, S.J. (2021). Unique short-faced miocene seal discovered in Grytsiv (Ukraine). *Zoodyversity*, 55, 143–154. doi: 10.15407/zoo2021.02.143
63. Koretsky, I.A., & Ray, C.E. (1994). *Cryptophoca*, a new genus for *Phoca maeotica* (Mammalia: Pinnipedia: Phocinae), from Upper Miocene deposits in the northern Black Sea region. *Proc. Biol. Soc. Wash* 107, 17–26.

64. Koretsky, I., E Ray, C., & Peters, N. (2012). A new species of *Leptophoca* (Carnivora, Phocidae, Phocinae) from both sides of the North Atlantic Ocean (Miocene seals of the Netherlands, part I). *Deinsea*, 15(1), 1-12.
65. Kováč, M., Andreyeva-Grigorovich, A., Bajraktarević, Z., Brzobohatý, R., Filipescu, S., Fodor, L., Harzhauser, M., Nagymarosy, A., Oszcypko, N., Pavelić, D., Rögl, F., Saftić, B., Sliva, M., & Studencka, B. (2007). Badenian evolution of the Central Paratethys Sea: paleogeography, climate and eustatic sea-level changes. *Geologica Carpathica*, 58(6), 579-606.
66. Kretzoi, M., (1941). Foka-maradványok az erdi Szarmatabol. *Földtani Kozlony* 71:274-279
67. Kuhlemann, J., & Kempf, O. (2002). Post-Eocene evolution of the North Alpine Foreland Basin and its response to Alpine tectonics. *Sedimentary geology*, 152(1-2), 45-78. [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(01\)00285-8](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(01)00285-8)
68. Kuhn, C., & Frey, E. (2012). Walking like caterpillars, flying like bats—pinniped locomotion. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92, 197-210. DOI 10.1007/s12549-012-0077-5
69. Laskarev, V.N., 1924. Sur les equivalentes du Sarmatien supérieur en Serbie. *Recueil de travaux offert a M. Jovan Cvijic par ses amis et collaborateurs*, 73–85.
70. Lazarev, S., Mandić, O., Stoica, M., Gol'din, P., Ćorić, S., Harzhauser, M., Krijgsman, W., Kadirbek, D., Vasilyan, D., (2025) Hydrological isolation of the Paratethys in the late Middle-Late Miocene: integrated stratigraphy, palaeoenvironments and biotic record of the Caspian Basin, Karagiye, Kazakhstan. *Marine and Petroleum Geology*, 107288. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2025.107288>.
71. Lomolino, M. V. (1985). Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *The American Naturalist*, 125(2), 310-316. <https://doi.org/10.1086/284343>

72. Lomolino, M. V. (2005). Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of biogeography*, 32(10), 1683-1699. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01314.x>
73. Lungu, A., & Rzebik-Kowalska, B. (2011). Faunal assemblages, stratigraphy and taphonomy of the Late Miocene localities in the Republic of Moldova . Kraków, Poland: Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences.
74. Malik, A., & Nafiz, H. (1933). Vertébrés fossiles de Küçükçekmece. *Bulletin de la Faculté des Sciences de l'Université d'Istanbul*, 8, 1-119.
75. Marx, F. G., Hocking, D. P., Park, T., Pollock, T. I., Parker, W. M., Rule, J. P., ... & Evans, A. R. (2023). Suction causes novel tooth wear in marine mammals, with implications for feeding evolution in baleen whales. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s10914-022-09645-1>
76. Matoshko, A., de Leeuw, A., Stoica, M., Mandic, O., Vasiliev, I., Floroiu, A., & Krijgsman, W. (2023). The Mio-Pliocene transition in the Dacian Basin (Eastern Paratethys): Paleomagnetism, mollusks, microfauna and sedimentary facies of the Pontian regional stage. *Geobios*, 77, 45-70. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2023.03.002>
77. McLaren, I. A. (1958). The biology of the ringed seal (*Phoca hispida* Schreber) in the eastern Canadian Arctic (Vol. 118). Ottawa: Fisheries Research Board of Canada.
78. McLaren, I. A. (1993). Growth in pinnipeds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 68(1), 1-79. DOI: 10.1111/j.1469-185x.1993.tb00731.x
79. Mellett, J. S. (1985). Autocclusal mechanisms in the carnivore dentition. *Australian Mammalogy*, 8(4), 233-238.
80. Nakanishi, T., Yamamoto, M., & Suenaga, Y. (1978). Comparative anatomical studies on the nerves and muscles of the posterior limb of the northern fur seal and cat. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, 54(6), 317-339. https://doi.org/10.2535/ofaj1936.54.6_317

81. Nicolas P. J. (1978). Un nouveau gisement de Vertébrés dans le Chersonien: Kutchuk-Tchekmedjè Ouest (Thrace turque). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D*, 287: 455–458
82. Niemi, M., Liukkonen, L., Koivuniemi, M., Auttila, M., Rautio, A., & Kunnasranta, M. (2019). Winter behaviour of Saimaa ringed seals: Non-overlapping core areas as indicators of avoidance in breeding females. *PloS one*, 14(1), e0210266. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210266>
83. *Nomina Anatomica Veterinaria*, 5. (2005). International Committee on Gross Anatomical Nomenclature, Ithaca, N. Y.
84. Nopcsa, F. (1923). *Vorläufige Notiz über die Pachyostose und Osteosklerose einiger mariner Wirbeltiere*. Verlag von Gustav Fischer.
85. Nordmann, A. (1858). *Palaeontologie Suedrusslands* (Vol. 1). Friis.
86. Obadă, T. (2019). Asociația De Vertebrate Din Punctul Fosilifer Sarmațian Mediu Otovasca (Mun. Chișinău) Și Importanța Lor Biostratigrafică. *Buletin Științific. Revistă de Etnografie, Științele Naturii și Muzeologie*, 30, 112-120.
87. Otriazhyi, P., Obadă, T., Kovalchuk, O., Vasilyan, D. and Gol'din P. (2025a). A new seal from the Late Miocene of the Eastern Paratethys highlights the past regional diversity of true seals (Phocidae). *Swiss Journal of Palaeontology*. 144, 28 <https://doi.org/10.1186/s13358-025-00372-7>
88. Otriazhyi, P., Vasilyan, D., Vishnyakova, K., Gladilina, E., & Gol'din, P. (2025b). The Miocene seal *Monachopsis pontica*: isolated in a shrinking sea and adapting to its changing conditions. *Royal Society Open Science*, 12(3), 242261. <https://doi.org/10.1098/rsos.242261>
89. Packard, G. C. (2014). On the use of log-transformation versus nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(4), 1167-1178. <https://doi.org/10.1111/bij.12396>
90. Palcu, D. V., Patina, I. S., Șandric, I., Lazarev, S., Vasiliev, I., Stoica, M., & Krijgsman, W. (2021). Late Miocene megalake regressions in Eurasia. *Scientific Reports*, 11(1), 11471. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91001-z>

91. Palcu, D. V., Tulbure, M., Bartol, M., Kouwenhoven, T. J., & Krijgsman, W. (2015). The Badenian–Sarmatian Extinction Event in the Carpathian foredeep basin of Romania: Paleogeographic changes in the Paratethys domain. *Global and Planetary Change*, 133, 346-358. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.08.014>
92. Palcu, D. V., Vasiliev, I., Stoica, M., & Krijgsman, W. (2019). The end of the Great Khersonian Drying of Eurasia: Magnetostratigraphic dating of the Maeotian transgression in the Eastern Paratethys. *Basin Research*, 31(1), 33-58.2 <https://doi.org/10.1111/bre.12307>
93. Papp, A., Marinescu, F., & Seneš, J. (1974). M5 Sarmatien (sensu E. Suess 1866): die Sarmatische Schichtengruppe und ihr Stratotypus. VEDA, Verlag der Slowakischen Akademie der Wissenschaften.
94. Park, T., Burin, G., Lazo-Cancino, D., Rees, J. P., Rule, J. P., Slater, G. J., & Cooper, N. (2024). Charting the course of pinniped evolution: insights from molecular phylogeny and fossil record integration. *Evolution*, 78(7), 1212-1226. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpae061>
95. Peigné, S. (2016). Carnivora. *Geodiversitas*, 38(2), 197–224. <https://doi.org/10.5252/g2016n2a4>
96. Ponti, R., Doutrelant, C., & Covas, R. (2023). Strength of the ‘island rule’ in birds is positively associated with absence of avian predators. *Biology Letters*, 19(3), 20220536. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0536>
97. Raffi, I., Wade, B. S., Pälke, H., Beu, A. G., Cooper, R., Crundwell, M. P., Krijgsman W., Moore T., Raine I, Sardella R. & Vernyhorova, Y. V. (2020). The neogene period. In *Geologic time scale 2020* (pp. 1141-1215). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824360-2.00029-2>
98. Rager, L., Hautier, L., Forasiepi, A., Goswami, A., & Sánchez-Villagra, M. R. (2014). Timing of cranial suture closure in placental mammals: phylogenetic patterns, intraspecific variation, and comparison with marsupials. *Journal of morphology*, 275(2), 125-140. <https://doi.org/10.1002/jmor.20203>

99. Rahmat, S., & Koretsky, I. (2016). First Record of Postcranial Bones in *Devinophoca emryi* (Carnivora, Phocidae, Devinophocinae). *Vestnik Zoologii*, 50. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0009>
100. Rahmat, S. J., & Koretsky, I. A. (2018). Mandibular morphology of the mid-Miocene seal *Devinophoca claytoni* (Carnivora, Phocidae, Devinophocinae). *Zoodiversity*, 52(6), 509-520. DOI 10.2478/vzoo-2018-0052
101. Rahmat, S., & Koretsky, I. (2021). Unique short-faced Miocene seal discovered in Grytsiv (Ukraine). *Zoodiversity*, 55(2), 143-154.
102. Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., & Suchard M.A. (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*. syy032. doi:10.1093/sysbio/syy032
103. Rekovets, L., Cermák, S., Kovalchuk, O., Prisyazhniuk, V., Nowakowski, D. (2014). Vertebrates from the Middle Pleistocene locality Lysa Gora 1 in Ukraine. *Quaternary International*, 326-327, 481-491, <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.10.016>
104. Rögl, F. (1996). Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 99A: 279–310, doi:10.2307/41702129.
105. Rögl, F. (1999). Mediterranean and Paratethys: facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography: short overview. *Geologica carpathica: international geological journal*, 50(4), 339.
106. Rolfe, S., Pieper, S., Porto, A., Diamond, K., Winchester, J., Shan, S., Kirveslahti, H., Boyer, D., Summers, A., & Maga, A. M. (2021). SlicerMorph: An open and extensible platform to retrieve, visualize and analyse 3D morphology. *Methods in Ecology and Evolution*, 12 (10), 1816–1825, <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13669>
107. Ronquist, F., Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D. L., & Rasnitsyn, A. P. (2012). A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic biology*, 61(6), 973-999. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys058>

108. Rule J.P, Burin G, Park T. (2024). A quantitative test of the “Ecomorphotype Hypothesis” for fossil true seals (Family Phocidae). *PeerJ* 12: e17592 DOI 10.7717/peerj.17592
109. Rule, J. P., Adams, J. W., Marx, F. G., Evans, A. R., Tennyson, A. J., Scofield, R. P., & Fitzgerald, E. M. (2020). First monk seal from the Southern Hemisphere rewrites the evolutionary history of true seals. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1938), <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2318>
110. Rusu, A. (1985). Oligocene events in Transylvania (Roumania) and the first separation of Paratethys. *Dări de seamă ale sedintelor. Institutul de geologie si geofizică. 5. Tectonică si geologie regională*, 72(5), 207-223.
111. Rusu, A. (1988). Oligocene events in Transylvania (Roumania) and the first separation of paratethys. *Dări De Seamă Ale Sedintelor. Institutul De Geol. Si Geofiz. 5 Tectonică Si Geol. Reg* 72, 207–223.
112. Savage, R. J. G. (1957). The anatomy of *Potamotherium* an Oligocene lutrine. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 129, No. 2, pp. 151-244). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1957.tb00286.x>
113. Scheel, D.-M., Slater, G. J., Kolokotronis, S.-O., Potter, C., Rotstein, D., Tsangaras, K., Greenwood, A., & Helgen, K. M. (2014). Biogeography and taxonomy of extinct and endangered monk seals illuminated by ancient DNA and skull morphology. *ZooKeys*, 409, 1–33. <https://doi.org/10.3897/zookeys.409.6244>
114. Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J-Y., White, D. J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P., Cardona, A. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 676–682. doi:10.1038/nmeth.2019
115. Schneider, S., Mandic, O., & Harzhauser, M. (2013). Preserved colour pattern in *Polititapes tricuspis* (Eichwald, 1829) (Bivalvia: Veneridae) from the Sarmatian holostatotype at Nexing (Lower Austria). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 268, 191-197. DOI: 10.1127/0077-7749/2013/0326

116. Schultz, O. (1971). Die Selachier-Fauna (Pisces, Elasmobranchii) des Wiener Beckens und seiner Randgebiete im Badenien (Miozän). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 311-341.

117. Schwarzahns, W., Bratishko, A., and Vernyhorova, Y. V. (2023). Approaching the Khersonian Crisis: Fish otoliths from the upper Bessarabian (middle Sarmatian s.l.; Late Miocene) of Jurkine (Kerch Peninsula, Crimea). *Palaeontologia Electronica*, 26(2): a31. <https://doi.org/10.26879/1300>

118. Senes, J., & Marinescu, F. (1974). Cartes paléogéographiques du Néogène de la Paratéthis centrale. *Memoires Bureau Recherches Géologiques et Minières*, 78, 785-792.

119. Simionescu, J. T. (1903). Contribution a la geologie de la Moldavie. *Ann. Sci. Technol. Innovation Jassi. Univ*, 2, 3-4 234–250

120. Simionescu, J. T. (1925) Foci fosile din Sarmatecul dela Chişinău. *Academia Română. Memoriile Secţiunii Ştiinţifice, Seria 3*, 3, 179-192.

121. Simonov, A.I, & Zheru, M.I. (1961). Lithology of clay deposits of the Hulbocica field of the Moldovan SSR. *Izvestiya Moldavskogo Filiala Akademii Nauk SSSR*, 84, 47-68.

122. Suess, E. (1866). Untersuchungen über den Charakter der österreichischen Tertiärablagerungen. II. Über den Charakter der brackschen Stufe oder der Cerithiensichten. *Österreichische Akademie der Wissenschaften Math. - Naturwiss Wien. Kl*, 54, 218–357

123. Tedford, R. H., Barnes L. G, Ray C. E. (1994). The early Miocene littoral ursoid carnivoran *Kolponomos*: systematics and mode of life. In *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* (Vol. 29, pp. 11-32).

124. ter Borgh, M., Stoica, M., Donselaar, M. E., Matenco, L., & Krijgsman, W. (2014). Miocene connectivity between the Central and Eastern Paratethys: Constraints from the western Dacian Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 412, 45-67. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.07.016>

125. Toulou, F. (1897) *Phoca vindobonensis* n. sp. von Nussdorf in Wien. Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients, Mittheilungen des Paläontologischen Instituts der Universität Wien, 11(2):47-70.
126. Trif, N., Ciobanu, R., & Codrea, V. (2016). The first record of the giant shark *Otodus megalodon* (Agassiz, 1835) from Romania. *Brukenthal Acta Musei*, 11(3), 507-526.
127. Valenzuela-Toro, A. M., Gutstein, C. S., & Suárez, M. E. (2024). Exceptional morphological and taxonomic diversity of early seals (Phocidae) from the Atacama Region, Chile. *Historical Biology*, 1-23.
128. Valenzuela-Toro, A. M., Pyenson, N. D., Gutstein, C. S., & Suárez, M. E. (2016). A new dwarf seal from the late Neogene of South America and the evolution of pinnipeds in the southern hemisphere. *Papers in Palaeontology*, 2(1), 101-115. doi: 10.1002/spp2.1033
129. Valenzuela-Toro, A., & Pyenson, N.D. (2019). What do we know about the fossil record of pinnipeds? A historiographical investigation. *Royal Society Open Science*, 6 (11), 191394, <https://doi.org/10.1098/rsos.191394>
130. Van Beneden P-J. 1876. Les phoques fossils du bassin d'Anvers. *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique* 41:783–802.
131. Vangengeim, E. A., Lungu, A. N., & Tesakov, A. S. (2006). Age of the Vallesian lower boundary (Continental Miocene of Europe). *Stratigraphy and Geological Correlation*, 14, 655-667.
132. Vanishvili, N. (2022). The smallest late Miocene phocine from the Southern Caucasus and the Eastern Paratethys seal community crisis. *Historical Biology*, 1-12. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2151365>
133. Vernyhorova, Y. V., Holcová, K., Doláková, N., Reichenbacher, B., Scheiner, F., Ackerman, L., Rejšek, J., De Bortoli, L., Trubač, J. & Utescher, T. (2023). The Miocene Climatic Optimum at the interface of epicontinental sea and large continent: A case study from the Middle Miocene of the Eastern Paratethys. *Marine Micropaleontology*, 181, 102231.

134. Алексеев, А. К. (1924а). Тюлени в сарматских отложениях Южной России. Журн. н.-и. кафедр в Одессе, 1(5), 10.
135. Алексеев, А. К. (1924б). Тюлени в сарматских отложениях Юга СССР Журн. н.-и. кафедр в Одессе, 2, 11-16
136. Алексеев, А. К. (1926). Тюлени в сарматских отложениях Юга СССР Журн. н.-и. кафедр в Одессе, 2 (4). 138-143
137. Андрусов, Н. И. (1893). Геотектоника Керченского полуострова. Материалы для геологии России, 16, 63-336.
138. Антонюк, А. А., & Корецкая, И. А. (1984). Новый вид тюленя из среднесарматских отложений Крыма. Вестник зоологии. 4 26-31.
139. Белокрыс Л.С. (1976) Сармат юга УССР. Стратиграфия кайнозоя Северного Причерноморья и Крыма. Днепропетровск: ДГУ 3-21.
140. Гаджиев, Д. В. (1961). Эльдарская верхнесарматская гиппарионовая фауна. Автореферат диссерт. на соиск. ученой степени доктора биол. наук, Баку.
141. Гаджиев, Д. В. (1997). Эльдарская верхнесарматская гиппарионовая фауна. Баку, Ельм прес
142. Гольдин, П., Деркач, Т. Г., & Ерохина Л. А. (2012). Ископаемые тюлени из коллекции Запорожского Областного Краеведческого Музея. Музейний вісник 12. 5-10
143. Карлов, Н. Н. (1940). Остатки древней жирафы и мастодонтов из третичных отложений Днепропетровской области. Природа, 82.
144. Кирпичников, А. А. (1964). О происхождении каспийского тюленя. Бюллетень московского общества испытателей природы.—изд-во МГУ, 65(5): 136—139.

145. Корецкая, И. А. (1987). Половой диморфизм в строении плечевых и бедренных костей у *Monachopsis pontica* (Pinnipedia, Phocidae) . Вестник зоологии, (4), 77., 4:77-82.
146. Корецкая, И. А. (1988). Новая находка *Monachopsis pontica* (Pinnipedia, Phocidae) из неогеновых отложений Керченского полуострова. Вестник зоологии. 6, 74-76.
147. Підоплічко, І. Г. (1956). Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР, Видавництво АН УРСР, (2), 236.2, 1-236.
148. Чапский, К. К. (1955). Опыт пересмотра системы и диагностики тюленей подсемейства Phocinae. Труды Зоологического института, 17, 160-199.
149. Шнюков, Е. Ф., & Аленкин, В. М. (1981). Геология шельфа УССР: Керченский пролив. Наукова думка.
150. Шнюков, Е. Ф., Науменко, П. И., Кутний, В. А., & Соболевский, Ю. В. (1976). О рудоносности юго-востока Керченского полуострова. Геологический журнал, 36(2), 48.
151. Эйхвальд, Э. (1850). Палеонтология России. Новый период. Санкт Петербург, Типография Эдуарда Праца.

ДОДАТКИ

Додаток 1. Список матеріалів *Monachopsis pontica* (пізній сармат).

Елемент скелета	Місцезнаходження
Променеві (NMNHU-P 64-370), стегнові (NMNHU-P 64-461)	Керч, Керченський півострів, Крим, Україна.
Плечові (NMNHU-P 64-257) стегнові (NMNHU-P 64-254, 64-256. 64-357, 64-361, 64-362)	Камиш-Бурун, Керченський півострів, Крим, Україна. (45.283, 36.400)
Плечові (NMNHU-P 64-248)	Киз-Аул, Керченський півострів, Крим, Україна. (45.083, 36.350)
Плечові (NMNHU-P 64-258, 64-714), променеві (NMNHU-P 64-260), стегнові (NMNHU-P 64-453, 64-454, 64-456 64-457), Таранна (64-348)	Керченський півострів, Крим, Україна
Плечові (NMNHU-P 64-171)	Узунлар, Керченський півострів, Крим, Україна. (45.075, 36.107)
CH00-01 ростральний фрагмент черепа, CH00-02 криж. Шийний хребець (можливо C5) CH4-13, стегнова CH4-17. CH05 1) нижня щелепа, ізольовані зуби, грудина, лопатка, плечова, ліві велика та малі гомілкові кістки, проксимальний фрагмент правої великої гомілки, передплюсна, велика кількість фаланг 2) променева, п'яtkова, кубоподібна, великогомілкова та малоогомілковий кістки, три хвостові хребці, чисельні фрагменти ребр і фаланги 3) Велика гомілкова ювенільної особини та декілька фаланг	Мис Хроні, Керченський півострів, Крим, Україна (45.439, 36.581)
T010 Чотири плечові та дві стегнові кістки	Озеро Тобечик, Керченський півострів, Крим, Україна (45.168, 36.333)
FFM 10246 Складається з кісток декількох особин 1) Череп, нижня щелепа, хребетний стовп, ребра, права лопатка, плечові, променева, ліва ліктьова, більшість лівих кісток зап'ястя, ліві п'яtkові кістки фаланги лівої передньої лапи, клубова, стегнові, великі та малі гомілкові, більшість кісток задньої ласти 2) Ліва лопатка, права ліктьова, частина лівої передньої ласти, правий п'яtkової кістки 3) інші кістки реконструйовані	Мис Хроні, Керченський півострів, Крим, Україна (45.439, 36.581)
Променева, ребра, криж, таз	Киз-Аул, Керченський півострів, Крим, Україна 45.083, 36.350

Додаток 2. Список середньосарматських зразків, раніше визначених як *Pachyphoca* spp., і подібних кісток. *старі колекційні номери

Таксон	Кістковий елемент	Місцезнаходження
<i>Pachyphoca ukrainica</i>	Плечова NMNHU-P 64-701 (голотип), ліктьова 64-710, 64-383	Хомутове, Україна
<i>Pachyphoca chapskii</i>	Стегнова NMNHU-P OF 1210 (голотип)	Жовтокам'янка, Україна
Phocidae indet	Лопатка NMNHU-P 64-707, плечові NMNHU-P OF 1208 (64-522*), OF 1209 (64-523*), ліктьова 64-711, 64-712, OF 1214 (64-518*), OF 1213 (64-519*), тазова OF 1207 (64-525*), велика гомілкорова OF 1211 (64-520*), мала гомілкорова кістка OF 1212 (64-521*), криж OF 1219 (64-527*)	Жовтокам'янка, Україна
Phocidae indet	Лопатка NMNHU-P 64-477, 64-702, плечові 64-703 64- 713, променева 64-481, 64-482, Ліктьова 64-705, стегонові 64-354, 64-471, велика та малі гомілкові кістки 64-712, 64-478, 64-473, таз 64-479, 64-348	Золота Балка, Україна
Phocidae indet	Плечові ЗКМ Р-470, Р-492, Р-4950, лопатка ЗКМ Р-612, два проксимальних фрагмента плечових кісток ЗКМ Р-245 (1) та ЗКМ Р-245 (2)	Південний берег Каховського Водосховища (Златопіль, Маячка, Лиса Гора, Скельки), Україна
Phocidae indet	Стегнова 64-166	Гнилозубово (Кальміус), Україна
Phocidae indet	Плечові MNEIN FN 144/n/a, Променева MNEIN FN 144/230b, Ліктьова 144-231, стегонова 144-132, 144-134, 144-135, 144-136.	Гулбочиха, Молдова
Phocidae indet	Лопатка MNEIN n/a	Лапушна, Молдова
Phocidae indet	Стегнова MNEIN FN 54 294	Прункул, Молдова
Phocidae indet	Стегнова AICUPM MS-50	Кишинів, Молдова
Phocidae indet	Плечова KDFs_23_1c_c Фрагмент тазової KDFs_23_1c_d	Карагіє, Казахстан
Phocidae indet	Лопатка ОНУ 3721 (2, 5, 7 8, 10), плечові ОНУ 3720 (1, 2, 3, 6, 11, 14, 16, 17), стегонові ОНУ 3719 (1, 2, 6, 10, 11, 12, 16).	Вишневе (Кірово), Україна
Phocidae indet	Стегнова NMNHU-P 64-140	Куліківка, Україна

Додаток 3. Список порівняльних кісток Phocidae.

Колекція	Номер	Таксон	Кістки	Вік
ZMUC	1134	<i>C. cristata</i>	Череп, нижня щелепа, стегнова, плечова, променева, ліктьова.	Сучасний
ZMUC	1265	<i>C. cristata</i>	Череп, стегнова, плечова	Сучасний
NMW	1620	<i>C. cristata</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMW	4027	<i>C. cristata</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMW	4028	<i>C. cristata</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMNHU-P	64-455	<i>Cr. maeotica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144.67	<i>Cr. maeotica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-67	<i>Cr. maeotica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-89	<i>Cr. maeotica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
NMNHU-P	Nordmann N1	<i>Cr. maeotica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
NMNHU-P	64-530	<i>Cr. maeotica</i>	Плечова	Середній сармат s. l.
MNHN.F	TRQ930	<i>Cr. maeotica</i>	Плечова	Середній сармат s. l.
SNM	Z14523	<i>D. claytoni</i>	Череп	Баден
SNM	PP 1502	<i>D. emryi</i>	Плечова	Баден
SNM	PP1503	<i>D. emryi</i>	Ліктьова	Баден
SNM	Z14543	<i>D. emryi</i>	Таз	Баден
SNM	Z14544	<i>D. emryi</i>	Стегнова	Баден
SNM	Z25507	<i>D. emryi</i>	Плечова	Баден
SNM	Z27870	<i>D. emryi</i>	Череп	Баден
SNM	Z27871	<i>D. emryi</i>	Нижня щелепа	Баден
SNM	Z27872	<i>D. emryi</i>	Нижня щелепа	Баден
SNM	Z27873	<i>D. emryi</i>	Нижня щелепа	Баден

SNM	Z27874	<i>D. emryi</i>	Променева	Баден
NMBE	1061	<i>E. barbatus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMBE	1939	<i>E. barbatus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMW	1950	<i>E. barbatus</i>	Лопатка, променева, ліктьова, плечова, стегнова, велика та мала гомілкові, тазова	Сучасний
NMW	4026	<i>E. barbatus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMW	7556	<i>E. barbatus</i>	Череп, нижня щелепа, таз, велика та мала гомілкові, лопатка, плечова, ліктьова, променева, стегнова	Сучасний
ZMUC	CN 951	<i>E. barbatus</i>	Череп	Сучасний
ZMUC	CN 958	<i>E. barbatus</i>	Плечова, стегнова, променева	Сучасний
NMNHU-P	40-121	<i>H. alekseevi</i>	Череп	Середній сармат s. l.
ZMUC	CN 1204	<i>H. fasciata</i>	Череп	Сучасний
ZMUC	CS-303-67	<i>H. fasciata</i>	Череп	Сучасний
ZMUC	1485	<i>Ha. grypus</i>	Череп, плечова, стегнова	Сучасний
NMW	28539	<i>Ha. grypus</i>	Череп, нижня щелепа, таз, кубоподібна, велика та мала гомілкові, криж, лопатка, плечова, ліктьова, променева, стегнова	Сучасний
NMW	31588	<i>Ha. grypus</i>	Череп, нижня щелепа, таз, кубоподібна, велика та мала гомілкові, криж, лопатка, плечова, ліктьова, променева, стегнова	Сучасний
NMW	31589	<i>Ha. grypus</i>	Череп, нижня щелепа, таз, кубоподібна, велика та мала гомілкові, криж, лопатка, плечова, ліктьова, променева, стегнова	Сучасний
MNHN.F	TRQ935	? <i>Monachopsis</i> sp.	Плечова	Пізній сармат s. l.
MNHN.F	TRQ944	? <i>Monachopsis</i> sp.	Стегнова	Пізній сармат s. l.
MNHN.F	TRQ945	? <i>Monachopsis</i> sp.	Стегнова	Пізній сармат s. l.
NMW	66292	<i>Pu. caspica</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMW	66293	<i>Pu. caspica</i>	Череп	Сучасний
NMW	66294	<i>Pu. caspica</i>	Череп	Сучасний
NMW	66295	<i>Pu. caspica</i>	Нижня щелепа (5 зразків)	Сучасний

NMW	66297	<i>Pu. caspica</i>	Таз	Сучасний
NMW	66298	<i>Pu. caspica</i>	Лопатка (3 зразків), променева (2 зразків), плечова (4 зразків.)	Сучасний
NMW	66299	<i>Pu. caspica</i>	Стегнова (3 зразків), велика та мала гомілкові	Сучасний
GNM	2-2013/988	<i>Pu. caspica</i>	Череп	Сучасний
ZMUC	154	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, стегнова	Сучасний
NMW	416	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMBE	638	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
ZMUC	CN 961	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, плечова, променева, стегнова	Сучасний
NMBE	1060	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMW	4021	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMW	7753	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
NMBE	1023561	<i>Pa. groenlandicus</i>	Череп, нижня щелепа	Сучасний
ZMUC	803	<i>Pu. hispida</i>	Череп, плечова, стегнова	Сучасний
SARA V	20890 (старий номер 5394)	<i>Pr. magyaricus</i>	Плечова	Сармат s. s.
NU	K23_9a	<i>Praepusa</i> sp.	Лопатка	Конка
NU	KG22_10.7	<i>Praepusa</i> sp.	Плечова	Конка
NU	K24	<i>Praepusa</i> sp.	Плечова	Конка
NU	KDFs_23_1b_A	<i>Praepusa</i> sp.	Ліктьова	Конка
NU	KG1_047	<i>Praepusa</i> sp.	Плечова	Ранній сармат s. l.
NMNHU-P	64-468	<i>Pr. tarchankutica</i>	Череп, Нижня щелепа, плечова, променева	Середній сармат s. l.
NMNHU-P	64-469	<i>Pr. tarchankutica</i>	Череп	Середній сармат s. l.
NMBE	224	<i>Ph. vitulina</i>	Череп	Сучасний
NMW	1462	<i>Ph. vitulina</i>	Череп, нижня щелепа, таз, велика та мала гомілкові, лопатка, плечова, ліктьова, променева, стегнова	Сучасний
ZMUC	1599	<i>Ph. vitulina</i>	Череп	Сучасний
NMW	28587	<i>Ph. vitulina</i>	Череп, нижня щелепа, криж,	Сучасний

			плечова, ліктьова, променева, таз, велика та мала гомілкові, кубоподібна, лопатка, стегнова	
NMBE	301/91	<i>Ph. vitulina</i>	Стегнова, плечова	Сучасний
LPB(FGGUB)	105	Phocinae indet	Зуб	Середній сармат s. l.
LPB(FGGUB)	108	Phocinae indet	Зуб	Середній сармат s. l.
LPB(FGGUB)	A6	Phocinae indet	Плечова	Середній сармат s. l.
LPB(FGGUB)	A7	Phocinae indet	Стегнова	Середній сармат s. l.
LPB(FGGUB)	157	Phocinae indet	Стегнова	Середній сармат s. l.
PIN	1713-10	<i>Po. sarmatica</i>	Плечова, стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-213	<i>Po. sarmatica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-209	<i>Po. sarmatica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-208	<i>Po. sarmatica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-210	<i>Po. sarmatica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-212	<i>Po. sarmatica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
MNEIN	144-211	<i>Po. sarmatica</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
NMW	SK173	<i>Pr. vindobonensis</i>	Стегнова	Сармат s. s
NMW	vL067 243.1957	<i>Pr. vindobonensis</i>	Плечова	Сармат s. s.
AICUPM	SF-3	<i>Ph. bessarabica</i>	Проксимальний фрагмент плечова	Середній сармат s. l.
AICUPM	SF-5	<i>Ph. bessarabica</i>	Тазова	Середній сармат s. l.
AICUPM	SF-7	<i>Ph. bessarabica</i>	Плечо V	Середній сармат s. l.
PIN	1713/140	<i>Sarmatonectes sintsovi</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.
PIN	1713/146	<i>Sarmatonectes sintsovi</i>	Стегнова	Середній сармат s. l.

Додаток 4. Огляд пізньосарматських місцезнаходжень.

1. Гора Мітридат, Керч, Крим, Україна (приблизні географічні координати 45.350, 36.469). Шари із знахідками *Monachopsis pontica* мають таку саму будову, як і описані шари з мису Ак-Бурун (Эйхвальд, 1850): над ними так само залягають світло-сірі сланцеві глини з *Chersonimactra caspia*, а під ними знаходиться шар мергелю, в якому так само є знахідки *Chersonimactra caspia* (Андрусов, 1893). Таким чином, ці шари так само можна датувати як пізній сармат (9,9-7,6 мільйонів років тому)

2. Камиш-Бурун, Крим, Україна (кар'єр Е, приблизні географічні координати 45.283, 36.400). Кістки скоріше за все були знайдені в верхньосарматських відкладах із *Chersonimactra caspia*, над яким залягають кіммерійські шари (Gol'din and Startsev, 2017). Точний контекст знахідок не відомий.

3. Тобечик, Крим, Україна (приблизні географічні координати: вибірка 7 – 45.153, 36.398; вибірка 10 – 45.168, 36.333). На озері Тобечик відомо дві вибірки, звідки походять знахідки *Monachopsis pontica*. Вибірка 7 скоріше за все датується пізнім сарматом (Шнюков і Аленкін, 1981), в той час, як локація 10 відноситься до межі середнього і пізнього сармата, або до низів пізнього сармата (П. Гольдін, особисте повідомлення). Всі екземпляри знайдені *ex situ* на пляжі.

4. Киз-Аул, Крим, Україна (також відомий як кар'єр Провіданс, Бельгійський рудник, Старий французький рудник, приблизні географічні координати 45.083, 36.350). Розріз має відклади пізнього сармата, над якими залягають шари кіммерію (Пліоцен), що містять залізну руду (Шнюков та ін., 1976). Контекст знахідок – невідомий.

5. Узунларське озеро, Крим, Україна (приблизні географічні координати 45.075, 36. 107). Стратиграфія ідентична до Киз-Аулу, тобто верхньосарматські відклади, над якими залягають залізорудоносні кіммерійські шари (пліоцен) (Шнюков та ін. 1976). Контекст знахідок – невідомий.

6. Кучукчекмедже (Küçükçekmese), Стамбул, Туреччина (приблизні географічні координати 40.989, 28.775). Згідно з А. Малік і Г. Нафіз (Malik та Nafiz, 1933), тюлені були знайдені в херсонських відкладах, які включають в себе *Chersonimactra caspia* та *Chersonimactra bulgarica*. Наразі місцезнаходження забудовано житловим районом.

Додаток 5. Огляд середньосарматських місцезнаходжень

1. Прункулово (також Pruncul, Chişinău), Республіка Молдова (Точка 1г на Рис. 1.2). Приблизні координати: 47.064280, 28.765024.

Вік та стратиграфія: 10.7–9.9 мільйонів років тому, пізній міоцен, Верхній Середній Сармат згідно з Lazarev et al. (2025) Ґрунтуючись на задокументованих звідси *Sarmatimactra fabreana* (Lungu and Rzebik-Kowalska, 2011).

2. Лапушна (Lăpuşna), Республіка Молдова (точка 1в на рис. 1.2). Приблизні координати: 46.884616, 28.395203.

Вік та стратиграфія: 10.7–9.9 мільйонів років тому, пізній міоцен, верхній середній сармат згідно з Lazarev et al. (2025) Ґрунтуючись на наявності *Plicatiforma fittoni* знайдених в шарах із дослідженими кістками (особисті спостереження та збори колег Девіта Василяна та Сергія Лазарева). Місцеві шари також містять в собі вапнякові прошарки із залишками хребетних та раковинами *Modiolus* sp. та *Sarmatimactra fabreana* (Vangengeim et al., 2006).

3. Вережені (Verejeni), Республіка Молдова (Точка 1а на рис. 1.2). Приблизні координати: 47.550837, 28.439765.

Вік та стратиграфія: 10.7–9.9 мільйонів років тому, пізній міоцен. Ґрунтуючись на наявності *Barbotella hoernes* (за особистими спостереженнями колег Девіта Василяна та Сергія Лазарева) – Верхній Середній Сармат (згідно з Lazarev et al., 2025).

4. Лиса Гора, Узбережжя колишнього Каховського водосховища, Україна (Точка 4в на рис. 1.2). Приблизні координати: 47.469465, 35.269913.

Вік та стратиграфія точно не відомі. Скоріше за все 12,65-9,90 мільйонів років тому, від раннього до середнього сармата. Скам'янілі рештки були знайдені вздовж берегової лінії Каховського водосховища. Особисті польові спостереження в 2021 році показують, що основа берегової лінії складається з глин ранньосарматського віку. Над ними залягають брунатні відклади еолово-делювіального походження, які включають в себе перепрацьовані або переміщені блоки середньосарматського віку. Місцеві поверхневі знахідки вздовж берегової лінії скоріше за все походять з перепрацьованих середньосарматських відкладів

(Rekovets et al., 2014), але це припущення потребує підтверджень - значущих для біостратиграфії знахідок (наприклад молюски чи форамініфери).

5. Златопіль, узбережжя Каховського водосховища, Україна (Точка 4а. на Рис. 1.2). Приблизні координати: 47.412730, 35.018267.

Вік та стратиграфія: ті самі, що і для Лисої Гори.

6. Скельки, узбережжя Каховського водосховища, Україна (Точка 4б на рис. 1.2). Приблизні координати: 47.449069, 35.119528

Вік та стратиграфія: ті самі, що і для Лисої Гори.

7. Золота Балка, Україна (Точка 2 на рис. 1.2). Приблизні координати: 47.380719, 33.968992

Вік та стратиграфія: Для цього місцезнаходження вказано середній сармат (від 12.05 до 9.90 мільйонів років тому) (Koretsky and Rahmat, 2013). Але через відсутність у вище згаданій публікації (та інших публікаціях), як геологічного опису розрізу, так і згадок фауни важливої з точки зору біостратиграфії, цей вік потребує ревізії за допомогою відвідування розрізу.

8. Куликівка, Україна (точка 7 на рис. 1.2). Приблизні координати: 45.216353, 33.608905.

Вік та стратиграфія: Для цього місцезнаходження Koretsky (2001) вказує понтійський вік (6.1~5.3 мільйонів років тому). Але враховуючи Середньосарматське походження інших обговорених екземплярів та відсутності геологічного опису, цей вік вибивається і потребує перегляду. Через це, в рамках цієї роботи вік знахідок з цього місцезнаходження вважається невідомим.

9. Вишневе (колишнє Кірово), Україна (точка 1г на рис. 1.2). Приблизні координати: 47.196000, 30.086000.

Вік та стратиграфія:) пропонують середній сармат (Koretsky and Rahmat, 2013).

Додаток 6. Проміри кісток кінцівок на основі Ericson and Storå (1999)

Проміри плечових кісток справжніх тюленів на основі рекомендацій Ericson and Storå (1999) із додатковим проміром дельтоподібного гребеня. GL – Найбільша довжина. GLCP – (Найбільша) довжина з виростками на одному плані. GLC – найбільша довжина від головки. DP – Глибина проксимального кінця. GDC – Найбільший поперечний діаметр головки. SDB – Найменша діагональна ширина діафіза. SHD – Найменша висота діафіза. BD – (Найбільша) ширина дистального кінця. BT – (Найбільша) ширина блоку із виростками на одному рівні. DHC – Найбільша діагональна висота латерального виростку. DCL – Довжина дельтоподібного гребеня.

Промір	<i>M. pontica</i> NMNHU- P 64-257	<i>Paratethy- phoca libera</i> MCFFM V150	<i>E. barbatus</i> ZMUC CN 958	<i>C. cristata</i> ZMUC 1134	<i>Pa. groenlandicus</i> ZMUC CN 961	<i>Ha. grypus</i> ZMUC 1485	<i>Ph. vitulina</i> NMBE 301/91	<i>Pu. caspica</i> NMW 66298
GL	76	113,7	160	143,9	125,25	146,7	114,7	91
GLCP	73,4	114,8	152	139,5	126,8	144	109,4	86,1
GLC	73,5	120,08	147	137,5	120,2	132,4	105,7	84,6
DP	35,5	61,1	76	66	63,5	64	56,4	36,7
GDC	18,3	32,3	32	31,14	28,2	35,5	28,85	19,12
SDB	12,8	20	23,85	23,4	16,5	24,3	17,4	13,15
SHD	22,7	21,1	29,66	29	26	30,8	24	15,3
BD	25,9	44,8	60,2	43	43,4	53,5	42,2	30,6
BT	17	28,8	39,6	37	32,4	34,1	29,9	20,6
DHC	13,9	35,9	29,1	25	24	24,75	20,17	14,4
DCL	55,3	57,4	83,9	71,8	70,2	78,7	58,5	44,2

Проміри стегнових кісток справжніх тюленів. GL – Найбільша довжина, LDC – Довжина виміряна з дистальними кінцями на одному рівні. BP – (Найбільша) ширина проксимального кінця. DBMT – (Найбільша) діагональна ширина великого вертлюга. DC – (Найбільша) глибина головки. SD – (Найменша) ширина діяфіза. GDD – (Найбільша) ширина діяфіза при промірі SD. BDC – (Найбільша) ширина дистальних виростків. SLC – (Найменша) довжина діяфіза.

Промір	<i>M. pontica</i> NMNHU- P 64-256	<i>E. barbatus</i> ZMUC CN 958	<i>C. cristata</i> ZMUC 1134	<i>C. cristata</i> ZMUC 1265	<i>Pa. groenlandicus</i> ZMUC 154	<i>Ha. grypus</i> ZMUC 1485	<i>Ph. vitulina</i> NMBE 301/91	<i>Pu. caspica</i> NMW 66298
GL.	56,35	143,8	120,2	138,4	99,4	119,9	103,6	79,1
LDC	53,28	127,3	95,5	116,2	83,9	110,6	91,9	73,7
BP	28,13	75,8	59,7	70,5	50	35,5	47,9	38,6
DBMT	17,91	41,5	31,4	39,1	29,1	38,8	28,6	25,1
DC	11,47	29,9	22,4	42,5	19	23,5	18,9	14,3
SD	16,22	36,2	30,7	39,5	25,85	33,1	21,6	17,3
GDD	9,74	20,9	19,1	22,3	14,4	16	13,75	10,2
BDC	25,73	64,8	51,6	59,3	45	45,5	43,75	34,75
SLC	48,33	120,7	97,6	106,7	81,8	99,4	85,4	65,6

Додаток 7. Проміри зубної системи *M. pontica* (в мм) на основі Valenzuela-Toro et al., 2024.

Промір	Висота нижньої щелепи пм3	Висота нижньої щелепи пм4	Висота нижньої щелепи м1	Діастема пм3 - пм4	Діастема пм4 - м1	Ширина пм3	Довжина пм3	Довжина головного вістря пм3	Висота пм3
FFM 10246 Нижня щелепа	14,8	18,9	19,4	1,2	2,2	2,7	6,6	3,1	5,2
	Ширина пм4	Довжина пм4	Довжина головного вістря пм4	Висота пм4	Ширина м1	Довжина м1	Довжина головного вістря м1	Висота м1	
FFM 10246 Нижня щелепа	2,6	6,7	2,9	5,8	2,5	5,9	2,8	5,1	

Промір	Зубний ряд	Діастема I – ПМ1	Діастема ПМ1 – ПМ2	Діастема ПМ2 – ПМ3	Діастема ПМ3 - ПМ4	Діастема ПМ4 - М1	Ширина I	Довжина I	Довжина ПМ1
CH00-01	41,5	1,5	1,2	1,2	1,3	2,7	6*	7,1*	5,6*
NMNHU-P 64-516			1	1	1	1,7			
	Ширина ПМ2	Довжина ПМ2	Ширина ПМ3	Довжина ПМ3	Ширина ПМ4	Довжина ПМ4	Ширина М1	Довжина М1	
CH00-01	3	7,3*	2,7	7,8*	2,5	6,3	2,3	7*	
NMNHU-P 64-516		7,4*		7,6*		7,8*			

Додаток 8. Вимірювання кісток кисті та стопи

Кістка верхньої кінцівки	Довжина в мм	Кістка нижньої кінцівки	Довжина в мм
П'ясткова кістка II	31.5	Плеснова I	87.6
П'ясткова кістка III	27.3	Плеснова III	69.8
П'ясткова кістка IV	27.6	Плеснова IV	65.9
П'ясткова кістка V	27.8	Плеснова V	83.8
Проксимальна фаланга II	22.2	Проксимальна фаланга I	78.8
Проксимальна фаланга III	23.1	Проксимальна фаланга II	55.6
Проксимальна фаланга IV	23.6	Проксимальна фаланга II	51.5
Проксимальна фаланга V	23.2	Медіальна фаланга I	45.8
		Медіальна фаланга II	44.9
		Медіальна фаланга III	47.9
		Дистальна фаланга I	24.5
		Дистальна фаланга III	24.3

Додаток 9. Список ознак та варіантів їх кодування для морфологічного датасету філогенетичного аналізу.

1. Передщелепно-носовий шов:

(0) розвинений; (1) слабко редукований; (2) сильно редукований. (3) відсутній

2. Передщелепно-верхнещелепний шов:

0) повністю латеральний до носової порожнини; 1) передня частина частково включена в носову порожнину; (2) повністю в носовій порожнині.

3. Носова кістка, форма заднього краю:

(0) загострений; (1) округлений чи квадратний; (2) лобна входить між носовими.

4. Кут обличчя:

(0) Морда більше спереду, ніж дорсально (кут 45° чи більше); (1) морда відкривається дорсальніше, ніж спереду (кут 45° чи менше).

5. Боковий край відкриття носової порожнини в виді збоку:

(0) Прямий чи трохи увігнутий; (1) сильно увігнутий.

6. Розташування заднього краю носової кістки:

(0) перед верхньощелепно-лобним швом; (1) позаду від верхньощелепно-лобного шва, але трохи перед рівнем виличнолусковий шов; (2) майже досягає рівня вилично-лусковий шов.

7. Здуття верхньої щелепи:

(0) відсутнє; (1) наявне.

8. Альвеольярний відросток верхньої щелепи:

(0) спрямовано вентрально; (1) спрямовано передньовентрально після P1,

9. Верхнещелепний відросток виличної (на рівні передньовентрального краю очниці) в виді збоку:

(0) тонкий та низький та поступово збільшується позаду; (1) товстий і високий та раптово збільшується позаду.

10. Розташування переднього відкриття підочного отвору в виді знизу:

(0) попереду від M1; (1) на рівні або позаду M1.

11. Вилична кістка, передній кінець при виді згори:

(0) Збоку від підочного отвору; (1) над чи медіально до бокового краю підочного отвору.

12. Вилична кістка, напрям дуги в передній частині:

(0) донизу; (1) плаский, нема вираженої дуги; (2) догори.

13. Лускато-віличний суглоб:

(0) шипоподібний; (1) врізаний. (адаптовано з Berta & Wyss, 1994),

14. Вентральний край виличної дуги при виді спереду:

(0) Вище за площину алвеол; (1) На рівні з площиною альвеол (або дуже близько).

15. Міжочний відросток лобної:

(0) відсутній або слабо розвинений; (1) сильно розвинений.

16. Орбітальні порожнечі:

(0) відсутній; (1) наявний. (Berta & Wyss, 1994),

17. Найменша ширина між орбітами:

0) в задній половині міжочної перегородки; 1) в передній половині міжочної перегородки.

18. Найменша ширина між орбітами – співвідношення черепної коробки до ширини:

(0) висока (значно більша за 20% від ширини черепа); (1) середня (приблизно 20%); (2) низька (значно менша за 20%); (3) дуже низька (5% або менше).

19. Більші радіуси суглобових ямок:

(0) суб-паралельні; (1) трохи сходяться назад.

20. Орієнтація медіальних країв барабанних пухирів:

(0) розходяться ззаду; (1) парасагітальний.

21. Боковий кінець барабанного пухиря:

(0) медіальний до рівня середньої ширини суглобової ямки; (1) латеральний до рівня середньої ширини суглобової ямки.

22. Здуття барабанного пухиря:

(0) слабке; (1) середнє; (2) сильне.

23. Сонний канал, заднє відкриття:

(0) Видимий вентрально (тобто як мінімум частково направлений вентрально); (1) Не видимий вентрально (тобто відкриття має дуже малий вентральний аспект).

24. Заднє відкриття сонного каналу і заднє відкриття рваного отвору:

(0) чітко розділені; (1) зрощений.

25. Соскоподібний:

0) не видимий в виді згори; 1) видимий (Berta and Wyss 1994).

26. Сильний пахіостеосклероз соскоподібного відростку:

(0) відсутній; (1) присутній.

27. З'єднання потиличного відростку з соскоподібним:

(0) з'єднаний низьким переривчастий гребнем; (1) з'єднаний високим та безперервним гребнем; (2) добре розділений.

28. Крилоподібний відросток:

(0) округлений з увігнутим боковим краєм; (1) плаский з увігнутим боковим краєм.

29. Алісфеноїдний канал:

(0) наявний; (1) відсутній.

30. Напрямок потиличних виростків в потиличному виді:

(0) вентральний; (1) розходяться дорсально.

31. Зубний ряд:

(0) паралельний; (1) розходяться ззаду.

32. Верхні різці:

(0) три; (1) два; (2) один.

33. Нижні різці:

(0) три; (1) два; (2) один.

34. Боковий різець, відносний розмір:

(0) різцеподібний; (1) проміжний розмір; (2) іклоподібний.

35. Верхні різці, ікла:

(0) сильно поперечно стиснені; (1) середньо поперечно стиснені.

36. ПМ2-4, пм2-4, корені:

(0) принаймні один трикореневий; (1) двокореневі; (2) однокореневі (згідно з Berta and Wyss, 1994).

37. Кутні зуби, коронки:

(0) помітно багатовістреві; (1) одновістреві чи слабко багатовістреві.

38. Кутні зуби, зубний пояс:

(0) добре розвинений; (1) не або слабко розвинений.

39. M1 та m1, корені:

(0) дво- або трикореневі; (1) однокореневі.

40. M2:

(0) присутній; (1) відсутній.

41. pm4, розмір порівнянні з m1:

(0) приблизно однакові в розмірі; (1) pm4 більший за m1.

42. Атлас, поперечний отвір:

(0) видимий при виді ззаду; (1) принаймні частково видимий в виді згори.

43. Атлас, напрямок поперечних відростків в виді збоку:

(0) нахилений; (1) субвертикальні.

44. Лопатка:

(0) два гребня на боковій стороні не з'єднуються біля суглобу; (1) два гребня на боковій стороні з'єднуються біля суглобу.

45. Плечова кістка, малий горбок та головка:

(0) головка вище чи на одному рівні з малим горбком; (1) горбок вище.

46. Плечова кістка, великий горбок вище:

(0) нижче рівня головки; (1) на рівні чи трохи вище головки; (2) вище головки.

47. Плечова кістка, відвертач:

(0) сильно розвинений; (1) слабко розвинений.

48. Плечова кістка, дельтоподібний гребінь; (0) має плавний дистальний перехід; (1) різкий дистальний перехід.

49. Плечова кістка, проксимальна біфуркація дельтоподібного гребеня:

(0) присутній, добре чи помірно виражений; (1) відсутній, гребінь має гладкий край.

50. Плечова кістка, довжина дельтоподібного гребня:

(0) коротше чи рівний половині довжини; (1) довший за половину довжини кістки.

51. Плечова кістка, міжгорбкова борозна:

(0) тонка і глибока; (1) проміжний стан; (2) широкий і неглибокий,

52. Плечова кістка, поперечний відросток двоголової борозни:

(0) відсутній; (1) наявний.

53. Плечова кістка, надвиростковий отвір:

(0) відсутній; (1) присутній,

54. Плечова кістка, діаметр блоку:

(0) такий самий як і діаметр головочки; (1) значно більший за головочку. (Berta & Wyss, 1994) ,

55. Променева, місце променевої горбистості:

(0) медіальна сторона; (1) задньомедіальна сторона.

56. Променева, відросток круглого м'яза-привертача:

(0) присутній, проксимально; (1) присутній, дистально (за Berta and Wyss 1994).

57. Плечова, дистальний край шилоподібного відростку:

(0) дистально загострений; (1) сплющений.

58. П'ясткова I, довжина:

(0) трохи довший за п'ясткову II; (1) значно довший.

59. кістки кисті, головка:

(0) кілеподібні з блоковими фаланговими суглобами; (1) гладкі, з плоскими фалангами, суглоби шарнірні.

60. Криж, число зрощених хребців:

(0) три; (1) чотири.

61. Тазова, передньо-дорсальна клубова ость:

(0) дорсальна відносно передньо-вентральної клубової ості; (1) задньо-дорсальна відносно передньо-вентральної клубової ості,

62. Тазова, задньовентральна клубова ость (=клубова горбистість):

(0) мала чи відсутня; (1) велика та добре виступаюча.

63. Тазова, клубово-лобкове підвищення:

(0) сильно розвинене; (1) середньо розвинене; (2) слабо розвинене чи відсутнє.

64. Тазова, клубова:

(0) неглибока сіднична ямка; (1) глибока сіднична ямка.

65. Тазова, клубова:

(0) слабо вивернуті крила; (1) середньо вивернуті; (2) сильно вивернуті крила.

66. Тазова, клубова:

(0) довга, порівняно до поствертлюжного регіону; (1) коротка.

67. Тазова, сідничний відросток:

(0) незбільшений; (1) збільшений.

68. Стегнова, малий вертлюг:

(0) присутній; (1) відсутній (Berta and Wyss 1994).

69. Стегно, шийка, відносний розмір:

(0) товста; (1) вузька.

70. Стегно, коло-діафізний кут:

(0) високий, головка направлена медіальніше ніж проксимальніше; (1) низький, головка направлена проксимальніше ніж медіальніше.

71. Стегно, дистальні виростки:

(0) приблизно однакові в розмірі чи мають невелику різницю в розмірі; (1) велика різниця в розмірі.

72. Стегно, епіфіз:

(0) дистальний епіфіз ширший ніж проксимальний; (1) ширина проксимального та дистального епіфіза приблизно однакові; (2) проксимальний епіфіз ширший за дистальний.

73. Стегно, діафіз:

(0) мінімальна ширина приблизно дорівнює двом третинам проксимального епіфіза; (1) мінімальна ширина більша ніж дві третини проксимального епіфіза.

74. Стегно, головка та великий вертлюг:

(0) голова сягає вище за великий вертлюг; (1) обидва сягають одного рівня; (2) великий вертлюг сягає вище за головку.

75. Стегно, вертлюжна ямка:

(0) трохи редукований; (1) сильно редукований чи відсутній.

76. Стегно, міжвертлюжний гребінь:

(0) сильно редукований; (1) відносно виражений.

77. Стегно, наднаколінна ямка:

(0) відсутня; (1) присутня.

78. Стегно, спрямування ямки для *m. peroneus longus*:

(0) латеральне; (1) передньолатеральне,

79. Велика та мала гомілки:

(0) проксимальний епіфіз не зрослий; (1) проксимальний епіфіз зрослий.

80. Велика гомілка, розвиток поствеликогомілкової ямки:

(0) слабкий; (1) сильний,

81. Таранна, п'ятковий виріст:

(0) відсутній; (1) слабо розвинений; (2) добре розвинений.

82. Медіальна поверхня таранної:

(0) овалоподібна і звужується на при контакті з кубоподібною поверхні; (1) довга (принаймні вдвічі довша за ширину), тонкі та сильно вигнуті медіально; (2) короткі та схожі на язик, без звуження при контакті з кубоподібною поверхнею.

83. П'яткова, суглобова поверхня із малою гомілкою:

(0) відсутня або сильно редукована; (1) добре розвинена.

84. Плюснева I, суглобова поверхня до плюсневої II:

(0) спрямована латерально; (1) спрямовано дорсолатерально; (2) непомітний.

85. Плюснева III, довжина:

(0) довша ніж половина довжини плюсневої I; (1) Приблизно половина (або більше) від довжини плюсневої I.

86. Форма головки молоточка:

(0) Широка та кругла; (1) вузька та еліптична.

87. Премоляри:

(0) Паралельні до лінії зубного ряду; (1) орієнтовані під кутом до зубного ряду.

88. Діастема між ПМ4 та М1:

(0) велика; (1) редукована.

89. Піднебінна борозна:

(0) присутня; (1) відсутня.

90. Піднебінний відросток верхньої щелепи:

(0) плаский; (1) опуклий.

91. Міжочний відросток:

(0) відсутній, (1) присутній

92. Виступ підборіддя:

(0) розвинений, (1) редукований

Додаток 10. Морфологічна матриця для філогенетичного аналізу.

<i>Otaria flavescens</i>	00200000000200110100000100100000121211101000021001100001001010000000110100110010000200011010
<i>Leptonychotes weddelli</i>	21011200000011010201110001211111111001011001101120001111000100111000000100110221110001001
<i>Lobodon carcinophaga</i>	2101120000001101000111000121111111101010010100121001111000100111010011010011010110221111011001
<i>Hydrurga leptonyx</i>	2101120000001101010111000121111111110101011011100020001111000100111010000100110221110010001
<i>Ommatophoca rossi</i>	32011211000011010001110011211111111101011010100101001111000100111010010100110221110011001
<i>Monachus monachus</i>	210111000110100101001100012111111111001001001100121000110100010011100000110110220110110101
<i>Mirounga leonina</i>	32011100011100101001100012110112121011011000100120000111000100111010000100110220110010000
<i>Cystophora cristata</i>	321111100111001111012101121111122121011100011011010101000011020111100111100001121000?000011
<i>Erignathus barbatus</i>	2010111001011001011012101121111010110012010010111010011101111001101110011210000000000
<i>Histiophoca fasciata</i>	20001110010121011210112111101101010100001201100011100001111211110011110001121000?010101
<i>Pagophilus groenlandicus</i>	2001111001[01]2100112101121111011010101000120110101110000111121111011110101121000?010101
<i>Halichoerus grypus</i>	200101101102100112101210112111110110010010000111000011112111001101001011210000001001
<i>Pusa hispida</i>	1001111[01]01[01]2100113101210112111101101010110011001000011100001111211110100100001121000?011001
<i>Pusa caspica</i>	1001111[01]01[01]2100113101210112111101101010110011101000011100001111211110100200101121000?011001
<i>Pusa sibirica</i>	100111100102100113101210112111101101010110011101000011100001111211110100200001121000?010101
<i>Phoca vitulina</i>	200001100112100112101210112111101001010110011001000011100001111211100110100001121000000001
<i>Nanophoca vitulinoides</i>	????????????????????????????????????10101000011100?01[01]111111110100020110112?0?0?0?0?0?
<i>Praepusa vindobonensis</i>	?0111101?0[12]?00?131111001?1?11011?101011010010101101110000?11111111101101011011?20?0?10000
<i>Leptophoca proxima</i>	????????????????????????????????100010101[01]01101110?0?11100110101001011011?0?0?0?0?0?
<i>Noriphoca gaudini</i>	???10?00011[01]11?0?0?0?0?0?0?0?10?0110001?0?
<i>Monachopsis pontica</i>	2001111?0111?0111210?2?0?0?0?0?10?1011101000012010100111000?111110111101101001?1?2?0?0?010100
<i>Homiphoca capensis</i>	1101111001121101000111000121111101110010?0?1101110100?1?1?000001111101001?1112111?110000?
<i>Kawas benegasorum</i>	??00?1?1?1?00?0?0?110111001?0201?0?0?0?0?0?0?0?0?
<i>Pliphoca etrusca</i>	?0?0?1?0?1?0?0?0?0?0?0?0?0?0?11?11100?0?0?110?1210000111?0?0?0?0?1?10001?101?220?1?1?000?
<i>Acrophoca longirostris</i>	?10101000111110?02011100012111111101100101000110?12000001?11000001110100101?11022111000?01

Додаток 11. Справжні мітки плечової кістки.

№	Опис мітки
1	Найлатеральніша точка на головці
2	Найкраніальніша точка на головці
3	Наймедіальніша точка на головці
4	Найдистальніша точка на головці
5	Точка на перехресті ліній між мітка 1- мітка 3, та мітка 2 та мітка 4
6	Найпроксимальніша точка на малому горобці
7	Медіальна точка на найменшій ширині діафіза .
8	Найдистальніша точка на латеральному надвиростку
9	Найкраніальніша точка на латеральному надвиростку
10	Наймедіальніша точка на медіальному надвиростку
11	Найдистальніша точка на медіальному надвиростку
12	Найпроксимально-латеральніша точка блоку (каудальна сторона)
13	Найпроксимально-медіальніша точка блоку (каудальна сторона)
14	Найдістално-латеральніша точка головочки
15	Точка на дистальному краю між блоком та головочкою.
16	Найдистално-медіальніша точка блоку
17	Найпроксимально-медіальніша точка блоку (краніальна сторна)
18	Точка на проксимальному краю між блоком і головочкою
19	Найпроксимально-латеральніша точка головочки

Додаток 12. Справжні мітки стегнової кістки.

№	Опис мітки
1	Найпроксимало-медіальніша точка медіального виростку
2	Найпроксимало-латеральніша точка медіального виростку
3	Найпроксимало-медіальніша точка латерального виростку
4	Найпроксимало-латеральніша точка латерального виростку
5	Найдістало-медіальніша точка медіального виростку
6	Найдістало-латеральніша точка медіального виростку
7	Найдістало-медіальніша точка латерального виростку
8	Найдістало-латеральніша точка латерального виростку
9	Найпроксимало-медіальніша точка наколінкової поверхні
10	Найпроксимало-латеральніша точка наколінкової поверхні
11	Найдистальніша точка наколінкової поверхні
12	Найдистальніша точка великого вертлюга
13	Найкаудальніша точка міжвертлюжної лінії
14	Найпроксимальніша точка великого вертлюга
15	Точка, де великий вертлюг переходить в шийку стегна
16	Найкраніальніша точка головки
17	Найлатеральніша точка головки
18	Найкаудальніша точка головки
19	Найдистальніша точка головки

Додаток 13. Матеріали, що були використані для Генералізованого прокрустового аналізу. * Phocini

Таксон	Номер	Плечова	Стегнова
<i>C. cristata</i>	ZMUC 1134	+	+
<i>C. cristata</i>	ZMUC 1265	+	+
<i>E. barbatus</i>	ZMUC CN 958	+	+
<i>E. barbatus</i>	NMW 1950	+	+
<i>E. barbatus</i>	NMW 7556		+
<i>H. grypus</i> *	NMW 31588	+	+
<i>H. grypus</i> *	NMW 31589	+	+
<i>H. grypus</i> *	ZMUC 1485	+	+
<i>Pu. caspica</i> *	NMW 66298 1	+	
<i>Pu. caspica</i> *	NMW 66298 2	+	
<i>Pu. caspica</i> *	NMW 66298 3	+	
<i>Pu. caspica</i> *	NMW 66299 1		+
<i>Pu. caspica</i> *	NMW 66299 2		+
<i>Pu. caspica</i> *	NMW 66299 3		+
<i>Pa. groenlandicus</i>	ZMUC CN 961	+	+
<i>Pa. groenlandicus</i>	ZMUC 154		+
<i>Pu. hispida</i> *	ZMUC 803	+	+
<i>Pu. sibirica</i> *	NMW 38399	+	+
<i>Pu. sibirica</i> *	NMW 38400	+	+
<i>Pu. sibirica</i> *	NMW 40895		+
<i>Ph. vitulina</i> *	NMBE 301/91	+	+
<i>Ph. vitulina</i> *	NMW 1462		+
<i>Ph. vitulina</i> *	NMW 28587		+
<i>Cr. maeotica</i>	NMNHU-P 64-530	+	
<i>Cr. maeotica</i>	NMNHU-P Nordmann (4)	+	
<i>Cr. maeotica</i>	MNEIN 144.219	+	
<i>Cr. maeotica</i>	MNEIN 144.7	+	
<i>Cr. maeotica</i>	NMNHU-P 64-455		+
<i>Cr. maeotica</i>	NMNHU-P Nordmann N1		+
<i>Cr. maeotica</i>	MNEIN 144-133		+
<i>Cr. maeotica</i>	MNEIN 144.67		+
<i>Devinophoca sp.</i>	SNM Z25507	+	
<i>M. pontica</i>	NMNHU-P 64-257	+	
<i>M. pontica</i>	NMNHU-P OF 1008	+	
<i>M. pontica</i>	NMNHU-P OF 1010	+	
<i>M. pontica</i>	NMNHU-P 64-256		+
<i>M. pontica</i>	FFM 10246 left		+
<i>M. pontica</i>	FFM 10246 right		+
<i>M. pontica</i>	NMNHU-P OF 1005		+
<i>M. pontica</i>	NMNHU-P OF 1007		+
Phocinae gen. sp. 3	NMNHU-P n/a		+

Гриців			
Phocinae gen. sp. з Куліківка	NMNHU-P 64-140		+
<i>Phocinae indet</i>	3KM 4950(16)	+	
<i>Pp. ukrainica</i>	NMNHU-P 64-701	+	
<i>Phocinae indet</i>	3KM p-470	+	
<i>Phocinae indet</i>	3KM p-492 (1-4)	+	
<i>Phocinae indet</i>	3KM P-492 19 (3)	+	
<i>Phocinae indet</i>	AICUPM MS-50		+
<i>Phocinae indet</i>	MNEIN 144-132		+
<i>Phocinae indet</i>	NMNHU-P OF 1209	+	
<i>Phocinae indet</i>	3KM P-492 4	+	
<i>Pp. chapskii</i>	NMNHU-P OF 1210		+
<i>Phocinae indet</i>	MNEIN 55-294		+
<i>Phocinae indet</i>	NMNHU-P 64-166		+
<i>Phocinae indet</i>	NMNHU-P 64-158		+
<i>Phocinae indet</i>	MNEIN 144-134		+
<i>Paratethyphoca</i>	MCFFM V-150	+	

Додаток 14. (а) – Латеральний кут лицьової частини черепа виміряний між зубним рядом та носовою кісткою, та (б) Дорсальний кут рострума, який утворюють латеральні крах верхньощелепної кістки. МШН – максимальна ширина носової кістки біля верхньощелепно-лобного шва; ДК – довжина носової кістки



Додаток 15. Співвідношення та кути ростральної частини черепа справжніх тюленів *Носова кістка субпаралельна до зубного ряду в виді збоку.

	Співвідношення DNFO/RH	Латеральний кут краю лицьової зони	Дорсальний кут рострума	Співвідношення MWN/LN
<i>M. pontica</i> CH00-01	195%	25°	36°	8%
<i>E. barbatus</i> NWM 4026	90%	30°	45°	36%
<i>C. cristata</i> NWM 1620	20%	20°	57°	21.5%
<i>Pa. groenlandicus</i> NMBE 638	60%	20°	45°	21.3%
<i>H. fasciata</i> ZMUC CS-303-67	63%	30°	50°	22.3%
<i>Ph. vitulina</i> NWM 1462	85%	35°	55°	30%
<i>Ha. grypus</i> NWM 31588	43%	*	50°	32.1%
<i>Pu. hispida</i> ZMUC 803	95%	30°	53°	14.5%
<i>Pu. caspica</i> NMW 66293	75%	35°	45°	18.9%

Додаток 16. Приблизна дата вузла отримана Баєсівським аналізом з 95% діапазон найвищої щільності ймовірності та постеріорної ймовірності.

Номер вузла	Вік в млн років	95% діапазон найвищої щільності ймовірності	Постеріорна ймовірність
1	38.13	30.8 – 46.80	1
2	28.09	28.09 – 28.09	0.12
3	23.25	20.39 – 27.65	0.55
4	7.24	7.24 – 7.24	0.18
5	33.15	28.10 – 39.48	0.46
6	27.09	23.01 – 32.97	0.93
7	24.71	22.99 – 27.99	0.36
8	15.51	12.41 – 19.33	1
9	11.42	8.39 – 15.11	0.92
10	9.28	7.56 – 11.54	0.82
11	13.73	11.61 – 16.38	0.54
12	11.32	8.80 – 14.35	0.87
13	10.42	8.22 – 12.95	0.32
14	9.19	7.59 – 11.20	0.47
15	6.79	4.56 – 9.36	1
16	5.36	3.76 – 7.29	0.99
17	3.46	1.21 – 5.87	1
18	21.57	18.51 – 25.59	0.86
19	18.38	15.45 – 21.94	0.33
20	17.76	14.89 – 21.06	0.44
21	14.50	13.79 – 15.97	0.92
22	20.04	18.09 – 22.55	0.22
23	18.26	15.89 – 21.05	0.34
24	16.25	14.58 – 18.37	0.83
25	14.49	14 .49 – 14.49	0.25
26	12.72	10.46 – 15.22	0.97
27	10.73	8.00 – 13.35	0.44
28	9.09	6.35 – 11.79	0.88
29	7.37	5.16 – 9.87	0.91
30	4.13	2.75 – 5.79	0.99
31	5.17	3.50 – 6.98	0.80
32	4.20	3.9 – 5.56	1
33	1.42	0.43 – 2.66	1
34	0.68	0.10 – 1.43	0.96

Додаток 17. Філогенетичне дерево із додаванням до матриці *Paratehyphoca libera* тазової кістки OF 1207

