

УДК 565.33:575.86

НОВЫЕ ДАННЫЕ К ЭВОЛЮЦИИ СРЕДНЕЮРСКИХ ОСТРАКОД РОДА *LOPHOCYTHERE* SILVESTER-BRADLEY В КЕЛЛОВЕЙСКОМ ВЕКЕ РУССКОЙ ПЛИТЫ

© 2025 г. Я. А. Шурупова^{a, b, *}

^aМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^bИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: shurupova.ya@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.08.2024 г.

После доработки 17.09.2024 г.

Принята к публикации 17.09.2024 г.

Приводится дополненный обзор эволюции стратиграфически значимых остракоид рода *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 из среднеюрских отложений Среднерусского моря (разрезы Михайловский рудник, скважины № 4 и № 7, Курская обл. и Михайловцемент, Рязанская обл.). Реконструированы три эволюционные ветви: *L. batei* Malz, 1975, от которого произошли *L. mosaica* sp. nov., *L. tuberculata* sp. nov. и *L. karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955); *L. propinqua* Malz, 1975 → *L. scabra* Triebel, 1951 → *L. bucki* Lutze, 1960; *L. carinata* Blaszyk, 1967 → *L. interrupta* Triebel, 1955 → ? → *L. acrolophos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001. Эволюцию первой ветви можно охарактеризовать как кладогенез (происхождение трех дочерних видов от предкового). Развитие двух других ветвей можно определить как филетическую эволюцию или анагенез (виды последовательно сменяют друг друга во времени). Описаны новые виды *Lophocythere tuberculata* sp. nov. и *L. mosaica* sp. nov. из семейства Progonocytheridae.

Ключевые слова: остракоды, микроэволюция, средняя юра, келловей, Русская плита, кладогенез, анагенез

DOI: 10.31857/S0031031X25010059, EDN: CPCXVH

ВВЕДЕНИЕ

Остракоды рода *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 появились в байосском веке в морях Западной Европы, где просуществовали до начала позднеюрской эпохи (Whatley, Ballent, 2004). В Среднерусское море на Русской плите представители этого рода проникли в начале келловейского века благодаря морской трансгрессии, охватившей Европу (Сазонова, Сазонов, 1967; Лев, Кравец, 1982). Здесь лофоцитеры развивались на протяжении всего келловейского века и исчезли в начале оксфордского (Whatley, 1970; Пяткова, Пермякова, 1978; Whatley et al., 2001; Tesakova, 2003, 2008, 2013; Franz et al., 2009; Wilkinson, Whatley, 2009; Тесакова и др., 2017; Shurupova, Tesakova, 2019). Представители этого рода используются в биостратиграфии в построении зональных остракодовых шкал Европы и Русской плиты, некоторые из которых

являются маркерами трансгрессивных событий (Gründel, 1973; Malz, 1975; Tesakova, 2003; Никитенко, 2009; Тесакова и др., 2017; Tesakova, Shurupova, 2018).

Первые реконструкции родственных связей средне–позднекелловейских представителей лофоцитер из Среднерусского моря были описаны ранее (Shurupova, Tesakova, 2019). Целью настоящей работы являются: ревизия эволюционных связей лофоцитер Среднерусского моря после более детального изучения онтогенеза скульптуры раковины и обработки большей выборки материала, охватывающего весь келловейский век, а также оценка возможности использования представителей этого рода из Среднерусского моря для эволюционных исследований и описание двух новых видов. Полученные данные в перспективе можно использовать для выделения филон, детализации и корреляции зональных шкал и палеоэкологических реконструкций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные остракоды рода *Lophocythere* происходят из нескольких местонахождений: Рязанская обл. — разрез Михайловцемент, где изучались средне- и позднекелловейские представители; Курская обл. — разрез Михайловский рудник, скважины № 4 и № 7, откуда происходят раннекелловейские формы. Весь материал — пробы глин и алевролитов (Михайловцемент), отмытые порошки (Михайловский рудник) и отобранные коллекции остракод (Михайловский рудник, скважины № 4 и № 7) — был любезно предоставлен Е.М. Тесаковой, Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова (МГУ), Геологический ин-т РАН (ГИН РАН).

Изученные разрезы представляют собой чередование тонко-параллельно слоистых глин и алевролитов. Разрез Михайловцемент — один из опорных для келловейских—нижнеоксфордских морских отложений Московской синеклизы. Представляет собой стенку действующего карьера завода ОАО “Михайловцемент” близ г. Михайлов в Рязанской обл. (координаты N54.215588, E38.936135), содержит богатые комплексы аммонитов и микрофауны. Отбор проб, определение относительного возраста слоев по аммонитам и описание разреза выполнены М.А. Роговым (ГИН РАН) (Тесакова и др., 2017).

Разрез Михайловский рудник находится на территории карьера Михайловского ГОКа (горно-обогатительного комбината) в г. Железногорск (координаты N52.330921, E35.404383). Описание разреза представлено Тесаковой и др. (2009). Скважина № 4 расположена в Поныровском р-не, между селами Ольховатка и Становое (координаты N52.230369, E36.113189). Скважина № 7 — в Фатежском р-не между хуторами Кочеток и Малинов (координаты N52.033136, E36.052926). Пробы отобраны Д.Б. Гуляевым (Ярославль), А.В. Гужовым, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и А.В. Черешинским, Воронежский государственный ун-т (ВГУ).

Коллекции лофоцитер из разреза Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7, хранятся на каф. региональной геологии и истории Земли геологического ф-та МГУ (г. Москва) под №№ МГУ КМА, МГУ КО, МГУ Kursk. Из разреза Михайловцемент — на каф. биологической эволюции биологического ф-та МГУ под №№ МГУ МС, МГУ МС2; МГУ МС2017, МГУ МС2017-2.

Образцы пород были отмыты стандартным методом (кипячение с содой). Остракоды из отмытых порошков отбирались под биноклями МБС-1 или Микромед MC2 Zoom 1 CR при увеличении 10–40×. Отобранные створки и целые раковины распределялись по возрастным стадиям и полу (у взрослых особей). Подсчитывалось число разрозненных створок, целых раковин (в подсчетах принимались за две створки каждая) и обломков.

Съемка материала была проведена автором на СЭМ в каб. приборной аналитики в ПИН РАН (Cambridge CamScan-4 и TESCAN VEGA-II XMU) и в межкафедральной лаб. электронной микроскопии биологического ф-та МГУ (JSM-6380LA и Cambridge CamScan S-2). Каждая створка была сфотографирована снаружи и изнутри, целые раковины сняты с обеих боковых сторон, некоторые — дополнительно с вентральной и дорсальной сторон. Обработка изображений и морфометрические измерения производились в графическом редакторе GIMP (V2.10.18). В морфометрический анализ для определения возрастных стадий были включены только целые экземпляры. Рисунки сделаны в CorelDRAW, GIMP, Excel.

Для описания замка раковины используется понятие “зубная формула”, которая записывается как AT[G]PT, где AT — передний зуб замка (anterior tooth), [G] — желобок (groove), PT — задний зуб (posterior tooth) (Shurupova, Tesakova, 2019). Для замка энтомодонтного типа (для правых створок) вместо буквенных обозначений указывается: первая цифра — число зубчиков в переднем зубе; в квадратных скобках — число ямок срединного желобка; последняя — число элементов в заднем зубе.

В публикации приняты следующие сокращения: RV — правая створка раковины; LV — левая створка раковины; Ad. — створка взрослой особи; A-1—A-8 — возрастные стадии, где A-8 — самая юная (в соответствии с работой Horne et al., 2002).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематика надродовых таксонов принята по “Практическому руководству...” (1999) с поправкой в соответствии с “Международным кодексом зоологической номенклатуры” (2004).

ОТРЯД PODOCOPIDA

ПОДОТРЯД CYTHEROCOPINA

НАДСЕМЕЙСТВО

 PROGONOCYTHEROIDEA SYLVESTER-
BRADLEY, 1948

СЕМЕЙСТВО NEUROCYTHERIDAE GRUENDEL, 1975

 Род *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948

Lophocythere tuberculata Shurupova, sp. nov.

Lophocythere scabra: Пяткова, Пермькова, 1978, с. 145, табл. 61, фиг. 1, 2; Tesakova, 2013, с. 1227, табл. 6, фиг. 9.

Lophocythere sp. B: Tesakova, Shurupova, 2018, с. 1572, табл. 10, фиг. 15; Shurupova, Tesakova, 2019, с. 937, рис. 4/i.

Название вида от *tuberculum* лат. — бугорок.

Голотип — МГУ КО2-213, правая створка самки; Курская обл., Поньровский р-н, скв. № 4, глуб. 107 м (обр. № 4/123); нижний келловей, остракодовая зона *Palaeocytheridea* (Malzevia) *parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*) (рис. 1, а).

Описание (рис. 1–4). Раковина среднего размера, умеренно выпуклая с латеральной стороны, линзовидной формы с дорсальной стороны. Передний и задний концы уплощенные. Левая створка охватывает правую по передне-спинному и задне-спинному углам. Наибольшая длина раковины находится на середине высоты створки, наибольшая высота — в передней трети на уровне переднего замочного ушка. Наибольшая толщина — в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, с наклоном к концам раковины: с передним концом сопрягается плавно, с задним — через уступ. На левой створке спинной край осложнен замочными ушками с короткими фестончатыми гребнями. Брюшной край слабо выпуклый, конвергирует к заднему

и переднему концам, при виде изнутри вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло-дугообразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен сверху. На переднем конце развита узкая кайма, на которой располагаются редкие шипы.

К макроскульптуре относятся два сплошных ребра. Первое — L-образное, берущее начало от глазного бугорка, тонкое вдоль переднего края и толстое фестончатое вдоль брюшного края. Ниже второе — брюшно-боковое ребро, тонкое гребневидное, идет параллельно брюшному краю. Эти ребра протягиваются через всю боковую поверхность, не достигая концов раковины. За L-образным ребром расположены три крупных шипа, эллипсовидные в основании, с фестончатыми вершинами. Первый — под глазным бугорком в переднесрединной части; второй ниже первого, ближе к центру раковины; третий, самый крупный, наиболее округлый, располагается в центре раковины, ближе к спинному краю.

Мезоскульптура представлена крупными округлыми бугорками-конулами с порами. На брюшной стороне они выстраиваются в ряд между L-образным и брюшно-боковым ребрами. На переднем конце — параллельно переднему краю, на заднем конце имеют тенденцию к выстраиванию в вертикальные цепочки. На раковинах ювенильных представителей между бугорками мезоскульптуры имеется крупноячеистая сетка с тонкими гранями. На бугорках мезоскульптуры и шипах макроскульптуры располагаются простые (нормальные) и ситовидные поры, как у других цитерокопин (Практическое руководство ..., 1989).

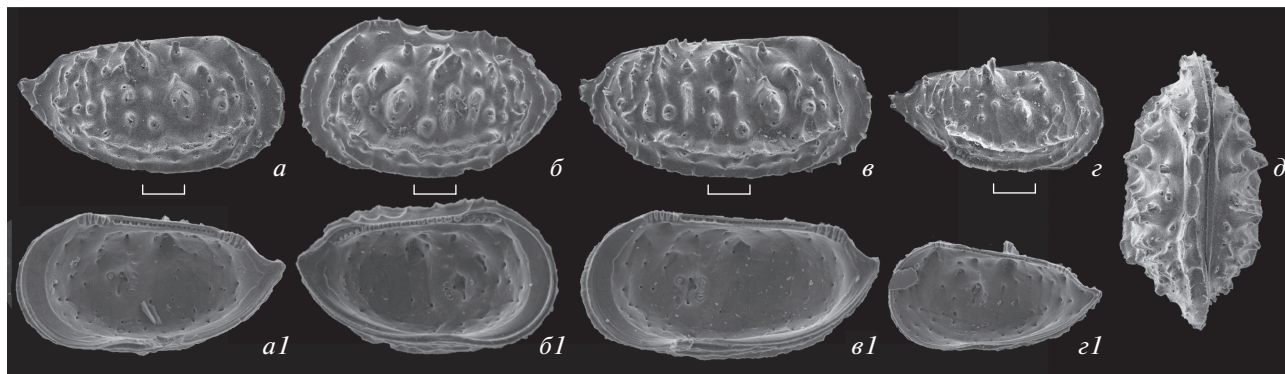


Рис. 1. *Lophocythere tuberculata* sp. nov., СЭМ, а–д — вид снаружи, а1–д1 — изнутри: а — голотип КО2-213, Ад., RV, самка, обр. № 4/123; б — экз. КО2-176, Ад., LV, самка, обр. № 4/121; в — экз. КО2-171, Ад., RV, самец, обр. № 4/121; г — экз. КО1-91, А-3, RV, обр. № 4/124; д — экз. КО2-31, Ад., самка, вид со спинной стороны, обр. № 4/125; Курская обл., скв. № 4; нижний келловей, аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*. Масштабная линейка 100 мкм.

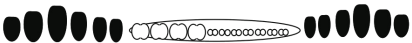
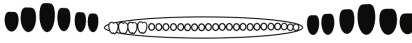



Стадии онтогенеза	<i>L. tuberculata</i> sp. nov.
Adult	
A-1	
A-2	
A-3	
A-4	

Рис. 2. Схема развития замка *Lophocythere tuberculata* sp. nov. в онтогенезе для RV. Черным обозначены краевые элементы замка, белым — срединного желобка.

Глазной бугорок линзовидной формы, уплощенный с боков, находится в переднеспинной части створки.

Замочная линия прямая. Замок трехчленный, энтомодонтного типа. На правых створках представлен краевыми зубами и срединным желобком (рис. 1, *a1–g1*). Зубная формула $6[4+11\sim14]6$. Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся сверху двувёршинных зубчиков. Желобок расширен в передней части, с четырьмя округлыми крупными ямками из пары слившихся ямок. В задней части желобок осложнен 11–14 мелкими отдельными ямками.

Центральное мускульное поле с четырьмя овальными аддукторными отпечатками и двумя округлыми мандибулярными. Порово-канальная зона широкая, хорошо развита на переднем и заднем концах створки (рис. 1, *a1–в1*).

Половой диморфизм контурный, выражается в различиях формы и размеров раковин — у самцов раковины крупнее, более вытянутой формы (за счет чего элементы макроскульптуры более массивные) (рис. 1, *в*).

Размеры голотипа в мм: длина — 0.63; высота — 0.32.

Онтогенез. *Замок раковины*. На правых створках на стадиях А-4–А-2 передний зуб состоит из пяти, задний из шести зубчиков. Срединный желобок мелко равномерно насечен, состоит из примерно 20 округлых ямок. На стадии А-1 передний и задний зубы из шести зубчиков, в передней половине желобка отчетливо видны четыре крупных ямки из слившихся пар ямок помельче. У взрослых представителей строение не меняется, элементы желобка увеличиваются в размерах (рис. 1, *a1–g1*; 2).

Скульптура раковины. Макроскульптура хорошо различима на раковинах всех возрастов. На ранних стадиях представлена тонкими L-образным и брюшнобоковым ребрами с фестончатыми вершинами; шипы округлой формы. С возрастом элементы макроскульптуры увеличиваются в размерах, ребра становятся более толстыми, шипы более гребневидными. Мезоскульптура у ювенильных особей представлена конулами, между ними крупноячеистая сетка с тонкими гранями. С возрастом грани сетки сглаживаются. У взрослых представителей конулы увеличиваются в размерах и выстраиваются в ряды.

Глазной бугорок на ранних стадиях онтогенеза выражен слабо, скрыт под крупным спускающимся вниз L-образным ребром. С возрастом соотношение размеров глазного бугорка и ребра изменяются: бугорок становится крупнее, ребро на нем — мельче.

Изменчивость. Незначительно выражается в вариациях толщины L-образного и брюшно-бокового ребер, размеров шипов и конул, в степени слияния цепочек конул в ряды на заднем конце раковины. В отложениях нижнего келловоя встречено четыре экз. с наиболее крупными и сливающимися в вертикальные ребра конулами мезоскульптуры (рис. 3). У раннекелловейских взрослых представителей в замке раковины встречаются различные зубные формулы (некоторые примеры см.: рис. 4). У самков: $6[3:20]6$; $6[4:14]6$; $6[4:15]6$; $6[4:20]6$; $6[6:11]6$; $6[6:10:2]6$; $6[8:4]6$; $6[11:0]6$; $6[4:14]6$. У самцов: $6[4:>20]6$; $6[5:14]6$; $6[6:10:2]6$; $6[9:4]6$; $6[13:0]6$; $6[11:0]6$ (с продолговатыми ямками в желобке, вместо округлых парных). Встречена аберрантная форма с зубной формулой $5[4:14]5$ (рис. 4, *г*).

Возрастные изменения проявляются в размерах (рис. 5) и форме раковины: чем младше возрастная стадия, тем более очертания раковины приближаются к треугольным. Скульптура ювенильных особей более грацильная.

Сравнение. *L. tuberculata* sp. nov. отличается от *L. mosaica* sp. nov., *L. scabra* Triebel, 1951, *L. karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955) и *L. bucki* Lutze, 1960 по скульптуре раковины, которая характеризуется сплошным на брюшной стороне L-образным ребром. У *L. scabra* оно также сплошное, но более тонкое; распадается на отдельные шипы у *L. mosaica* sp. nov. и *L. bucki* в задней части, у *L. karpinskyi* целиком. У *L. tuberculata* sp. nov. шипы макроскульптуры и конулы мезоскульптуры крупные, с округлыми

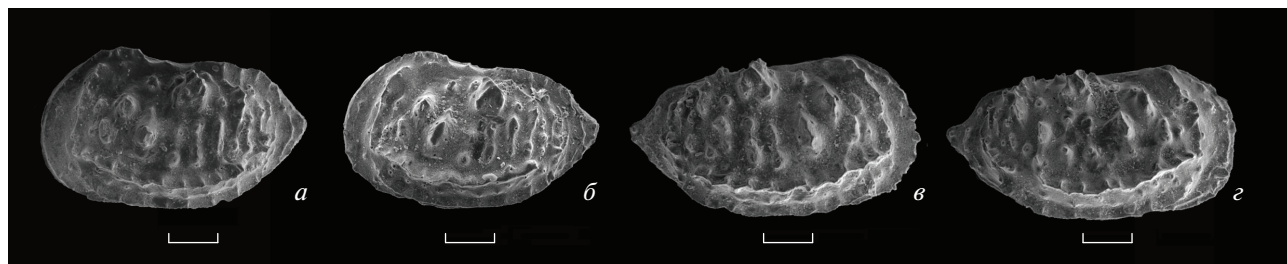


Рис. 3. Изменчивость скульптуры раковины раннекелловейских *Lophocythere tuberculata* sp. nov., СЭМ, вид снаружи: а — экз. КМА-124, Ad., LV, самка, обр. № КМА-8; б — экз. КМА(1-14)-5, Ad., LV, самка, обр. № КМА-12; в — экз. КМА2-86, Ad., RV, самец, обр. № КМА-8; г — экз. КМА2-87, RV, самец, обр. № КМА-8; Курская обл., разрез Михайловский рудник. Масштабная линейка 100 мкм.

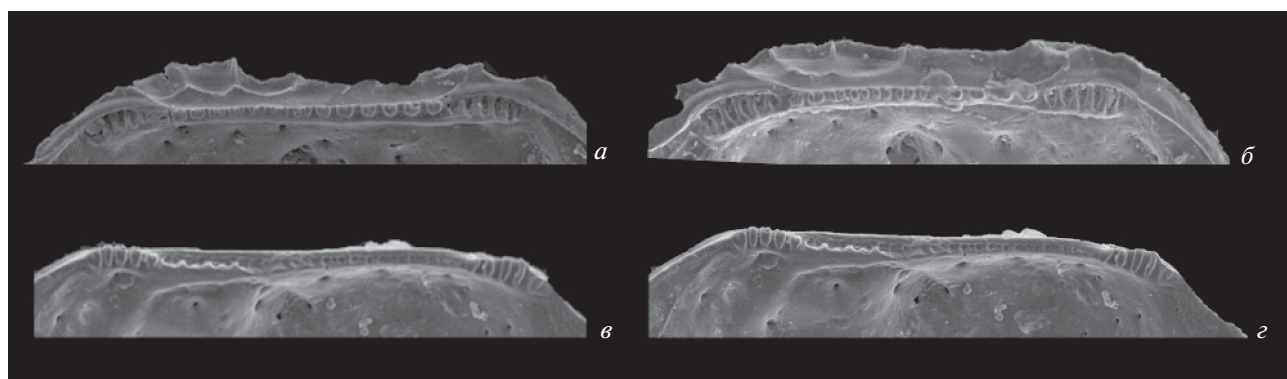


Рис. 4. Изменчивость строения замка раковины раннекелловейских *Lophocythere tuberculata* sp. nov., СЭМ, Ad., спинной край с разными зубными формулами: а — 6[6:10:2]6, экз. Kursk-22, LV, самка, обр. № 14.8[†]BW1; б — 6[4:14]6, экз. КМА-G5-140, LV, самка, обр. № 14.2[†]BW1; в — 5[4:14]5, экз. КМА-G5-114, RV, самец, обр. № 14.2[†]BW1; г — 6[11:0]6, экз. КМА-G5-114, RV, самец, обр. № 14.2[†]BW1; Курская обл., разрез Михайловский рудник.

вершинами; у *L. mosaica* sp. nov. шипы мельче, менее округлые. У *L. scabra* и *L. bucki* они также мельче, сливаются в тонкие вертикальные ребра. У *L. karpinskyi* конулы в передней части раковины схожие по размеру, но более округлые в основании, в задней — более мелкие. У *L. tuberculata* sp. nov. сетка мезоскульптуры развивается из крупноячеистой, как у *L. mosaica* sp. nov. и *L. karpinskyi*; отличается от мелкоячеистой сетки *L. scabra* и *L. bucki*. У нового вида (у типичного представителя) зубная формула замка раковины 6[4+11~14]6 отличается по строению желобка: у *L. karpinskyi* 6[5+11]6; у *L. bucki* 6[6+14]6; у *L. scabra* 6[4+12~14]6; у *L. mosaica* sp. nov. 6[4+14].

Распространение. Келловейский ярус; Курская и Рязанская обл. [остракодовая зона *Palaeocytheridea* (Malzevia) *parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*), аммонитовые зоны *Subpatruus* и *Koenigi* до границы зон *Lamberti* — *Athleta*, подзона *Spinosum*], Днепропетровско-Донецкая впадина, Сумская обл. Украины.

Материал. Более 200 экз. (отдельные створки, целые раковины взрослых и ювенильных

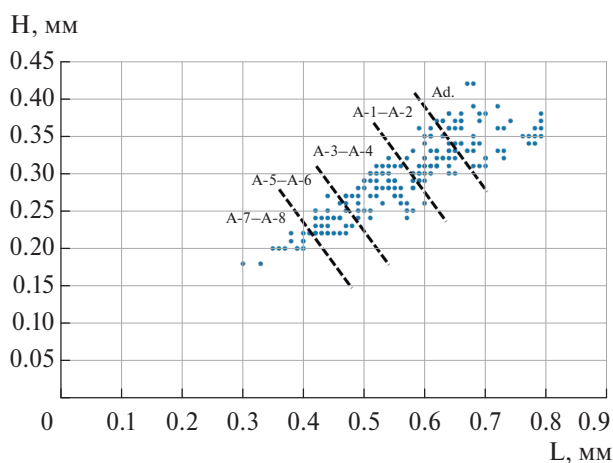


Рис. 5. Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere tuberculata* sp. nov. из раннекелловейского века, разрез Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7 (Курская обл.).

особей) хорошей и удовлетворительной сохранности из нижнекелловейских отложений разреза Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7 (Курская обл.) и один экз. хорошей сохранности из верхнекелловейских отложений разреза Михайловцемент (Рязанская обл.).

Lophocythere mosaica Shurupova, sp. nov.

Название вида *mosaica* лат. — мозаичная.

Голотип — МГУ КО2-161, правая створка самки; Курская обл., Поныровский р-н, скв. № 4, глуб. 101.1 м (обр. № 4/116); нижний келловей, остракодовая зона *Palaeocytheridea* (*Malzevia*) *parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*) (рис. 6, *a*).

Описание (рис. 6). Раковина среднего размера, умеренно выпуклая с латеральной стороны, линзовидной формы с дорсальной стороны. Передний и задний концы уплощенные. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота — в передней трети на уровне переднего замочного ушка, наибольшая толщина — в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, с наклоном к концам раковины, с передним концом сопрягается плавно, с задним — через уступ. На левой створке спинной край осложнен замочными ушками с крупными фестончатыми гребнями. Брюшной край слабовыпуклый, конвергирует к заднему и переднему концам, при виде изнутри вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло-дугообразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен сверху. На переднем конце развита узкая кайма, на которой располагаются редкие бугорки.

К макроскульптуре относятся два ребра. Первое — прерывистое L-образное, берущее начало от глазного бугорка. Оно протягивается вдоль переднего конца и брюшного края, сплошное

в передней половине раковины, в средней и задней распадается на отдельные крупные шипы. Ниже второе — брюшно-боковое ребро, тонкое, гребневидное; протягивается через всю боковую поверхность, не достигая концов раковины. За L-образным ребром вдоль переднего конца раковины идут два коротких прерывистых ребра, эллипсовидные в основании, с уплощенными фестончатыми вершинами. Первое под глазным бугорком в переднесрединной части; второе ниже, ближе к центральной части раковины. В центре раковины у спинного края — самый крупный шип, уплощенный по бокам, с фестончатой вершиной.

Мезоскульптура представлена тонким прерывистым ребром на брюшной стороне между элементами макроскульптуры и мелкими бугорками-конулами, выстраивающимися в вертикальные цепочки на концах раковины. Между цепочками слабовыраженная крупночешуйчатая сетка с тонкими гранями. В центре раковины поверхность створки гладкая. На бугорках мезоскульптуры, шипах и ребрах макроскульптуры располагаются простые (нормальные) и ситовидные поры.

Глазной бугорок линзовидной формы, уплощенный с боков, находится в переднеспинной части створки.

Замочная линия прямая. Замок трехчленный, энтомодонтного типа. На правых створках представлен краевыми зубами и срединным желобком (рис. 6, *a1–г1*). Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся кверху зубчиков с округлой вершиной. Зубная

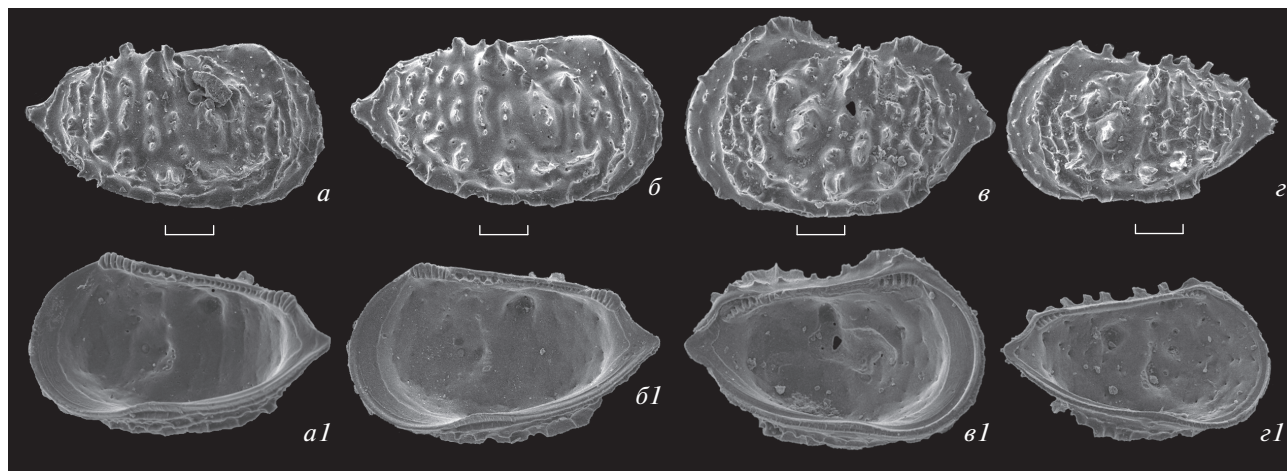


Рис. 6. *Lophocythere mosaica* sp. nov., СЭМ, *a–г* — вид снаружи, *a1–г1* — изнутри: *a* — голотип КО2-161, Ад., RV, самка, обр. № 4/116; *б* — экз. КО2-62, Ад., RV, самка, обр. № 4/118; *в* — экз. КО2-101, Ад., LV, самка, обр. № 4/118; *г* — экз. КО2-96, А-2, обр. № 7/136. Курская обл.: *a–в* — скв. № 4; *г* — скв. № 7; нижний келловей, аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*. Масштабная линейка 100 мкм.

формула $6[4+14]6$. Желобок расширен в передней части, с четырьмя крупными округлыми ямками, из пары слившихся ямок. В задней части желобок осложнен 14 мелкими отдельными округлыми ямками.

Центральное мускульное поле с четырьмя овальными аддукторными отпечатками и двумя округлыми мандибулярными. Порово-канальная зона широкая, хорошо развита на переднем и заднем концах створки (рис. 6, *a1–в1*).

Размеры голотипа в мм: длина — 0.62; высота — 0.33.

Онтогенез. Материал не позволяет подробно описать онтогенез, встречены не все возрастные стадии — помимо взрослых представителей, известны лишь ювенильные стадии А-2—А-1.

Замок раковины. На стадии А-2 передний зуб состоит из пяти, задний из шести зубчиков, срединный желобок мелко насечен, из округлых ямок. Для стадии А-1 строение замка неизвестно.

Скульптура раковины. На стадиях А-2—А-1 макроскульптура представлена тонкими ребрами: L-образным, которое вдоль брюшного края распадается на отдельные шипы, и брюшно-боковым. За L-образным ребром находятся три крупных шипа на эллипсовидном основании, с фестончатой вершиной. Мезоскульптура на этих стадиях представлена крупноячеистой сеткой с толстыми гранями, с крупными редкими конулами в узлах. У взрослых представителей слабовыраженная сетка остается на переднем и заднем концах, шипы макроскульптуры сливаются в короткие вертикальные ребра, их основание становится более вытянутым. L-образное ребро в переднебрюшной части становится более монолитным.

Глазной бугорок на стадиях А-2 и А-1 выражен слабо, скрыт под крупным спускающимся вниз L-образным ребром. С возрастом соотношение размеров глазного бугорка и ребра изменяются: бугорок становится крупнее, ребро на нем — мельче.

Изменчивость. Изменчивость выражается в незначительных вариациях размеров и степени слияния шипов макроскульптуры, степени слияния бугорков мезоскульптуры в цепочки, высоте выступов над замочными ушками на левых створках.

Возрастная изменчивость выражается в размерах и форме раковины: чем младше возрастная

стадия, тем более очертания раковины приближаются к треугольным. Скульптура у ювенильных особей более грацильная.

Сравнение. *L. mosaica* sp. nov. отличается от видов *L. tuberculata* sp. nov., *L. scabra*, *L. karpinskyi* и *L. bucki* по макроскульптуре — шипы более крупные, на эллипсовидном основании, и сливаются в короткие вертикальные ребра. Прерывистое вдоль брюшного края L-образное ребро у нового вида более толстое, чем у *L. bucki*. Оно отличается от сплошного L-образного ребра *L. scabra* и полностью распадающегося на отдельные шипы ребра *L. karpinskyi*. У *L. mosaica* sp. nov. конулы и ребра мезоскульптуры крупнее, чем у *L. bucki*. Крупноячеистая сетка мезоскульптуры в онтогенезе у *L. mosaica* sp. nov. ярче выражена, с более высокими стенками, чем у *L. karpinskyi*. У видов *L. scabra* и *L. bucki* мезоскульптура формируется из более мелкоячеистой сетки. У *L. mosaica* sp. nov. в замке раковины отличается строение срединного желобка: зубная формула $6[4+14]6$, в то время как у *L. karpinskyi* $6[5+11]6$, а у *L. scabra* $6[4+12\sim14]6$. В замочных зубах зубчики *L. mosaica* sp. nov. с округлой вершиной, в отличие от двувершинных у *L. karpinskyi*, *L. scabra* и *L. bucki*. Сравнение с видом *L. tuberculata* sp. nov. представлено при описании этого вида.

Распространение. Нижнекелловейский подъярус [остракодовая зона *Palaeocytheridea* (Malzevia) *parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*)], Курская обл.

Материал. 22 экз. (отдельные створки взрослых и ювенильных особей) разной степени сохранности из нижнекелловейских отложений разреза Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7 (Курская обл.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Лофоцитеры попали в Среднерусское море в раннекелловейское время с трансгрессией из Западной Европы. Здесь *L. mosaica* sp. nov., *L. scabra* и *L. interrupta* известны из нижнекелловейских отложений. *L. karpinskyi* встречается с начала келловейского до начала оксфордского века. История *L. tuberculata* sp. nov. охватывает весь келловейский век.

Появление в позднекелловейском веке *L. bucki* и *L. acrolaphos*, по всей видимости, связано с еще одним трансгрессивным событием из Западной Европы в фазе *Athleta*, также эти виды являются маркерами трансгрессивных

событий (Тесакова и др. 2017; Tesakova, Shurupova, 2018).

Изученных лофоситер можно разделить на три эволюционные ветви (рис. 7, а). Первая (рис. 7, а1) произошла от предкового вида *L. batei* Malz, 1975, известного из отложений среднего и верхнего бата Англии (Malz, 1975; Whatley, Ballent, 2004). К этой ветви принадлежат *L. tuberculata* sp. nov. (рис. 1), *L. mosaica* sp. nov. (рис. 6) и *L. karpinskyi* (табл. VI, фиг. 7–9). У *L. batei* макроскульптура состоит из сплошных L-образного и брюшного ребер и крупных шипов в центральной части створки. Остальные конулы на поверхности раковины выстраиваются в вертикальные цепочки. L-образное ребро на брюшной стороне у вида *L. mosaica* sp. nov. прерывистое в задней части; у *L. tuberculata* sp. nov. сплошное; у *L. karpinskyi* из крупных шипов. В их онтогенезах мезоскульптура развивается из крупноячеистой сетки с редкими конулами в пересечениях граней. Этот признак проявляется на раковинах ювенильных особей у предков *L. batei* (Malz, 1975) и сохраняется у потомков. У всех взрослых представителей *L. tuberculata* sp. nov. и *L. karpinskyi* мезоскульптура между шипами и конулами разглаживается, у *L. mosaica* sp.

nov. остается слабо выраженной на переднем и заднем концах.

Вторая эволюционная ветвь (рис. 7, а2) берет начало от вида *L. propinqua* Malz, 1975, известного из отложений верхнего бата Англии и Франции (Malz, 1975; Whatley, Ballent, 2004). От него в раннекембрийском веке произошел вид *L. scabra* (табл. VI, фиг. 10–12), от которого в позднекембрийское время произошел *L. bucki* (табл. VI, фиг. 13–15). Скульптура представителей этой ветви состоит из тонких гребневидных ребер: L-образного, брюшно-бокового и прерывистых вертикальных. В эволюции кембрийских видов ребра в скульптуре раковины распадались на отдельные шипы. У *L. scabra* сохраняются сплошные L-образное и брюшно-боковое ребра, прерывистые вертикальные. У более позднего *L. bucki* остаются брюшно-боковое и вертикальные ребра, L-образное в задней части распадается на шипы. Мезоскульптура остракод этой эволюционной ветви развивается из мелкоячеистой сетки (онтогенез *L. propinqua* неизвестен). У *L. scabra* на ранних ювенильных стадиях сетка мезоскульптуры с редкими мелкими конулами (табл. VI, фиг. 12). У *L. bucki* сетка

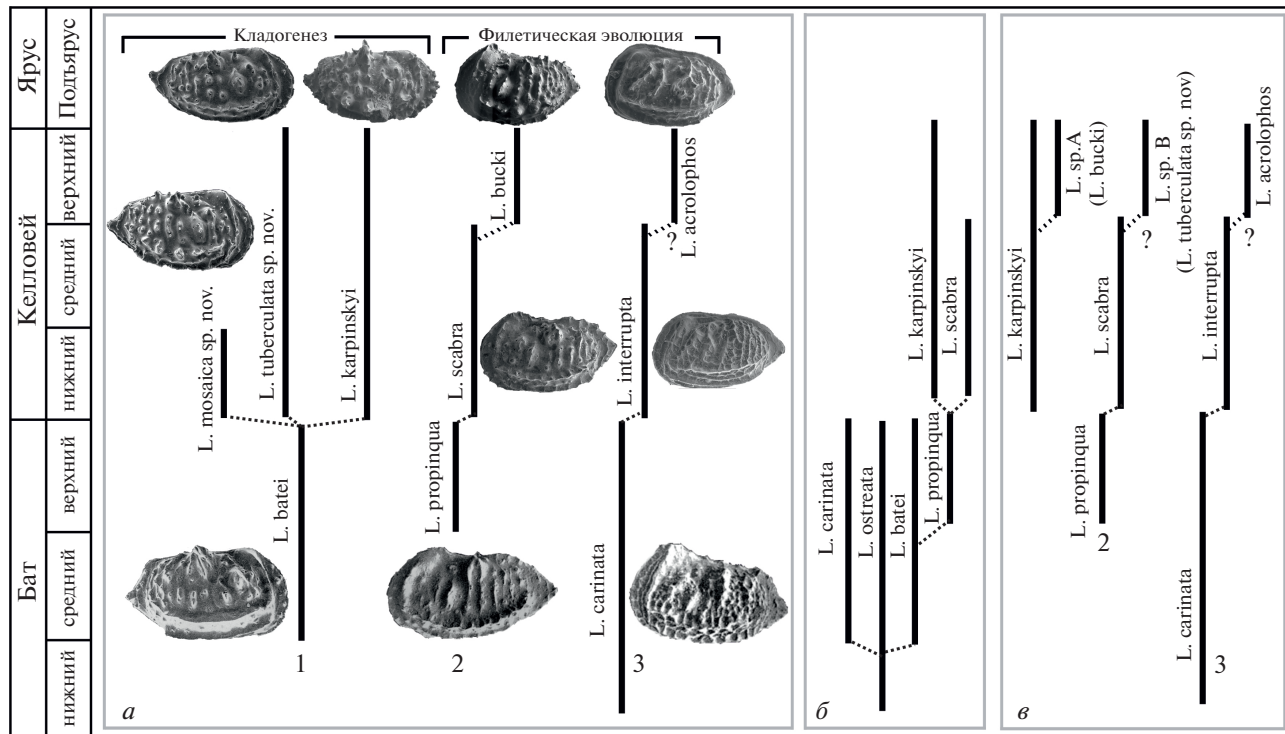


Рис. 7. Эволюция представителей рода *Lophocythere* из кембрийских отложений Англии, Франции и европейской части России, представители которых встречаются в Среднерусском море: а – предлагаемая автором последняя реконструкция родственных связей на основании изученного материала (в батском веке по литературным данным – Malz, 1975: *L. batei*, с. 127, табл. 1, фиг. 6, RV, самка; *L. propinqua*, с. 129, табл. 4, фиг. 29, LV, самка; *L. carinata*, с. 132, табл. 3, фиг. 17, LV, самка); б, в – взгляды разных авторов: б – Sheppard, 1981; в – Shurupova, Tesakova, 2019.

мезоскульптуры с конулами и с очень мелкими бугорками (табл. VI, фиг. 14, 15).

У *L. batei* отдельные шипы более крупные, с округлым основанием, за счет чего облик представителей этой группы более “шипастый”. У *L. propinqua* скульптура состоит из тонких прерывистых ребер, облик представителей этой эволюционной ветви более “ребристый”.

Третья эволюционная ветвь лофоцитер (рис. 7, а3), вероятнее всего, берет начало от вида *L. carinata* Blaszyk, 1967, известного из отложений бата Польши и Германии (Blaszyk, 1967; Malz, 1975; Whatley, Ballent, 2004). В раннекелловейском веке от него произошел вид *L. interrupta* (табл. VI, фиг. 1–3), от которого в позднем келловее произошел *L. acrolophos* (табл. VI, фиг. 4–6) (Shurupova, Tesakova, 2019; Шурупова, 2023). Макроскульптура у представителей этой группы сильно отличается от таковой у рассмотренных выше эволюционных ветвей. Она представлена сплошными ребрами: L-образным, брюшно-боковым и тремя вертикальными — изогнутыми, короткими, не достигающими до брюшной части L-образного ребра. Конулы и шипы, как у других изученных лофоцитер, отсутствуют.

У предкового вида *L. carinata* на всей поверхности створки между ребрами макроскульптуры ярко выражена крупная сетка мезоскульптуры. Этот признак прослеживается у потомка *L. interrupta*, начиная с самых ранних ювенильных стадий. У более позднего *L. acrolophos* сетка на всех возрастных стадиях выражена очень слабо. Т.к. мезоскульптура этих видов отличается с самых ранних стадий, возможно, между ними в среднекелловейском веке существовала неизвестная пока переходная форма (Shurupova, Tesakova, 2019; Шурупова, 2023), это отмечено на рис. 7, а3 знаком вопроса.

В публикации Р. Уэтли (Whatley, 1970) предлагаются реконструкции родственных связей для некоторых изученных лофоцитер. Вид *L. scabra* указан как предковый для *L. interrupta*. Оба вида известны с раннекелловейского века, но их скульптура сильно различается. У *L. interrupta* монолитные ребра макроскульптуры, ярко выраженная на всех возрастных стадиях крупная сетка мезоскульптуры без конул (табл. VI, фиг. 1–3), в то время как у *L. scabra* вертикальные ребра более тонкие и прерывистые, а грани сетки мезоскульптуры слабо выражены и с конулами (табл. VI, фиг. 10–12).

В диссертации Л. Шеппард (Sheppard, 1981) реконструированы другие эволюционные связи

(рис. 7, б): вид *L. ostreata* (Jones et Sherborn, 1888), известный из батских отложений Англии (Malz, 1975) и Франции (Oertli, 1963), считается предковым для *L. carinata* и *L. batei*. От последнего происходит *L. propinqua*, который является предком *L. scabra* и *L. karpinskyi*. Отмечено, что эволюция скульптуры раковины у них шла по пути редукции сетки мезоскульптуры и развития крупных элементов макроскульптуры.

Однако скульптура раковины у *L. ostreata* сильно отличается от таковой у *L. batei* и остальных изученных лофоцитер. Макроскульптура *L. ostreata* более грацильная, из тонких ребер, а мезоскульптура представлена крупноячеистой сеткой, без вертикальных ребер и конул. Помимо прочего, форма раковины *L. ostreata* более прямоугольная.

В статье Я.А. Шуруповой и Е.М. Тесаковой (Shurupova, Tesakova, 2019) для некоторых из изученных лофоцитер реконструируются другие эволюционные ветви (рис. 7, в). Первая — *L. karpinskyi* → *L. bucki* (в цитируемой работе *L. sp. A*), которая выделяется на основании сходств замка раковины и L-образного ребра в брюшной части (рис. 7, в1). Но при изучении большей выборки остракод этого рода выявлено, что у *L. karpinskyi* шипы макроскульптуры более массивные и округлые в основании, его скульптура имеет больше сходств с *L. batei*. А у вида *L. bucki* мезоскульптура в онтогенезе представлена мелкочаистой сеткой (в отличие от крупноячеистой у *L. karpinskyi*), ребра макроскульптуры тонкие (как у *L. scabra*). Вторая предложенная эволюционная ветвь (Shurupova, Tesakova, 2019): *L. propinqua* → *L. scabra* → ? → *L. tuberculata sp. nov.* (в цитируемой работе *L. sp. B*) (рис. 7, в2). Знак вопроса (здесь и на рис. 7) означает, что, возможно, между этими видами была неизвестная пока переходная форма. Отмечены элементы сходства: нерасчлененное в брюшной части L-образное ребро и вертикальные ребра из цепочек конул. Скульптура у *L. propinqua* и *L. scabra* имеет схожий облик — тонкие ребра из шипов и конул. Но скульптура *L. tuberculata sp. nov.* отличается от таковой этих видов более массивными ребрами и шипами. Реконструкция третьей эволюционной ветви (описанной также в: Шурупова, 2023) — *L. interrupta* → ? → *L. acrolophos* — в настоящей работе не претерпевает изменений (рис. 7, в3). А в качестве наиболее подходящего предкового вида предложен *L. carinata* на основании сходства скульптуры раковины: сплошных ребер макроскульптуры и крупноячеистой сетки мезоскульптуры.

По последним изученным данным, эволюцию ветви лофоцитер, берущей начало от *L. batei* (рис. 7, а1), можно охарактеризовать как кладогенез: от одного предкового вида произошло три дочерних. Эволюцию лофоцитер, произошедших от *L. propinqua* (рис. 7, а2) и от *L. carinata* (рис. 7, а3) можно описать как филетическую эволюцию, или анагенез: виды последовательно сменяли друг друга во времени, без возникновения сестринских групп. Согласно данным Шеппард (Sheppard, 1981), эволюцию некоторых келловейских лофоцитер можно описать как кладогенез (рис. 7, б). А по данным Шуруповой и Тесаковой (Shurupova, Tesakova, 2019), можно выделить одну из разновидностей кладогенеза — “латеральный кладогенез” (“budding cladogenesis” в: Foote, 1996): когда предковый вид не исчезает после того, как от него отделилась боковая эволюционная ветвь потомков (рис. 7, в1). Для двух остальных ветвей (рис. 7, в2, в3) можно отметить анагенез.

Эволюционная терминология принята согласно работам: Симпсон, 1948; Грант, 1991; Foote, 1996; Futuyma, Kirkpatrick, 2017.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения нового материала и детального анализа онтогенеза скульптуры раковины предложены уточненные реконструкции родственных связей для среднеюрских остракод Lophocythere. Их можно разделить на три эволюционные ветви (рис. 7, а): *L. batei* → *L. mosaica* sp. nov., *L. tuberculata* sp. nov., *L. karpinskyi* (скульптура характеризуется крупными шипами); *L. propinqua* → *L. scabra* → *L. bucki* (в скульптуре ярко выражены прерывистые ребра); *L. carinata* → *L. interrupta* → ? → *L. acrolophos* (скульптура представлена сплошными ребрами и крупной сеткой).

Показано, что лофоцитеры из Среднерусского моря благодаря длительной истории в этом палеобассейне, разнообразию видов внутри рода и ярко выраженной скульптуре раковины являются удобным и перспективным модельным объектом для эволюционных исследований и изучения длительных эволюционных процессов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубочайшую благодарность рецензенту Л.М. Мельниковой (ПИН РАН) за ценные советы по улучшению статьи и обсуждение текста. А также выражает признательность А.Ю. Журавлеву (МГУ, ПИН РАН),

Е.М. Тесаковой (МГУ, ГИН РАН) и С.Н. Лысенкову (МГУ) за всестороннюю помощь и поддержку.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет гранта Российского научного фонда (проект № 22-14-00258). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Лев О.М., Кравец В.С. Юрские остракоды Тимано-Печорского региона и их стратиграфическое значение // Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазонасыщенных бассейнов СССР. Л., 1982. С. 65–78.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2004. 223 с.
- Никитенко Б.Л. Стратиграфия, палеобиогеография и биофауны юры Сибири по микрофауне (фораминиферы и остракоды). Новосибирск: Параллель, 2009. 680 с.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 3. Остракоды кайнозоя / Ред. Б.С. Соколов. Л.: Недра, 1989. 233 с.
- Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. Б.С. Соколов. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. 244 с.
- Пяткова Д.М., Пермякова М.Н. Фораминиферы и остракоды юры Украины. К.: Наук. думка, 1978. 289 с.
- Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т. Палеогеография Русской платформы в юрское и меловое время. Л.: Недра, 1967. 260 с. (Тр. н.-и. геол.-развед. нефтяного ин-та. Вып. 62).
- Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1948. 360 с.
- Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б. Новые остракоды из нижнего келловоя Курской области // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 25–36.
- Тесакова Е.М., Шурупова Я.А., Устинова М.А. Стратиграфия келловоя и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и наннопланктону // Тр. Геол. ин-та РАН. 2017. Т. 615. С. 264–300.
- Шурупова Я.А. Гетерохронии и половой диморфизм среднеюрских Lophocythere Sylvester-Bradley, 1948 (Ostracoda, Crustacea) Русской плиты // Юрская система России: проблемы стратиграфии

и палеогеографии. Матер. IX Всеросс. совещ.: Сыктывкар, 9–16 сентября 2023 г. / Ред. М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов, Е.М. Тесакова. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2023. С. 172–174.

Blaszyk J. Middle Jurassic ostracods of the Czeszochowa region (Poland) // *Acta Palaeontol. Pol.* 1967. V. 12. № 1. P. 1–75.

Foote M. On the probability of ancestors in the fossil record // *Paleobiology.* 1996. V. 22. № 2. P. 141–151.

Franz M., Tesakova E.M., Behr E. Documentation and revision of the index ostracods from the Lower and Middle Jurassic in SW Germany according to Buck (1954) // *Palaeodiversity.* 2009. V. 2. P. 119–167.

Futuyma J.D., Kirkpatrick M. Evolution (4th Ed.). Sinauer, Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2017. 599 p.

Gründel J. Zur Fassung der Gattung *Lophocythere* (Ostracoda, Crustacea) // *Z. Geol. Wiss. Berlin.* 1973. Bd 1. № 5. S. 581–585.

Horne D.J., Cohen A., Martens K. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda // *The Ostracoda: Applications in Quaternary Research.* 2002. P. 5–36 (Geophys. Monogr. Ser. V. 131).

Malz H. Ostracoden-Studien im Dogger, 8: Die Arten der Gattung *Lophocythere*, ihre stratigraphische und regionale Verbreitung // *Senckenb. Lethaea.* 1975. V. 56. № 2/3. S. 123–145.

Oerli H.J. Ostracoden als Salzgehalts-Indikatoren im obern Bathonien des Boulonnais // *Eclog. Geol. Helv.* 1975. V. 50. № 2. P. 279–283.

Sheppard L.M. Middle Jurassic Ostracoda from Southern England and Northern France. Thesis Ph.D. Univ. of London, 1981. 214 p.

Shurupova Ya.A., Tesakova E.M. Species interrelatedness in the genus *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 (Ostracoda) in the Late Callovian of the Russian Plate // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 9. P. 933–938.

Tesakova E.M. Callovian and Oxfordian ostracodes from the Central region of the Russian Plate // *Paleontol. J.* 2003. V. 37. Suppl. № 2. P. 107–227.

Tesakova E. Late Callovian and Early Oxfordian ostracods from the Dubki section (Saratov area, Russia): implications for stratigraphy, paleoecology, eustatic cycles and palaeobiogeography // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2008. V. 249. № 1. P. 25–45.

Tesakova E.M. Ostracode-based reconstruction of paleodepths in the Early Callovian of the Kursk region, Central Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 10. P. 1214–1229.

Tesakova E.M., Shurupova Ya.A. Ostracod analysis of the Callovian and Lower Oxfordian deposits of the Mikhailovtsement section (Ryazan region): methods and results // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 13. P. 1561–1582.

Whatley R.C. Scottish Callovian and Oxfordian Ostracoda // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.* 1970. V. 19. № 6. P. 299–358.

Whatley R.C., Ballent S. A review of the Mesozoic ostracod genus *Lophocythere* and its close allies // *Palaeontology.* 2004. V. 47. Pt 1. P. 81–108.

Whatley R.C., Ballent S., Armitage J. Callovian Ostracoda from the Oxford Clay of southern England // *Rev. Españ. Micropaleontol.* 2001. V. 33. № 2. P. 135–162.

Wilkinson I.P., Whatley R.C. Upper Jurassic (Callovian–Portlandian) // *Ostracods in British Stratigraphy* / Eds. J.E. Whittaker, M.B. Hart. Geol. Soc. London, 2009. P. 241–287 (TMS Spec. Publ. № 3).

Объяснение к таблице VI

Левые створки раковин *Lophocythere*, вид снаружи, СЭМ, масштабная линейка 100 мкм.

Фиг. 1–3. *Lophocythere interrupta* Triebel, 1955: 1 – экз. КМА2-107, Ад., самка; 2 – экз. Kursk-8, А-4; 3 – экз. КМА3-14, А-6; нижний келловей, разрез Михайловский рудник (Курская обл.), все экз. из образца № КМА-8. Фиг. 4–6. *Lophocythere acrolaphos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001: 4 – экз. MC2-115, Ад., самка; 5 – экз. MC2-408, А-2; 6 – экз. MC2-403, А-4; верхний келловей, разрез Михайловцемент (Рязанская обл.), все экз. из образца № 13, аммонитовая зона *Athleta*.

Фиг. 7–9. *Lophocythere karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955): 7 – экз. MC2-16, самка; 8 – экз. MC2-20, А-3; 9 – экз. MC2-24, А-4; верхний келловей, разрез Михайловцемент (Рязанская обл.), все экз. из образца № 8, аммонитовая зона *Coronatum*.

Фиг. 10–12. *Lophocythere scabra* Triebel, 1951: 10 – экз. КМА2-6, Ад., самка, обр. № КМА-7; 11 – экз. КМА-41, обр. № КМА-7, А-2; 12 – экз. КМА-36, А-5, обр. № КМА-6; нижний келловей, разрез Михайловский рудник (Курская обл.)

Фиг. 13–15. *Lophocythere bucki* Lutze, 1960: 13 – экз. MC2-313, Ад., самка, обр. № 15; 14 – экз. MC-342, А-3, обр. № 13; 15 – экз. MC2-351, А-4, обр. № 14; верхний келловей, разрез Михайловцемент (Рязанская обл.), аммонитовая зона *Athleta*.

New Data About Evolution of the Middle Jurassic Ostracod Genus *Lophocythere* Silvester-Bradley of the Russian Plate

Ya. A. Shurupova^{1,2}

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

Important for stratigraphy ostracods of the genus *Lophocythere* (family Progonocytheridae) from the Middle Jurassic strata of the Central European Russia (sections Mikhailovsky rudnik, boreholes № 4, № 7, Kursk region and Mikhailovcement, Ryazan region) were studied. This article provides an updated review of the evolution of this taxa, three evolutionary lineages reconstructed: *L. batei* Malz, 1975 → *L. mosaica* sp. nov., *L. tuberculata* sp. nov., *L. karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955); *L. propinqua* Malz, 1975 → *L. scabra* Triebel, 1951 → *L. bucki* Lutze, 1960; *L. carinata* Blaszyk, 1967 → *L. interrupta* Triebel, 1955 → ? → *L. acrolophos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001. The evolution of the first lineage can be characterized as cladogenesis (the origin of three species from the common ancestor). The evolution of the other two lineage can be described as anagenesis (or phyletic evolution) (species successively replace each other over time). A new species *Lophocythere tuberculata* sp. nov. is described from the lower Callovian (Subpatruus and Koenigi ammonite zones) and upper Callovian (Athleta ammonite zone, Spinosum subzone) of the Kursk and Ryazan regions and *L. mosaica* sp. nov. is described from the lower Callovian (Gowerianus and Calloviense ammonite zones) of the Kursk region.

Keywords: Ostracoda, microevolution, Middle Jurassic, Callovian, Russian Plate, cladogenesis, anagenesis

