UNIVERSITATEA DE STAT DIN MOLDOVA

INSTITUTUL DE ZOOLOGIE

Cu titlu de manuscris

C.Z.U: 569.734/736 62/63 (043.3)

CROITOR ROMAN

CERBII DIN MIOCENUL TÂRZIU - PLEISTOCENUL PALEARCTICULUI DE VEST: SISTEMATICĂ, FILOGENIE ŞI EVOLUŢIE

Rezumatul tezei de doctor habilitat în ştiinţe biologice

SPECIALITATEA: 165.02 ZOOLOGIE

CHIŞINĂU, 2023

Teza a fost elaborată în cadrul Laboratorului Vertebrate Terestre al Institutului de Zoologie.

Consultanți științifici:
TODERAȘ Ion, doctor habilitat în științe biologice, Academician, profesor universitar

BRUGAL Jean-Philippe, doctor în științe geologice, Director de cercetări

Referenți oficiali:
CODREA Vlad, profesor, doctor în biologie, Universitatea Babeș-Bolyai, Cluj-Napoca, România;
MURARIU Dumitru, academician, membru titular al Academiei Române;
DERGACIOV Valentin, doctor habilitat în științe istorice, profesor universitar, Institutul Patrimoniului Cultural.

Componența consiliului științific specializat:
BUȘMACHIU Galina, doctor habilitat în științe biologice, conferențiar cercetător, Institutul de Zoologie, *președinte*;
NISTREANU Victoria, doctor în științe biologice, conferențiar cercetător (Institutul de Zoologie), *secretar științific*;
DERJANSCHI Valeriu, doctor habilitat în științe biologice, (Institutul de Zoologie), *membru*;
NICOARĂ Igor, doctor în științe geologo-mineralogice, conferențiar cercetător (Institutul de Geologie și Seismologie), *membru*;
COZARI Tudor, doctor habilitat în științe biologice, Universitatea Pedagogică de Stat "Ion Creangă", *membru*.

Susținerea va avea loc la 31 octombrie, 2023, ora 13:00 în ședința Consiliului științific specializat DH 165.03-07 din cadrul Institutului de Zoologie, USM, pe adresa: str. Academiei, 1, mun. Chișinău, MD - 2028, Tel.: (+373 22) 73 98 09, Fax: (+373 22) 73 98 09, Email: izoolasm@yahoo.com

Teza de doctor habilitat și rezumatul pot fi consultate la Biblioteca Științifică Centrală "Andrei Lupan" a Academiei de Științe a Moldovei (Chișinău, str. Academiei, 5) și pe pagina Web a ANACEC (www.anacec.md).

Rezumatul a fost expediat la .....

Secretar științific al Consiliului științific specializat,
NISTREANU Victoria, doctor în științe biologice, conferențiar cercetător _____

Consultanți științifici:
TODERAȘ Ion, doctor habilitat în științe biologice, Academician, profesor universitar _____

BRUGAL Jean-Philippe, doctor în științe geologice, Director de cercetări _____

Autor: dr. **CROITOR Roman** _____

© Croitor Roman,
2023

CUPRINS

REPERELE CONCEPTUALE ALE CERCETĂRII…….....4

CONȚINUTUL TEZEI…….....9

1. PREZENTARE ISTORICĂ ȘI STARE ACTUALĂ A CUNOAȘTINȚELOR ASUPRA SISTEMATICĂ ȘI FILOGENIA CERVIDELOR
(SINTEZA BIBLIOGRAFICĂ)….....9

2. MATERIALE ȘI METODE DE INVESTIGAȚIE……...…….....9

3. DIVERSITATEA SISTEMATICĂ A CERBILOR TELEMETACARPALI DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST…..…..10

4. DIVERSITATEA SISTEMATICĂ A CERBILOR PLESIOMETACARPALI DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST.....13

5. PRINCIPALELE CARACTERISTICI EVOLUȚIEI ALE CERVIDELOR DE TIP MODERN DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST.....17

5.1. Morfologia funcțională ale coarnelor cerbilor palearctici …….....17

5.2. Analiza muntivariată a caracterilor craniodentare și relațiile filogenetice…….....20

5.3. Compararea datelor paleontologice cu datele de filogenie moleculară.....26

6. PALEOBIOGEOGRAFIA CERBILOR DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST.....28

6.1. Paleobiogeografia subfamiliei Capreolinae …….....28

6.2. Dispersări și paleobiogeografia subfamiliei Cervinae în vestul Eurasiei ….....31

CONCLUZII GENERALE ȘI RECOMANDĂRI ……..…….....37

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ……..…….....40

LISTA PUBLICAȚIILOR AUTORULUI PE TEMA TEZEI…….....…….…….....43

ADNOTARE…….....46

REPERELE CONCEPTUALE ALE CERCETĂRII

Actualitatea și importanța temei abordate. Lucrarea este consacrată unei dintre cele mai stringente probleme globale și anume originea biodiversității moderne a unei grupe sistematice importante (Mammalia, Ruminanta, Cervidae) din zona palearctică de vest și evoluția biodiversitații sub influența scimbărilor climatice.

Familia cervidelor este una dintre cele mai diverse grupe taxonomice de ierbivore moderne din lume și reprezintă un interes economic (domesticarea, vânatul, medicină) și teoretic. Mai multe specii și subspecii moderne de cerbi se află pe cale de dispariție și schimbările climaterice fac soarta speciilor vulnerabile imprevizibilă. Letopisețul paleontologic conține informațe prețioasă care ne permite să înțelegem originea biodivirsității cerbilor actuali, răspunsuri evolutive ale cerbilor la schimbările climatice și mecanismul extingerii ale speciilor de cerbi din trecutul geologic. Istoria cercetărilor ale cerbilor fosili din Europa include mai mult de două secole, însă problemele sistematicii și diversității are cerbilor fosili încă nu au fost pe deplin rezolvate, mai multe probleme taxonomice rămâneau disputabile, iar relațiile filogenetice între forme fosile de cerbi și speciile moderne rămâneau neclare. Cadrul biogeografic al studiului cerbilor fosili reprezintă un interes deosebit, deoarece permite de a urmări evoluția speciilor și diversitatea lor în zona geografică ingluențată de condițiile climaterice și schimbările lor în ansamblu și permite de a lua în consederație tot complexul factorilor care au inflienț at evoluția cerbilor din zona palearctică de vst din trecut.

Disertația este primul studiu al cerbilor fosili bazat pe materialele paleontologice din aproape întreaga zonă palearctică de vest care cuprind 23 de colecții paleontologice din 12 țări europene. Disertația include analiza taxonomică și studiul sistematic a 27 de genuri și 78 de specii și forme fără statut taxonomic ale cerbilor fosili, inclusiv două genuri și trei specii și o subspecie noi descrisă de autor. Studiul avansează noile date și interpretările lor care umplă spațiu taxonomic și sistematic gol între forme fosile de cerbi și speciile de cerbi moderne și propune un nou model filogenetic și evolutiv al familiei Cervidae (Croitor, 2022).

Descrierea situației în domeniul de cercetare și identificarea problemelor de cercetare. Cunoștințele noastre cu privire la diversitatea taxonomică a cerbilor fosili au crescut semnificativ în ultimele decenii. Contribuții importante la înțelegerea evoluției și filogenei cerbilor fosili din zona palearctică vestică au fost făcute de Azzaroli (1947, 1953), Kahlke (1956, 1997), Czyżewska (1968), Kototkevich (1970), Heintz (1970), Vislobokova (1990), Lister (1987), Azanza (2000); Stefaniak (2015) și alți studenți care au colectat o cantitate mare de date despre istoria paleontologică a cervidelor din zona palearctică vestică.

Cu toate acestea, în ciuda abundenței și diversității mari a formelor fosile, interpretările lor evolutive și sistematice sunt destul de contradictorii, iar relațiile lor cu speciile moderne sunt încă neclare și speculative. În cele mai multe cazuri, dificultățile de clasificare a cervidelor sunt cauzate de

neclarităţile şi lipsa informaţiei adequate în descrieri vechi ale speciilor de cerbi, definiţii imprecise şi vagi ale taxonilor şi descrieri deseori superficiale, în unele cazuri de lipsă ale specimenelor tip. Cunoaşterea insuficientă a speciilor de cervide este complicată de numeroase sinonimii, confuzii taxonomice şi definiţii inadecuate ale genurilor. Absenţa unor criterii uniforme din punct de vedere metodologic aplicate în taxonomia şi sistematica cervidelor moderne şi fosile este o altă provocare inevitabilă. Taxonomia şi sistematica cerbilor moderni se bazează pe combinaţia dintre morfologia coarnelor şi craniului (Flerov, 1952). Însă, conform tradiţiei, taxonomia cerbilor fosili se bazează în mare parte pe morfologia coarnelor (Azzaroli, 1952; Heintz, 1970) şi această circumstanţă este una dintre constrângerile metodologice cele mai importante. Forma coarnelor de specii de cerbi este foarte deversă şi are, fără îndoială, o valoare sistematică, deoarece reflectă diversitatea etologică a speciilor şi astfel asigură izolarea genetică între specii diferite. Însă situaţia este complicate prin faptul că coarnele de cervide sunt caracterizate de variabilitate ontogenetică, geografică şi individuală care a cauzat o descriere a unui număr mare de nume de specii sinonimice bazate pe coarne care reprezintă un anumit stadiu ontogenetic de dezvoltare sau varinta morfologică individuală şi adesea în stare fragmentată (Heintz, 1970; Croitor, 2018). Forma coarnelor este influenţată de multipli factori de natură diferită (ecofiziologică, morfofuncţională, biomecanică, ecologică, socială, etc.) care sunt încă insuficient studiaţi (Bubenik, 1990). Cunoaşterea incompletă şi deseori superficială a morfologiei craniene a cerbilor fosili este o altă constrângere pentru taxonomia cervidelor la nivel de gen (Vislobokova, 1990).

Scopul lucrării: taxonomia, sistematica, filogenia, evoluţia şi paleobiogeografia cerbilor fosili pe parcursul perioadei geologice de la Miocenul târziu până la sfârşitul Pleistocenului în zona palaearctică de vest. Scopul studiului prezent se bazează pe revizia taxonomică a materialului original care a servit drept material tip pentru descrierea speciilor, şi verificarea tuturor actelor taxonomice care reprezintă baza opiniilor acceptate în prezent asupra sistematicii familiei Cervidae.

Sarcinele lucrării: 1) studiul taxonomic bazat pe revizie taxonomică a materialului tip, 2) verificarea şi rectificarea diagnozelor speciilor şi genurilor, 3) analiza variabilităţii individuale şi ontogenetice a cervidelor, 4) studiul relaţiilor filogenetice între taxoane de diferit nivel a familiei Cervidae; 5) identificarea mecanismelor evolutive ale cervidelor, 6) dezvăluirea scenariilor paleobiogeografice pentru explicarea diversităţii cervidelor fosile din trecutul zonei palearctice de vest.

Ipoteza de cercetare: Ambele subfamilii Cervinae şi Capreolinae au trecut prin stadiul de evoluţie holometacarpal în urma diferitelor tipuri de reducere a metacarpienilor laterali. Radiaţia evolutivă a subfamiliei Capreolinae a avut loc în vestul Eurasiei în timpul Miocenului târziu. Cerbii plesiometacarpali (subfamilia Cervinae) s-au dispersat pentru prima dată în vestul Eurasiei în timpul Pliocenului timpuriu, după extincţia în masă a cerbilor telemetacarpali. Sibfamilia Capreolinae a fost reprezentată pe parcursul plio-pleistocenului de puţine linii filogenetice, inele

din care au supraviețuit până în prezent. Izolarea sistematică între cerbi fosili și cerbi moderni este artificială și poate fi eliminată dacă aceleași criterii taxonomice vor fi aplicate la forme moderne și fosile de cerbi.

Metodologia cercetării științifice. O atenție deosebită se acordă materialului fosil cranian în stare de condervație bună care oferă cele mai importante caractere diagnostice și informații sistematice la nivel de gen (Vislobokova, 1990). Sunt înregistrate atât caracteristicile morfologice, cât și datele biometrice. Semnificația taxonomică ale caracterelor diagnostice a fost ajustată în conformitate cu datele de filogenie moleculară. A fost efectuată o analiză ierarhică de grupare a caracterelor craniodentare diagnostice (inclusiv coarne) pentru a estima valoarea taxonomică și sistematică a caracterelor morfologice utilizate în sistematica modernă a cervidelor. Algoritmul de grupare pereche de grupare ierarhică UPGMA a fost calculat folosind indicele de similaritate Jaccard pentru datele prezență-absență (aplicația PAST-4: Hammer și colab., 2001). Abordarea aplicată permite dezvăluirea poziției sistematice a cerbului fosil printre reprezentanții moderni ai familiei Cervidae.

Noutatea și originalitatea științifică a lucrării: Teza propune prima revizuire taxonomică exhaustivă a cerbilor fosili din Miocenul Târziu până în Pleistocenul Târziu din zona Palaearctică de vest, bazată pe studiul direct al materialului fosil din aproape întreaga zonă a Palaearcticului de vest (23 de colecții paleontologice din 12 țări). Sunt descrise două genuri, trei specii și o subspecie. Studiul propune un nou model filogenetic pentru cerbii de tip modern (Cervinae și Capreolinae), care dezvăluie relațiile filogenetice ale cerbilor fosili cu poziția filogenetică anterior incertă. Pentru prima dată, studiul a aplicat evaluarea semnificației taxonomice a caracterelor craniodentale la cervide folosind datele genetice moleculare și a aplicat datele obținute în clusterizarea ierarhică supervizată pentru a găsi poziția sistematică a speciilor fosile printre cervidele moderne.

Problema științifică importantă soluționată: lucrarea propune revizuirea sistematică și taxonomică a cerbilor fosili din zona palearctică de vest și propune noul model filogenetic al cervidelor de tip modern (subfamiliile Cervinae și Capreolinae). Originea cerbilor telemetacarpali (subfamilia Capreolinae) rămânea neclară mult timp. Originea subfamiliei Capreolinae a fost ipotetic legată de unii autori de Dremotheriinae din America de nord, încercând astfel să explice lipsă datelor paleontologice despre evoluția timpurie a cerbilor telemetacarpali în Eurasia (Vislobokova, 1990). Lucrarea prezentă dezvăluie etapele incipiente ale evoluției subfamiliei Capreolinae din Miocenul târziu al Europei și rezolvă problema poziției sistematice grupului de cerbi holometacarpali din Miocenul târziu din sud-estul Europei. În cadrul lucrîrii deasemenea a fost clarificată poziția sistematică a majorității cerbilor fosili de tip modern, inclusiv a celor endemice de pe insulele Mediteraniene și Africii de nord.

Rezultate principial noi pentru știință și practică obținute. Teza propune un nou model

sistematic și filogenetic pentru cervidele de tip modern din Eurasia (subfamiliile Cervinae și Capreolinae). Studiul sistematic bazat pe analiza morfologiei coarnelor a dezvăluit relațiile filogenetice dintre formele continetale de cerbi și formele endemice înrudite de pe insulele mediteraneene. Pe baza rezultatelor studiilor sistematice au fost stabilite două genuri noi pentru știință: *Haploidoceros* Croitor, Bonifay și Brugal, 2008 din Pleistocenul târziu al Europei de Vest și *Praemuntiacus* Croitor, Zakharov și Mararescul, 2020 din Pliocenul Europei de Est și China. Revizuirea materialul fosil din colecții paleontologice vechi a permis stabilirea următoarelor specii și subspecii noi pentru știință: *Praeelaphus australorientalis* Croitor, 2017 (pliocenul Ucrainei, Moldovei și României); *Rucervus gigans* Croitor, 2018 (Pleistocenul timpuriu al Greciei); *Rucervus radulescui* Croitor, 2018 (Pleistocenul timpuriu al României); *Cervus canadensis combrayicus* Croitor, 2020 (Pleistocenul târziu al Franței).

Semnificația teoretică: rezultatele obținute relevă unele detalii paleozoogeografice care au acompaniat apariția și dezvoltarea tărâmului biogeografic palearctic în partea de vest a Eurasiei și a Africii de Nord. Rezultatele obținute privind ecomorfologia, morfologia funcțională și evoluția coarnelor de cerbi au permis dezvăluirea relațiilor dintre morfologia și complexitatea coarnelor și comportamentul social in condiții anumite de mediu înconjurător caracteristice pentru tarâmul palearctic. Studiul taxonomic și morfologic a relevat poziția sistematică a cerbilor holometacarpali din Europa și ne permit să reconsiderăm valabilitatea grupului taxonomic de nivel de familie subfamilia Pliocervinae/triba Pliocervini. Studiul a subliniat importanța refugiilor glaciare sudice din zona palearctică de vest în evoluția și diversificarea formelor fosile de cervide, precum și a descris cel mai comun mecanism de extingere ale cerbilor fosili legat de strategia ecologică și evolutivă a familiei Cervidae care constă în oportunism ecologic.

Valoarea aplicativă a lucrării: rezultatele obținute ne permit să înțelegem mecanismele de influență a schimbărilor climatice asupra diversității sistematice și extingerii speciilor de cervide din trecutul geologic. Înăelegerea poziției sistematice și originii ale cervidelor fosile ne permite să corelăm dispersările și particularitășile evolutove ai acestora cu evenimente geologice majore și să folosim formele fosile de cerbi ca markeri biostratigrafici și paleobiogeografici. Rezultatele obținute privind sistematica și filogenia cervidelor fosile ne permit să înțelegem originea diversității sistematice a speciilor moderne și statutul unor specii de cerbi moderne care se află pe cale de dispariție în contextul schimbărilor climaterice.

Rezultatele științifice principale înaintate spre susținere:

1. Cerbii holometacarpali din Miocenul târziu al Eurasiei de vest reprezintă stadiul evolutiv timpuriu al cerbilor telemetacarpali (subfamilia Capreolinae).

2. Subfamilia Pliocervinae este un grup taxonomic de nivel de familie artificial și polifiletic care ar trebui abandonat.

3. Radiația evolutivă timpurie a subfamiliei Capreolinae a evoluat în vestul Eurasiei în timpul Miocenului târziu.

4. Primii cerbi plesiometacarpali care au apărut în pliocenul Eurasiei de vest reprezintă radiația evolutivă din Miocenul târziu a subfamiliei Cervinae din sud-estul Asiei.

5. Triba Megalocerotini Viret, 1961 (= Megacerini Viret, 1961) este un grup polifiletic care cuprinde forme de cervide de talie mare aparținând ramurilor filogenetice destul de îndepărtate una de alta.

6. Evoluția coarnelor la cerbi palearctici demonstrează un paralelism în adaptațiile morfo-funcționale care diminuează daunele sănătății, rănirea și moartea a masculelor în timpul sezonului nupțial.

7. Strategia ecologică și evolutivă generală a familiei Cervidae este una dintre cele mai comune cauze ale dispariției speciilor de cerbi palearctice în trecut prin mecanismul excluderii ecologice ale speciilor ecologic flexibile și oportuniste, care însă nu pot confrunta competiția ecologică cu ierbivorele concurente.

Implementarea rezultatelor științifice: rezultatele obținute privind sistematica, evoluția și dispersările de cerbi fosili din zona palearctică de vest sunt utilizate în corelațiile regionale biostratigrafice din Republica Moldova și România (Croitor et al., 2020; Terhune et al., 2020), precum și in studiile de schimbările paleobiogeografice în Europa sub influența schimbărilor climatice (Croitor, 2017), reconstrucțiile paleoecologice (Kaizer și Croitor, 2004; Curran și colab., 2021) și contextul paleoecologic și paleobiogeografic al răspândirii și subzistenței timpurii a homininilor în Europa (Croitor , 2017; Croitor et al, 2019).

Aprobarea rezultatelor științifice. Principalele rezultate și concluziile obținute pe tema tezei au fost comunicate și discutate la 16 conferințe naționale și internaționale.

Publicații la tema tezei: the results of the thesis are presented in 86 publications, including 1 monography, 2 chapters in a collective monography, 29 articles in international scientific articles with impact factor, 15 articles in recognised foreign scientific journals, 10 articles in journals from the National Register of specialized journals, 4 articles in scientific collections, 22 abstracts at scientific meetings abroad and 4 abstracts of presentations made at national scientific meetings.

Volumul și structura lucrării. Teza cuprinde 6 capitole (inclusiv introducerea, descrierea metodologiei, lista abrevierilor, descrierea sistematică și discuția; în total 208 pagini din textul principal), și include 348 de surse bibliografice.

Cuvintele-cheie: Mammalia, Cervidae, Miocen târziu, Pliocen, Pleistocen, taxonomie, sistematică, evoluție, filogenie, paleobiogeografie.

CONȚINUTUL TEZEI

INTRODUCERE. Aceasta parte a tezei prezintă succint descrierea tematicii științifice a lucrării: se descrie actualitatea și importanța problemei abordate, scopul și obiectivele cercetărilor, ipoteza de cercetare, noutatea științifică și valoarea aplicativă a rezultatelor obținute, aprobarea rezultatelor, sumarul compartimentelor tezei.

1. ISTORIA CERCETĂRILOR ȘI STARE ACTUALĂ A CUNOAȘTINȚELOR ASUPRA SISTEMATICII ȘI FILOGENEI AI CERBILOR

Această parte a tezei prezintă studiul bibliografic care dezvăluie evoluția și transformarea ideelor asupra taxonomiei și sistematicii ai cervidelor. Această parte a studiului permite înțelegerea cauzelor care stau la bază opiniilor contradictorii și propune formularea principalelor probleme nerezolvate în taxonomia și sistematica cerbilor fosili din zina palearctică de vest. Capitolul prezintă, de asemenea, și rezultatele studiilor moderne în sistematica cerbilor, inclusiv și datele rezultatelor studiilor recente în domeniul filogeniei moleculare.

2. MATERIALE ȘI METODE DE INVESTIGAȚIE

Holotipuri și alte specimene care stau la baza descriirelor ale speciilor studiate în majoritatea sa provin din colecții paleontologice importance și istorice din Europa. Acest material valoros are o importanță centrală în studiul prezentat. O atenție deosebită s-a acordat materialului suplimentar care provine din localități tip și materialului craniologic care a servit în această luctate pentru analiza taxonomică la nivel de gen. Abordarea metodologică adoptată se bazează pe aplicarea criteriilor taxonomice neontologice și revizuirea taxonomică riguroasă a taxonilor de cervide fosile, inclusiv revizuirea exemplarelor tip, taxoanelor nominotipice și a actelor nomenclaturale. Compatibilitatea taxonomică a taxoanelor fosile și moderne de cerbi este principalul obiectiv al abordării alese. Criteriile taxonomice aplicate la nivel de gen și specie corespund mai degrabă taxonomiei „divizării” din cauza limitărilor impuse de caracterul specific al înregistrării fosilelor (Croitor și Robinson, 2020). Analiza morfo-funcțională a caracterelor diagnostice (inclusive și a coarnelor) se aplică pentru a estima valoarea taxonomică a acestora. Algoritmul de grupare ierarhică UPGMA a fost calculat utilizând indicele de similaritate Jaccard pentru prezența-absența caracterelor diagnostice la nivel de specie, gen și familie. Această metodă de grupare este aplicată pentru a estima poziția sistematică a taxonilor de cerbi fosili (speciilor și genurilor) în printre reprezentanți moderni ale familiei Cervidae (Croitor, 2021).

3. DIVERSITATEA SISTEMATICĂ A CERBILOR TELEMETACARPALI DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST

Familia Cervidae Goldfuss, 1820

Subfamilia Capreolinae Brookes, 1828

Genul *Lucentia* Azanza and Montoya, 1995

Genotip. *Lucentia iberica* Azanza and Montoya, 1995.

Compoziția. *Lucentia iberica* Azanza and Montoya, 1995; *Lucentia pierensis* (Thomas, 1951).

Distribuția. Miocenul târziu, Turolianul inferior, (MN 11) (Azanza and Montoya, 1995).

Genul *Procapreolus* Schlosser, 1924

Genotip: *Procapreolus latifrons* Schlosser, 1924 from the Late Tertiary of Mongolia.

Compoziția: *P. moldavicus* (Janovskaya, 1954) (Pliocenul timpuriu, Europa de est); *P. ucrainicus* Korotkevich, 1963 (Miocenul târziu, Ucraina); *P. florovi* Korotkevich, 1974 (etapa finală a Miocenului, Ucraina); *P. pentelici* (Dames, 1883) (Granița Mio-Pleistocenului, Grecia); *P. vesti* Korotkevich, 1970 (Pliocen, Caucazul de Nord); *P. cusanus* (Croizet and Jobert, 1928) (Pliocenul târziu, Europa de Vest); *P. stenos* Lin and Pan, 1978 (Pleistocenul timpuriu, China), *Procapreolus jinensis* Dong and Ye, 1996 (Miocenul târziu, provincia Shanxi, China), *P. mongoliensis* (Vislobokova, 1983) (Pliocen, Mongolia).

Distribuția: latitudinile boreale ale Eurasiei; Miocenul târziu până la Pleistocenul timpuriu.

Genul *Pliocervus* Hilzheimer, 1922

Genotip: *Cervus matheroni* Gervais, 1852.

Compoziția: *Pliocervus matheroni* (Gervais, 1852), genul este monotipic.

Distribuția: Miocenul târziu (începutul MN12), Europa de Vest.

Genul *Damacerus* Khomenko, 1913

Genotip: *Damacerus bessarabiae* Khomenko, 1913.

Other species: genul este monotipic.

Distribuția: Miocenul târziu (MN12, Middle Turolian), Southeast Europe (Lungu and Rzebik-Kowalcka 2011).

Genul *Metadicrocerus* Schlosser, 1924

Genotip: *Procervus variabilis* Aleksejev, 1913.

Compoziția: *Metadicrocerus variabilis* (Aleksejev, 1913), genul este monotipic.

Distribuția: Miocenul târziu (MN12), southeast Europe.

Genul *Palaeaxis* Pohlig, 1911

Genotip: *Cervus* (*Palaeaxis*) *loczyi* Pohlig, 1911.

Compoziția: *Palaeaxis loczyi* Pohlig, 1911, genul este monotipic.

Distribuția: Miocenul târziu, Central Europe.

Genul *Capreolus* Frisch, 1775

Genotip: *Cervus capreolus* Linnaeus (Linnaeus, 1766: p. 94).

Compoziția: *C. capreolus* (Linnaeus, 1766) (Peistocenul târziu – Holocen, Europa); *C. constantini* Vislobokova and Kalmykov, 1995 (Pliocen, Zona Trans-Baikal); *C. cuzanoides* Kahlke, 2001 (Pleistocenul târziu, Germania); *C. suessenbornensis* Kahlke, 1956 (Pleistocenul mijlociu, Europa de Vest); *C. pygargus* Pallas, 1771 (Pleistocenul târziu - Holocen, Siberia).

Distribuția: Pliocen – Holocen, latitudini medii ale Eurasiei.

Genul *Neomegaloceros* Korotkevich, 1971

Genotip: *Neomegaloceros gracilis* Korotkevich, 1971

Compoziția: genul este monotipic.

Distribuția: Miocenul târziu, Maeotian, MN 12, sudul Ucrainei.

Genul *Cervodama* Pidoplichko and Flerov, 1952

Genotip: *Cervodama pontoborealis* Pidoplichko and Flerov, 1952

Compoziția: genul este monotipic.

Distribuția: Miocenul târziu - Pliocen, sud-estul Europei.

Genul *Croizetoceros* Heintz 1970

Genotip: *Croizetoceros ramosus* (Croizet and Jobert, 1828)

Compoziția: genul este monotipic.

Distribuția: Pliocen – Pleistocenul timpuriu, Europa de Vest.

Genul *Alces* Gray, 1821

Genotip: *Cervus alces* Linnaeus, 1758.

Compoziția: *A. alces* (Linnaeus, 1759) (Peistocenul târziu – Holocen, Eurasia boreală, America de Nord); *A. gallicus* (Azzaroli, 1952) (Pleistocenul timpuriu, Asia Centrală - Europa de Vest), *A. carnutorum* (Laugel, 1862) (sfârșitul Pleistocenului timpuriu, Europa), *A. latifrons* (Johnson, 1874) (Pleistocenul mediu, latitudini medii ale Eurasiei).

Distribuția: Pliocen - Holocen; Eurasia de Nord și America de Nord.

Genul *Rangifer* H. Smith, 1827

Genotip: *Cervus tarandus* Linnaeus, 1758.

Subspecies: *Rangifer tarandus stadelmanni* Kahlke, 1963 (Pleistocenul mijlociu timpuriu, Germania), *Rangifer tarandus hibernicus* Scharff et al., 1917 (Pleistocenul târziu, Irlanda); *Rangifer tarandus tournalii* (De Serres, 1829) (Pleistocenul târziu, Franța); *Rangifer tarandus constantini* Flerov, 1934 (Pleistocenul târziu, Siberia, Europa de Est, posibil Europa de Vest).

Compoziția: *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) (Pleistocenul mediu – Holocen, regiunile circumpolare și circumboreale, Eurasia, America de Nord); *Rangifer sp*. din Isakovka-4 (Pleistocenul timpuriu, Siberia) (Bondarev et al., 2017).

Distribuția: Pleistocenul timpuriu – Holocen (van Kolfschoten et al., 2011); distribuţia geografică circumboreală şi circumpolară.

4. DIVERSITATEA SISTEMATICĂ A CERBILOR PLESIOMETACARPALI DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST

Subfamilia Cervinae Goldfuss 1820

Genul *Praemuntiacus* Croitor, Zakharov and Mararescul, 2020

Genotip: *Eostyloceros pidoplitschkoi* Korotkevich, 1964

Compoziția: *Praemuntiacus pidoplitschkoi* (Korotkevich, 1964) (Pliocen, Europa); *Praemuntiacus triangularis* (Zdansky, 1925) (Terțiarul târziu, China).

Distribuția: Pliocen, Europa (Ucraina, Moldova, Polonia, Slovacia, Bulgaria, Italia), Terțiarul târziu, Asia (China).

Genul *Metacervocerus* Dietrich, 1938

Genotip: *Cervus pardinensis* Croizet and Jobert, 1828.

Compoziția: *Metacervocerus pardinensis* (Croizet and Jobert, 1828) (Pliocen, Europa); *M. rhenanus* (Dubois, 1904) (Pleistocenul timpuriu, Europa), *M. shansius* (Teilhard de Chardin and Trassaert, 1937) (Pleistocenul timpuriu, China), *M. punjabiensis* (Brown, 1926) (Pleistocenul timpuriu, munții Siwalik).

Distribuția: Pliocen – Pleistocenul timpuriu al Eurasiei.

Genul *Praeelaphus* Portis, 1920

Genotip: *Cervus perrieri* Croizet and Jobert, 1828.

Compoziția: *Praeelaphus perrieri* (Croizet and Jobert, 1828) (Pliocen, Europa de vest); *P. lyra* (Azzaroli, 1992) (Pliocen, Italia), *P. warthae* (Czyżewska, 1968) (Pliocenul timpuriu, Polonia), *P. australorientalis* Croitor, 2017 (Pliocenul timpuriu, Ucraina), *Praeelaphus sp*. din Dmanisi (Pleistocenul timpuriu, Georgia); *Praeelaphus sp.* din Olivola (Pleistocenul timpuriu, Italia), *P. messinae* (Pohlig, 1909) (Pleistocenul mijlociu, Sicilia).

Distribuția: Pliocen – Pleistocenul timpuriu al Transcaucaziei și Pleistocenul mijlociu al Siciliei.

Genul *Rucervus* Hodgson, 1838

Subgenul *Arvernoceros* Heintz, 1970

Genotip. *Cervus ardei* Croizet and Jobert, 1828.

Compoziția: *R*. (*Arvernoceros*) *ardei* (Croizet and Jobert, 1828) (Pliocen, Europa); *R.* (*Arvernoceros*) *radulescui* Croitor, 2018 (Pleistocenul timpuriu, România); *R.* (*Arvernoceros*) *verestchagini* David, 1992 (Pleistocenul timpuriu, sud-estul Europei), *Rucervus sp*. sin Venta Micena-2 (Pleistocenul timpuriu, Spania).

Distribuția. Pliocenul timpuriu–Pleistocenul timpuriu, Eurasia de vest.

Subgenul *Rucervus* Hodgson, 1838

Genotip: *Cervus elaphoides* Hodgson, 1835, sinonim junior al *Cervus duvaucelii* Cuvier, 1823.

Compoziția: *R. duvaucelii* (Cuvier, 1823), *R. simplicidens* (Lydekker, 1876), *R. colberti* (Azzaroli, 1954), *R. gigans* Croitor, 2018.

Distribuția. Pliocene–Holocene, Southern Eurasia.

Genul *Haploidoceros* Croitor, Bonifay and Brugal, 2008

Genotip: *Eucladoceros mediterraneus* M.-F. Bonifay, 1967.

Compoziția: genul este monotipic.

Distribuția. Pleistocenul mijlociu și târziu, sud-vestul Franței și Peninsula Iberică.

Genul *Sinomegaceros* Dietrich, 1933

Speciile din zina palearctică de vest: *Sinomegaceros stavropolensis* (Titov and Shvyreva, 2016) (Pleistocenul timpuriu al Stavropolului, Caucazul de Nord); *Sinomegaceros insolitus* (Vekua, Bendukidze and Kiladze, 2010) (Pleistocenul timpuriu din Dmanisi, Georgia).

Distribuția. Pleistocen, Eurasia.

Genul *Eucladoceros* Falconer, 1868

Genotip: *Cervus* (*Eucladoceros*) *sedgwickii* Falconer, 1868, sinonim junior al *Cervus dicranios* Nesti, 1841.

Compoziția: *Eucladoceros dicranios* (Nesti, 1841) (Pleistocenul timpuriu, Europa); *Eucladoceros ctenoides* (Nesti, 1841) (Pleistocenul timpuriu, Europa); *Eucladoceros boulei* (Teilhard de Chardin and Piveteau, 1930) (Pleistocenul timpuriu, China); *Eucladoceros proboulei* Dong and Ye, 1996 (Pliocen, China).

Distribuția: Pliocen - Pleistocenul timpuriu, Eurasia.

Genul *Praemegaceros* Portis, 1920

Subgenul *Praemegaceros* Portis, 1920

Genotip: *Cervus dawkinsi* Dawkinsi, 1882.

Compoziția: *Praemegaceros* (*Praemegaceros*) *dawkinsi* (Dawkinsi, 1882) (Pleistocenul mijlociu, Anglia); *P.* (*Praemegaceros*) *obscurus* (Azzaroli, 1953) (Pleistocenul timpuriu, Transcaucazia, Orientul Apropiat, Europa), *P.* (*Praemegaceros*) *mosbachensis* (Soergel, 1927) (Pleistocenul mijlociu, Europa de Vest).

Distribuția: Pleistocenul timpuriu și mijlociu al Eurasiei de Vest.

Subgenul *Nesoleipoceros* Radulesco and Samson, 1967

Genotip: *Cervus* (*Eucladoceros*) *cazioti* Depéret, 1897.

Compoziția: *P.* (*Nesoleipoceros*) *sp*. din Pietrafitta (Pleistocenul timpuriu, Italia); *P.* (*Nesoleipoceros*) *solilhacus* (Robert, 1830) (Pleistocenul timpuriu final – Pleistocenul mediu, Europa); *P.* (*Nesoleipoceros*) *sardus* (van der Made and Palombo, 2005) (Pleistocenul mijlociu, Sardinia); *P.* (*Nesoleipoceros*) *sp*. din Su Fossu (Pleistocenul mijlociu, Sardinia) *P.* (*Nesoleipoceros*) *rossii* (Pereira, 2001) (Pleistocenul superior, Corsica).

Distribuția: Pleistocenul timpuriu - Pleistocenul târziu; Europa, Corsica, Sardinia.

Subgenul *Orthogonoceros* Kahlke, 1956

Genotip: *Cervus verticornis* Dawkins, 1872.

Compoziția: *P.* (*Orthogonoceros*) *verticornis* (Dawkins, 1872) (Pleistocenul mijlociu, Europa); *P*. (*Orthogonoceros*) *pliotarandoides* (De Alessandri, 1903) (Pleistocenul timpuriu, Europa, Asia Centrală).

Distribuția: Pleistocenul timpuriu și mijlociu; Europa, Asia Centrală.

Genul *Candiacervus* Kuss, 1975

Genotip: *Anoglochis cretensis* Simonelli, 1907.

Compoziția: *Candiacervus cretensis* (Simonelli, 1907) (Pleistocen, Creta); *C. rethymnensis* Kuss, 1975 (Pleistocen, Creta); *C. cerigensis* Kuss, 1975 (Pleistocen, Creta); *C. pigadiensis* Kuss, 1975 (Pleistocen, Creta); *C. ropalophorus* de Vos, 1984 (Pleistocen - Holocen, Creta); *C. devosi* van der Geer, 2018 (Pleistocen, Creta); *C. listeri* van der Geer, 2018 (Pleistocen, Creta); *C. reumeri* van der Geer, 2018 (Pleistocen, Creta).

Distribuția: Pleistocenul mijlociu-tarziu și Holocenul Cretei, Kasos și Karpathos.

Genul *Cervus* Linnaeus, 1758

Genotip: *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758.

Compoziția: *C. elaphus* Linnaeus, 1758 (Pleistocenul mediu – Holocen, Eurasia); *C. canadensis* Erxleben, 1777 (Pleistocenul mijlociu – Holocen, Eurasia și America de Nord); *C. nestii* Azzaroli, 1947 (Pleistocenul timpuriu, Italia și Georgia); *C. magnus* (Zdansky, 1925) (Pleistocenul timpuriu, Asia de Est); *C. nippon* Temminck, 1838 (Pleistocen – Holocen, Asia de Est); *C. astylodon* (Matsumoto, 1926) (Pleistocenul târziu, Insulele Ryukyu).

Distribuția: Pleistocenul timpuriu - Holocen, Eurasia, Africa de Nord și America de Nord.

Genul *Praedama* Portis, 1920

Genotip. *Cervus savini* Dawkins, 1885.

Compoziția: *Praedama savini* (Dawkins, 1885) (Pleistocenul mijlociu, Europa de Vest); *P. novocarthaginiensis* (van der Made, 2014) (Pleistocenul timpuriu târziu, Peninsula Iberică); *P.*

matritensis (van der Made, 2018) (Pleistocenul târziu, Peninsula Iberică); *P. dupuisi* (Stehlin, 1912) (etapa finală a Pleistocenului timpuriu, Franța); *P. giulii* (Kahlke, 1997) (Pleistocenul timpuriu târziu, Europa Centrală și de Est).

Distribuția: Pleistocenul timpuriu – Pleistocenul târziu, Europa.

Genul *Leptocervus* Capasso Barbato, 1990

Genotip: *Cervus major* Capasso Barbato and Petronio, 1986

Compoziția: *Leptocervus major* (Capasso Barbato and Petronio, 1986); *Leptocervus dorothensis* Capasso Barbato, 1990.

Distribuția: Pleistocenul superior, Creta.

Genul *Megaloceros* Brookes, 1828

Genotip: *Alce gigantea* Blumenbach, 1799.

Compoziția: *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) (Middle Pleistocene to Holocene, middle latitudes of central and western Eurasia); *Megaloceros mugharensis* (di Stefano, 1996) (Pleistocenul mijlociu, Orientul Apropiat).

Distribuția: Pleistocenul mijlociu – Holocen, Siberia de Sud și Kazahstan, Orientul Apropiat, Europa.

Genul *Megaceroides* Joleaud, 1914

Genotip: *Cervus algericus* Lydekker, 1890

Compoziția: *Megaceroides algericus* (Lydekker, 1890); genul este monotipic.

Distribuția: Pleistocenul târziu – Holocen, Africa de Nord.

Genul *Dama* Frisch, 1775

Genotip: *Cervus dama* Linnaeus, 1758

Compoziția: *Dama eurygonos* Azzaroli, 1947 (Pleistocenul timpuriu, Italia); *Dama vallonnetensis* (de Lumley, Kahlke, Moigne and Moulle, 1988) (Pleistocenul timpuriu târziu, Europa); *Dama clactoniana* Falconer, 1868 (Pleistocenul mijlociu, Europa de Vest); *Dama carburangelensis* (De Gregorio, 1925) (Pleistocen, Sicilia); *D. dama* (Linnaeus, 1758) (Pleistocenul târziu - Holocen, Europa mediteraneană și Anatolia); *D. mesopotamica* Brooke, 1875 (Pleistocenul târziu - Holocenul, Orientul Apropiat).

Distribuția: Pleistocenul timpuriu – Holocen, Orientul Apropiat, Europa.

5. PRINCIPALELE CARACTERISTICI EVOLUȚIEI ALE CERVIDELOR DE TIP MODERN DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST

5.1. Morfologia funcțională ale coarnelor cerbilor palearctici

Conform lui Davitashvili (1961), coarnele ramificate si complicate la cervidele avansate reprezinta o adaptare specifica care „neutralizează" duritatea selectiei sexuale si diminueaza mortalitatea excesiva a masculilor in timpul luptelor intraspecifice. Raza cea mai proximală a coarnului ("brow tine") apare foarte devreme în evoluția cerbilor și are o funcție de protecție local foarte restrânsă a ochilor și a feței în timpul luptei (Lister, 1987). A doua raza proximală ("bez tine") este specifică doar pentru *C. elaphus* și *C. canadensis* și apare în evoluția genului *Cervus* pe parcursul Pleistocenului mediu timpuriu concomitent cu o creștere semnificativă a dimensiunii corpului. Masa corporală estimată a *C. nestii* primitive din Pleistocenul inferior a fost de aproximativ 60 kg (Croitor, 2018), în timp ce masa corporală a celei mai vechi subspecii de cerb comun *C. elaphus acoronatus* a atins cca. 237 kg (masa corporală este estimată pe baza înălțimii occipitale; eșantionul include materialul cranian din pietrișul Tiraspolian și specimene studiate de Di Stefano și Petronio, 1992; N total =14). Deci, o creșterea circa de patru ori a dimensiunii corpului este observată în linia filogenetică *C. nestii – C. elaphus* în timpul tranziției Pleistocenul timpuriu – Pleistocenul mediu timpuriu. Petrie (1988) a presupus că costurile combaterilor intraspecifice pot fi relativ mai mari pentru animalele de talie mai mare care pot avea o capacitate sporită de a se răni reciproc. Acest lucru, probabil, ar putea explica de ce cerbul comun (și, evident, și wapiti) au dobândit a doua rază bazală care sporește protecția feței și ochilor în timpul luptei. Este interesant de observat că "bez tine" are tendința de a fi diminuată la cerbul comun european în timpul Pleistocenului târziu și Holocenului, simultan cu reducerea dimensiunelor corpului (Lister, 1987). Cu toate acestea, relația directă dintre dimensiunea corpului și dezvoltarea razei bazale suplementare la cerbul comun nu poate fi considerată ca dovedită, deoarece aceasta raza este destul de slab dezvoltată la cea mai mare subspecie modernă de cerb comun, *C. elaphus maral* (Heptner și Zalkin, 1947; Flerov, 1952). Lister (1987) a presupus că reducerea razei bazale suplimentare numite "bez tine" la cerbul comun este corelată cu dezvoltarea coroanei de coarne bogat ramificate, dar, din nou, exemplul lui *C. elaphus maral* nu susține această ipoteză.

La rândul său, raza mijlocie ("trez tine") apare în evoluția subfamiliei Cervinae destul de devreme ca o a doua ramificare suplimentară și coincide cu creșterea dimensiunilor corpului și reducerea caninilor superiori când coarnele masculului au devenit singura armă periculoasă împotriva rivalilor conspecifici (Geist, 1971). Dezvoltarea razei medie, de asemenea, reprezintă o adaptație pentru a mări siguranța protecția masculilor în timpul combaterilor intraspecifice în condiții când specia a atins un anumit prag de masă corporală care mărește riscul de răni letale. Funcția de protecție a razei medie împotriva coarnelor rivalului a fost sugerată de Kitchener (1987) pentru cervidele care poartă coarne complicate și foarte evoluate, cum ar fi cerbul comun și cerbul

lopătar uriaș. Davitashvili (1961) a demonstrat importanța razelor suplimentare ale coarnelor la cerbi comun prezentând un exemplu de masculi bătrâni cu coarnele degenerate simple care pot răni și ucide cu ușurință rivalii lor conspecifici în timpul combaterilor. Raza medie situată pe partea anterioară în mijlocul bârnei cornului a apărut independent de mai multe la diferite linii filogenetice ai cervinelor. Raza medie a apărut și la specii cu dimensiuni foarte mari așa cum ar fi *Praemegaceros verticornis* din Pleistocenul mijlociu al Europei. Aceasta raza a apărut destul de târziu în descendența *Praemegaceros*, deoarece este complet absentă la *P. pliotarandoides* din Pleistocenul timpuriu târziu (Croitor, 2006). Raza mijlocie al lui *P. verticornis* repreintă o analogie evolutivă cu ”trez tine” al lui *C. elaphus* și *C. canadensi*s și, cel mai probabil, a avut aceeași funcție de blocare a coarnelor rivalului. Deși au funcție și formă similar, aceste raze protective la *Praemegaceros* și la *Cervus* au apărut independent și nu pot fi socotute ca organe omologice. Importanța evolutivă a razei mijlocii poate fi confirmată de faptul că deseori această raza se păstrează la specii insulare pitice cu coarne diminuate și simplificate, care totuși mențin raza mijlocie. Uneori, această raza este unică care s-a păstrat la coarnele speciilof mici insulare în cazurile extreme de simplificare a coarnelor (Azzaroli, 1961; van der. Geer, 2018).

Este important de indicat că raza medie de obicei apare la specii din latitudini medii cu clima mai aspră și scaderi sezoniere de temperaturi și disponibilității hranei. Raza medie lipește la forme de cerbi cu coarne mari și complicate care provin din zonile tropice, cum ar fi *Rucervus* și *Panolia*. O posibilă explicație este că supraviețuirea masculilor este expusă la presiuni ecologice negative mai puternice la cervidele din latitudinile temperate, cu ierni reci și o picătură sezonieră de resurse de hrană. Ca consecința este creșterea mortalității sezoniere a masculilor (în special celor juvenili și prim-adulți) care nu se observă în latitudinile tropice (Clutton-Brock și colab., 1982). Deci, adaptațiile suplimentare a coarnelor pentru a securiza viața masculilor in timp de combaterilor nupțiate diminuează pierderea excesivă a masculilor în în sezonul nupțial și, prin urmare, compensează mortalitatea sezonieră a masculilor. Se poate presupune o relație directă între condițiile de mediu mai dure cu o scădere sezonieră a temperaturilor și disponibilitatea furajelor și coarnele bogat ramificate. Consecințele sezonalității la latitudinile sudice sunt mai puțin costisitoare pentru cerbi și, aparent, acest lucru poate explica forma mai simplă a coarnelor lor și absența razei medie ca adaptație de „protecție de al doilea nivel”.

Majoritatea cerbilor adaptate condițiile geografice mai mult sau mai puțin deschise evoluează așa-numită rază posterioară situată pe partea din spate a axei cornului și poziționată sub partea coroanei a coarnului (Croitor, 2018). De obicei, coarnele sunt mai mult sau mai puțin incurbate în zona razei posterioare, care este situată pe partea convexă a arcului. Raza posterioară apare independent în mai multe linii de cervide din subfamiliile Cervinae și Capreolinae (genurile *Rangifer*, *Megaloceros*, *Praemegaceros*, *Praedama*, *Sinomegaceros*, unele specii din genul *Dama*). În unele cazuri, raza cea mai proximală a coroanei situată pe partea posterioară a cornului poate

avea o funcție similară cu cea a razei posterioare propriu zise, ca de exemplu la la *Dama dama geiselana* și *D. clactoniana* la care raza posterioară prozimală a coroanei este în mod normal foarte mare, puternică și detașată de lopată (Leonardi și Petronio, 1976; Pfeiffer, 1998). Apariția razei posterioare și a analogilor săi nu depinde de mărimea corpului (este dezvoltată la *Praemegaceros* continentali și *Megaloceros*, la specii insulare de talie mică și la *Rangifer* de talie medie) și nu este corelată cu dezvoltarea lopatei distale. Stabilitatea dezvoltării razei posterioare la coarne care sunt de fapt organe foarte variabile sugerează o selecție evolutivă importantă în favoarea acestui caracter morfologic, care a apărut în mod repetat și independent în mai multe linii filogenetice ale familiei Cervidae. Prin urmare, se poate presupune o anumită importanță biologică a acestei părți a coarnelor. Adaptarea la medii mai mult sau mai puțin deschise este singura condiție care unește cerbi cu raza coarnelor posterioară. Cea mai plauzibilă explicație a dezvoltării iterative a razei posterioare la cervide este funcția sa specifică de protejare împotriva ectoparaziților la masculii în timpul perioadei nupțiale. Studiile comportamentale masculilor de cerbi din America de Nord și de antilope africane teritoriale în sezonul nupțial a relevat faptul că implicarea masculilor în comportamentul nupțial diminuează apărarea comportamentală și imună a masculilor împotriva căpușelor, care le distrag vigilența și aduc prejudicii stării lor fizice și de sănătate (Hart, 1997; Mooring și colab., 2004). Prioritatea investiției în activitatea nupțială față de apărarea antiparazitică are o consecință negativă pentru masculi, care sunt expuși la o încărcătură mai mare de paraziți. Spre exemplu, masculii antilopei impala timp de perioada nupțială purtau de aproximativ șase ori mai multe căpușe adulte decât femelele (Hart, 1997). Observațiile efectuate pe cerbii cu coadă albă arată că masculi aveau aproximativ de 3 ori mai multe căpușe adulte decât femelele (Main și colab., 1981). Mooring și colab. (2004) presupun că nivelul crescut de testosteron la cerbii masculi în perioada nupțială suprimă comportamentul antiparazitar pentru a spori vigilența, deci sarcina augmentată de ectoparaziți este un efect secundar frecvent la masculii în perioada nupțială. Este interesant notat că masculii în perioada nupțială continue să efectueze simple zgârieri spinării pentru a înlătura ectoparaziți la masculii, un jest comportamental care nu este afectat de comportamentul nupțial (Hart, 1997). Poatem presupune că raza posterioară la cervide este o adaptație morfologică pentru a înlătura ectoparaziți de pe spinare, care în cele din urmă mărește indirect capacitățile de luptă a masculilor (Croitor, 2016). Deci, achiziția evolutivă a razei posterioare influențează indirect succesul împerecherii prin diminuarea sarcinii ectoparazitare și creșterea vigilenței și a stării fizice a cerbilor pe parcursul perioadei nupțiale. Conform datelor bibliografice, efectul perturbator al ectoparaziților în perioada de rut poate fi important. Observațiile asupra *Cervus canadensis* nord-american au arătat că septembrie și octombrie constituie perioada de vârf pentru hrănirea larvelor de căpușă de iarnă *Dermacentor albipictus* (Mooring și Samuel, 1998). Această etapă a ciclului biologic al parazitului coincide cu sezonul nupțial a cerbilor (Flerov, 1952; Sokolov, 1959) și, prin urmare, are o influență negativă importantă asupra stării fizice și a succesului nupțial al cerbilor

masculi. Deci, dezvoltarea stabilă a razei posterioare la cerbi gigantici cel mai probabil este o adaptație antiparazitară a masculilor.

5.2. Analiza muntivariată a caracterilor craniodentare și relațiile filogenetice

Spre deosebire de subfamilia Cervinae, Capreolinae se caracterizează prin bauplanul specific de coarne de tip *Capreolus* care este în general destul de conservator (Croitor, 2021) și poate fi recunoscut practic în toate liniile evolutive ale capreolinelor, cu excepția formelor caracterizate prin simplificarea coarnelor (*Mazama*, *Pudu*). Bauplanul inițial de coarne de tip *Capreolus* se caracterizează prin poziția foarte înaltă a primei ramificații și bifurcarea ramurii posterioare care formează două raze cu dimensiuni mai mult sau mai puțin egale. Bauplanul inițial este caracteristic pentru *Procapreolus*, *Capreolus* și *Eocoileus* (Fig. 1). Acest bauplan de coarne a fost numit de Lydekker (1898) drept „tipul de coarne bifurcate". Potrivit Samejima și Matsuoka (2020), elementele morfologice ale coarnelor cu trei vârfuri (prima rază și bifurcație distală) la Cervinae și Capreolinae sunt structural diferite și nu sunt omoloage. Se pare că potențialul evolutiv al celor două ramificații distale la capreoline este egal deoarece în cadrul subfamiliei se pot găsi specializările evolutive cu o dezvoltare mai puternică a ramurii posterioare (*Pliocervus*, *Pavlodaria*, *Alces*) sau bauplanul cu dezvoltarea mai puternică a ramurii anterioare (*Capreolus*, *Procapreolus*, *Odocoileus*, *Rangifer*, *Neomegaloceros*). Conservatorismul în evoluția coarnelor a fost interpretat ca un caracter în general mai primitiv al capreolinelor decât cervinele (Czyżewska, 1968), cu toate acestea, este mai potrivit să vorbim despre două moduri diferite de evoluție și dezvoltare a coarnelor în famiia Cervidae (Samejima și Matsuoka, 2020). Practic, diversitatea coarnelor de cerbi telemetacarpiene reprezintă o combinație a numărului destul de limitat de variante de bifurcații ale ramurilor coarnelor.

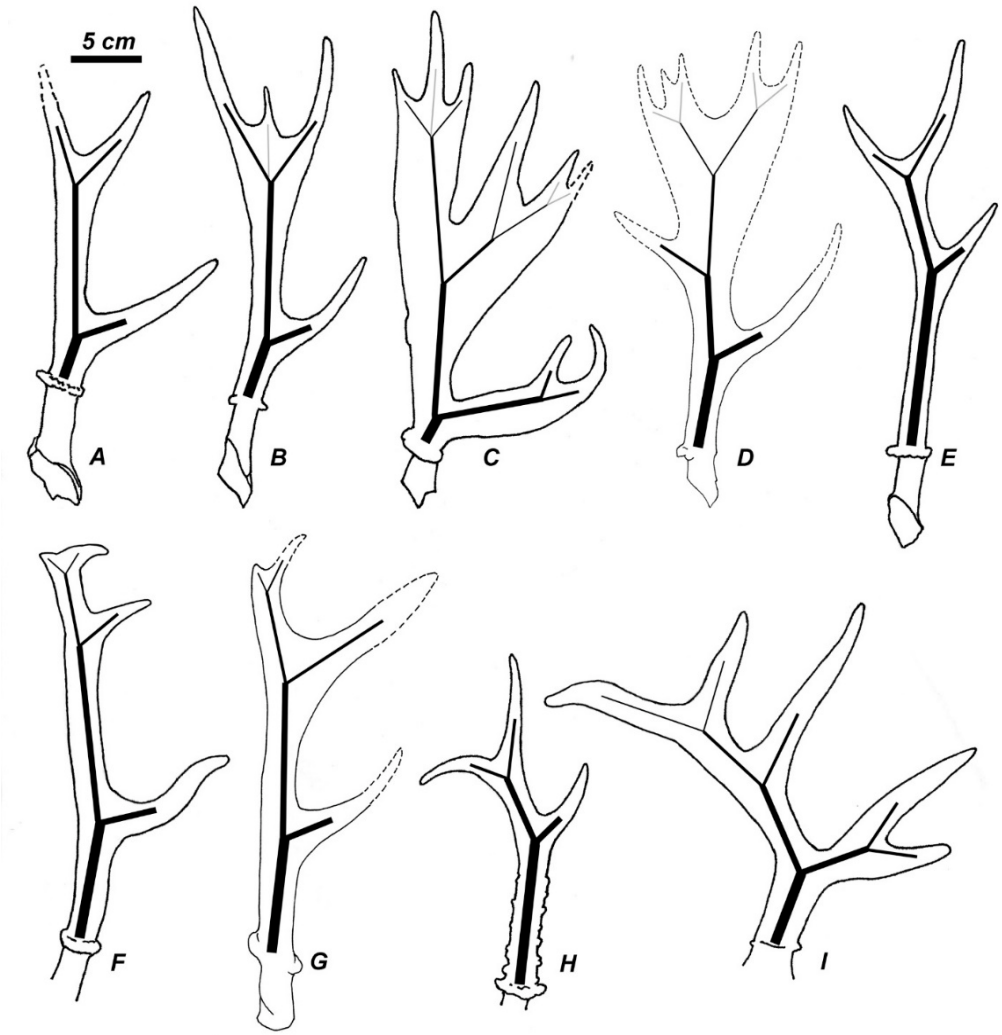


Fig. 1. Bauplanul de coarne la Capreolinae: A, *Eocoileus gentriorum* din Pliocenul Americii de Nord (adaptat din Webb, 2000); B, *Damacerus bessarabiae* din Miocenul târziu al Europei de Sud-Est (adaptat din Khomenko, 1913); C, *Metadicrocerus variabilis* din Miocenul târziu al Europei de Sud-Est (adaptat din Aleksejev, 1915); D, *Neomegaloceros gracilis* din Miocenul târziu al Europei de Sud-Est (reconstrucție parțială); E, *Procapreolus moldavicus* din Pliocenul timpuriu al Europei de Sud-Est (adaptat din Korotkevich, 1970); F, *Pliocervus matheroni* din Miocenul târziu al Europei de Vest (adaptat din Dawkins, 1878); G, *Pavlodaria orlovi* din fauna Hipparion din Kazahstan (adaptat din *Vislobokova*, 1980); H, *Capreolus capreolus* (adaptat din Danilkin, 1999); I, *Alces alces* (adaptat din Sokolov, 1959)

Bauplanul general al coarnelor și unele detalii ale morfologiei coarnelor sugerează unitatea filogenetică a așa-numitelor „pliocervine" din Miocenul târziu al Europei și afinitatea lor strânsă cu *Capreolinae*. Toate pliocervine sunt caracterizate de bauplanul de coarne de tip *Capleolus*, care poate fi recunoscut chiar și în *Metadicrocerus variabilis* destul de specializat și *A. alces* modern (Fig. 1). Brooke (1878) a descris structura coarnelor lui *Alces* ca cea dihotomică și a remarcat o asemănare a bauplanului de coarne elanului modern cu *Blastocerus dichotomus*. Bifurcația distală a coarnelor la *Damacerus bessarabiae* și *M. variabilis* este suplimentată cu razele adăugătoare și formează o lopată prin prelungirea celui de-al doilea segment al cornului. La *M. variabilis* fiecare rază a bifurcației distale este în rândul său bifurcată sau trifurcată (Fig. 1 C).

Analiza multivariată bazată pe caracterele craniodentare (inclusiv și coarne) și unele caracteristici postcraniene plasează genurile *Metadicrocerus*, *Damacerus*, *Pliocervus*, *Procapreolus* și *Lucentia* printre genurile selectate de capreoline moderne (Fig. 2). *Lucentia iberica* din Miocenul târziu al Peninsulei Iberice (MN11) se caracterizează prin dimensiunile corpului destul de mici (30-35 kg) și coarne simple cu numai două vârfuri, cu o poziție înaltă a bifurcației și o morfologie dentară destul de specifică (P_4 molarizat, molari superiori cu pliu protoconal, molari inferiori cu pliu *Palaeomeryx*) (Azanza și Montoya, 1995). Azanza și Montoya (1995) au remarcat asemănarea coarnelor de *Lucentia* cu cele ale *Capreolus* și „Pliocervine" europene și au presupus că cerbul iberic ar putea reprezenta o etapă evolutivă premergătoare dihotomiei între cervine și capreoline, plasând, totuși, *Lucentia* mai aproape de Cervinae. În același timp, Azanza și Montoya (1995) consideră că pliul protoconal emergent la molarii superiori ai *L. iberica* ca un caracter apomorfic cu o semnificație diagnostică importantă pentru cerbi telemetacarpali. Deci, poatem presupune că *L. iberica* reprezintă cel mai primitiv stadiu al evoluției coarnelor cu două colțuri al capreolinelor, care este asociat cu dentiția deja destul de specializată.

Posibil, „Muntiacinae gen. et sp. indet." descris de Azanza (2000) din Turolianul timpuriu din Crevillente-2 (Alicante, Spania) reprezintă un tip mai primitiv al diversificării evolutive capreolinelor arhaici. Acest cervid se caracterizează printr-o dimensiune mică asemănătoare cu cea a muntjacului modern, totuși, morfologia dentară a acestui cervid se caracterizează prin caracteristici atât de avansate precum pliul protoconal emergent și coroanele ale molarilor superiori îngustate în direcția labiolinguală (Croitor și colab. 2020). „Muntjacul" din Crevillente-2 se caracterizează prin molari superiori cu coroană înaltă și evolutiv destul avansată, cu un pliu protoconal emergent, ce reprezintă o specializare evolutivă asemănătoare cu morfologia dentară a capreolinelor și poate reprezenta stadiul timpuriu al evoluției Capreolinelor.

Analiza multivariată asociază *Lucentia iberica* cu *Pliocervus matheroni* și *Pavlodaria orlovi* și acest cluster destul de neașteptat de fapt nu este contradictoriu (Fig. 2). *Pliocervus* și *Pavlodaria* au dezvoltat un bauplan de coarne mai puțin obișnuit pentru Capreolinae, cu bifurcarea adăugătoare a ramurii posterioare a furcii distale inițiale (Fig. 1). Prin urmare, se poate presupune că bauplanul de coarne la *Pliocervus* și *Pavlodaria* a evoluat independent de la o formă de capreoline cu coarne cu două vârfuri similare cu coarne de tip *Lucentia*.

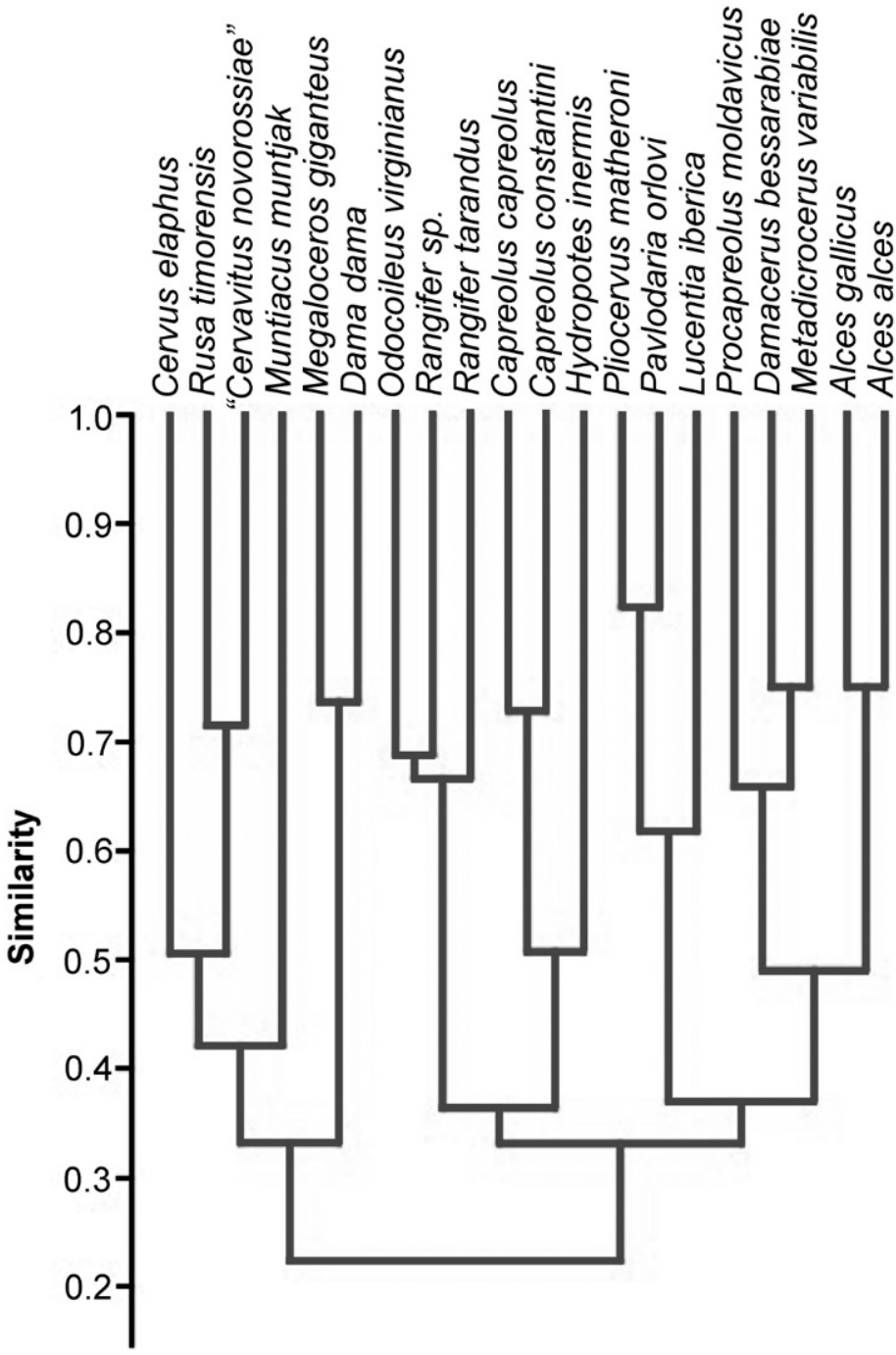


Fig. 2. Analiza cluster a caracterelor diagnostice craniene, dentare, postcraniene și de coarne ale „pliocervinelor" din Miocenul târziu și reprezentanții selectați moderni și dispăruți ai subfamiliilor Capreolinae și Cervinae. Datele pe „*Cervavitus novorossiae*" din Terțiarul târziu al Chinei sunt adaptate din Zdansky (1925). Coeficientul de corelație cofenetică este 0,823

Este necesar de menționat că bifurcarea suplimentară a razei anterioare sau posterioare a bifurcației distale în unele cazuri ar putea reprezenta un paralelism în evoluția capreolinelor și, prin urmare, nu ar trebui privită ca un caracter taxonomic important. Deși *L. iberica* împărtășește cu *P. matheroni* secțiunea transversală subtriunghiulară a porțiunii distale a coarnei, totuși, acest cerb iberic nu poate fi privit ca un precursor al lui *Pliocervus*, deoarece se caracterizează deja prin o

molarizare avansată a P_4 spre deosebire de *Pliocervus*.

Procapreolus este unul dintre cervidele capreoline mai puțin specializate. Acest gen se caracterizează print coarne cu trei vârfuri și o serie de trăsături care seamănă superficial cu muntjacuri: pediculii sunt destul de lungi, oasele nazale scurte, luncile preorbitale mari și caninii superiori lungi. Cu toate acestea, particularitățile morfologiei baziceraniale (Valli, 2010) și specializarea evolutivă a dinților (prezența pliului *Palaeomeryx*, pliul protoconal puternic la molarii superiori și molarizarea avansată a P_4) plasează *Procapreolus* în *Capreolinae*. *Lucentia pierensis* (nu este inclusă în analiză) prezintă unele trăsături morfologice ale coarnelor lor cu două vârfuri (axa cornului cilindrică și secțiunea transversală a cornului subrectangulară în zona de ramificare: Azanza și Montoya 1995: fig. 6) care se găsesc și la *Procapreolus*.

Genurile *Damacerus* și *Metadicrocerus* sunt cele mai apropiate de *Procapreolus* și împărtășesc cu acest gen majoritatea trăsăturilor primitive combinate cu caracteristicile esențiale tipice ale capreolinelor, inclusiv bauplanul de coarne de tip *Capreolus*. Posibil, *Turiacemas concudensis* din Miocenul târziu al Peninsulei Iberice are relații filogenetice strânse cu *Damacerus* și *Metadicrocerus*. Această ipoteză se bazează pe secțiunea transversală sub-dreptunghiulară a cornului în zona primei ramificații și pe forma triunghiulară a secțiunii transversale a primei raze.

Genurile *Procapreolus*, *Damacerus* și *Metadicrocerus* (și posibil *Turiacemas*) reprezintă radiația evolutivă a Miocenului târziu a cervidelor cu bauplan de coarne asemănător *Capreolus*. *Neomegaloceors* (Fig. 1 D) și *Palaeaxis* aparțin și ele radiației evolutive a cerbilor telemetacarpali din Europa de Est. *N. gracilis* este o formă de capreoline destul de avansată cu pediculi scurți și comprimați anteroposterior și o poziție foarte înaltă a primei ramificații. Studiul holotipului a dezvăluit forma particulară a porțiunii distale a cornului care este parțial distrusă. Ea se extinde într-o lopată bilobată care purta în partea sa distală patru sau cinci raze (Korotkevich, 1971). Secțiunea transversală a primei raze este triunghiulară ca la *Damacerus* și *Metadicrocerus*. Cornul lui *N. gracilis* poartă și o rază posterioară bine dezvoltată, care poate fi o omologie a razei posterioare a coarnelor de tip *Capreolus*.

Genul *Alces* cel mai probabil face parte de radiația evolutivă din Miocenul târziu a capreolinelor în Europa, însă cea mai timpurie apariție a elanilor este raportată din Pliocenul zonei Trans-Baikal (Vislobokova și colab., 1995). Capreolinele europene din Mio-Pliocen împărtășesc cu elanii moderni bauplanul general de coarne, diviziunea incompletă a cavităților nazale de către placa sagitală a vomerului, prezența pliului *Palaeomeryx* (este încă prezent la *Alces gallicus*: Croitor, 2018), dezvoltarea pliului protoconal în molarii superiori, forma dreptunghiulară a secțiunii transversale a cornului sub lopată și dezvoltarea mai multor bifurcații și raze adiționale. Cu toate acestea, *Damacerus* și *Metadicrocerus* nu pot fi considerați probabil precursori ai lui *Alces*, deoarece, spre deosebire de *Alces*, ele se caracterizează printr-o stare avansată a oaselor nazale care sunt alungiți și ajung până la linia imaginară care leagă marginile anterioare ale orbitelor. Centrul

geografic al evoluției elanilor este cel mai probabil situat în regiunile de est ale Eurasiei, de unde provin cele mai vechi rămășițe ale lui *Alces* (Vislobokova și colab., 1995).

Cervodama pontoborealis de la Mariupol este un reprezentant destul de specializat al subfamiliei Capreolinae. Coarnele sale palmate se aseamănă superficial de coarnele palmate ale lui *Alces alces* (Korotkevich, 1970; Vislobokova, 1990), cu toate acestea, bauplanul coarnei de la Mariupol nu este identic cu cel al lui *A. alces*. Spre deosebire de elanii moderni, razele bifurcației distale sunt dezvoltate mai puternic decât alter aze, bifurcații dihotomice adăugătoare lipsesc.

Alces gallicus a fost considerat ca cel mai primitiv precursor direct al elanilor din Pleistocen și Holocen (Azzaroli, 1952; Heintz și Poplin, 1981; Vislobokova, 1986; Lister, 1993; Boeskorov, 2001; Breda, 2001). Dentiția lui *A. gallicus* menține astfel de trăsături primitive precum pliul *Palaeomeryx* la molarii inferiori, P_3 nemolarizat și morfologia facială nespecializată (Azzaroli, 1952; Boeskorov, 2005; Croitor, 2018). Cu toate acestea, această specie ar trebui privită mai degrabă ca o ramură evolutivă laterală specializată a elanilor, caracterizată prin forma neurocraniului destul de avansată și scurtă. Raportul dintre lățimea neurocraniului și lungimea lui între inion și bregma la *A. gallicus* din East Runton (M6101, NHML) este de 104,9%, corespunzând unei proporții destul de scurte ale carcasei cerebrale. Același index neurocranian la *A. latifrons* din Mundesley (M6553, NHML) este de 85,5%, arătând proporția neurocraniului alungită primitivă. Segmentul bazal extrem de alungit la coarnele lui *A. gallicus* este, așadar, o specializare evolutivă foarte avansată, ci nu o trăsătură primitivă inițială a coarnelor de elani. Prin urmare, datele furnizate privind lungimea relativă a neurocraniului contrazic punctului de vedere al lui Boeskorov (2005, 2006) care a considerat *A. latifrons* ca o descendență gigantică a *A. gallicus*. Cu toate acestea, împărtășesc opinia lui Boeskorov (2005) că *A. latifrons* nu ar putea fi un precursor direct al *A. alces*, urmând principiul ireversibilității specializării evolutive. Unele specii puțin cuniscute din sud-estul Europei, cum ar fi *Pseudalces mirandus* Flerov, 1962 și *Tamanalces caucasicus* Verestchagin, 1957, sunt adesea raportați ca elanii ptimitivi (Vislobokova 1986, 1990; Boeskorov 2001, 2006). Conform rezultatelor obținute, *T. caucasicus* din stadiul final al Pleistocenului timpuriu al Peninsulei Taman este un sinonim junior al *Praemegaceros solilhacus* (Croitor, 2006), în timp ce *P. mirandus* din Pliocenul Kosiakino este o girafă (Croitor, 2018).

5.3. Compararea datelor paleontologice cu datele de filogenie moleculară

Rezultatele analizei filogenetice moleculare arată că subfamilia Cervinae (cerbii plesiometacarpieni din Lumea Veche cu structura coarneor avansată) este monofiletică, ceea ce este o confirmare destul de așteptată a punctului de vedere deja larg acceptat (Pitra și colab., 2004). Dihotomia familiei Cervidae descrisă de Brooke (1878), care a împărțit toate cervidele în grupurile informale Plesiometacarpalia și Telemetacarpalia, este deasemenea confirmată de studiile moderne de filogenetică moleculară (Pitra și colab., 2004; Gilbert și colab., 2006).

Potrivit Douzery și Randy (1997), ramura Capreolinae a apărut cel mai probabil între 8,7 și 10,4 Ma. Această estimare forespunde perfect distribuției stratigrafice a capreolinelor arhaice din Europa de Est: *Pliocervus matheroni* (MN 12-13, 5,3-8,2 Ma); *Procapreolus ucrainicus* (MN11-12, 7,1-9,0 Ma) și *Palaeaxis loczii* (MN10, 9,7 Ma) (Valli, 2010). Ca și subfamilia Cervinae, radiația evolutivă a capreolinelor din Miocenul târziu a inclus inițial întregul spectru de forme ecologice și evolutive, care includeau *Metadicrocerus* cu coarne mari cu o lopată bine dezvoltată, *Procapreolus* din Europa de Est care se caracterizează prin caractere mrphologice craniene care găsum astăzi la *Muntiacus*, *Pliocervus* din Europa de Vest cu canini superiori mari și coarne cu patru raze, și *Pavlodaria* din Kazahstan cu coarne turtite cu patru vârfuri. Este totuși necesar de subliniat că membrele holometacarpiene cu reducerea avansată a porțiunilor proximale ale metacarpienilor laterali sunt cunoscute numai pentru *Metadicrocerus* (Croitor, 2021), iar holometaparpalitatea altor cervide din Miocenul târziu din Europa nu este încă demonstrată (Azanza et al., 2013). Cea mai timpurie descoperire a reprezentantului genului *Capreolus* din Udunga, zona Trans-Baikal din Rusia (Vislobokova și colab., 1995), sugerează că originea căpriorului a avut loc în partea de est a Palearcticii.

Originea lui Alces ar putea fi legată de un cervid asemănător cu *Metadicrocerus variabilis*, care se caracterizează prin pediculi divergenți scurti și comparativ mai puternici și coarne mari care tind să evolueze palmații. Timpul de divergență Capreolini+Alceini (7,4 Ma) Gilbert și colab. (2006) corespunde apariției genului *Metadicrocerus* în Vallesianul-Turolianul al Moldovei (MN 10-12, 7,1-9,5 Ma) (Petronio et al., 2007; Dong, 2011).

Potrivit lui Douzery și Randy (1997), radiația evolutivă a subfamiliei Cervinae deasemenea este un eveniment destul de vechi, care au avut loc de la Miocen/Pliocen (3,3-7,1 Myr în genul Cervus) până la Plio-Pleistocen (0,4-2,5 Myr în cazul lui *C. elaphus*). Această afirmație este în conformitate cu prima apariție a reprezentanților subfamiliei Cervinae (*Metacervocerus*, *Praeelaphus*, *Rucervus*) în Pliocenul timpuriu (MN15) în Europa de Est (Croitor și Stefaniak 2009).

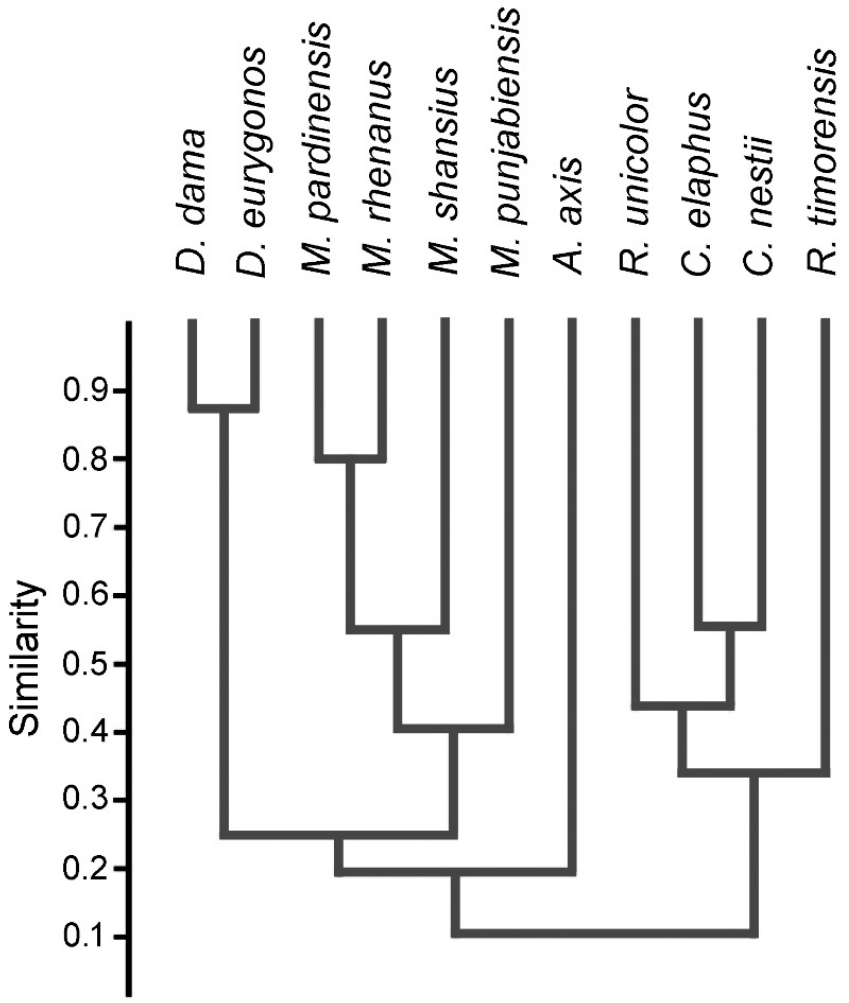


Fig. 3. Analiza cluster a caracterelor diagnostice craniene, dentare și a coarnelor ale cervinelor mici din Pleistocenul timpuriu al Palearcticului de vest (așa-numite „*Dama*-like deer") și speciile de cervide moderne și fosile selectate din Regatul Zoogeografic Oriental. Coeficientul de corelație cofenetică este 0,9152

Divergența genului *Dama* (singurul gen modern care nu este cunoscut din Asia de Sud-Est) față de *Cervus* și cervine înrudite din Asia de Sud-Est a avut loc destul de devreme, în timpul Pliocenului timpuriu (Pitra et al., 2004), sau în jurul de 3 milioane ani în urmă (Gilbert și colab., 2006). Această afirmație corespunde perfect primei apariției a cervinelor în Eurasia de Vest, care, cel mai probabil, a produs evoluția locală a genului *Dama*. Cel mai probabil precursor al cerbului lopătar este *Metacervocerus* din Pliocenul timpuriu al Europei de Est (Fig. 3), caracterizat prin coarne simple cu numai trei raze și cingulum puternic în molarii superiori. Cea mai veche înregistrare a reprezentatului tipic al genului *Dama* provine din Pleistocenul timpuriu din Valdarno superiore și Val di Chiana (Italia) (Croitor, 2006).

Radiația evolutivă destul de timpurie în cadrul genului *Cervus sensu stricto*, așa cum sugerează Douzery și Randy (1997), poate fi confirmată de apariția timpurie a speciei *Cervus nestii* în Pleistocenul timpuriu din Olivola și Upper Valdarno (Italia), care este deja caracterizată prin

caracteristicile tipice a cerbului nobil în morfologia craniană și a coarnelor (Croitor, 2006). Orientarea frontală a furcii distale a coarnelor, de exemplu, este un caracter specific împărtășit de *C. nestii* și subspeciile primitive *C. elaphus acoronatus*, *C. e. bactrianus* și *C. e. yarkandensis*.

6. PALEOBIOGEOGRAFIA CERBILOR DIN ZONA PALEARCTICĂ DE VEST

6.1. Paleobiogeografia subfamiliei Capreolinae

Clada filogenetică a capreolinelor eurasiatice moderne este rărită semnificativ, deoarece multe dintre ramurile evolutive au dispărut (Geist, 1998). Acest lucru poate fi explicat prin faptul că radiația adaptativă a capreolinelor a avut loc în latitudinile temperate ale Eurasiei, care au fost mai puternic afectate de schimbările climatice. Spre deosebire de cervidele coevale care aparțineau la radiația adaptivă orientală, capreolinele din Miocenul târziu din Europa de Est au morfologia destul de uniformă a dentiției, ceea ce prezintă un alt mod de evoluție: molari inferiori în toate genurile europene și Asiei de nord (*Procapreolus*, *Metadicrocerus*, *Pliocervus*, *Pavlodaria*) sunt întărite cu pliul *Palaeomeryx*, al patrulea premolar inferior (P_4) are o tendință către o molarizare avansată în combinație cu seria premolară relativ lungă. Istoria paleobiogeografică a cerbilor telemetacarpieni și plesiometacarpieni poate explica diferențele evolutive între Capreolinae și Cervinae. Radiația evolutivă a cerbilor telemetacarpieni din vestul Eurasiei a avut loc în condițiile biomului mediteranean care a apărut în timpul Miocenului târziu. Biomul mediteranean din sud-vestul Europei, unde se găsește cea mai mare diversitate de capreoline primitive, inițial s-a format din pădurile calde mixte (Mosbrugger, 2008). Conform lui Allen (1996) și Rundel și colab. (2016), apariția climatelor de tip mediteranean a fost declanșată de creșterea calotei de gheață a Antarcticii de est și de o răcire globală progresivă. Spre deosebire de cervine din Asia Sud-Est, capreolinele nu au avut refugii biogeografice în latitudinile tropicale și radiația lor evolutivă s-a dezvoltat în biomi destul de uscati de tip mediteranean. Posibil, reducerea părților proximale ale metacarpelor laterali la Capreolinae este legată de adaptarea la locomoție rapidă în condiții relativ uscate cu cu suprafața dură a terenului: menținerea articulațiilor ale degetelor laterale cu porțiunile distale ale metacarpelor II și V în starea funcțională ar putea fi o adaptare care împiedica deplasarea și rănirea a degetelor laterali ca urmarea impactului cu suprafața terenului uscat.

Cei mai timpurii reprezentanți ai subfamiliei Capreolinae sunt descriși din Miocenul târziu din Otovasca 1 (MN9, Moldova) și Răspopeni (MN10, Moldova) ca *Procapreolus* sp. și *Cervavitus* sp. respectiv (Lungu și Rzebik-Kowalska, 2011). Un grup foarte diversificat de capreoline primitive provine și din Miocenul târziu al Peninsulei Iberice. Acest grup de capreoline arhaice este reprezentat de diferite tiruri evolutive, inclusive și forma de dimensiuni mici, asemănătoare unui muntjac („Muntiacinae gen et sp. indet.”) din Miocenul târziu din Creventille-2 (Spania) (Croitor, 2021). Căprioarele din genul *Lucentia* (*L. iberica* și *L. pierensis*) din Miocenul târziu al Peninsula Iberică (MN11) sunt ceva mai mari, dar mențin coarnele primitive cu două vârfuri cu o poziție

foarte înaltă de bifurcare (Azanza, 2000).

Următoarea etapă a evoluției capreolinelor caracterizată prin dezvoltarea coarnelor cu trei vârfuri, este reprezentată de genul *Procapreolus*, care cuprinde cea mai diversificată radiație evolutivă între genuri arhaici de capreoline și s-a dispersat până în regiunile de est ale Eurasiei (Croitor et al., 2020).

Etapa evoluției a capreolinelor cu coarnele cu trei raze este de fapt stadiul inițial pentru aproape toată diversitatea cunoscută a subfamiliei Capreolinae din Lumea Veche și Americile, inclusiv și genul *Alces*. Trecerea de la etapa evolutivă de coarne cu trei raze spre etapa mai evoluată este reprezentată de *Damacerus bessarabiae* care a dobândit o rază distală suplimentară. D. bessarabiae totuși încă menține trăsăturile primitive ale dentiției, cum ar fi al patrulea premolar inferior nemolarizat și pliul puternic de *Palaeomeryx* la molarii inferiori. Următoarea etapă de evoluție este reprezentată de *Metadicrocerus variabiilis*, care menține structura de bază a coarnelor cu trei vârfuri a capreolinelor, dar a dezvoltat mai multe bifurcări ale coarnelor sale palmate. Cel mai probabil că genul *Alces* a alcătuit o modalitate similară de a forma coarnele palmate cu mai multe raze (Bubenik, 1990).

Evoluția elanilor a mers pe calea transformării profunde a pedicolelor care fac parte de osul frontal: adaptația elanilor la spații deschișsi a produs unica printre cervide orientarea laterală a pedicolelor, care este deja prezentă la forma timpurie de elan pliocenic din Udunga, zona Trans-Baikal (Vislobokova și colab., 1995). Cele mai vechi rămășițe de *A. gallicus* sunt cunoscute din Villafranchianul Mijlociu din Navrukho (Tadjikistan) și Livenzovka (Zona Mării Azov din Rusia) (Vislobokova, 1986; Nikolsky și Titov, 2002). Azzaroli (1953), Heintz și Poplin (1980), Lister (1987), Breda și Marchetti (2005) și Nikolsky (2010) consideră elanii fosile eurasiatici ca cronospecii dintr-o singură linie filetică caracterizată prin creșterea treptată a dimensiunii corpului și scurtarea fasciculului de coarne. Însă, cum deja a fost demonstrat studiul formei neurocraniului, evoluția elanilor a fost mai complexă și a produs câteva linii evolutive. Deci, fiecare specie de elan din Pleistocenul Europei, cel mai probabil, reprezintă o ramură evolutivă aparte. Această este cazul lui *Alces gallicus*, care se caracterizează printr-o specializare extremă a coarnelor cu o anvergură până la patru metre cauzată de alungirea segmentelor bazale ale coarnelor. Unele caractere lui *A. gallicus* (pliul *Palaeomeryx*, P_3 nemolarizat, oasele nazale lungi) sunt încă primitive, totuși, neurocraniul relativ scurt sugerează că avem de-a face cu o formă de elan destul de avansată. Pajiștile fluviale din câmpiile deschise temperate ale Asiei reprezintă cele mai probabile ecosisteme în care a evoluat *A. gallicus*, ținând cont de dorma coarnelor, caput femuri rătungit ca la speciile silvestre, și forma degetelor care reprezintă o adaptație către condițiile mlăștinoase. P_3 nemolarizat de *Cervalces scotti*, forma endemică de elan din Pleistocenul superior și Holocenul al Americii de Nord poate fi privit ca o dovadă că această specie împreună cu *A. gallicus* fac parte din prima radiație evolutivă a elanilor care a avut loc înainde de procesul de molarizare a P_3 care a avut loc la

A. latifrons din Pleistocenul mediu. Cel mai probabl, *A. latifrons* a evoluat în Asia şi apoi a înlocuit *A. gallicus* ca urmare dispersiei spre vest în timpul Pleistocenului mijlociu timpuriu.

Originea lui *Rangifer* este legată şi de latitudinile mijlocii ale Siberiei. Descoperirea unui fragment de craniu frontoparietal de *Rangifer* sp. din Pleistocenul timpuriu al Isakovka-4 (Omsk, Rusia) datând din 2,1-1,8 Ma ne permite să privim Eurasia de Nord ca un posibil centru de origine a renilor (Bondarev et al., 2017). Exemplarul de la Isakovka-4 se caracterizează prin sutura frontoparietală tipică de ren şi neurocraniul relativ scurt şi lat, în timp ce pediculii, spre deosebire de renul modern, sunt înclinaţi înapoi şi aşezaţi paralel unul cu celălalt, demonstrând starea morfologică primitivă a cervidelor. Fauna şi flora asociate cu descoperire de la Isakovka-4 indică condiţii climatice destul de calde (Bondarev et al., 2017). Această forma archaică de ren a pătruns în America de Nord şi, cel mai probabil, a dispărut din Eurasia. Toţi renii cunoscuţi din Pleistocenul mijlociu şi tarziu din Eurasia se aseamănă cu forma avansată de *Rangifer* de tundră din America de Nord printr-o o formă specifică de coarne, cu distanţa scurtă dintre prima şi a doua raze bazale, ceea ce i-a permis lui Geist (1998) să presupună că toţi renii din Pleistocenul mijlociu şi târziu din Eurasia provin de la această formă avansată nord-americană. Potrivit lui Geist (1998), primul eveniment de imigrare a renilor de tip modern în Eurasia a avut loc în timpul glaciaţiei Riss. Diferenţa genetică dintre subspeciile moderne de tundră *R. tarandus tarandus* şi cea forestieră *R. tarandus fennicus* nu este la fel de mare ca diferenţa între reni de pădure şi de tundră din America de Nord. Conform analizei ADN mitocondrial, subspeciile moderne eurasiatice de ren s-au format foarte recent şi au o istorie evolutivă difiletică comună pe parcursul perioadei pleistocenice (Røed, 2005). Datele paleontologică nu contrazic datelor genetice: se pare că originea renului fosil cu dinţi relativ mici cunoscut sub numele de „*R. tarandus guettardi*" a avut loc în refugiul periglaciar relativ mic din vestul Eurasiei, în timp ce originea *R. tarandus constantini* cu dinţi relativ mai mari este legată de refugiul periglaciar mare din Beringia. În timpul ultimului maxim glaciar, *R. tarandus constantini* s-a dispersat spre vest şi s-a amestecat cu forme locale de reni europeni (Croitor, 2010). Rankama şi Ukkonen (2001) sugerează că Europa de Vest este zona de origine a renilor moderni de tundră. Spre deosebire de reprezentanşi fosili de *Rangifer*, subspeciile moderne de ren eurasiatic se caracterizează prin premolari şi molari relativ mici şi incisivi inferiori cu canini redusi care nu participă la culegerea hranei (renii moderni iau hrana cu buze) şi au o cavitate nazală mărită reprezentând o adaptare la respiraţie cu aer rece şi uscat (Flerov, 1952; Sokolov, 1959). Adaptările specifice ale *R. tarandus fennicus* la habitatele forestiere au evoluat după extinderea pădurilor în perioada postglaciară şi au un caracter secundar (Geist, 1998; Røed, 2005). Potrivit Rankama şi Ukkonen (2001), originea renului de pădure ar putea fi legată de refugiul împădurit din estul Europei. Această ipoteză îşi găseşte susţinerea în Alekseeva (1990), care a menţionat o descoperire a unui craniu fosil de ren din Tatarstan similar cu *R. tarandus fennicus* modern.

6.2. Dispersări și paleobiogeografia subfamiliei Cervinae în vestul Eurasiei

Geografia radiației evolutive a cervinelor este destul de compactă, centrată în partea de est a provinciei zoogeografice orientale și rămâne în general intactă până în prezent (Geist, 1998). Spre deosebire de subfamilia Capreolinae, care reprezintă o radiație evolutivă a cerbilor telemetacarpieni în latitudinile temperate ale Eurasiei de Vest, subfamilia Cervinae reprezintă o radiație evolutivă a cerbilor în condiții tropice destul de stabile. Partea de Est a provinciei Zoogeografice Orientale este zona cu cea mai mare diversificare a subfamiliei Cervinae și centrul ipotetic al radiației inițiale ale cerbilor plesiometacarpieni (Geist, 1998; Di Stefano și Petronio, 2002; Croitor, 2014).

Privirea de ansamblu asupra cervidelor Miocenului târziu din Eurasia de Vest demonstrează o absență remarcabilă a cerbilor din subfamilia Cervinae. Primii reprezentanți ai subfamiliei apar în faunele Pliocenului timpuriu din Europa de Est și aparțin la trei genuri diferite cu grade diferite de specializări evolutive: *Praeelaphus australorientalis*, *P. warthae*, *Metacervocerus pardinensis* și *Rucervus* (*Arvernoceros*) *ardei* (Croitor, 1997; Croitor; și Stefaniak, 2009). Aceste specii aparîin la radiaîa timpurie a subfamiliei Cervinae din Miocenul târziu al Aziei de Sud-Est, care și astăzi este reprezentată de *Axis axis* și *Rucervus duvaucelii* din Asia de Sud-Est (Pitra et al., 2004).

Rucervus a fost cea mai longevivă linie filogenetică de cerbi plesiometacarpieni din zona palearctică de vest. Cea mai veche înregistrare a lui *Rucervus* (*Arvernoceros*) provine din Pliocenul timpuriu din Weże-1, Polonia (Croitor și Stefaniak, 2009). Rămășițele lui *R*. (*Arvernoceros*) *ardei* sunt cunoscute din Pliocenul târziu al Franței, Spaniei și Moldovei (Heintz, 1970; Croitor, 2009). Stadiul evolutiv succesiv al acestei linii este reprezentat de *R. radulescui* din Pleistocenul timpuriu al României care a atins mărimea cerbului comun și *R. vrestchagini* din Pleistocenul timpuriu al Moldovei și Crimeei care a atins masa corpului cerbilor gigantici (Croitor, 2018).

Linia evolutivă *R*. (*Arvernoceros*) a supraviețuit în refugiul glaciar iberic până în Pleistocenul târziu ca formă endemică specializată *Haploidoceros mediterraneus*. Noile date privind morfologia coarnelor oferite de rămășițele de *H. mediterraneus* preluate din Cova del Rinoceront (Spania) confirmă că această specie aparține ramurei filogenetice de *Rucervus*. Această concluzie se bazează pe prezența razelor posterioare vestigiale/atavice ale coroanei pe cornul craniului CR-6189, dar și pe morfologia craniană are nu contrazice o astfel de relație filogenetică (Croitor et al., 2020). Morfologia dentară și forma pediculilor scurti și a porțiunii proximale a coarnelor confirmă probabil relația filetică directă dintre *H. mediterraneus* și așa-numitul „*Cervus elaphoides*" din situl Pleistocenului timpuriu Venta Micena (Spania). Micul accesoriu situat pe prima rază a cornului sau în zona de ramificare bazală la „*Cervus elaphoides*" din Venta Micena confirmă afinitatea acestuia cu *R. duvaucelii* modern și *R*. (*Arvernoceros*) *ardei* Villafranchian timpuriu. Spre deosebire de *R*. (*Arvernoceros*) *ardei*, cerbul de la Venta Micena se caracterizează prin absența cingulumului la molarii superiori și molarizarea mai avansată a premolarului P_4. Conform opiniei lui Lister (1990), cerbul de talie mică de la Venta Micena merită să fie descrisă ca o specie aparte.

Genul *Praeelaphus* deasemenea reprezintă o linie filogenetică a cerbilor plesiometacarpali care a apărut în Pliocenul timpuriu a Europei și a avut o istorie paleontologică descrul de lungă în zona palearctică de vest. La *Praeelaphus* aparțin câteva forme din diferite regiuni Eurasiei de vest care de deosebesc între ele alta prin mărimea corpului și unele detalii în morfologia coarnelor. Cerbii din genul *Praeelaphus* se caracterizează prin morfologia dentară destul de primitivă, însă lungimea relativă a neurocraniului este scurtă, iar coarnele cu patru vârfuri sunt destul de specializași cu porțiunea distală a coarnelor turtită și altele particularități morfologice. Forma osului bazoccipital la *Praeelaphus* ne sugerează că acest gen nu aparține la crupul filogenetic prezentat astăzi de cerb comun *Cervus elaphus* (Croitor, 2017). Două specii din Pliocenul timputiu al Europei de Est (*P. australorientalis* și *P. warthae*) reprezintă două dispersii diferite a acestui gen din estul Eurasiei. Celelalte forme de *Paeelaphus* din zona palearctică de est, inclusiv și *P. perrieri* din Pliocenul târziu din Europa de vest, reprezintă evoluția locală a speciei *P. warthae*. Ca și cerbii din linia filogenetică *Arvernoceros*, *Praeelaphus* au fost adaptați la clima caldă și au dispărut în mare parte a zonei paleactice de vest după primele faze glaciare a Pleistocenului timpuriu (Croitor, 2017). Reprezentanții al genului *Praeelaphus* din pleistocenul zonei palearctice de vest au supraviețuit în refugii climatice din Transcaucasia (Pleistocenul timputiu din Dmanisi, Georgia) și peninsula Italiană (Pleistocenul timpuriu din Olivola, Toscana). Conform unor particularități morfologice a coarnelor, în special forma turtită a cornului în zona ramificației, *Cervus* (*Euryceros*) *messinae* Pohlig, 1909 din Pleistocenul mediu Siciliei aparține la linia filogenetică *Praeelaphus*. Această specie endemică insulară se caracterizează prin masa corpului redusă, comparabilă cu sea a căprioarei moderne.

Cervus nestii din Pleistocenul timpuriu din Olivola, Valdarno superiore (Italia) și Dmanisi (Georgia) reprezintă radiația timpurie al genului *Cervus sensu stricto* și mărturisește răspândirea timpurie a acestui gen în zona palearctica de vest. *C. nestii* este caracterizat prin caractere morfologice esențiale a genului *Cervus* și, conform caracterelor morfologice craniene, are legătura mai strânsă cu *Cervus elaphus* decât cu *C. nippon* (Croitor, 2006). Spre deodebire de cerbul comun, *C. nestii* a fost o specie de talia corpului destul de mică (ca. 60 kg) și încă nu poseda raza a doua a cornului, care este caracteristică pentru *C. elaphus* și *C. canadensis*. Cerbul comun *C. elaphus* a apărut în zona palearctică de vest la începutul Pleistocenului mediu. Spre deosebire de forme moderne de cerb comun din Europa, subspecia din Pleistocenul mediu *C. elaphus acoronatus* este caracterizată prin coroana simplă în formă de bifurcație ca la *C. nestii* și subspeciile primitive moderne din Asia Centrală (*C. elaphus bactrianus*, *C. elaphus yarkandensis*). Evoluția locală a cerbului *C. elaphus acoronatus* în Europa a dat început la mai multe subspecii și forme pe parcursul Pleistocenului mediu și târziu. Această diversitate de forme este un rezultat combinarării schimbărulor climatice repetate și proceselor evolutive locale în refugiile glaciare vestice (Peninsula Iberică) și estice (Peninsula Italiană, Balcani și Anatolia). Peninsula Italiană este interesantă din

punct de vedere paleozoogeografic, deoarece a avut o legătură mai strînsă cu Peninsula Balcanică în timpul perioadelor glaciare și a acționat ca parte a refugiului glaciar balcanico-italian. Izolarea geografică a Peninsulei Italiene în timpul perioadelor interglaciare a cauzat izolarea genetică a populațiilor locale care a creat condițiile pentru evoluția locală a unor forme precum *C. elaphus rianensis* și *C. elaphus aretinus*. Wapiti *Cervus canadensis* a apărut în zona palearctică de vest pe parcursul Pleistocenului superior în contextul faunei periglaciare (Croitor și Obadă, 2018). Conform caracteristicelor ecologice și paleobiogeografice, *C. canadensis* poace fi considerată ca o specie vicariantă a cerbului comun *C. elaphus*. Wapiti a persistat in zona palearctică de vest până la Holocen în refugiumuri climatice din Peninsula Scandinavică și zona munților Alpi. Răcirea epizodică a climei pe parcursul Dryasului recent a prelungit existența cerbului canadian în Europa. Populația alpină a evoluat în forma endemică de wapiti cu coarne în formă de lopată *C. canadensis palmidactyloceros* care a fost destul de frecventă în Peinsula Italiană, precum și forma insulară de pe insula Capri *C. canadensis tyrrhenicus* (Croitor, 2020).

Triba Megalocerotini *sensu lato* (Vislobokova, 1990, 2013) în înțelegerea sa tradițională este un grup polifiletic bazat pe caracterele convergente care au apărut pe parcursul evoluției în familia Cervidae de mai multe ori: dimensiuni gigantice și coarnele cu lopată. Triba Megalocerotini Brookes, 1828 *sensu stricto* cu genurile *Megaloceros*, *Megaceroides, Praedama* și *Dama* reprezintă o grupă monofiletică, care s-a format în partea de vest a Eurasiei. Starea actuală a cunoștințelor nu ne permite să formulăm o diagnoză satisfăcătoare pentru acest grup de genuri care conțin forme extrem de specializate.

Pachiostoza mandibulară și craniană considerată ca un caracter diagnostic important al megacerinelor (Vislobokova, 1990, 2013) este un răspuns metabolic secundar la factorii exogeni, în primul rând sezonalitatea marcată pentru a acumula mineralele necesare pentru creșterea rapidă a coarnelor mari (Lister, 1994). Toate cervidele cade au dezvoltat oase pahiostotice aparțin subfamiliei Cervinae (genurile *Megaloceros*, *Megaceroides*, *Praedama* și *Sinomegaceros*) au evoluat în zonele periferice ale ariei de distribuție a acestei subfamilii cu scaderea sezonieră drastică a surselor de hrană (Croitor, 2016).

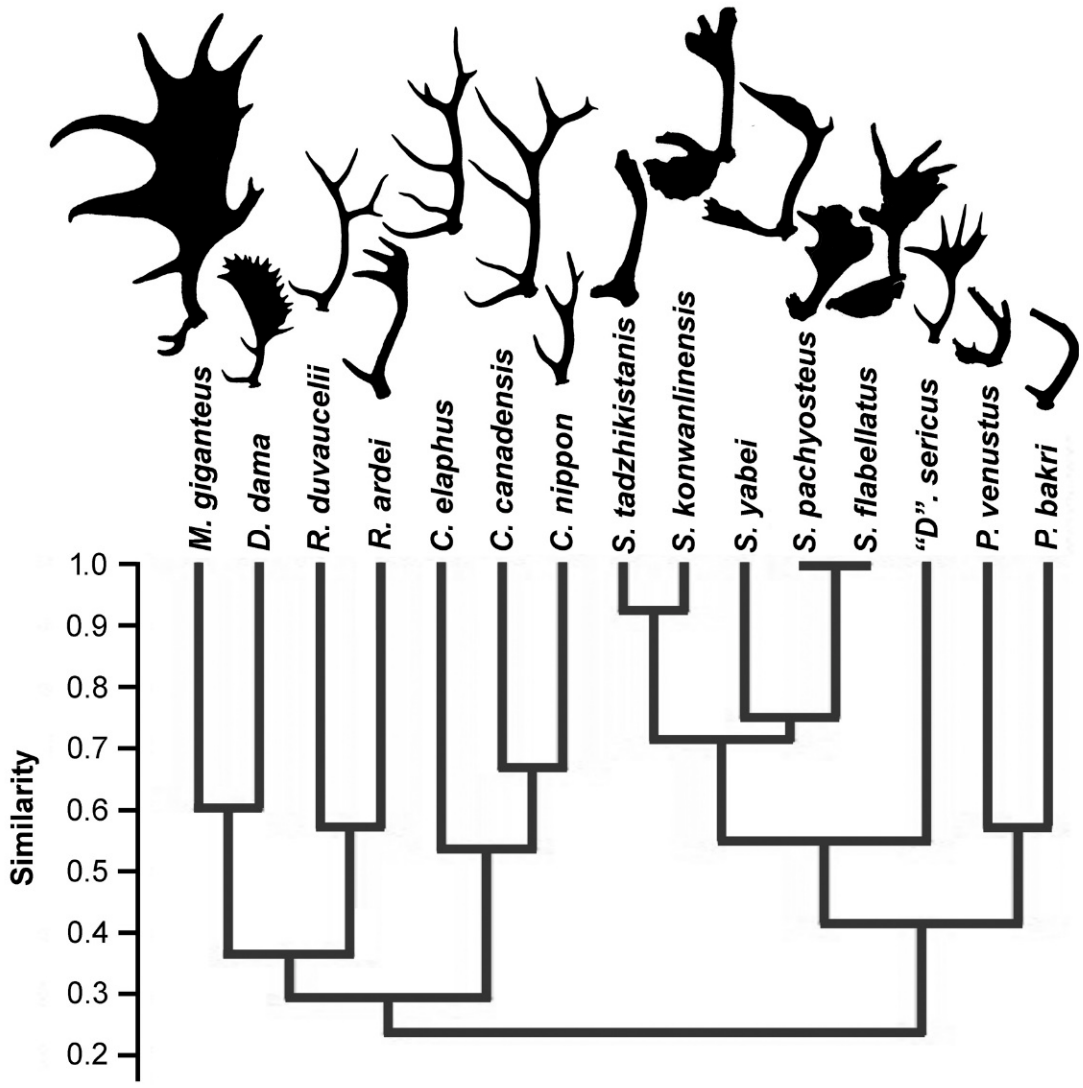


Fig. 4. Analiza cluster a caracterelor de diagnosticare a coarnelor a cerbilor de talie mare ("megaceride") și a unor specii selectate de cerbi moderni și dispăruți. Analiza ia în considerație și dezvoltarea pachiostozei la cerbi de talie mare (*Megaloceros*, *Sinomegaceros*). Corelația cofenetică este 0,8481

Conform opiniei mai multor autori, *Sinomegaceros* din estul Eurasiei are o relație filogenetică strânsă cu *Megaloceros* și pe baza acestei ipoteze ambele genuri sunt include in triba Megalocerotini (Vislobokova, 1990, 2013). Analiza multivariată a caracterilor morfologice de coarne plasează *Megaloceros giganteus* aproape de *Dama* și ambele specii sunt asociate cu genurile *Rucerus* și *Cervus* (Fig. 4). Spre deosebire de opinia larg acceptată conform căreia *Praesinomegaceros*, *Sinomegaceros*, *Megaloceros* și *Rucervus* (*Arvernoceros*) reprezintă un grup taxonomic natural de Megalocerotini (= Megacerini: Vislobokova, 1990, 2013; van der Made și Tong, 2008), analiza multivariată arată că linia filogenetică *Praesinomegaceros*/*Sinomegaceros* este morfologic destul de îndepărtată de *Megaloceros* şi *Rucervus* (*Arvernoceros*). Rezultatele obţinute indică, de asemenea, că pahiostoza craniană evoluată la *Megaloceros* şi *Sinomegaceros* reprezintă

paralelism evolutiv şi nu are o valoare taxonomică în acest caz.

Conform datelor obținute (Fig. 2, 3), originea ramurii filogenerice *Megaloceros-Praedama-Dama* este probabil legată de genul *Metacervocerus* care s-a dispersat din Asia de Sud-Est în Europa în timpul Pleistocenului timpuriu (Croitor, 2021). *Metacervocerus* a fost reprezentat în Pliocenul și Pleistocenul timpuriu al Eurasiei de mai multe specii cu coarne simple coarnele speciei moderne *Axis axis*. Unii reprezentanți ai genului se caracterizează prin caractere specifice care noi găsim la *M. giganteus*, cum ar fi *M. pardinensis*, care se caracterizează prin dezvoltarea cingulumului la molarii superiori, și *M. punjabiensis*, care păstrează forma primitivă alungită a neurograniului ca la *M. giganteus*. Originea liniei filogenetice care duce la *Megaloceros* este legată de habitatele împădurite semi-deschise din sud-vestul Siberiei și nordul Kazahstanului. Aceasta regiune reprezintă zona centrală a evoluției și distribuției geografice a cerbului gigantic. Genul *Praedama* reprezintă stadiu evolutiv anterior care s-a dispersat în Europa cu puțin timp înainte de la sfârșitul Villafranchianului. Reprezentanții timpurii ai genului *Praedama* posedă deja structura cornului tipică pentru *Megaloceros*, deși lopată cornului încă nu este dezvoltată, și arată o semnele slabe a pachiostozei mandibulare. *Praedama giulii* (Kahlke, 1997) de la sfârșitul Pleistocenului timpuriu al Germaniei se caracterizează prin metapodii foarte lungi care reprezintă o adaptație cursorială. Această specializare evolutivă a fost menținută la majoritatea formelor de cerb gigantic. În urma fluctuațiilor climatice din Pleistocen, *M. giganteus* s-a dispersat în mod repetat în Europa de Vest și a dat naștere formelor de pădure *M. giganteus antecedens*, *M. giganteus ruffii* și *M. giganteus megaceros*.

M. giganteus antecedens este cea mai timpurie formă de cerb gigantic din Europa cu coarne în formă de lopată și metapodiile alungite care se caracterizează adaptațiile la condiții silvatice. Cel mai probabil, adaptațiile la condiții ecologice de pădure au un caracter secundar ca rezultatul evoluției locale. Forma coarnelor la *M. giganteus antecedens* care se aseamănă superficial cu coarnele a lui *Sinomegaceros*, de fapt, provine din scurtarea semnificativă a coarnelor de forma tipică pentru *M. giganteus* și coalescența razelor mijlocii și posteriori cu palmația distală (Croitor, 2021). Înaintarea glaciațiilor în zona palearctică de vest a declanșat izolarea geografică a populațiilor de cerb gigantic in refugiile glaciare și răspândirea lor spre sud. Aceste factori au provocal procesele evolutive endemice care au dat naștere unor forme specializate precum *M. giganteus padanus* (Vialli, 1939) din Pleistocenul târziu al Italiei, *Megaloceros mugharensis* (di Stefano, 1996) din Pleistocenul mediu al Orientului Apropiat și *Megaceroides algericus* (Lydekker, 1890) din Pleistocenul târziu – Holocenul timpuriu al Africii de Nord. Genul *Megaloceros* reprezintă unul dintre puținele cazuri excepționale de colonizare a Africii de Nord de către cervide, posibil, datorită capacității sale fiziologice de a tolera scurta penurie sezonieră a aprovizionării cu hrană (Croitor, 2016). Plasticitatea evolutivă extremă a coarnelor de cerb gigantic respinge opiniile care au dominat în comunitatea științifică referitor la coarnele uriașe ale cerbului gigantic ca fiind o

supraspecializare dăunătoare care a cauzat dispariția *M. giganteus*. Extingerea cerbului gigantic este cel mai probabil legată de concurența cu rivalii ecologici puternici – *Alces alces* și *Equus ferus*.

Genul *Praemegaceros* din Pleistocenul timpuriu și mediu reprezintă o altă linie de cervine care care include câteva specii de talie mare. Praemegacero obscurus, cea mai veche specie a genului, a apărut în fauna din Dmanisi (Georgia) datată cu 1,81 milioane ani în urmă (Vekua și colab., 2010), sugerând originea sud-asiatică a speciei. Morfologia coarnelor al speciei *P. obscurus* (raza bazală puternică, unghiul foarte obtuz al primei ramificații) se aseamănă foarte mult cu *Panolia* din Dealurile Siwalik. De fapt, *P. obscurus* poate fi considerat ca forma gigantică de *Panolia* care a evoluat în condiții climatice moderate a zonei palearctice de vest. *P. obscurus* a persistat in Europa de Nord-Vest unde a fost găsit ultimul reprezentant continental a acestei liniei evolutive, *P. dawkinsi* din Pleistocenul mediu a insulelor Britanice. *P pliotarandoides* din Pleistocenul timputiu și *P. verticornis* din Pleistocenul mediu sunt strâns înrudite cu *P. obscurus*, însă, din punct de vedere morfologic, sunt mai îndepărtate de *Panolia*. Reprezentanții genului *Praemegaceros* au colonizat Creta, unde s-au format mai multe specii endemice insulare pitici din genul *Candiacervus*. *Candiacervus devosi* van der Geer, 2018 este forma insulară mai puțin specializată care păstrează particularitățile morfologice a coarnelor caracteristice și pentru *P. obscurus* și *P. verticornis*.

CONCLUZII GENERALE ȘI RECOMANDĂRI

Studiul taxonomic al cerbilor fosili de la Miocenul târziu până la Pleistocenul târziu din zona palearctică de vest a stabilit prezența a 27 de genuri și 78 de specii. Principalele caracteristici ale diversităţii taxonomice a cerbilor fosili din din zona cercetată sunt următoarele:

1) Cervidele din Miocen târziu din Eurasia de vest reprezentă radiația evolutivă timpurie a subfamiliei Capreolinae. Această radiație evolutivă a capreolinelor arhaici cuprinde diverse forme care se caracterizează prin diferite nivele de specializare evolutivă, ceea ce noi observăm astăzi în Azia de Sud-Est unde s-a păstrat practic intactă diversitatea radiației evolutive a subfamiliei Cervinae. Cerbii holometacarpali din Miocenul tărziu a Europei de fapt sunt reprezentanții arhaici a subfamiliei Capreolinae, iar numele de subfamilie Pliocervinae este un sinonim al subfamiliei Capreolinae. Genurile *Lucentia*, *Turiacemas*, *Pliocervus*, *Damacerus*, *Metadicrocerus* și *Pavlodaria* sunt incluse in subfamilia Capreolinae (Croitor, 2021). Printre caractere morfologice care caracterizează radiația evolutică timpurie a capreolinelor sunt planul general destul de conservativ de construcție a coarnelor, seriile premolarilor relativ lungi, molarizarea avansată a premolarului P_4 și pliul *Palaeomeryx* la molari inferiori.

2) Genul *Cervavitus* utilizat pentru a marca stadiu evolutiv tranzitoriu între cerbii primitivi și cervinele de tip modern este polifiletic și artificial. Analiza actelor de nomenclatură permite abandonarea a acestui nume de gen și demonstrează că *Cervavitus* este un sinonim junior al *Damacerus*, utilizarea căruiea este propusă în lucrarea dată. Formele europene incluse anterior in genul *Cervavitus* (*Damacerus bessarabiae* Khomenko, 1913 și *Metadicrocerus variabilis* [Khomenko, 1913]) aparțin radiației evolutive timpurii a subfamiei Capreolinae. Stadiul evolutiv timpuriu al stării morfologice telemetacarpiene caracteriztice pentru capreolinele este prezentat de *M. variabilis* din Miocenul târziu al Ucrainei. Formele de cervide din Asia incluse în genul *Cervavitus* nu aparțin subfamiliei Caprelinae și necesită un studiu taxonomic și sistematic aparte.

3) Numele de subfamilia Pliocervinae Symeonidis, 1974 este sinonim junior al subfamiliei Capreolinae Brookes, 1828. În mod corespunzător, triba Pliocervini Symeonidis, 1974, în cazul dacă acest taxon trebuie sa fie păstrat, ar trebui inclusă în subfamilia Capreolinae și restrânsă la genurile *Pliocervus* și *Pavlodaria*.

4) Majoritatea reprezentanților arhaici a subfamiliei Capreolinae au dispărut înainte de epoca Pliocenică. Originea genurilor moderne al capreolinelor din Eurasia (*Alces*, *Rangifer*, *Capreolus*, *Hydropotes*) este legată de zona palearctică de est.

5) Primii reprezentanți ai subfamiliei Cervinae s-au dispersat în vestul Eurasiei în timpul Pliocenului timpuriu. Cele mai timpurii reprezentate ale subfamilia Cervinae din Europa sunt înrudite cu genurile moderne *Axis* și *Rucervus* din tărâmul biogeografic oriental. Răspândirea speciilor subfamiliei Cervinae în vestul Eurasiei reprezintă un eveniment paleozoogeografic

important care a format caracterul modern al răspândirii zoogeografice a subfamiliilor de cervide din Eurasia. Multiple dispersii ale reprezentanților subfamielei Cervinae din estul Eurasiei pe parcursul Pleistocenului in combinație cu cicluri glaciare/interglaciare a provocat multiple procese evolutive locale în refugiile glaciare din sudul continentului inde s-au format speciile și genurile endemice de cerbi. *Haploidoceros mediterraneus* din Pleistocenul mediu al Sud-Estului Franței și Pleistocenului superior a Peninsulei Iberice precum și *Megaceroides algericus* din Pleistocenul superior al Africa de Nord sunt speciile endemice continentale cu cel mai înalt grad de specializare evolutivă. Diversitatea taxonomică a familiei Cervidae a atins nivelul maxim în Pleistocenul timpuriu și mijlociu.

6) Funcția principală a coarnelor de cerbi este comunicarea intraspecifică a masculilor în perioada nupțială (luptă, demonstrarea poziției ierarhice). Evoluția coarnelor este însă influențată de mai mulți factori care pot influența direct și indirect forma coarnelor și funcția lor de comunicare. Protecția și securitate deasemenea reprezintă funcții importante ale coarnelor. Aceste funcții ale coarnelor au devenit deosebit de importante la cerbi palearctici. Creșterea masei corporale la cerbi palearctici majorează probabilitatea fatalității luptelor ale masculelor și a altor consecințe negative. Acest pericol cauzat de creșterea masi corporale este compensat prin dezvoltarea razelor de protecție bazale (deseori dublate, bifurcate sau turtite) și a razei medie care este caracteristică numai pentru cerbi palearctici. Raza posterioară apare independent în mai multe taxoane de cerbi adaptați la condițiile paleogeografice deschise. Aceasta rază este o adaptație împotriva ectoparaziților care slăbesc masculii și le diminuează vigilența în timpul perioadei nupțiale (Croitor, 2020).

7) Cerbii de talie mică „de tip *Dama*" (incluse în genul *Pseudodama* Azzaroli, 1992) fac parte din diferite linii filogenetice și aparțin diferitelor genuri moderne și dispărute: *Cervus*, *Dama*, *Metacervocerus*, *Praeelaphus* (Croitor, 2006; Croitor și Robinson, 2020). Numele de gen *Pseudodama* este sinonim junior al genului *Cervus*.

8) Prima apariție a genurilor moderne *Cervus* și *Dama* este înregistrată în Pleistocenul timpuriu al zonei palearctice de vest (Croitor, 2006).

9) Analiza multivariată a caracterelelor diagnostice cranio-dentare confirmă relația filogenetică strânsă dintre *Megaloceros*, *Dama* și *Praedama*. Presupusa relație dintre *Megaloceros* și *Sinomegaceros* nu este confirmată de particularitățile morfologice ale coarnelor (Croitor, 2021; Croitor et al., 2021).

10) Triba Megalocerotini Brookes, 1828 (= Megacerini Viret, 1961) *sensu lato* este polifiletică și include forme de cervide care aparțin la trei ramuri filogenetice distincte: *Rucervus* (*Arvernoceros*) *ardei* care face parte din radiația evolutivă timpurie a cervinelor; *Megaloceros*, *Megaceroides*, și *Praedama* care impreună cu genul *Dama* formează o radiație filogenetică care a avut loc în partea de vest a Eurasiei (Megalocerotini *sensu stricto*); și genul *Praemegaceros* care este înrudit cu ramura filogenetică *Panolia eldii* - *Cervus elaphus*.

11) Dispariția majorității speciilor subfamiliei Cervinae din Pleistocenul din zona palearctică de vest în mai multe cazuri este predeterminată de oportunismul ecologic care stategie generală ecologică și evolutivă a familiei Cervidae. O astfel de strategie este foarte avantajoasă pentru colonizarea ecosistemelor noi și nestabile sub influența schimbărilor climatice, însă, cu toate acestea, speciile ecologic oportunistice sunt vulnerabile în condițiile competiției ecologice cu concurenți cu gradul de specializație ecologică și evolutivă mai înalt (inclusiv și cu reprezentanți ai familiei Cervidae).

12) Formele endemice de cerbi fosili de pe insulele mediteraneene au originea sistematică diversă și in unele cazuri datele morfologice ne permit stabilirea relațiilor filogenetice lor cu speciile continentale. *Praemegaceros cazioti* din Pleistocenul superior de pe insulele Corsica și Sardinia este legat filogenetic cu *P. solilhacus* din Pleistocenul mediu. Ambele specii sunt plasate in subgenul *Nesoleipoceros* Rădulescu și Samson, 1967. *Candiacervus devosi* din Pleistocenul Cretei se caracterizează prin caracterele morfologice a coarnelor care indică relația filogenetică directă cu *Praemegaceros obscurus* din Pleistocenul timpuriu sau *P. verticornis* din Pleistocenul mediu a Europei. *Cervus* (*Euryceros*) *messinae* din Pleistocenul mediu a Siciliei cel mai probabil este înrudit cu *Praeelaphus lyra* din Pliocenul Italiei.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

1. AZANZA, B. Los Cervidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno de las Cuencas del Duero, Tajo, Calatayud-Teruel y Levance. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 2000, nr. 8, pp. 1-376. ISSN 0214-2023.
2. AZANZA, B., MONTOYA, P. A new deer from the lower Turolian of Spain. *Journal of Paleontology*, 1995, 69(6), pp. 1163-1175. ISSN 0022-3360.
3. AZZAROLI, A. L'alce di Sénèze. *Palaeontographia Italica*, 1952, nr. 47, pp. 133-141
4. AZZAROLI, A. I cervi fossili della Toscana. *Palaeontographia Italica*, 1947, nr. 43, pp. 46-81.
5. AZZAROLI, A. The Deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 1953, nr. 2(1), pp. 3-96.
6. AZZAROLI, A. Il nanismo nei cervi insulari. *Palaeontographia Italica*, 1961, nr. 26, pp. 1-31.
7. AZZAROLI, A. A skull of the Giant Deer *Megaceros verticornis* from Eastern Tuscany. *Rendiconti Lincei, scienze fisiche e naturali Accademia dei Lincei*, 1976, nr. 61(6), pp. 485-487. ISSN 2037-4631.
8. AZZAROLI, A. Critical Remarks on some Giant Deer (genus *Megaceros* Owen) from the Pleistocene of Europe. *Palaeontographia Italica*, 1979, nr. 41, pp. 5-16. ISSN 0373-0972.
9. AZZAROLI, A. The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, 1992, nr.79, pp. 1-41. ISSN 0373-0972.
10. AZZAROLI, A., MAZZA, P. The cervid genus *Eucladoceros* in the early Pleistocene of Tuscany. *Palaeontographia Italica*, 1992a, nr. 79, pp. 43-100. ISSN 0373-0972.
11. AZZAROLI, A., MAZZA, P. On the possible origin of the Giant Deer of genus *Megaceroides*. *Rendiconti Lincei. Scienze fisiche e naturali*, 1992b, nr. 9(3), pp. 23-32. ISSN 2037-4631.
12. AZZAROLI, A., MAZZA, P. Large early Pleistocene deer from Pietrafitta lignite mine, Central Italy. *Palaeontographia Italica*, 1993, nr. 80, pp. 1-24. ISSN 0373-0972.
13. BROOKE, V. On the Classification of the Cervidae with the synopsis of the existing Species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1878, nr. 46(1), pp. 883-928.
14. BONDAREV, AA., TESAKOV, AS. SIMAKOVA, AN., DOROGOV, AL. 2017. Reindeer (*Rangifer*) from Early Pleistocene of the South of Western Siberia. In: BOGDANOVA, TN. et al. eds. *Integrative Palaeontology: Development Prospects for Geological Objectives, Material of the LXIII Session of the Palaeontological Society (April, 3-7, 1917, Sankt-Peterburg)*, pp. 173-175 (in Russian). ISBN 978-5-904247-99-7.

15. BOESKOROV, GG. *The systematics and origin of the modern moose*. Novosibirsk: Nauka, 2001. 120 p. (in Russian). ISBN 5-02-030441-7.
16. BROOKE, V. On the Classification of the Cervidae with the synopsis of the existing Species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1878, nr. 46(1), pp. 883-928.
17. BUBENIK, AB. Epigenetical, Morphological, Physiological, and Behavioral Aspects of Evolution of Horns, Pronghorns, and Antlers. In: BUBENIK, GA., BUBENIK, AB. Eds. *Horns, Pronghorns, and Antlers*. New York: Springer-Verlag, 1990. 3-113 p. ISBN: 978-1-4613-8966-8
18. CZYŻEWSKA, T. Deer from Węże and their relationship with the Pliocene and Recent Eurasiatic Cervidae. *Acta Palaeontologica Polonica*, 1968, nr. 8(4), pp. 537-593.
19. DI STEFANO, G. The mesopotamian fallow deer (*Dama*, Artiodactyla) in the Middle East Pleistocene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 1996, nr. 199(3), pp. 295-322. ISSN 0077-7749.
20. DI STEFANO, G., PETRONIO, C. Origin of and relationships among the *Dama*-like cervids in Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 1998, nr. 207(1), pp. 37-55. ISSN 0077-7749.
21. DI STEFANO, G., PETRONIO, C. Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (Artiodactyla, Mammalia). *Geologica Romana*, 2002, nr. 36, pp. 311-334. ISSN 0435-3927FLEROV, KK. Musk deer and deer. In: Novikov, GA., ed. The Fauna of USSR. Mammals 1(2), Moscow-Leningrad: Academy of Sciences of USSR, 1952, 256 p. (in Russian).
22. FLEROV, KK. A new Paleolithic reindeer from Siberia. Journal of Mammology, 1934, nr. 15(3), pp. 239-240.
23. FLEROV, KK. Musk deer and deer. In: Novikov, GA., ed. The Fauna of USSR. Mammals 1(2), Moscow-Leningrad: Academy of Sciences of USSR, 1952, 256 p. (in Russian).
24. HASSANIN, A., DELSUC, F., ROPIQUET, A., HAMMER, C., VAN VUUREN, B. J., MATTHEE, C., RUIZ-GARCIA, M., CATZEFLIS, F., ARESKOUG, V., NGUYEN, T. T., COULOUX, A. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *Comptes Rendus Biologies*, 2012, nr. 335, pp. 32-50. ISSN 1631-0691.
25. HEINTZ, E. Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle. Série C, Sciences de la terre,* 1970, nr. 22(1), pp. 1-303, Figures et tableaux (2), pp. 1-206. ISSN 1243-4442.
26. GEIST, V. *Deer of the World: Their Evolution, Behaviour, and Ecology*. Mechanicsburg (PA): Stackpole Books, 1998, 421 p. ISBN: 0811704963, 9780811704960.

27. KAHLKE, HD.. *Die Cervidenreste aus den Altpleistozanen Ilmkiesen von Süßenborn bei Weimar*. Berlin: Akademie Verlag, 1956. 62 p.
28. KAHLKE, HD. Die Cerviden-reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meningen (Thüringen), Teil 1. *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, 1997, nr. 40(1), pp. 181-275. ISSN 0171-1474.
29. KHOMENKO, I. Meotian fauna of v. Tarakliya of Bendery district. 1. The ancestors of modern and fossil Cervinae. 2. Giraffidae and Cavicornia. *Annuaire géologique et minéralogique de la Russie*, 1913, nr. 15, pp. 107–132 (in Russian).
30. KÖHLER, M. Skeleton and Habitat of recent and fossil Ruminants. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 1993, nr. 25, pp. 1-88. ISSN 0177-0950.
31. KOLFSCHOTEN, T. VAN, VAN DER JAGT, I., BEEREN, Z., ARGITI, V., VAN DER LEIJE, J., VAN ESSEN, H., BUSSCHERS, F. S., STOEL, P., VAN DER PLICHT, H.. A remarkable collection of Late Pleistocene reindeer (*Rangifer tarandus*) remains from Woerden (The Netherlands). *Quaternary International*, 2011, nr. 238, pp. 4-11. ISSN 1040-6182.
32. KOROTKEVICH, EL. *Late Neogene Deer of the North Blak Sea Area*. Kiev: Naukova Dumka, 1970. 175 p. (in Russian).
33. PFEIFFER, T. Die fossilen Damhirsche von Neumark Nord (Sachsen-Anhalt) – *D. dama geiselana* n. ssp. Eiszeitalter und Gegenwart, 1998, nr. 48, pp. 72-86. ISSN 0424-7116.
34. PFEIFFER, T. Die Stellung von *Dama* (Cervidae, Mammalia) im System plesiometacarpaler Hirsche des Pleistozäns - Phylogenetische Rekonstruktion - Metrische Analyse. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 1999, nr. 211, pp. 1–218. ISSN 0341-4116.
35. PFEIFFER, T. The first complete skeleton of *Megaloceros verticornis* (Dawkins, 1868) Cervidae, Mammalia, from Bilshausen (Lower Saxony, Germany): description and phylogenetic implications. *Mitteilungen des Museums für Naturkunde in Berlin*, *Geowissenschaftliche Reihe*, 2002, nr. 5, pp. 289-308. ISSN 1435-1935.
36. STEFANIAK, K. 2015. *Neogene and Quaternary Cervidae from Poland*. Krakow: Institute of Systematics and Evolution of Animals Polish Academy of Sciences, 204 p. ISBN 9788361358640.
37. VISLOBOKOVA, IA. The fossil deer of Eurasia. *Transactions of Paleontological Institute*, 1990, nr. 240, pp. 1-208 (in Russian). ISBN 5-02-004695-7.

LISTA PUBLICAȚIILOR AUTORULUI PE TEMA TEZEI

1. CROITOR, R. *Plio-Pleistocene Deer of Western Palearctic: Taxonomy, Systematics, Phylogeny*. Chişinău: „Elan Poligraf", 2018, 140 p. ISBN 978-9975-66-609-1.

2. КРОЙТОР, Р. Животноводство и охота. Использование костных остатков в хозяйственной деятельности. În *От бронзы к железу: хозяйство жителей Инкерманской долины (по материалам исследований поселений Уч-Баш и Сахарная Головка).* Киев: Институт Археологии Национальной Академии Наук Украины, 2016, с. 191-222. ISBN 978-966-02-7802-8.

3. CROITOR, R. On Systematic Position of "moldavian sambar deer" from the Pliocene of Moldova. *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana*, 1999. vol. 38, nr. 1, pp. 87-96. ISSN 0375-7633, Impact Factor – 0.912.

4. CROITOR, R., Taxonomy and systematics of large-sized deer of the genus *Praemegaceros* Portis, 1920 (Cervidae, Mammalia). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 2006, vol. 256, pp. 91-116. ISSN 0341-4116. Impact Factor – 0.34.

5. CROITOR, R. Systematical position and paleoecology of the endemic deer *Megaceroides algericus* Lydekker, 1890 (Cervidae, Mammalia) from the late Pleistocene-early Holocene of North Africa. *Geobios*, 2016, vol. 49, nr. 4, pp. 265-283. ISSN: 0016-6995. Impact Factor – 1.211.

6. CROITOR, R. Description of a new deer species (Cervidae, Mammalia) from the Early Pliocene of Eastern Europe, with a review of early dispersals and palaeobiogeography of the subfamily Cervinae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 2017, vol. 283, nr. 1, pp. 85-108. ISSN 0077-7749. Impact Factor – 0.981.

7. CROITOR, R. Paleobiogeography of early human dispersal in western Eurasia: Preliminary results. *Comptes Rendus Palevol*, 2018, vol. 17, nr. 4-5, pp. 276-286. ISSN: 1631-0683. Impact Factor – 1.818.

8. CROITOR, R. Paleobiology as a clue for Paleolithic taphonomy: the case of reindeer hunting in Moldova. *Quaternaire*, 2018, vol. 29, nr. 1, pp. 81-86. ISSN: 1965-0795. Impact Factor – 0.614.

9. CROITOR, R. A new form of wapiti *Cervus canadensis* Erxleben, 1777 (Cervidae, Mammalia) from the Late Pleistocene of France. *Palaeoworld*, 2020, vol. 29, nr. 4, pp. 789-806. ISSN: 1871-174X. Impact Factor – 1.841.

10. CROITOR, R. Early Evolutionary Radiation and Diversity of the Old World Telemetacarpal Deer (Capreolinae, Cervidae, Mammalia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 2021, vol. 300, nr. 1, 33-67. ISSN 0077-7749. Impact Factor – 0.981.

11. CROITOR, R., BONIFAY, M.-F., BRUGAL, J.-Ph. Systematic revision of the endemic deer *Haploidoceros* n. gen. *mediterraneus* (Bonifay, 1967) (Mammalia, Cervidae) from the Middle Pleistocene of Southern France. *Paläontologische Zeitschrift*, 2008, vol. 82, nr. 3, pp. 325-346. ISSN: 0031-0220. Impact Factor – 0.698.

12. CROITOR, R., BRUGAL, J.-Ph. New insights concerning Early Pleistocene cervids and bovids in Europe: dispersal and correlation. *Courrier Forschungsinstitut Senckenberg*, 2007, vol. 259, pp. 47-59. ISSN 0341-4116. Impact Factor – 0.34.

13. CROITOR, R., COJOCARU, I. An Antlered Skull of a Subfossil Red Deer, *Cervus elaphus* L., 1758 (Mammalia: Cervidae), from Eastern Romania. *Acta zoologica bulgarica*, 2016, vol. 68, nr. 3, pp. 407-414. ISSN: 0324-0770. Impact Factor – 0.413.

14. CROITOR, R., KOSTOPOULOS, D.S. On the Systematic Position of the Large-Sized Deer from Apollonia, Early Pleistocene, Greece. *Palaeontologische Zeitschrift*, 2004, vol. 78, nr. 1, pp. 137-159. ISSN: 0031-0220. Impact Factor – 0.698.

15. CROITOR, R., OBADA, Th. On the presence of Late Pleistocene wapiti, *Cervus canadensis* Erxleben, 1777 (Cervidae, Mammalia) in the Palaeolithic site Climăuți II (Moldova). *Contributions to Zoology*, 2018, vol. 86, nr. 4, pp. 273-296. ISSN: 1383-4517. Impact Factor – 2.139.

16. CROITOR, R., POPESCU, A. Large-sized ruminants from the Early Pleistocene of Leu (Oltenia, Romania) with remarks on biogeographical aspects of the "*Pachycrocuta* event". *Neues*

Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen, 2011, vol .261, nr. 3, pp. 353-371. ISSN 0077-7749. Impact Factor – 0.778.

17. CROITOR, R., ROBINSON, C. A revision of "*Cervus*" *punjabiensis* Brown, 1926 (Cervidae, Mammalia) from the Upper Siwaliks of Chandigarh, India. *Quaternary International*, 2020, vol. 550, pp. 147-158. ISSN: 1040-6182. Impact Factor – 2.199.

18. CROITOR, R., SANZ, M., DAURA, J., Deer remains from the Middle Pleistocene site of Gruta da Aroeira (Portugal): Iberian faunal endemism and implications for hominin paleobiogeography. *Quaternary Science Reviews*, 2019, vol. 225, p. 106022. ISSN: 0277-3791, Impact Factor – 4.641.

19. CROITOR, R., SANZ, M., DAURA, J. The endemic deer *Haploidoceros mediterraneus* (Bonifay) (Cervidae, Mammalia) from the Late Pleistocene of Cova del Rinoceront (Iberian Peninsula): origin, ecomorphology, and paleobiology. *Historical Biology*, 2020, vol. 32, nr. 3, pp. 409-427. ISSN: 0891-2963, Impact Factor – 1.489.

20. CROITOR, R., STEFANIAK, K. Early Pliocene deer of Central and Eastern European regions and inferred phylogenetic relationships. *Palaeontographica A*, 2009, vol. 287, pp. 1-39. ISSN 0375-0442. Impact Factor – 1.294.

21. CROITOR, R., STEFANIAK, K., PAWŁOWSKA, K., RIDUSH, B., WOJTAL, P., STACH, M. Giant deer *Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1799 (Cervidae, Mammalia) from Palaeolithic of Eastern Europe. *Quaternary International*, 2014, vol. 326-327, pp. 91-104. ISSN: 1040-6182. Impact Factor – 2.199.

22. CROITOR, R., ZAKHAROV, D., MARARESKUL, V. Deer from the Early Pliocene Prioziornoe, Kuchurgan River Valley (Moldova, Eastern Europe). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 2020, vol. 297, nr. 3, 1-43. ISSN 0077-7749. Impact Factor – 0.981.

23. ABBAZZI, L., CROITOR, R. *Eostyloceros cf. pidoplitschkoi* Korotkevitsch 1964 (Cervidae, Muntiacinae): new element in the Neogene mammal assemblage of Lower Valdarno (Tuscany, Central Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 2003, vol. 109, nr. 3, pp. 575-580. ISSN: 0035-6883. Impact Factor – 1.232.

24. BUGAL, J.-Ph., CROITOR, R., Evolution, Ecology, and Biochronology of Herbivore Associations in Europe during the Last 3 Million Years. *Quaternaire*, 2007, vol. 18, nr. 2, pp. 129-152. ISSN: 1965-0795. Impact Factor – 0.614.

25. CURRAN, S., TERHUNE, C., CROITOR, R., DRĂGUŞIN, V., FOX, D.L., GARRET, N., IRONSIDE, L.B., PETCULESCU, A., POBINER, B., ROBINSON, C., ROBU, M. Multiproxy paleoenvironmental reconstruction of Early Pleistocene sites from the Olteţ River Valley of Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2021, vol. 574, p. 110445. ISSN: 0031-0182. Impact Factor – 2.833.

26. KAISER, Th., CROITOR, R., Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceyssaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas*, 2004, vol. 26, nr. 4, pp. 661-674. ISSN: 1280-9659. Impact Factor – 1.304.

27. ROOK, L., CROITOR, R., DELFINO, M., FERRETTI, M. P., GALLAI, G., PAVIA, M. The Upper Valdarno Plio-Pleistocene vertebrate record: an historical overview, with notes on palaeobiology and stratigraphic significance of some important taxa. *Italian Journal of Geosciences*, 2013, vol. 132, nr. 1, pp. 104-125. ISSN: 2038-1719. Impact Factor – 1.694.

28. TERHUNE, C. E., CURRAN, S., CROITOR, R., DRĂGUŞIN, V., GAUDIN, T., PETCULESCU, A., ROBINSON, C., ROBU, M., WERDELIN, L. Early Pleistocene fauna of the Olteţ River Valley of Romania: Biochronological and biogeographic implications. *Quaternary International*, 2020, vol. 553, pp. 14-33. ISSN:1040-6182. Impact Factor – 2.199.

29. CROITOR, R. Early Pleistocene small-sized deer of Europe. *Hellenic Journal of Geosciences*, 2006, vol. 41, pp. 89-117. ISSN: 1105-0004.

30. CROITOR, R. Giant deer *Megaloceros giganteus* (Cervidae, Mammalia) from Late Pleistocene of Moldova. *Oltenia. Studiile şi comunicări. Ştiinţele Naturii*, 2008, vol. 24, pp. 262-266. ISSN 1454-6914.

31. CROITOR, R. Systematical Position and Evolution of the Genus *Arvernoceros* (Cervidae, Mammalia) from Plio-Pleistocene of Eurasia. *Oltenia. Studiile şi comunicări. Ştiinţele Naturii*, 2009, vol. 25, pp. 375-382. ISSN 1454-6914.

32. CROITOR, R. Preliminary data on reindeer fossils from the Paleolithic site Raşcov-8 (Eastern Moldova) with remarks on systematics and evolution of Upper Pleistocene reindeer. *Oltenia. Studiile şi comunicări. Ştiinţele Naturii*, 2010, vol. 26, pp. 323-330. ISSN 1454-6914.

33. CROITOR, R. A skull of *Praemegaceros pliotarandoides* (Cervidae, Mammalia) from the Taman peninsula (South-West Russia). *Acta Palaeontologica Romaniae*, 2011, vol. 7, pp. 113-121. ISSN 1842-371x.

34. CROITOR, R. Lower Pleistocene ruminants from Monte Riccio (Tarquinia, Italy). Oltenia. *Studiile şi comunicări. Ştiinţele Naturii*, 2012, vol. 28, nr. 1, pp. 221-226. ISSN 1454-6914.

35. CROITOR, R. Deer from Late Miocene to Pleistocene of Western Palearctic: matching fossil record and molecular phylogeny data. *Zitteliana B, Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung fur Palaontologie und Geologie*, 2014, vol. 32, pp. 115-153. ISSN 1612-4138.

36. CROITOR, R. A Description of Two New Species of the Genus *Rucervus* (Cervidae, Mammalia) from the Early Pleistocene of Southeast Europe, with Comments on Hominin and South Asian Ruminants Dispersals. *Quaternary*, 2018, vol. 1, nr. 2, 17 p. doi: 10.3390/ quat1020017. EISSN 2571-550X.

37. CROITOR, R. Taxonomy, Systematics and Evolution of Giant Deer *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) (Cervidae, Mammalia) from the Pleistocene of Eurasia. *Quaternary*, 2021, vol. 4, nr. 4, 36 p. doi: 10.3390/quat4040036. EISSN 2571-550X.

38. CROITOR, R., BONIFAY, M.-F. Etude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inferieur de Ceyssaguet (Haut-Loire). *Paléo*, 2001, vol. 13, pp. 129-144. ISSN: 2101-0420.

39. CROITOR, R., BONIFAY, M.-F., BONIFAY, E. Origin and evolution of the late Pleistocene island deer *Praemegaceros* (*Nesoleipoceros*) *cazioti* (Depéret) from Corsica and Sardinia. *Bulletin du Musée d'anthropologie préhistorique de Monaco*, 2006, vol. 46, pp. 35-68. ISSN 0544-7631.

40. CROITOR, R., COVALENCO, S. Mammal fauna from Upper Paleolithic site of Raşcov-8 (Moldova). *Oltenia. Studiile şi comunicării. Ştiinţele naturii*, 2011, vol. 27, nr. 1, pp. 231-238, ISSN 1454-6914.

41. ABBAZZI, L., CROITOR, R., DAVID, A., *Megaceroides obscurus* (Azzaroli, 1953) from early Pleistocene sites of Eastern Moldova. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1999, vol. 42, nr. 3, pp. 377-392. ISSN 2299-6060.

ANNOTATION

CROITOR Roman "Deer from Late Miocene to Pleistocene of the Western Palearctic: systematics, phylogeny and evolution". Thesis of doctor habilitate in biological sciences, Chisinau, 2023.

Thesis structure: introduction, six chapters, general conclusions and recommendations,. The main text spans 210 pages and is supported by 458 bibliographic sources, 2 annexes, 45 figures, 7 tables. The obtained results have been published in 70 scientific works.

Keywords: mammals, deer, Late Miocene, Pliocene, Pleistocene, taxonomy, systematics, evolution, phylogeny, paleobiogeography.

Aim: Revise the taxonomy of fossil deer from the Late Miocene to the Late Pleistocene in the Western Palearctic to uncover phylogenetic relationships between fossil and modern cervids, explore their evolutionary and ecological diversification.

Research target interests: revision of taxonomy, systematics, phylogeny and evolution of fossil deer during the geological epoch from the Late Miocene to the end of the Pleistocene in the western Palaearctic; the taxonomic study based on revision of type material and the analysis of individual and evolutionary variability of cervids that permitted the verification of diagnoses of species and genera, the study of phylogenetic relationships of cervids, the identification of cervid evolutionary mechanisms, and the revealing of paleobiogeographic scenarios explaining the diversity of fossil cervids of western Palearctic in the past.

Scientific novelty and originality: the thesis proposes the first comprehensive taxonomic revision of fossil deer from Late Miocene to Late Pleistocene from western Palearctic zone based on the direct study of fossil material from the almost entire area of the western Palearctic (23 paleontological collections from 12 countries). Two genera, three species, and one subspecies described by the author. The study proposes the new phylogenetic model of crown deer (subfamilies Cervinae and Capreolinae) that reveals the phylogenetic relationships of fossil deer with previously uncertain phylogenetic position. The study for the first time applied evaluation of taxonomic significance of craniodental characters in cervids using the molecular genetic data and applied the obtained data in supervised hierarchical clustering in order to find the systematic position of fossil species among modern cervids.

The main results obtained: The work includes taxonomic study of 27 genera and 78 species and forms of fossil deer. The new phylogenetic model of crown deer of the family Cervidae is proposed. The systematic position and evolutionary significance of some previously poorly known species and taxonomic groups of higher grade are revealed; the phylogenetic relationships between modern deer and extinct forms are demonstrated; the mechanisms and principles of deer evolution and diversification are described. Two new genera and three new species, as well as one subspecies of fossil deer are described. Also, other potentially new taxa at genus and species level are indicated.

Theoretical significance: the proposed comprehensive model of the evolution and phylogenetic relationships of the deer family in the western Palaearctic during the last ca. 10 million years fills the gaps in taxonomy and systematics between fossil and modern deer, explain their evlutionary ratiation in paleobiogeographic context.

The application value: The obtained results confirmed by the 70 high-quality scientific publications, explain the biodiversity and zoogeographic distribution of modern deer, reir responces to the climate change, the evolutionary history of endangered species that allow to build correctly the strategy of deer biodiversity protection.

Implementation of scientific results: the deer family is recommended as a reliable proxy for biostratigraphic and geochronological studies, as well as paleobiogeographic and paleoecological reconstructions. The results also allow us to evaluate the scientific, cultural and educational significance of the paleontological collections of the Republic of Moldova, as well as of the natural history collections from other countries of the European continent.

ADNOTARE

CROITOR Roman „Cerbii din Miocenul Târziu - Pleistocenul Palearcticului de Vest: sistematică, filogenie și evoluție”, teză de doctor habilitat în științe biologice, Chișinău, 2022.

Structura tezei: introdicere, șase capitole, concluzii generale și recomandări, bibliografia din 458 de titluri, 2 anexe, 210 de pagini de text de bază, 45 de figuri, 7 tabele. Rezultatele obținute sunt publicate în 70 de lucrări științifice.

Cuvintele-cheie: Mammalia, Cervidae, Miocen târziu, Pliocen, Pleistocen, taxonomie, sistematică, evoluție, filogenie, paleobiogeografie.

Scopul lucrării: Revizuirea taxonomică ale cerbilor din Miocenul Târziu până în Pleistocenul Târziu în Palaearcticul de vest pentru a dezvălui relațiile filogenetice dintre reprezentanții fosili și moderni ai familiei Cervidae, explorarea diversificării lor evolutive și paleoecologice.

Obiectivele cercetării: revizuirea taxonomiei, sistematicii, filogeniei și evoluției cerbilor fosili în perioada geologică cuprinsă între Miocenul Târziu și sfârșitul Pleistocenului în regiunea Palaearctică de vest; studiul taxonomic bazat pe revizuirea materialelor tip și analiza variației individuale și evolutive a cervidelor, care a permis verificarea diagnosticelor speciilor și genurilor, studiul relațiilor filogenetice ale cervidelor, identificarea mecanismelor evolutive ale cervidelor și dezvăluirea scenariilor paleobiogeografice care explică diversitatea cervidelor fosile din Palaearcticul de vest în trecut..

Noutatea științifică și originalitatea lucrării: Teza propune prima revizuire taxonomică exhaustivă a cerbilor fosili din Miocenul Târziu până în Pleistocenul Târziu din zona Palaearctică de vest, bazată pe studiul direct al materialului fosil din aproape întreaga zonă a Palaearcticului de vest (23 de colecții paleontologice din 12 țări). Sunt descrise două genuri, trei specii și o subspecie. Studiul propune un nou model filogenetic pentru cerbii de tip modern (Cervinae și Capreolinae), care dezvăluie relațiile filogenetice ale cerbilor fosili cu poziția filogenetică anterior incertă. Pentru prima dată, studiul a aplicat evaluarea semnificației taxonomice a caracterelor craniodentale la cervide folosind datele genetice moleculare și a aplicat datele obținute în clusterizarea ierarhică supervizată pentru a găsi poziția sistematică a speciilor fosile printre cervidele moderne.

Rezultate principiale: Lucrarea include un studiu taxonomic al 27 de genuri și 78 de specii și forme de cerbi fosili. Este propus noul model filogenetic al cerbilor de tip modern din familia Cervidae. Este dezvăluită poziția sistematică și semnificația evolutivă a unor specii și grupuri taxonomice de grad înalt anterior puțin cunoscute; sunt demonstrate relațiile filogenetice dintre cerbii moderni și formele fosile; sunt descrise mecanismele și principiile evoluției și diversificării taxonomice ale cerbilor. Sunt descrise două genuri noi și trei specii noi, precum și o subspecie de cerbi fosili. De asemenea, sunt indicate și alte taxoane potențial noi la nivel de gen și specie.

Semnificație teoretică: modelul comprehensiv propus al evoluției și relațiilor filogenetice ale familiei cerbilor în Palaearcticul de vest, în ultimii aproximativ 10 milioane de ani, completează lacunele în taxonomie și sistematică dintre cerbii fosili și cei moderni, explicând diversificarea lor evolutivă în contextul paleobiogeografic.

Valoarea aplicativă: rezultatele obținute, confirmate de cele 70 de publicații științifice de înaltă calitate, explică biodiversitatea și distribuția zoogeografică a cerbilor moderni, răspunsurile lor la schimbările climatice, istoria evolutivă a speciilor în pericol de dispariție, ceea ce permite construirea corectă a strategiei de protecție a biodiversității cerbilor.

Implementarea rezultatelor științifice: Implementarea rezultatelor științifice: familia cerbilor este recomandată ca o resursă solidă pentru studiile biostratigrafice și geocronologice, precum și pentru reconstrucțiile paleobiogeografice și paleoecologice.. Rezultatele ne permit, de asemenea, să evaluăm importanța științifică, culturală și educațională a colecțiilor paleontologice din Republica Moldova, precum și a colecțiilor de istorie naturală din alte țări ale continentului european.

АННОТАЦИЯ

КРОЙТОР Роман «Олени от позднего миоцена до плейстоцена запада палеарктики: систематика, филогения и эволюция», лиссертация доктора хабилитата, Кишинёв, 2022.

Структура диссертации: введение, 6 глав, общие выводы и рекоммендации, библиография включающая 458 источников, 2 приложения, 210 страниц основного текста, 45 иллюстраций, 7 таблиц. Полученные результаты опубликованы в 70 научных работах..

Ключевые слова: млекопитающие, олени, поздний миоцен, плиоцен, плейстоцен, таксономия, систематика, эволюция, филогения, палеобиогеография.

Цель работы: таксономия ископаемых оленей с позднего миоцена по поздний плейстоцен западной палеарктики с целью раскрыть филогенетические связи между ископаемыми и современными оленями, их эволюционное и экологическое разнообразие.

Задачи: пересмотр таксономии, систематики, филогении и эволюции ископаемых оленей с позднего миоцена до конца плейстоцена западной палеарктики; таксономическое исследование на основе пересмотра типового материала и анализа индивидуальной и эволюционной изменчивости оленей, с целью уточнить диагнозы видов и родов, изучить филогенетические отношения оленей, выявить механизмы их эволюции и раскрывать палеобиогеографические сценарии, объясняющие разнообразие ископаемых оленей западной палеарктики в прошлом..

Научная новизна и оригинальность: в данной диссертации впервые предлагается глубокий пересмотр таксономии ископаемых оленей с позднего миоцена по поздний плейстоцен западной палеарктики на основе прямого изучения ископаемого материала практически со всей территории западной палеарктики (23 палеонтологические коллекции из 12 стран). Автором были описаны два рода, три вида и одна подвид. Исследование предлагает новую филогенетическую модель оленей, раскрывющую филогенетические связи ископаемых форм с неясным систематическим положением. Впервые была применена оценка таксономической значимости краниодентальных признаков с привлечением молекулярно-генетических данных. Отобранные признаки были использованы для определения положения ископаемых видов среди современных оленей.

Основные результаты: проведено таксономическое исследование 27 родов и 78 видов и форм ископаемых оленей. Предложена новая филогенетическая модель семейства оленевых. Раскрыто систематическое положение и эволюционное значение некоторых ранее малоизученных видов и таксономических групп высшего ранга; раскрыты филогенетические связи между современными оленями и вымершими формами; описываются механизмы и принципы эволюции и разнообразия оленей. Описаны два новых рода и три новых вида, а также один подвид ископаемых оленей. Кроме того, указаны другие потенциально новые таксоны на уровне рода и вида..

Теоретическое значение: предложенная эволюционная и филогенетическпя модель ископаемых оленей западной палеарктики за последние приблизительно 10 миллионов лет заполняет пробелы в таксономии и систематике между ископаемыми и современными оленями, объясняя их эволюционное разнообразие в палеобиогеографическом контексте.

Прикладная значимость: полученные результаты, подтвержденные 70 научными публикациями, объясняют биоразнообразие и географическое распространение современных оленей, влияние изменения климата и эволюционную историю вымирающих видов, что позволяет разработать правильную стратегию охраны биоразнообразия оленей.

Внедрение научных результатов: олени рекомендуется в качестве надежного индикатора для биостратиграфических исследований, а также для реконструкций палеобиогеографических и палеоэкологических процессов. Результаты позволяют оценить научную, культурнр-образовательную значимость палеонтологических коллекций стран европейского континента.

CROITOR ROMAN

CERBII DIN MIOCENUL TÂRZIU - PLEISTOCENUL PALEARCTICULUI DE VEST: SISTEMATICĂ, FILOGENIE ŞI EVOLUŢIE

Rezumatul tezei de doctor habilitat în ştiinţe biologice

Aprobat spre tipar: 06.09.2023	Formatul hârtiei 60x84 1/16
Hârtie ofset. Tipar ofset.	Tiraj 30 ex.
Coli de tipar. 3,0	Comanda nr. 83/23

Centrul Editorial-Poligrafic al USM Str. Al. Mateevici, 60, Chişinău, MD 2009 cep1usm@mail.ru