

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Шурупова Яна Андреевна

**Эволюция представителей надсемейства Progonocytheracea (Ostracoda, Crustacea) в
юре Среднерусского моря**

Специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2021

Диссертационная работа выполнена на кафедре биологической эволюции биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научные руководители

Журавлев Андрей Юрьевич

доктор биологических наук

Тесакова Екатерина Михайловна

доктор геолого-минералогических наук

Официальные оппоненты

Котов Алексей Алексеевич

доктор биологических наук, профессор РАН, член-корреспондент РАН

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

ведущий научный сотрудник

Мельникова Людмила Михайловна

кандидат геолого-минералогических наук

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

старший научный сотрудник

Мокиевский Вадим Олегович

доктор биологических наук

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

лаборатория прибрежных донных сообществ

заведующий лабораторией

Защита диссертации состоится «17» мая 2021 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета МГУ.03.07 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский пр., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»:
<https://istina.msu.ru/dissertations/333140503/>.

Автореферат разослан «12» апреля 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность избранной темы. Для изучения микроэволюции на ископаемом материале, предпочтительно выбирать группы с долгой геологической историей, скелетами, сохраняющимися в ископаемом состоянии в массовых количествах, выраженным половым диморфизмом и четко разграниченными возрастными стадиями, что позволяет изучать развитие признаков и гетерохронии у самок и самцов отдельно. Этим критериям отвечают остракоды.

В качестве модельного объекта были выбраны мезозойские остракоды Русской плиты (РП). Они многочисленны, хорошей сохранности и происходят из относительно глубоководных и непрерывных разрезов. Модельный объект позволил выявить микроэволюционные процессы, протекавшие на протяжении ~3,5 млн лет, что невозможно при изучении современных групп.

Степень разработанности темы. Юрские остракоды РП активно изучаются с 30-х годов XX в., главным аспектом их изучения были стратиграфия и палеоэкология, но не эволюция.

Первые шаги в изучении эволюции юрских остракод РП были предприняты автором диссертации. Впервые на юрском материале выявлены гетерохронии у *Camptocythere (C.) lateres* (Shurupova, Tesakova, 2017) и *Lophocythere acrolophos* (Shurupova, Tesakova, 2019; Шурупова, Тесакова, 2020).

Цели и задачи. Целью работы является изучение микроэволюционных процессов на палеонтологическом материале у остракод надсемейства Progonocytheracea из средней юры Русской платформы.

Для достижения этой цели были поставлены задачи:

- Описание морфологии раковины и выявление видовых признаков у представителей родов *Camptocythere*, *Palaeocytheridea*, *Lophocythere* из средне- и верхнеюрских морских отложений Центральной России.
- Изучение онтогенеза скелета.
- Анализ изменения систематического состава *Lophocythere* в среднеюрскую эпоху в течение келловейского века (~166,1–163,5 млн лет назад).
- Сравнение морфологии раковин ранне- и позднекелловейских лофоцитер.
- Сравнение морфологии раковин позднебайосских видов *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* и *Camptocythere (C.) lateres* с разных уровней разреза (т.е. из разных временных промежутков).
- Выявление эволюционно консервативных и пластичных признаков, изменений на разных стадиях онтогенеза и у разных полов (гетерохронии) и оценка темпов их появления, рассчитанной по циклам Миланковича.
- Оценка влияния на видообразование остракод внешних факторов среды.

Объект и предмет исследования. Объектом исследования выбраны остракоды родов *Camptocythere*, *Lophocythere* и *Palaeocytheridea*. Их представители были широко распространены и обильны в среднеюрских морях Европы и имели ярко выраженную скульптуру, облегчающую анализ морфологии. Предмет – микроэволюция морфологии и онтогенеза у изученных остракод.

Научная новизна работы. Впервые подробно изучены и описаны онтогенезы представителей родов *Camptocythere*, *Palaeocytheridea*, *Lophocythere* из среднеюрской эпохи РП. Выявлены эволюционно пластичные и консервативные морфологические признаки. Показано отсутствие взаимосвязи морфологических изменений с палеоэкологическими обстановками. Темпы эволюции рассчитывались с помощью орбитально-климатических циклов Миланковича, полученных по петромагнитным данным. У *Camptocythere (C.) lateres*, *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*, *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki* обнаружены гетерохронии по скульптуре раковины. У *Lophocythere acrolophos* и *L. interrupta* зафиксированы гетерохронии замка раковины самцов (это явление впервые установлено на мезозойском материале, ранее известные примеры относятся к позднекайнозойским остракодам). Описано сходство скульптуры у *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki*, возникшее в результате вторичной гомологии (гомоплазии). Выявлены последовательные этапы освоения Среднерусского моря лофоцитерами, с

дестабилизацией адаптивной нормы морфологии раковины на раннем этапе, с последующей стабилизацией.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты могут использоваться в образовательных целях для студентов биологических и геологических факультетов. Новые данные о скоростях эволюции позволяют лучше понять процессы и темпы видообразования, а также роль гетерохроний и полового диморфизма в происхождении видов. Новые данные по эволюции рода *Lophocythere* не только выявляют пути развития этой группы, но и подтверждают фундаментальные закономерности эволюции. Работа носит фундаментальный характер.

Практическая ценность данной работы заключается в том, что она показывает значимость сочетания детальных морфологических исследований с геологическими методами высокого временного разрешения для выявления темпов микроэволюционных процессов.

Методология диссертационного исследования. Использовались данные, полученные при помощи СЭМ, морфометрии, морфологического анализа. Результаты анализировались в совокупности со стратиграфическими, петромагнитными и палеоэкологическими данными.

Положения, выносимые на защиту:

1. Эволюционно консервативные признаки раковин *Palaeocytheridea* и *Lophocythere* – макроскульптура и замок, а у *Camptocythere* только замок. Эти признаки не изменились у лофоцитер за 370 000 лет, а у палеоцитеридей и камптоцитер за ~850 000 лет. Эволюционно пластичным признаком являлась мезоскульптура, по которой выявлены гетерохронии у *Palaeocytheridea*, *Camptocythere* и *Lophocythere*.
2. В истории рода *Lophocythere* в течение 3,5 млн лет в Среднерусском море описан кладогенез и филетическая эволюция. В раннекелловейское время наблюдается дестабилизация морфологических признаков и высокое видовое разнообразие. В позднекелловейское – фиксируется низкое разнообразие и стабилизация адаптивной нормы.
3. В строении раковин взрослых самцов *Lophocythere acrolophos* и *L. interrupta* сохранялись ювенильные признаки.
4. У взрослых представителей *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki* сходство скульптуры возникает в результате гомоплазий.
5. Онтогенезы у всех изученных *Lophocythere* были стабильны в течение 370 000 лет в среднем-позднем келловее, но менялись в более длительном временном промежутке всего келловейского века (3,5 млн лет). При переходе от раннего к среднему келловее, ювенильный признак начал проявляться на раковинах взрослых представителей *Lophocythere karpinskyi* и *L. bucki*. Гетерохронии в скульптуре раковины у взрослых представителей *Camptocythere (C.) lateres* (пераморфоз) и *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* (педоморфоз) произошли в позднем байосе-раннем бате за 850 000 лет.
6. Микроэволюционные процессы у изученных видов, выражавшиеся в морфологических изменениях раковины, занимали огромные интервалы времени, измеряемые сотнями тысяч лет, и не были связаны с вариациями среды обитания.

Степень достоверности полученных результатов достигается высоким уровнем представительности исследованных экземпляров, применением стандартных морфометрических, палеонтологических, стратиграфических и петромагнитных методов. Выводы основаны на анализе обширных литературных данных по остракодам.

Апробация полученных результатов. По результатам работы защищена ВКР по специальности 03.02.04 на биологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова. Результаты были представлены на 22 научных конференциях.

Личный вклад автора. Автор принимал участие во всех этапах работы: техническая обработка материала, работа с отобранными коллекциями; определение видов проводилось совместно с Тесаковой Е.М., далее самостоятельно; интерпретация полученных результатов, их публикация в научных журналах проводились совместно с научными руководителями, а их представление на научных конференциях, использование методов СЭМ, анализ научной литературы – самостоятельно.

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 30 работ. Из них 4 статьи в рецензируемых журналах из списка SCOPUS, WoS, 6 статей в научных сборниках, 20 работ опубликовано в материалах научных конференций.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы из 175 источников; изложена на 137 страницах, включает в себя: 50 рисунков, 1 фототаблицу и 2 таблицы.

Благодарности. Автор выражает глубочайшую признательность научным руководителям Журавлеву А.Ю. и Тесаковой Е.М. за всестороннюю помощь и поддержку на протяжении всей работы. Автор глубоко благодарен Лысенкову С.Н. (МГУ), Конорову Е.А. (ИОГен РАН) и всему коллективу кафедры биологической эволюции МГУ за обсуждение работы и моральную поддержку. Искренне благодарю Мельникову Л.М. (ПИН РАН) за важные рекомендации. Благодарю Петрунину А.С. (МГУ) за рецензирование ВКР, легшей в основу настоящей работы. Отдельная благодарность коллективу юрской группы: Рогову М.А., Ипполитову А.П. (ГИН РАН), Киселеву Д.Н. (ЯГПУ), Сельцеру В.Б. (СГУ), Иванову А.В. (СГТУ), Гужову А.В. (ПИН РАН), Гуляеву Д.Б. (Комиссия по юрской системе МСК России). Автор признателен Гужикову А.Ю. и Суринскому А.М. (СГУ) за расчет петромагнитных данных. Благодарю Богданова А.Г. (МГУ) и Ракитова Р.А. (ПИН РАН) за дополнительные сеансы работы на СЭМ. Искреннюю благодарность выражаю Миньковой Н.О. (СевГУ) и Бахаревой С.Р. (МПГУ) за помощь в начале научного пути. Глубочайшую благодарность выражаю родным и друзьям за поддержку, терпение и понимание.

Работа выполнена в рамках темы госзадания АААА-А16-116021660031-5, АААА-А16-116033010096-8 (МГУ), 0135-2018-0036 (ГИН РАН), РФФИ 18-05-00501.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы приведены общие сведения о классе Ostracoda: биология, экология, ископаемая летопись, онтогенез. Отдельный акцент сделан на половом диморфизме, изучении его эволюции у ракушковых раков. Также дается обзор работ по изучению микроэволюции на палеонтологическом материале, в т.ч. остракодах.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Материалы исследования. Изученные остракоды происходят из средней юры центральной части РП (Рисунок 1). Материал – пробы глин и алевролитов, отмытые порошки и отобранные коллекции остракод – был предоставлен Е.М. Тесаковой (МГУ).

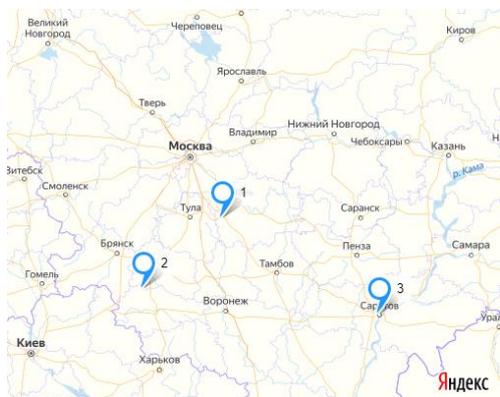


Рисунок 1. Карта-схема расположения изученных разрезов. 1 – Михайловцемент, Рязанская обл.; 2 – Михайловский рудник, Курская обл.; 3 – Сокурская скв., Саратовская обл.

Остракоды из верхнего байоса–нижнего бата (1480 экз. из 135 обр.) происходят из Сокурской скважины. Материал частично предоставлен в виде готовой коллекции (из 42 обр.) и проб (93 обр.), отмытых автором. Материал из нижнего келловея (535 экз. из 92 обр.) происходит из р-за Михайловский рудник: отмытые порошки и коллекции остракод. Экз. из среднего келловея–нижнего оксфорда изучены из р-за Михайловцемент (20401 экз. из 150 обр.). Материал предоставлен в виде отмытых порошков (60 обр.), 90 проб автор отмыл самостоятельно.

2.2. Методы технической обработки и научного изучения материала. Образцы были отмыты стандартным методом (кипячением с добавлением соды, с последующей промывкой водой на сите с ячейей 0,1 мм). Просушенный отмытый материал изучен под бинокулярами МБС-1 или Микромед MC2 Zoom 1 CR. Отобранные створки и целые раковины были подсчитаны, определены до вида и распределены по возрастным стадиям и полу у взрослых особей. Коллекция остракод была снята на СЭМ в Кабинете приборной аналитики в ПИН РАН (Cambridge CamScan-4; TESCAN VEGA-II XMU) и в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ (JSM-6380LA; Cambridge CamScan S-2).

Каждая створка изучена снаружи и изнутри (целые раковины с обеих сторон). Взрослые особи определялись по степени развития порово-канальной зоны, толщине створки, высоте заднего конца и соотношению длины к высоте створки (все параметры максимальны у половозрелых). По каждому виду были составлены таблицы, где СЭМ-фото из разных образцов (т.е. разных временных интервалов) распределялись по возрастным стадиям (Рисунок 2). Обозначения стадий приняты в соответствии с работой Horne, 2002: Ad. – взрослая особь, стадии от А-1 до А-8 (А-8 – первая (самая юная), а А-1 – последняя перед половым созреванием). Принятые сокращения: LV – левая створка, RV – правая створка, С – целая раковина.

СЭМ-фото обработаны в программе GIMP, морфометрические измерения проводились в ImageJ и GIMP, статистическая обработка полученных данных в Excel. В морфометрический анализ были включены только целые экз. Рисунки сделаны в CorelDRAW, GIMP, Excel.

Для описания замка раковины введено понятие «зубная формула», которое записывается как AT[G]PT, где AT – передний зуб замка (anterior tooth), [G] – желобок (groove), PT – задний зуб (posterior tooth) (Shurupova, Tesakova, 2017, 2019).

Коллекции остракод хранятся на геологическом факультете МГУ (каф. региональной геологии и истории Земли) и биологическом факультете МГУ (каф. биологической эволюции).

2.3. Фациальная характеристика среднеюрских р-зов и обстановки в морях ВЕП.

На территории Центральной России в среднеюрский период находилось Среднерусское море. В позднем байосе образовался мелководный морской бассейн, в который проникали тетические воды с юго-восточного и западного направлений. С начала бата произошло соединение Среднерусского и Бореального морей. В батском веке бассейн сильно обмелел. С начала келловейского века вновь произошла сильная трансгрессия, внутри которой можно выделить несколько трансгрессивно-регрессивных циклов со смешанной бореально-тетической водной массой. Похожие условия сохранялись в среднем и позднем келловее.

2.4. Петромагнитные данные. Помимо палеогеографических и палеоэкологических перестроек среды, обстановки изменяются ритмично под влиянием циклов Миланковича. Величины малого (E1~100 000 лет) и большого цикла (E2~400 000 лет) эксцентриситета постоянны. В Сокурском р-зе по петромагнитным данным установлено 9 циклов малого и 2 цикла большого эксцентриситетов и получено время, за которое сформировались отложения: по E2 ~813.8 тыс. лет, а по E1 ~867.2 тыс. лет (Рисунок 18). В р-зе Михайловцемент выявлены один цикл большого эксцентриситета и 4 малых, а отложения сформировались за ~370 000 лет (Рисунок 19).

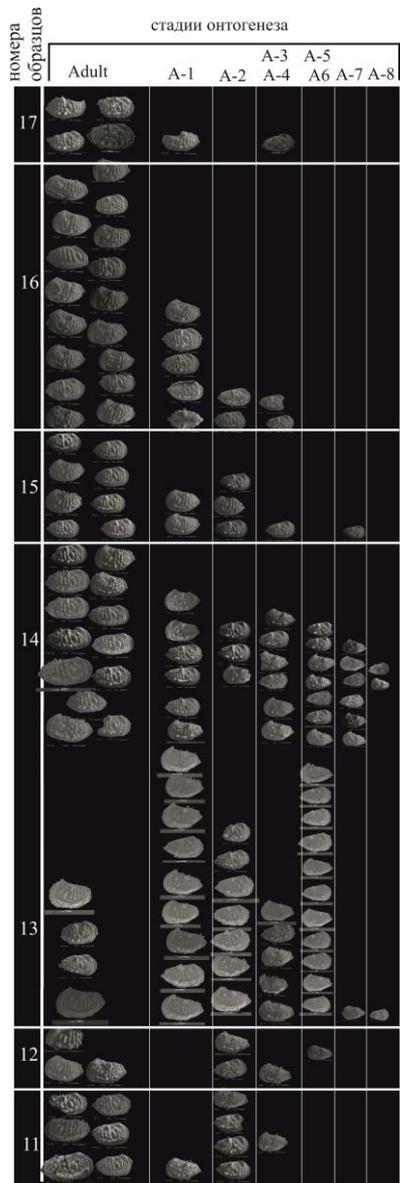


Рисунок 2. Анализ онтогенеза на примере *Lophocythere bucki* (из р-за Михайловцемент).

2.5. Систематический список изученных остракод.

Класс Ostracoda Latreille, 1806

Подкласс Podosora Sars, 1866

Отряд Podosorida Sars, 1865

Подотряд Cytherosopina Gruend., 1967

Надсемейство Progonocytheracea Sylv.-Bradl., 1948

Семейство Progonocytheridae Sylv.-Bradl., 1948

Род *Camptocythere* Trieb., 1950

Подрод *Camptocythere (Camptocythere)* Trieb., 1950

C. (C.) lateres Tes. et Shur., 2017

Семейство Neurocytheridae Gruend., 1975

Род *Lophocythere* Sylv.-Bradl., 1948

L. acrolophos What., Ball. et Arm., 2001

L. interrupta Trieb., 1951

L. karpinskyi (Mand. in Lyub., 1955)

L. ex gr. scabra Trieb., 1951

L. tuberculatus sp. nov.

L. bucki Lutze, 1960
 Семейство Pleurocytheridae Mand., 1960
 Род *Palaeocytheridea* Mand., 1947
 Подрод *Palaeocytheridea (Palaeocytheridea)* Mand., 1947
P. (P.) kalandadzei Tes., 2013

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ. Морфология и онтогенез раковины изученных видов остракод семейства Progonocytheridae из средней юры РП

Для некоторых прогоноцитераций из среднеюрской эпохи Центральной России изучено строение замка и скульптуры раковины и их развитие в онтогенезе и филогенезе.

3.1. *Camptocythere (C.) lateres* Tes. et Shur., 2017

Вид известен из верхнего байоса и нижнего бата Сокурской скв. Изучено 223 экз., представленных 7 последними возрастными стадиями, первая и вторая отсутствуют.

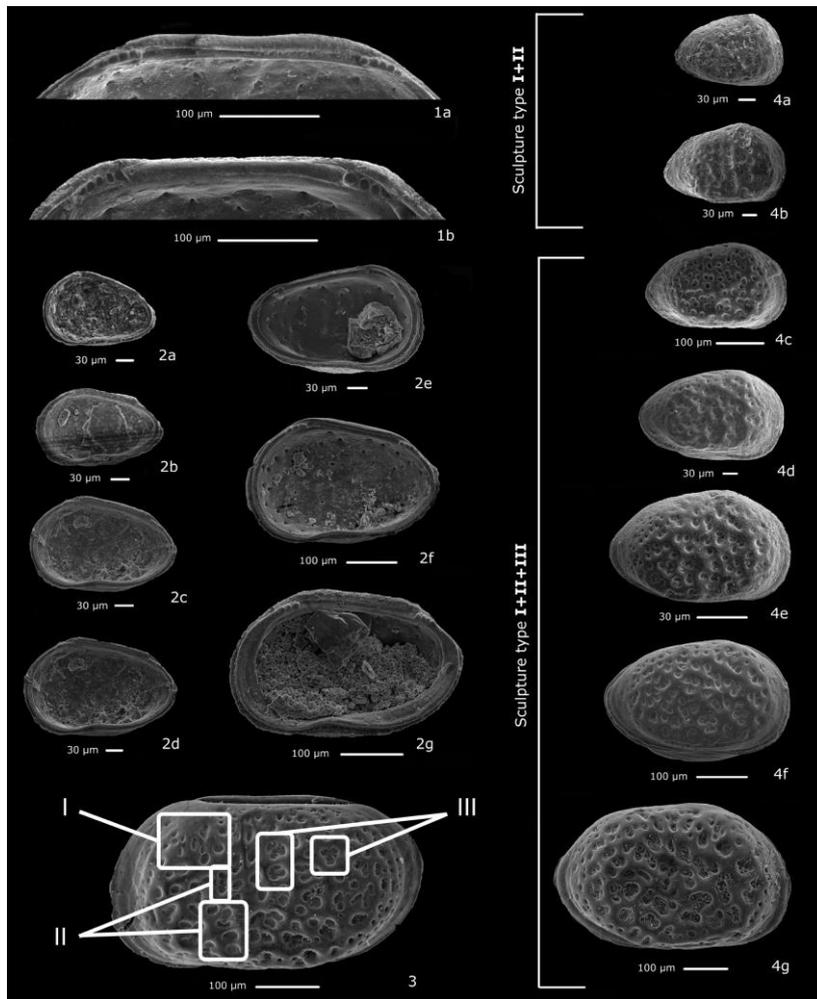


Рисунок 3. Развитие скульптуры и замка раковины в онтогенезе *C. (C.) lateres*. 1 – Замок: а – экз. MSU Sokur-48, RV, Ad, ♂; б – экз. MSU S-64, LV, Ad, ♂. 2 – Онтогенез замка: а – экз. MSU S-21, RV, A-6; б – экз. MSU S-87, RV, A-5; в – экз. MSU S-34, RV, A-4; д – экз. MSU S-34, RV, A-3; е – экз. MSU Sokur-64, LV, A-2; ф – экз. MSU Sokur-Ya-229, RV, A-1; г – экз. MSU S-62, RV, Ad, ♀. 3 – Скульптурные типы I, II, III, экз. MSU Sokur-13, С слева, Ad, ♂. 4 – Развитие скульптуры в онтогенезе: а – экз. MSU S-21, RV, A-6; б – экз. MSU S-14, RV, A-5; в – экз. MSU S-45, RV, A-4; д – экз. MSU S-2, С справа, A-3; е – экз. MSU S-15, RV, A-2; ф – экз. MSU S-47, С справа, A-1; г – экз. MSU Sokur-15, RV, Ad, ♀.

Стадии онтогенеза	<i>C. (C.) lateres</i>	
Adult		
A-1		
A-2		
A-3		
A-4		
A-5		
A-6		

Рисунок 4. Схема развития замка *C. (C.) lateres* в онтогенезе. Здесь и на Рисунках 6 и 10 – черным цветом отмечены элементы краевых зубов, белым – элементы желобка.

3.2. *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* Tes., 2013

Вид из верхнего байоса и нижнего бата из р-за Сокурской скв. Изучено 110 экз., в материале представлены 5 последних возрастных стадий. Онтогенез замка удалось изучить для стадий Ad, A-2 и A-4.

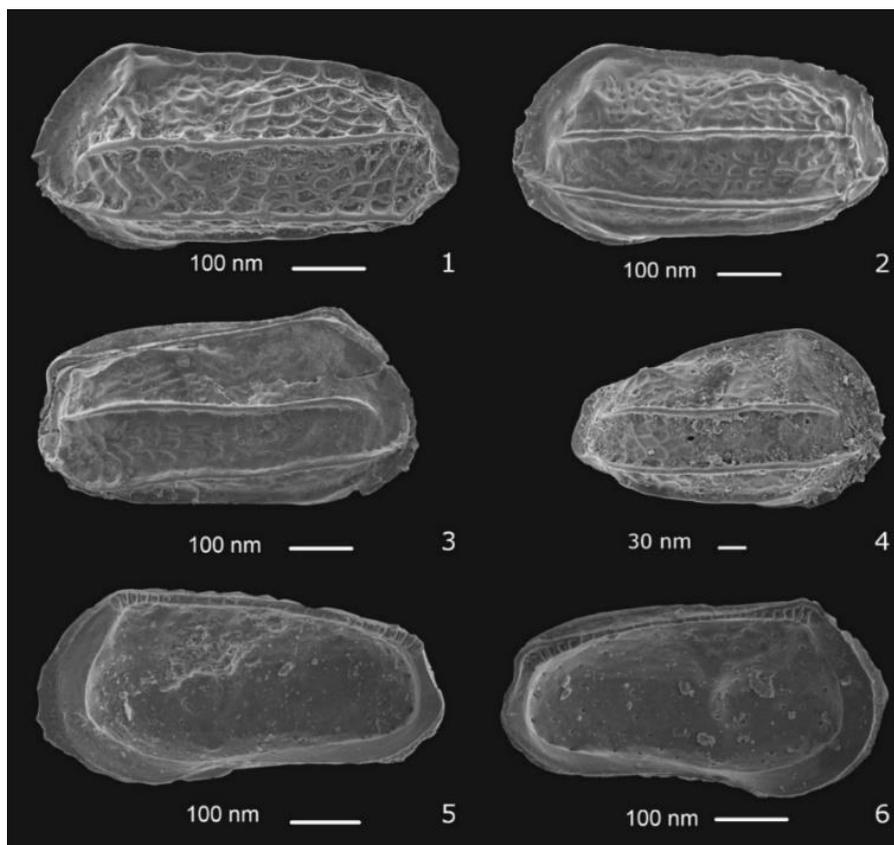


Рисунок 5. Створки *P. (P.) kalandadzei*. 1 – Голотип КП МГУ 372–Sokur-8, LV, Ad, ♂; 2 – экз. Sokur-165, С слева, Ad, ♀; 3 – экз. Sokur-166, С слева, Ad, ♂; 4 – экз. Sokur-112, RV, A-2; 5 – экз. Sokur-103, RV, Ad, ♂, изнутри; 6 – экз. Sokur-104, LV, Ad, ♀, изнутри.

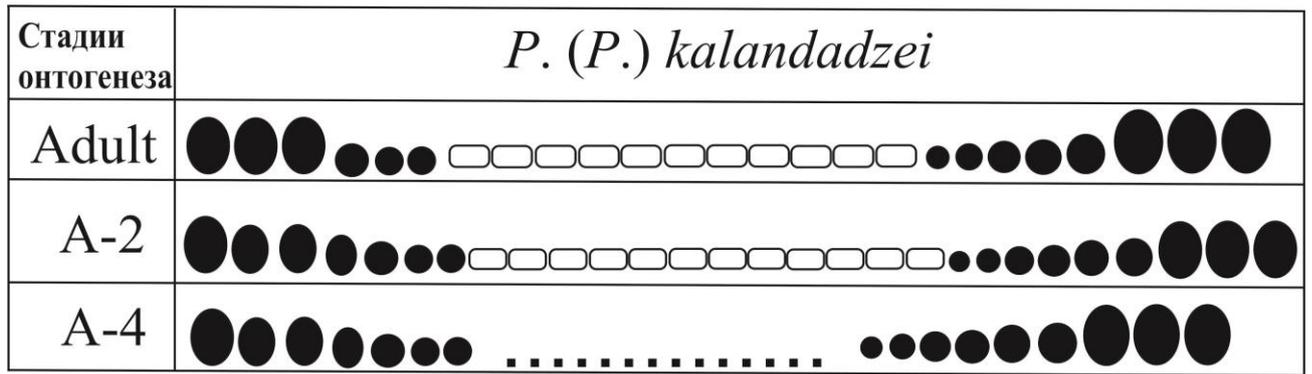


Рисунок 6. Схема развития замка *P. (P.) kalandadzei* в онтогенезе.

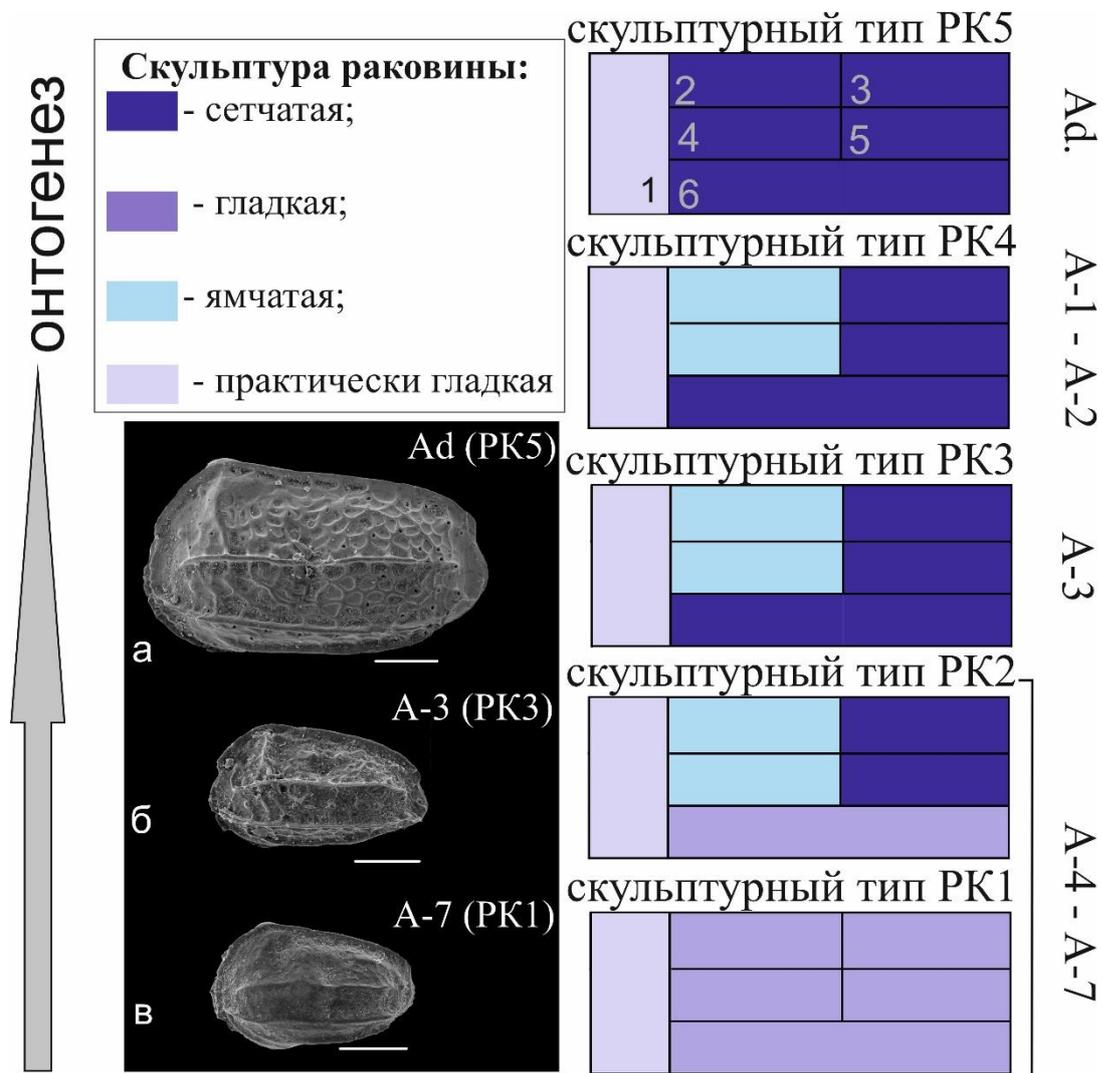


Рисунок 7. Развитие мезоскульптуры *P. (P.) kalandadzei* в онтогенезе. Слева СЭМ-фото, риска 100 µm: а – экз. Sokur-115, LV, Ad; б – экз. Sokur-94, LV, A-3; в – экз. Sokur-66, LV, A-7. Справа на схемах цифрами обозначены сектора раковины: 1 – передний; 2 – переднеспинной; 3 – заднеспинной; 4 – переднебрюшной; 5 – заднебрюшной; 6 – брюшной. PK1 – PK5 скульптурные типы.

3.3. Род *Lophocythere* Sylv.-Brad., 1948

Из нижнего келлового Михайловского рудника изучено 535 экз., среди которых: *L. tuberculatus* sp. nov. (215 экз.), *L. karpinskyi* (47 экз.), *L. interrupta* (52 экз.), *L. ex gr. scabra* (195 экз.) и *Lophocythere «mosaicum»* (26 экз.).

В среднем – верхнем келловом р-за Михайловцемент было исследовано 4470 экз., определены виды: *L. karpinskyi* (362 экз.), *L. bucki* (3309 экз.), *L. acrolophos* (798 экз.) и *L. tuberculatus* sp. nov. (1 экз.).

3.3.1. *Lophocythere karpinskyi* (Mand. in Lyub., 1955)

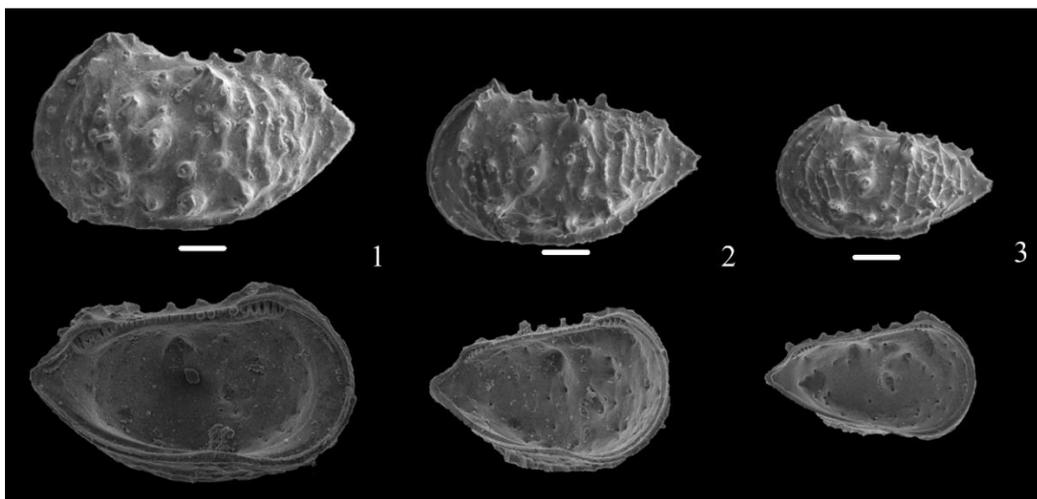


Рисунок 8. Створки раковин *L. karpinskyi* из р-за Михайловцемент, LV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, риска 100 μm . 1 – экз. MC2-16, Ad, ♀; 2 – экз. MC2-20, A-3; 3 – экз. MC2-24, A-4.

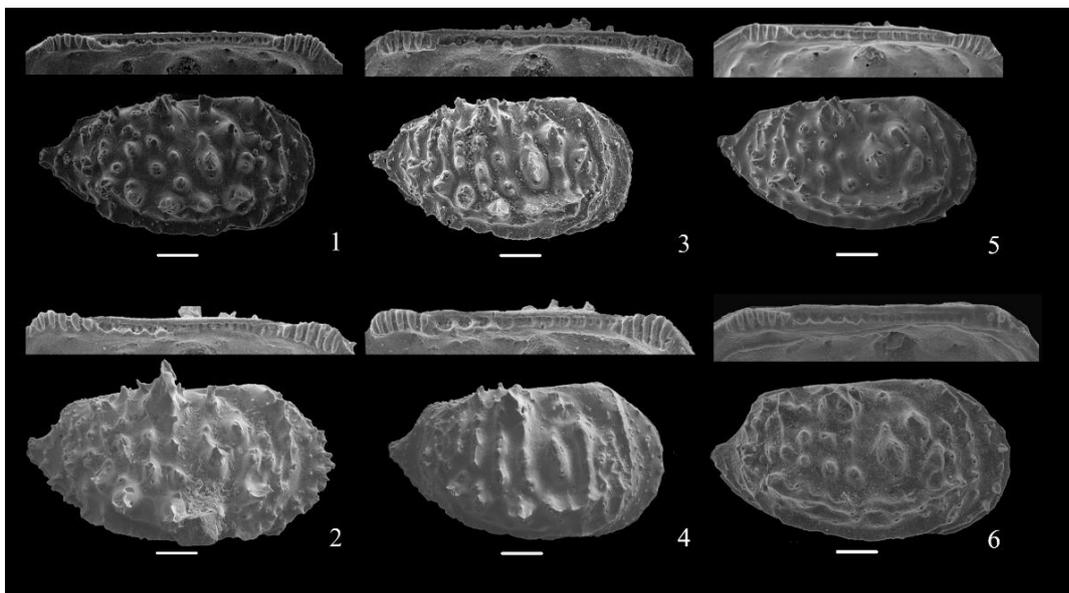


Рисунок 9. Сравнение раннекелловейских (1, 3, 5) и позднекелловейских (2, 4, 6) *Lophocythere* (самки). Для каждого экз. приведены изображения: створка снаружи и замочный край; риска 100 μm . 1, 2 – *L. karpinskyi*: 1 – экз. КМА-G2-1, RV; 2 – экз. МГУ MC2-291, RV; 3, 4 – *L. bucki*: 3 – экз. КО2-1-66, RV; 4 – экз. МГУ MC2-304, RV; 5, 6 – *L. tuberculatus* sp. nov. 5 – экз. КМА-G5-140, RV; 6 – экз. МГУ MC-66, RV.

Стадии онтогенеза	<i>L. karpinskyi</i>	Стадии онтогенеза	<i>L. acrolophos</i>
Adult		Adult ♀	
A-1		Adult ♂	
A-2		A-1 ♀	
A-3		A-2 ♀	
A-4		A-1 ♂	
A-5		A-2 ♂	
A-6		A-3	
Стадии онтогенеза	<i>L. bucki</i>	A-4	
Adult		A-5	
A-1		A-6	
A-2		A-7	
A-3		Стадии онтогенеза	<i>L. interrupta</i>
A-4		Adult ♀	
A-5		Adult ♂	
A-6		A-1	
Стадии онтогенеза	<i>L. tuberculatus sp. nov.</i>	A-2	
Adult		A-3	
A-1		A-7	
A-2			
A-3			
A-4			

Рисунок 10. Схема развития замка у всех изученных лофоцифер в онтогенезе.

3.3.2. *Lophocythere bucki* Lutze, 1960

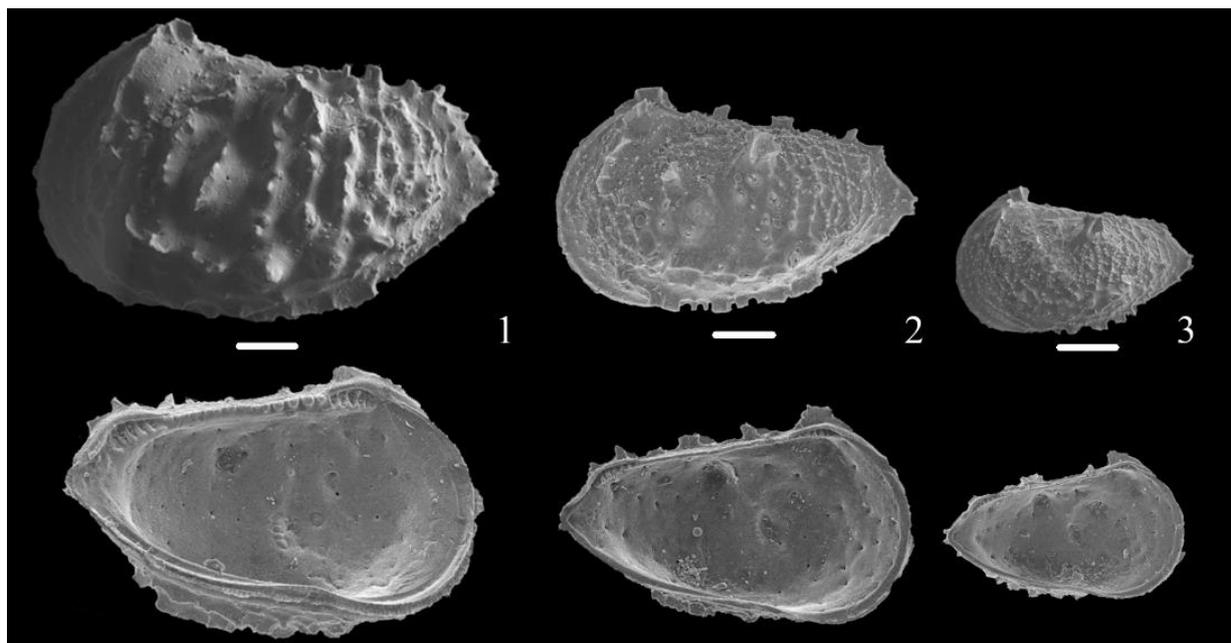


Рисунок 11. Створки раковин *L. bucki* из р-за Михайловцемент, RV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, риска 100 μ m. 1 – экз. MC2-313, Ad, ♀; 2 – экз. MC2-429, A-2; 3 – экз. MC2-351, A-4.

3.3.3. *Lophocythere tuberculatus* sp. nov.

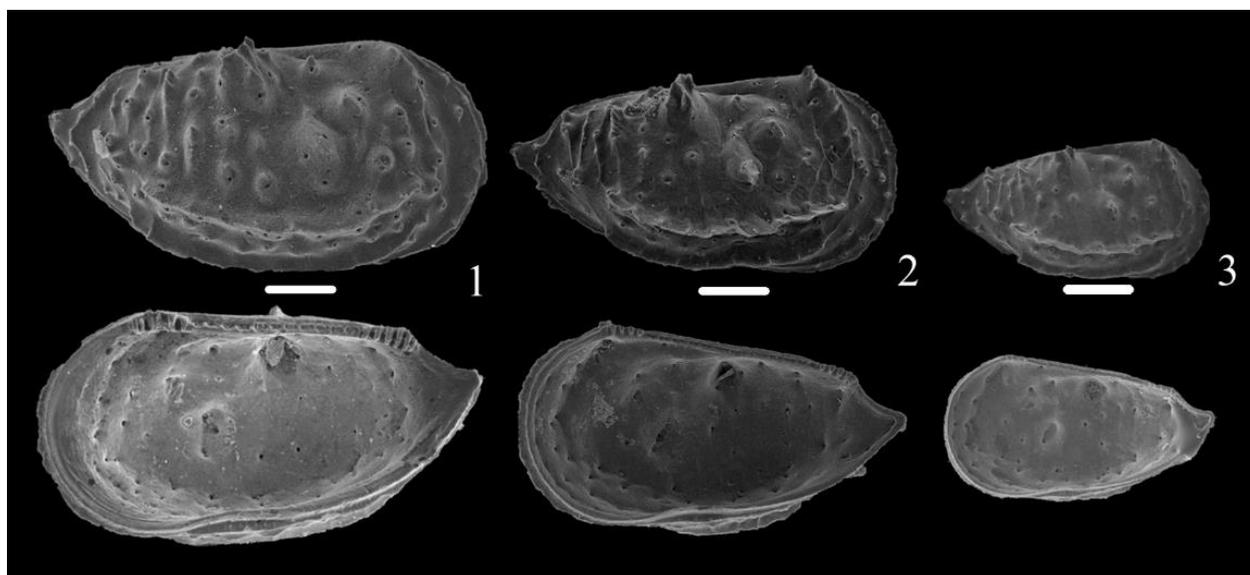


Рисунок 12. Створки раковин *L. tuberculatus* sp. nov. из р-за Михайловский рудник, RV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, риска 100 μ m. 1 – экз. КМА-G6-9, Ad, ♀; 2 – экз. КМА-G3-42, A-2; 3 – экз. КМА-G5-31, A-4.

3.3.4. *Lophocythere ex gr. scabra* Trieb., 1951

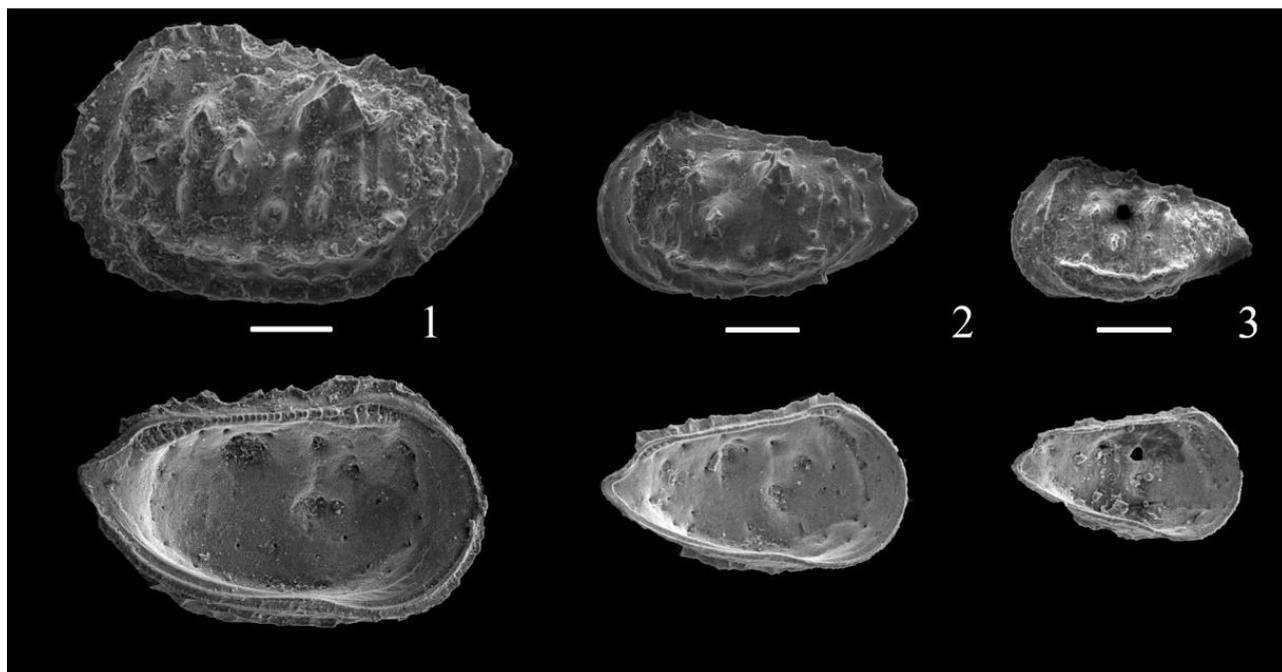


Рисунок 13. Створки раковин *L. ex gr. scabra* из р-за Михайловский рудник, LV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, риска 100 μm . 1 – экз. КМА-31, Ad, ♀; 2 – экз. КМА-41, A-2; 3 – экз. КМА-36, A-5.

3.3.5. *Lophocythere acrolophos* What., Ball., et Arm., 2001

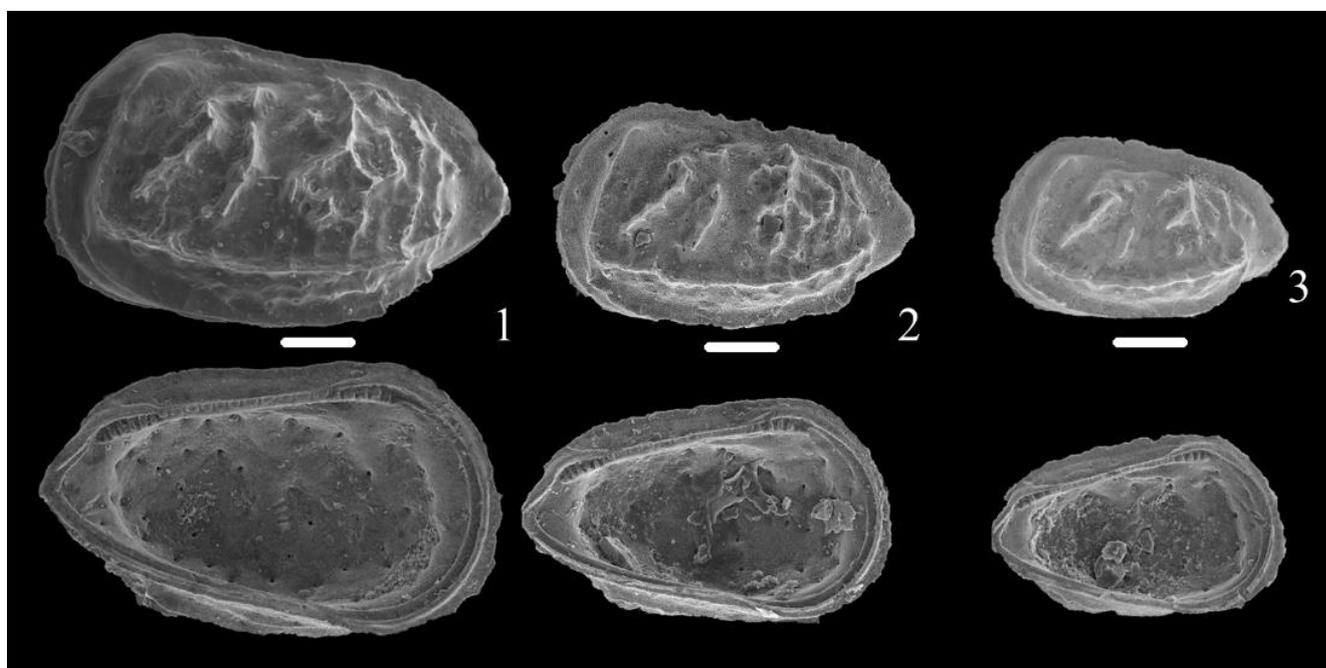


Рисунок 14. Створки раковин *L. acrolophos* из р-за Михайловцемент, LV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, риска 100 μm . 1 – экз. MC2-115, Ad, ♀; 2 – экз. MC2-408, A-2; 3 – экз. MC2-403, A-4.

3.3.6. *Lophocythere interrupta* Trieb., 1951



Рисунок 15. Створки раковин *L. interrupta* из р-за Михайловский рудник, LV. Верхний ряд – вид снаружи, нижний – изнутри, риска 100 μm . 1 – экз. КМА2-107, Ad, ♀; 2 – экз. КМА2-133, A-1; 3 – экз. Kursk-8, A-4; 4 – экз. КМА3-14, A-6.

3.3.7. *Lophocythere* «*mosaicum*» (с мозаичным сочетанием признаков)

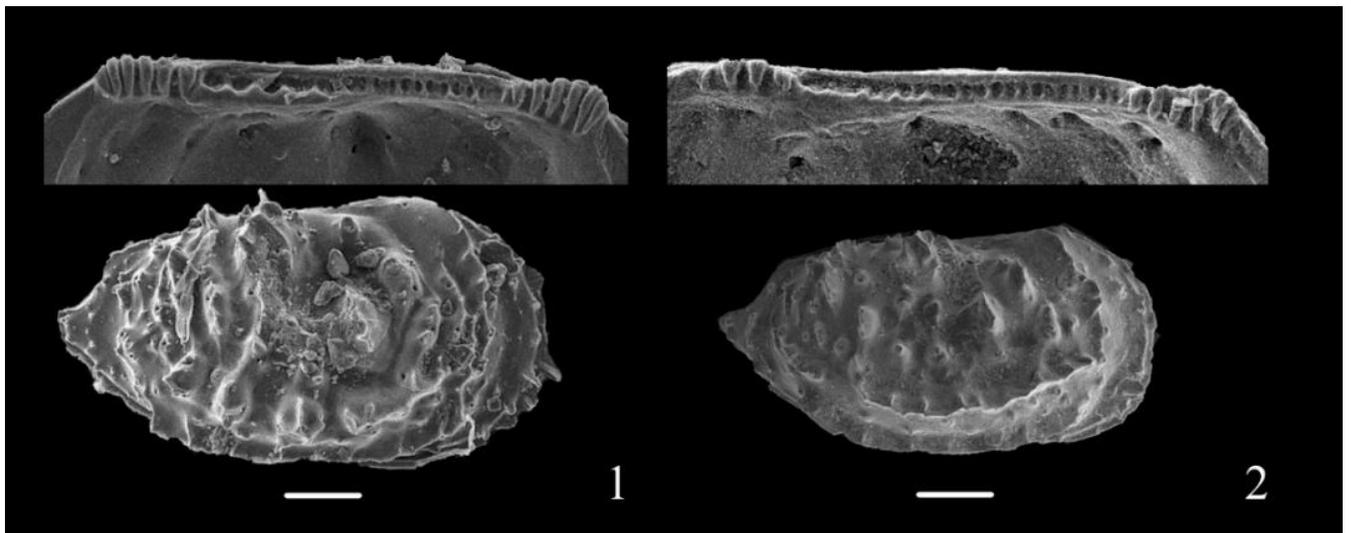


Рисунок 16. Раннекелловейские *Lophocythere* с мозаичным сочетанием признаков. Нижнее фото – створка снаружи, верхнее – замочный край; RV, Ad; риска 100 μm . 1 – *Lophocythere* sp. nov. (переходная форма между *L. ex gr. scabra*, *L. bucki* и *L. karpinskyi*) – экз. КО2-100, ♀. 2 – *Lophocythere* sp. nov. (переходная форма между *L. ex gr. scabra* и *L. tuberculatus* sp. nov.) – экз. КМА2-1-87, ♂.

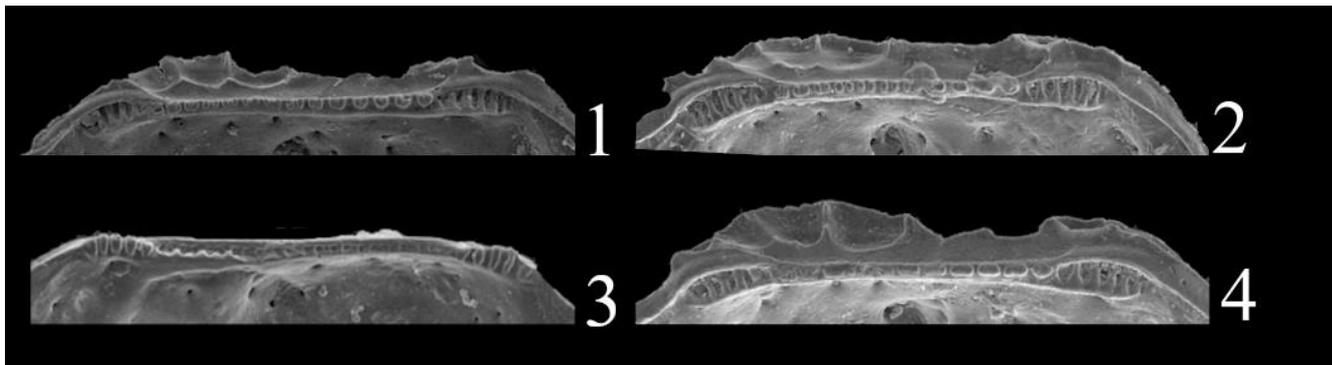


Рисунок 17. Изменчивость строения замка раннекелловейских *L. tuberculatus* sp. nov., Ad. СЭМ-фото спинного края с разными зубными формулами: 1 – 6[6:10:2]6, экз. Kursk-22, LV, ♀; 2 – 6[4:14]6, экз. КМА-G5-140, LV, ♀; 3 – 5[4:14]5, экз. КМА-G5-114, RV, ♂; 4 – 6[11:0]6, экз. КМА-G5-113, LV, ♀.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ. Микроэволюционные изменения у изученных остракод

4.1. Эволюция скульптуры раковины *Camptocythere (C.) lateres*

У *C. (C.) lateres* эволюционно консервативный признак – замок, эволюционно пластичный – скульптура. В онтогенезе она развивается от скульптурного типа I (отдельные ямки), через переходный тип II (ямки, сгруппированные в ряды) к типу III (ямки, собранные в розетки), на створках взрослых наблюдаются все три типа.

Эволюция вида идет по пути пераморфоза. Переход от преобладания типа I к типу II на створках взрослых (гетерохрония 1) зафиксирован на гл. 50,3 м; экз. с преобладающим III типом (гетерохрония 2) появляются с уровня 38,8 м. В соответствии с чем р-з скажины подразделяется на три интервала, сформировавшихся: А1 за ~60 000 лет, А2 за ~80 000 лет, А3 за ~730 000 лет (Рисунок 18).

Гетерохронные сдвиги не совпадают с изменениями палеоэкологии, поэтому отражают филетическую эволюцию. Обе гетерохронии произошли с интервалом ~80 000 лет, затем морфологический стазис длился ~730 000 лет. Сравнительно быстрый эволюционный скачок с последующим стазисом отвечает концепции прерывистого равновесия.

4.2. Эволюция скульптуры раковины *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei*

У *P. (P.) kalandadzei* замок и макроскульптура также оказались эволюционно стабильными, в отличие от мезоскульптуры. В онтогенезе она изменялась от гладкой, через ямчатую к ячеистой (Рисунок 7). Эти изменения происходили последовательно в разных секторах раковины. Но эволюция мезоскульптуры в течение позднего байоса – раннего бата шла по пути редукции (т.е. педоморфоза) (Рисунок 18): нижняя часть р-за до гл. 37,4 м (интервал В1) характеризуется скульптурным типом РК5; выше до гл. 13,3 м (В2) преобладает РК4; до гл. 8,8 м (В3) встречаются экз. с РК3; выше гл. 8,8 м. (В4) – с РК2 и РК1. Т.е. гетерохрония 1 зафиксирована на гл. 37,4 м, гетерохрония 2 – на гл. 13,3 м, гетерохрония 3 – на гл. 8,8 м.

Длительность осадконакопления интервала В1 ~100 000 лет, В2 ~340 000 лет, В3 ~160 000 лет, а В4 ~210 000 лет. Эволюция *P. (P.) kalandadzei*, как и у *C. (C.) lateres*, отражает филетическую эволюцию вида, с той разницей, что гетерохронии происходили через длительные промежутки времени, без выраженного морфологического стазиса.

поздних представителей (в пределах нормы палеонтологического вида) свидетельствуют о гетерохронных сдвигах у обоих видов в конце раннего келловей, а эволюция мезоскульптуры шла по пути педоморфоза (сохраняется ювенильный признак (сетка) у Ad.) (Рисунок 9). Со среднего келловей до конца раннего оксфорда скульптура находилась в стазисе: у *L. karpinskyi* ~280 000 лет, *L. bucki* ~160 000 лет (Рисунок 19). Скульптура другого позднекелловейского вида *L. acrolophos*, встречавшегося в интервале времени ~150 000 лет, также находилась в стазисе. Стазис скульптуры всех трех видов имел место на фоне неоднократно менявшихся условий окружающей среды, т.е. у лофоцитер происходила филетическая эволюция.

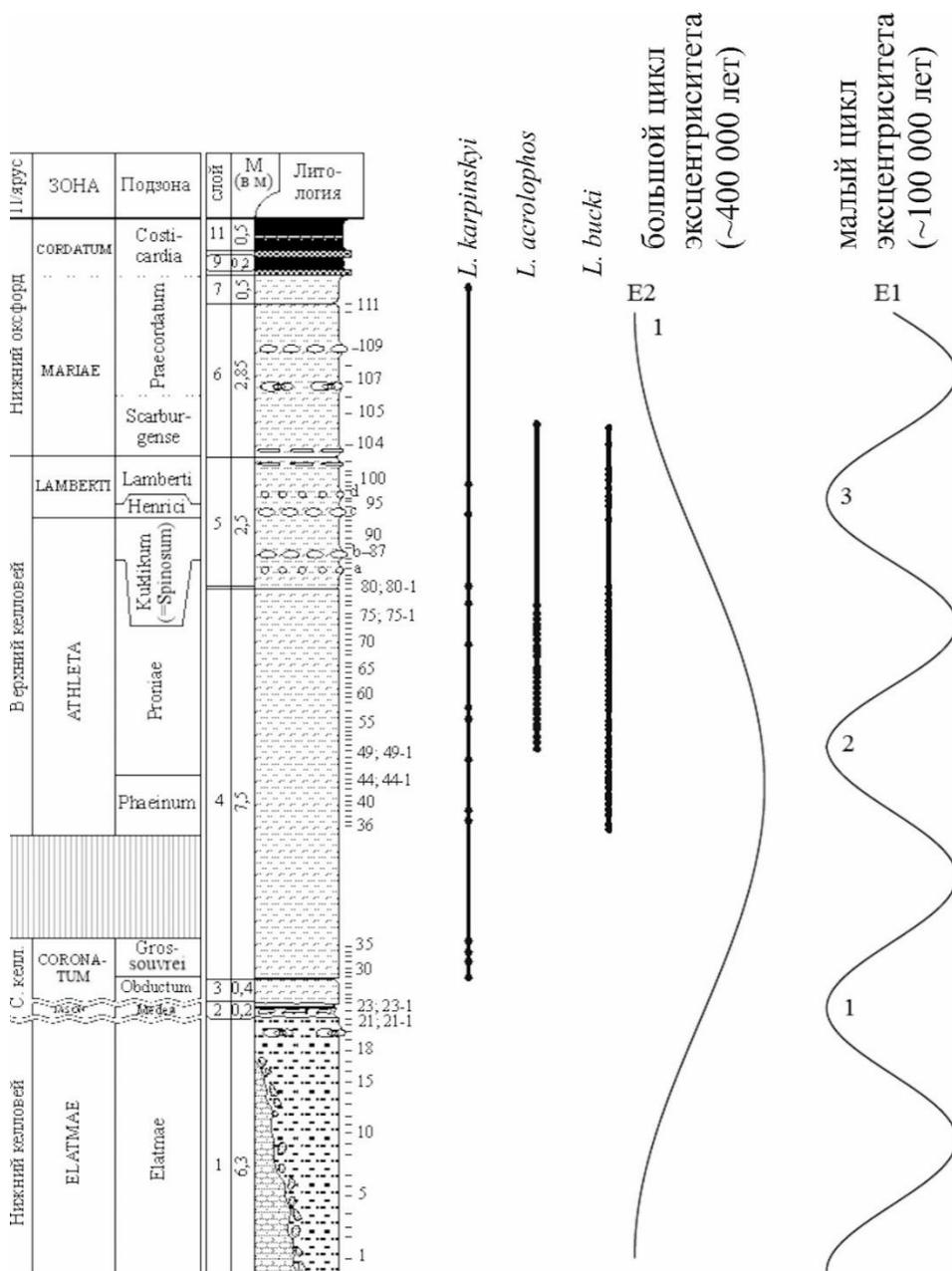


Рисунок 19. Распространение рода *Lophocythere* в келловейских и нижнеоксфордских отложениях р-за Михайловцемент и результаты циклостратиграфического анализа (E1 и E2).

Скульптура раковины *L. karpinskyi* и *L. bucki* очень похожа, поэтому их зачастую не различают в работах по юрским отложениям. Но скульптура, схожая у взрослых представителей, отличается у ювенильных форм и развивается разными путями в онтогенезе. Т.е. это сходство –

результат параллельного развития признаков у близкородственных видов (гомоплазия или вторичная гомология).

4.4. Этапы эволюции *Lophocythere* в Среднерусском море

Из нижнего келловея, помимо хорошо различимых таксонов, изучены створки *Lophocythere* «*mosaicum*» (26 экз.), в морфологии которых мозаично сочетаются признаки: 1) *L. ex gr. scabra*, *L. bucki* и *L. karpinskyi* и 2) *L. ex gr. scabra* и *L. tuberculatus* (Рисунок 16).

Эта мозаичность, видимо, связана со становлением рода лофоцитер в Среднерусском море после вселения с трансгрессией из Западной Европы. Освоение нового палеобассейна проходило под действием дестабилизирующего отбора и сопровождалось сменой адаптивных норм. Дестабилизирующий отбор отразился и в изменчивости замка у *L. tuberculatus* (Рисунок 17).

Т.о. на первых этапах местной эволюции лофоцитер их морфология еще очень изменчива, но к среднему – позднему келловее видовые признаки стабилизируются. В раннем келловее их видовое разнообразие было выше, что позволяет судить о кладогенезе внутри группы; а начиная со среднего келловея и до конца раннего оксфорда наблюдается филетическая эволюция. Представители видов многочисленны на протяжении всего изученного интервала, поэтому можно считать, что группа успешно освоила новый палеобассейн.

4.5. Гетерохронии и половой диморфизм у *Lophocythere*

У *L. acrolophos* и *L. interrupta* выявлены гетерохронии (педоморфоз) только у самцов. Половой диморфизм выражается в строении замка раковины (Рисунок 20). Замок самцов схож с замком предыдущих возрастных стадии (А-1 и А-2) по строению желобка (Рисунок 10).

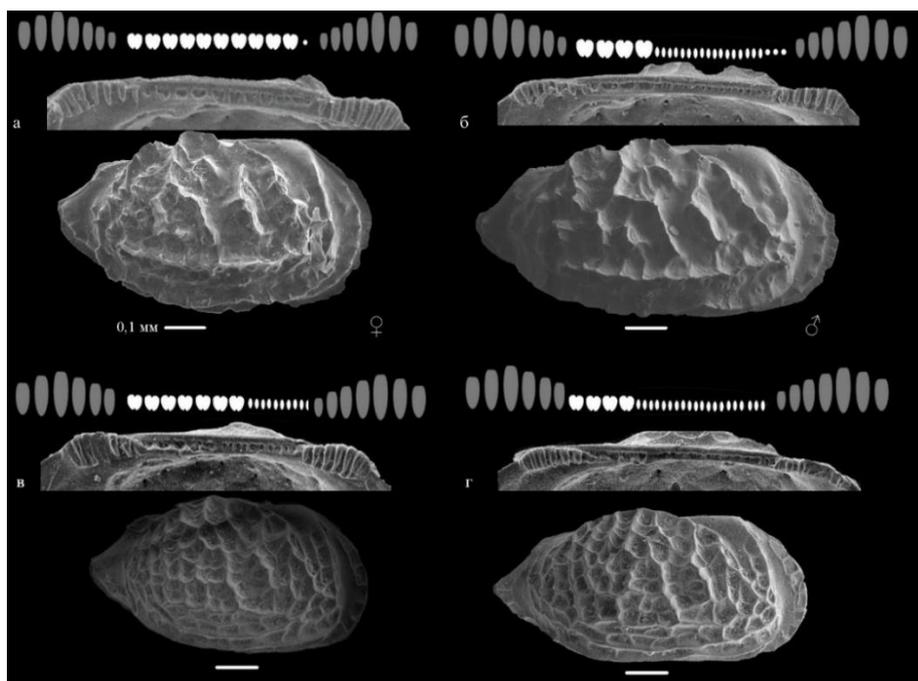


Рисунок 20. Половой диморфизм видов *L. acrolophos* (а, б) и *L. interrupta* (в, г). Верхний келловей, р-з Михайловцемент: а – экз. МС-96, RV; б – экз. МС2-377, RV. Нижний келловей, р-з Михайловский рудник: в – экз. КМА2-154, RV; г – экз. КМА2-126, RV. На схематичном изображении замка серым цветом отмечены элементы краевых зубов, белым – желобка.

У *L. acrolophos* по строению желобка наблюдается преждевременный половой диморфизм (Рисунок 10) (т.е. можно различать створки разных полов со стадий А-1 – А-2).

Интересно отметить, что неравное соотношение полов у морских остракод: 1:4, где самцов в 4 раза меньше (Yamaguchi, 2017; Martins, 2019), подтверждается и на изученном материале: из 14 экз. взрослых *L. acrolophos* – к самцам относятся 3 экз.; а среди 13 экз. взрослых *L. interrupta* 3 экз. – самцы.

ВЫВОДЫ

1. Сходство скульптуры у взрослых представителей *Lophocythere karpinskyi* и *L. buckyi* возникает в результате гомоплазий (вторичная гомология), поскольку эти виды, хотя и являются близкородственными (их общий предок, вероятно, существовал в байосском веке), но представляют разные филогенетические ветви, т.к. их скульптура была разной на ранних стадиях онтогенеза.
2. В нижнекембрийских слоях встречаются экз. *Lophocythere*, у которых мозаично сочетаются признаки видов *L. ex gr. scabra*, *L. karpinskyi*, *L. bucki*, *L. tuberculatus* sp. nov. Это сочетание может свидетельствовать о смене адаптивных норм под действием дестабилизирующего отбора вследствие успешного освоения родом *Lophocythere* Среднерусского моря, что выражается в разнообразии видов и их большой биомассе.
3. Морфология раковин у *Lophocythere bucki* и *L. karpinskyi* в средне- и позднекембрийское время (в интервале продолжительностью ~370 000 лет) остается стабильной, несмотря на изменения палеоэкологических условий, т.е. наблюдалась филетическая эволюция.
4. Сравнение представителей видов *Lophocythere bucki* и *L. karpinskyi* из ранне- и среднепозднекембрийских интервалов позволило выявить в этой линии гетерохронии (ювенильный признак начал проявляться на раковинах взрослых представителей), возникшие на ранне-среднекембрийском рубеже.
5. У самцов *Lophocythere acrolophos* и *L. interrupta* в строении замка обнаружен признак, возникший в результате педоморфоза. Этот феномен ранее описывался только на позднекайнозойском материале, а у мезозойских форм зафиксирован впервые. Кроме того, у *L. acrolophos* выявлен преждевременный половой диморфизм.
6. У вида *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* наблюдается гетерохрония – со временем меняется мезоскульптура (у более поздних форм она сглаживается). Однако уровни р-за, на которых появились экземпляры с измененной мезоскульптурой, не совпадают с рубежами перестройки комплексов остракод (палеоэкологическими перестройками), т.е. это явление невозможно объяснить реакцией на перемену условий.
7. У вида *Camptocythere (C.) lateres* наблюдается гетерохрония, выраженная в меньшем проявлении ювенильных признаков с течением времени на раковинах взрослых представителей (пераморфоз). Уровни р-за, на которых наблюдаются гетерохронические изменения не совпадают со сменой палеоэкологических обстановок (т.е. с рубежами перестройки комплексов остракод) и отражают филетическую эволюцию вида.
8. Онтогенезы у изученных средне–позднекембрийских и оксфордских лофоцитер не менялись на протяжении всего изученного промежутка времени (370 000 лет), что свидетельствует о стабильности в эволюции этих видов. В отличие от *Camptocythere (C.) lateres* и *Palaeocytheridea (P.) kalandadzei* у которых наблюдаются гетерохронические перестройки, охватывающие интервал ~850 000 лет.
9. В целом на материале по юрским остракодам, обитавшим в морях восточной части Европы, можно сделать вывод, что необратимые микроэволюционные процессы, выразившиеся в конечном счете в морфологических изменениях раковины, занимали огромные интервалы времени, измеряемые сотнями тысячами лет. Эти процессы не были тесно связаны с существенными изменениями среды обитания.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в международных базах Scopus, Web of Science, RSCI

1. Tesakova E.M., **Shurupova Ya.A.** Ostracod analysis of Callovian and Lower Oxfordian deposits of the Mikhailovtsement section (Ryazan region): Methods and results // *Paleontological Journal*. 2018. V.52. №13. P.1561–1582. IF= 0.62. DOI: 10.1134/S0031030118130154.
2. **Shurupova Ya.A.**, Tesakova E.M. Species interrelatedness in the genus *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 (Ostracoda) in the Late Callovian of the Russian Plate // *Paleontological Journal*. 2019. V.53. №9. P.933–938. IF= 0.62. DOI: 10.1134/S0031030119090144.
3. Stepanov I.A., Kazansky A.Yu., Kiselev D.N., Kosareva L.R., Rogov M.A., Tesakova E.M., Shchepetova E.V, and **Shurupova Ya.A.** The potential of petromagnetic methods in paleoecological reconstructions based on the example of Jurassic deposits (Callovian–Lower Oxfordian) of the Mikhailovtsement section (Ryazan region) // *Moscow University Geology Bulletin*. 2019. V.74. №3. P.258–266. IF=0.68. DOI: 10.3103/S0145875219030104.
4. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Остракоды (Ostracoda, Crustacea) как модельные объекты для изучения эволюции полового диморфизма // *Журнал общей биологии*. 2020. Т.81. №4. С.285–296. IF= 1.54. DOI: 10.31857/S0044459620040089.

Статьи в научных сборниках

1. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М., Колпенская Н.Н., Сельцер В.Б., Иванов А.В. // Саратовское Поволжье в позднем байосе (средняя юра): палеогеография, реконструированная по остракодам // *Жизнь Земли*. 2016. Т.38. №1. С.22–37.
2. Тесакова Е.М., **Шурупова Я.А.**, Устинова М.А. Стратиграфия келловая и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и наннопланктону // *Труды ГИН РАН*. Т.613. М: ГЕОС. 2017. С.264–300.
3. **Shurupova Ya.A.**, Tesakova E.M. Detailed biostratigraphic scales as based on the palaeobiogenetical approach (an example of the upper Bajocian-Lower Bathonian ostracod scale of the Russian Platform) // *Volumina Jurassica*. 2017. V.15. P.121–138. SJR=0.23. DOI: 10.5604/01.3001.0010.6074.
4. Тесакова Е.М., **Шурупова Я.А.** Основы остракодового анализа на примере келловая и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) // *Труды XVII Всероссийского микропалеонтологического совещания «Современная микропалеонтология – проблемы и перспективы»*. М: ПИН РАН. 2018. С.265–270.
5. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Родственные связи между русскими позднекелловейскими видами рода *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 // *Труды XVII Всероссийского микропалеонтологического совещания «Современная микропалеонтология – проблемы и перспективы»*. М: ПИН РАН. 2018. С.271–276.
6. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Палеобиогенетический метод детализации биостратиграфических шкал (на примере остракодовой шкалы Русской платформы для конца байоса – начала бата) // *Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Седьмое Всероссийское совещание с международным участием. Научные материалы*. М: ГЕОС. 2017. С.246–250.

Тезисы и материалы конференций

1. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Половой диморфизм остракод и биостратиграфия // Ежегодная научная конференция «Ломоносовские чтения». Секция Геология. Подсекция региональной геологии и истории Земли. М: МГУ. 2020. С.2–4.

2. **Shurupova Y.A.**, Tesakova E.M. Male-driven evolution in the ostracod genus *Lophocythere* from the Middle Jurassic of the Russian Plate // 9th European Ostracodologists' Meeting Crossing boundaries in ostracod research. Poland, Gdansk. 2019. P.56.
3. Тесакова Е.М., **Шурупова Я.А.** Остракодовый анализ и его вклад в учение о фациях // Экзолит-2019. Фациальный анализ в литологии: теория и практика. Сборник научных материалов. М: МГУ. 2019. С.140–142.
4. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Проблемы реконструкции филогении некоторых среднеюрских остракод // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XVI Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. М: ПИН РАН. 2019. С.29.
5. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Остракоды: опережающая эволюция самцов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы XV Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. М: ПИН РАН. 2018. С.38.
6. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е. М. Филогенетические связи между остракодами рода *Lophocythere* из среднерусского моря юрского периода (келловейский век) // М: Зоология беспозвоночных: новый век. 2018. С.132.
7. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Родственные связи между русскими верхнекелловейскими видами рода *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 // «Современная микропалеонтология – проблемы и перспективы». Тезисы XVII Всероссийского Микропалеонтологического совещания. Казань. 2018. С.32.
8. Тесакова Е.М., **Шурупова Я.А.** Основы остракодового анализа: возможности и ограничения на примере келловея и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) // «Современная микропалеонтология – проблемы и перспективы». Тезисы XVII Всероссийского Микропалеонтологического совещания. Казань. 2018. С.31.
9. **Shurupova Y.A.**, Tesakova E.M. The use of ostracods in palaeoecological reconstructions on the example of the Callovian and lower Oxfordian of the Mikhailovcement (Ryazan Region, Russia) // 5th International Paleontological Congress. The Fossil week abstract book. France, Paris. 2018. P.217.
10. Тесакова Е.М., **Шурупова Я.А.** Реконструкция по остракодам условий формирования келловейских и нижнеоксфордских отложений разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) // Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. М: ПИН РАН. 2018. С.55–56.
11. **Shurupova Y.A.**, Tesakova E.M. Evolution of *Palaeocytheridea kalandadzei* (Ostracoda, Crustacea) carapace from Saratov during the terminal Bajocian – Early Bathonian (Middle Jurassic) // ICIM 4 Program & Abstracts. Moscow. 2017. P.26.
12. **Shurupova Y.A.**, Tesakova E.M. Phylogeny of *Camptocythere lateres* Tesakova & Shurupova, sp. nov. (Crustacea, Ostracoda) from the Upper Bajocian (Jurassic) of the Saratov region (Central Russia) // Jurassica XIII. Jurassic geology of Tatra MTS. Abstracts and field trip guidebook. Poland. 2017. P.72.
13. **Shurupova Y.A.**, Tesakova E.M. Phylogeny of the subgenus *Palaeocytheridea* (*Palaeocytheridea*) (Progonocytheracea, Pleurocytheridae) from Middle Jurassic of Europe // International Ostracoda Newsletter ISO18 Abstractbook. University of California Santa Barbara. 2017. P.77–78.
14. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Изучение филогенеза зональных видов остракод как метод повышения разрешающей способности биостратиграфической шкалы // Современная палеонтология: классические и новейшие методы (Тезисы XIV Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов). М: ПИН РАН. 2017. С.38.
15. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Филогенез вида *Camptocythere lateres* (Crustacea, Ostracoda) из верхнебайосских отложений (юрская система) Саратовской области // Материалы III Международной конференции "Современные проблемы биологической эволюции". М: Государственный Дарвиновский музей. 2017. С.314–317.

16. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Филогенез остракод вида *Palaeocytheridea (Palaeocytheridea) kalandadzei* Tesakova из верхнего байоса – нижнего бата (средняя юра) из Сокурской скважины, Саратов // Материалы XXII Международной научной конференции по морской геологии “Геология морей и океанов”. Т.1. М: ИО РАН. 2017. С.263–267.
17. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Эволюция остракод подрода *Palaeocytheridea (P.) Mandelstam* в средней юре Европы // Тезисы конференции "Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия". М: ПИН РАН. 2017. С.76–77.
18. Tesakova E.M., **Shurupova Y.A.** Detailed palaeogeographic reconstructions by ostracodes for the Russian plate in Late Bajocian // Meeting of Asian Ostracodologists (Second Asian Ostracodologists' Meeting). Yunnan University, China. 2016. P.66–68.
19. Тесакова Е.М., **Шурупова Я.А.**, Колпенская Н.Н., Иванов А.В., Сельцер В.Б. Высокопрецезионные палеоэкологические реконструкции по остракодам в позднем байосе Саратовского Поволжья // ПАЛЕОСТРАТ-2016. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. М: ПИН РАН. 2016. С.80–81.
20. **Шурупова Я.А.**, Тесакова Е.М. Остракоды позднего байоса Саратовской области как палеотемпературные индикаторы // Биология – Наука XXI века: 19-я Международная Пущинская школа-конференция молодых. Пущино. 2015. С.452.