

УДК 565.33:551.762.2(47+410.5)+575.8

НОВЫЕ РОДЫ ОСТРАКОД *BATHONIELLA* (БАТ И НИЖНИЙ КЕЛЛОВЕЙ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ И СЕВЕРНОЙ ГЕРМАНИИ) И *PARABATHONIELLA* (НИЖНИЙ И СРЕДНИЙ БАТ ШОТЛАНДИИ). ЧАСТЬ 2: ЭВОЛЮЦИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ

© 2025 г. Е. М. Тесакова^{1, 2}

¹Геологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва

²Геологический институт РАН, Москва

e-mail: ostracon@rambler.ru

Поступила в редакцию 07.01.2024 г.

После доработки 18.02.2024 г.

Принята к публикации 29.03.2024 г.

Результаты сравнительно-морфологического и онтогенетического исследования остракод *Bathoniella Tesakova* (Восточно-Европейская платформа (ВЕП) и Северная Германия, бат–нижний келловей) и *Parabathoniella Tesakova* (Шотландия, нижний–средний бат) позволили предположить их происхождение от представителей рода *Glyptocythere* Brand et Malz с сетчатой скульптурой (Европа, байос–бат). Западноевропейские парабатониеллы берут начало от *G. comes* Br. et Malz, восточноевропейские батониеллы – от *G. tuberosa* (Khabarova). Оба предковых таксона происходят от западноевропейского *G. concentrica* Br. et Malz, который в позднем байосе мигрировал на ВЕП с образованием аллопатрического *G. tuberosa*. По правилу приоритета, для вида *G. tuberosa* Br. et Malz из нижнего бата Германии предложено замещающее название *G. pseudotuberosa* Tesakova, nom. nov.

Эволюция скульптуры и линейных размеров в филоинии сетчатых глиптоцитер демонстрирует полный цикл морфогенеза с педоморфозом и магнификацией у байосских видов и последующим геронтоморфозом и минификацией у батских представителей и их потомков батониелл в бате и раннем келловее. Стратиграфическая смыкаемость преемственных видов позволила установить на ВЕП новые филозоны: *G. tuberosa* в терминальном верхнем байосе–нижнем бате (зоны Michalskii–Besnosovi); *B. prima* в терминальном нижнем бате–верхнем бате (зона *Ishmae* – предположительно, нижняя часть зоны *Calyx/Infimum*); *B. milanovskyi* в верхнем бате (предположительно, верхняя часть зоны *Calyx/Infimum*)–нижнем келловее (зона *Elatmae*); *B. raenultima* в нижнем келловее (зона *Subpatruus*, биогоризонты *C. surensis*, *C. subpatruus*, *C. uzhovkensis*) и *B. ultima* в нижнем келловее (зона *Subpatruus*, биогоризонт *Ch. saratovensis*–зона *Calloviense*). Дополнительно зона *B. milanovskyi* распространена в Северной Германии. Вид *Parabathoniella elongata* (Wakefield) из нижнего и среднего бата Шотландии, по-видимому, был единственным звеном западноевропейского рода. Гомологичное приобретение им батониеллового полового диморфизма в одно время с *B. prima* Tesakova позволяет проводить по первому появлению в летописи этих видов панъевропейский коррелятивный уровень.

Ключевые слова: *Glyptocythere*, цикл морфогенеза, педоморфоз, геронтоморфоз, магнификация, минификация, акселерация, новые виды, хроностратиграфия, корреляция, новые филозоны, Украина, Белоруссия, центральные районы Европейской России, Поволжье

DOI: 10.31857/S0869592X25010045, EDN: VADQVS

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является продолжением (второй частью) статьи (Тесакова, 2024), посвященной изучению новых остракод *Bathoniella Tesakova*, 2024 из бата–нижнего келловоя Восточно-Европейской платформы (ВЕП) и Северной

Германии (по оригинальным материалам из разрезов Поволжья, центральных районов России, Украины и Белоруссии и по литературным данным) и *Parabathoniella Tesakova*, 2024 из батской формации Большой эстуарной группы Внутренних Гебрид (по Wakefield, 1994).

В первой части статьи (Тесакова, 2024) были представлены результаты ревизии стратиграфически значимых видов *Palaeocytheridea milanovskyi* Lyubimova, 1955 и *P. nikitini* Lyub., 1955 из нижнего келловоя ВЕП. Вид *nikitini*, описанный по самкам, сведен в синонимику к *milanovskyi*, описанному по самцам. Последний выбран типовым для нового рода *Bathoniella*. Вид *B. milanovskyi* в понимании П.С. Любимовой (1955) был подразделен на три хроновида (*B. milanovskyi* s.s., *B. paenultima* Tesakova, 2024 и *B. ultima* Tesakova, 2024). Кроме того, в каменноовражной свите Саратовского Заволжья был выявлен еще один новый вид батониелл *B. prima* Tesakova, 2024 – предковый для трех упомянутых. В отложениях нижнего–среднего бата Шотландии (условно зоны *Tenuiplicatus*–*Progracilis*) известны очень похожие остракоды, определенные М. Вейкфилдом как *Acanthocythere elongata* (Wakefield, 1994, p. 27, pl. 4, figs. 1–9) и перенесенные Е.М. Тесаковой в новый род *Parabathoniella*. В публикации (Тесакова, 2024) были описаны два новых рода: *Bathoniella* с четырьмя видами, три из которых новые, и *Parabathoniella*.

У батониелл и парабатониелл наблюдался необычный половой диморфизм. Обзор изученности полового диморфизма у мезо-кайнозойских остракод показал его недостаточную разработанность и необходимость дальнейшего подразделения. Поэтому в составе домицилярного надтипа, в контурном типе, Тесаковой были выделены новые подтипы – конгруэнтный и батониелловый. При конгруэнтном подтипе краевые фигуры самок и самцов (контур раковины при виде со спинной стороны) одинаковые, а при батониелловом – разные. Первый подтип характерен для глиптоцитер, а последний – для батониелл и парабатониелл (Тесакова, 2024, рис. 2).

Высокое морфологическое сходство *P. elongata* и *B. prima* – из-за чего Тесакова сначала ошибочно отнесла их к одному роду *Bathoniella* (Тесакова и др., 2023) – и синхронность их появления в Западной и Восточной Европе позволили предположить в конце раннего бата миграцию шотландского *P. elongata* с образованием на ВЕП аллопатрического *B. prima*. Последний предлагалось считать зональным для одноименного миграционного стратона, который, в свою очередь, можно было бы рассматривать как панъевропейский корреляционный уровень (Тесакова и др., 2023). Но предложенное объяснение не является единственным. Одновременное появление на удаленных территориях сходных по морфологии и размерам видов может

определяться гомологией (или вторичной гомологией), возникшей в дальнеродственных филолиниях, параллельно развивавшихся в Западной и Восточной Европе. Однако степень родства *P. elongata* и *B. prima* не была определена.

Таким образом, в задачи настоящей работы входит: 1) установление предков для *Bathoniella* и *Parabathoniella*, а также региона и времени возникновения этих родов; 2) реконструкция филолиний батониелл и парабатониелл (включая предков), развивавшихся параллельно в Западной и Восточной Европе; 3) выявление для каждой из филолиний развитие во времени скульптуры, линейных размеров и замка; 4) установление и описание новых филозон по эволюции батониелл в палеоморях ВЕП и прослеживание их за ее пределами; 5) выяснение природы коррелятивного уровня, проводимого по первому появлению батониелл и парабатониелл в Западной и Восточной Европе.

Для научных учреждений, упомянутых в тексте, приняты следующие аббревиатуры: ВНИГНИ (Всероссийский научно-исследовательский геологический нефтяной институт, Москва (Апрелевское отделение)), ГИН (Геологический институт РАН, Москва), МГУ (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова), ПИН (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва), ЯГПУ (Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал, легший в основу второй части статьи, и методы его извлечения из породы подробно охарактеризованы в первой части статьи (Тесакова, 2024).

Для выявления предков батониелл и парабатониелл применялись сравнительно-морфологический и онтогенетический подходы: эволюция в онтогенезе типов скульптуры, замка и линейных параметров раковины позволила для каждого признака выявить гетерохронные сдвиги и проследить их развитие во времени. Выявленные эволюционные закономерности развития каждого признака в ряду потомков сравнивались с таковыми предполагаемых предков.

Для линейных параметров раковин/отдельных створок (в мм), которые измерялись по фотографиям в программе ImageJ, приняты следующие сокращения: Д – максимальная длина, ВПК – высота переднего конца, ВС – высота в средней части створки, ВЗК – высота заднего конца,

Вмах – максимальная высота, которая у самок может находиться на переднем конце или посередине створки, у самцов – на заднем конце, *Т* – толщина, *Д/Вмах* – отношение длины к максимальной высоте, *juv.* – ювенильная особь (ювенилия) с возрастными стадиями от А-1 (последняя перед половым созреванием) до А-8 (первая, самая юная). Измерение высоты переднего и заднего концов делалось для всех экземпляров. Измерение *ВС* выполнялось тогда, когда максимальная высота превышала *ВПК* или *ВЗК* и находилась посередине раковины (или плохая сохранность материала не позволяла измерить *ВПК*). Для обозначения левых и правых створок приняты сокращения *ЛС* и *ПС* соответственно, целая раковина – *ЦР*.

В табл. 1 приведены размеры изученных батониелл *ВЕП* по экземплярам из собственных коллекций автора и парабатониелл Шотландии по (Wakefield, 1994). Размеры представителей *Glyptocythere Brand et Malz*, которые считаются предками батониелл (табл. 2) и парабатониелл (табл. 3), приняты по (Brand, Malz, 1966).

Размеры вида *Glyptocythere tuberosa* (Khabarova) из терминального байоса–нижнего бата (зоны Michalskii–Besnosovi) *ВЕП* приводятся по экземплярам из коллекции автора. Вид был описан Т.Н. Хабаровой (1955) из верхнего байоса окрестностей г. Жирновска, Волгоградская обл. Позже он был встречен в зоне Michalskii в Сокурском разрезе, Саратовская обл. (где ошибочно определен как *Glyptocythere tuscila*: Шурупова и др., 2016, рис. 5/12; или как *G. tuscila* и *G. regulariformis* (pars.): Shurupova, Tesakova, 2017, рис. 3). Также вид известен из керна скважин в Пензенской обл. из остракодовой зоны *G. bathonica*, отвечающей аммонитовой зоне

Besnosovi (данные автора). Использовать измерения из первоописания нельзя, поскольку голотипом была выбрана обломанная створка с неполной длиной (Хабарова, 1955, с. 195, табл. 1, фиг. 6); кроме того, знак после запятой был поставлен неверно (размеры остракоид уменьшены в 10 раз). Первоначально Хабарова отнесла *G. tuberosa* к роду *Palaeocytheridea Mandelstam*, впоследствии вид был перенесен Тесаковой в состав *Glyptocythere* (Тесакова, 2022в). Эрих Бранд и Хайнц Мальц, изучая остракоид Северо-Западной Германии, описали другой вид под названием *Glyptocythere tuberosa Brand et Malz in Brand, Fahrion, 1962* из нижнего бата (зона Zigzag) (Brand, Malz, 1966, p. 507, pl. 57, figs. 58–69; первоначально подвид *G. hieroglyphica tuberosa* (Brand, Fahrion, 1962, p. 144, pl. 21, figs. 18, 19; pl. 19, figs. 3, 4)). Этот вид обладает совершенно иной – морщинистой – разновидностью скульптуры и является звеном другой, параллельной филолинии глиптоцитер. По правилу приоритета, название *G. tuberosa* остается за видом Хабаровой, а вид Бранда и Мальца должен быть переименован. В настоящей работе для него предлагается замещающее название *G. pseudotuberosa Tesakova*, nom. nov. с голотипом SMF Хе 4370, ЛС самки из керна скв. Wachtel 47 (северо-запад Германии), гл. 195 м, нижний бат, зона Zigzag (Brand, Fahrion, 1962, p. 144, pl. 21, fig. 19; Brand, Malz, 1966, p. 507, pl. 57, fig. 58).

Коллекции остракоид хранятся на кафедре региональной геологии и истории Земли геологического ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова под №№ МГУ Роч (Починки, Нижегородская обл.), МГУ Барт (Бартоломеевка, Саратовская обл.), МГУ Перелуб (скв. 103 и 108, Перелюбский район, Саратовская обл.), МГУ Сокур-Ya и МГУ Сокур

Таблица 1. Линейные размеры (в мм) представителей *Bathoniella Tesakova* и *Parabathoniella Tesakova* (список видов приводится в стратиграфической последовательности снизу вверх)

Виды	Д самцы	Д самки	Вмах самцы	Вмах самки	Т самцы	Т самки
<i>B. ultima</i> Tesakova	–	0.443–0.577	–	0.237–0.295	–	–
<i>B. paenultima</i> Tesakova	0.586–0.644	0.538–0.583	0.297–0.327	0.315–0.338	0.324–0.342	0.299–0.330
<i>B. milanovskyi</i> (Lyub.)	0.718–0.855	0.667–0.713	0.412–0.456	0.385–0.417	0.394–0.439	0.373–0.406
<i>B. prima</i> Tesakova	0.988–0.989	0.720–0.871	0.452–0.470	0.423	–	0.432–0.501
<i>P. elongata</i> (Wakefield)	0.891–1.036	0.855	0.509–0.527	0.491	0.436–0.528	0.455

(скв. Сокурская, Саратовская обл.), МГУ ТП (Тархановская пристань, Тетюшский р-н, Татарстан), МГУ Pnz-3 (скв. 6 (Обвал), Тамалинский р-н, Пензенская обл.), МГУ 300 (Михайловский рудник, Курская магнитная аномалия), МГУ КЯ (Костянецкий яр, Каневский район, Днепро-Донецкая впадина), МГУ Belor (скв. 792, Гомельский р-н, Белоруссия).

ЭВОЛЮЦИЯ

Происхождение батониелл

По общей форме раковины, замку и особенно скульптуре батониеллы наиболее близки к сетчатым представителям рода *Glyptocythere* (в составе которого выделяются еще две параллельные филогении – с ребристой и морщинистой скульптурой), а отличаются от них мускульным отпечатком (антеннальный рубец бобовидный, а не круглый или овальный, как у глиптоцифер) и батониелловым половым диморфизмом (у глиптоцифер он конгруэнтный; Тесакова, 2024). Это позволяет предполагать, что батониеллы являются завершающим звеном эволюции сетчатых глиптоцифер из байоса и бата Европы. В Германии к таким формам относятся (по Brand, Malz, 1966) (перечисляются в стратиграфической последовательности от более древних к молодым; рис. 1): *G. plicata* Br. et Malz (Brand, Malz, 1966, p. 518, pl. 60, figs. 100–102; зона Discites), *G. sowerbyi* Br. et Malz (Brand, Malz, 1966, p. 517, pl. 60, figs. 96–99; зоны Laeviuscula–Propinquans), *G. tuscila* Br. et Malz (Brand, Malz, 1966, p. 497, Figs. 5–6; зона Humphriesianum), *G. regulariformis* Br. et Malz in Brand, Fahrion (Brand, Malz, 1966, p. 496, pl. 54, figs. 30–31; pl. 55, figs. 32–35; pl. 59, figs. 84–85; Figs. 1–2; зоны Niortense–Garantiana), *G. perpolita* Br. et Malz (Brand, Malz, 1966, p. 510, pl. 58, figs. 70–75; pl. 59, fig. 86; нижняя часть зоны Parkinsoni), *G. concentrica* Br. et Malz (Brand, Malz, 1966, p. 499, Figs. 7–11; верхняя часть зоны Parkinsoni), *G. comes* Br. et Malz (Brand, Malz, 1966, p. 509, Figs. 14, 15; зона Zigzag), *G. obtusa* Lutze (Brand, Malz, 1966, p. 531, Figs. 35–38; зона Orbis). В верхнем байосе Днепро-Донецкой впадины среди других глиптоцифер М.Н. Пермякова определила *G. concentrica* (Пяткова, Пермякова, 1978, с. 140, табл. 56, фиг. 3) и *G. regulariformis* (Пяткова, Пермякова, 1978, с. 141, табл. 57, фиг. 4).

Вследствие миграции на ВЕП *G. concentrica* во второй половине фазы Parkinsoni, возник аллопатрический таксон *G. tuberosa*. Скульптура *G. tuberosa* (табл. I, фиг. 20) весьма

сходна с таковой *G. concentrica* (табл. I, фиг. 12–14) и представлена мелкоячеистой сеткой с крупной розеткой из нескольких ячеек в передней половине створки, со слабо выраженными субвертикальными и косыми ребрами в верхней половине створки и продольными ребрами в ее брюшной части, восходящими на заднем конце к спинному краю. Отличается дочерний таксон меньшими размерами (у самок *G. concentrica* $D = 0.78–0.89$ мм, у самцов $D = 0.92–1.00$ мм, а у самок *G. tuberosa* $D = 0.405–0.439$ мм) и более высоким задним концом.

Скульптура, описанная у взрослых особей *G. tuberosa*, присуща ранним ювенильным стадиям *V. milanovskyi* (Тесакова, 2024, табл. 2, фиг. 8, 10, 13, 14). При взрослении *V. milanovskyi* тонкие ребра и выраженность розетки слабеют на поздних ювенильных стадиях (Тесакова, 2024, табл. 2, фиг. 9, 12, 15) и утрачиваются при достижении половой зрелости (Тесакова, 2024, табл. 2, фиг. 2, 6, 7) (см. Онтогенез в описании этого вида). Общий контур раковины при виде сбоку у *G. tuberosa* и *V. milanovskyi* (табл. I, фиг. 23, 24) весьма схож; но отношение D/V_{max} у *V. milanovskyi* больше. Замок *G. tuberosa* (Тесакова, 2024, табл. 4, фиг. 15) почти такой же, как у *V. milanovskyi* (Тесакова, 2024, табл. 1, фиг. 15), только у последнего он более грацильный, а его срединный элемент длиннее. Обсуждение перечисленных признаков, с одной стороны, позволяет выделить группу сетчатых остракод со специфическим типом полового диморфизма из бата–нижнего келловея ВЕП в самостоятельный новый род, а с другой – предположить происхождение батониелл от глиптоцифер с аналогичной (сетчатой) скульптурой.

Первым звеном в филогении восточноевропейских батониелл является *V. prima* (табл. I, фиг. 21, 22), в западноевропейской ветви – *Parabathoniella elongata* (табл. I, фиг. 18, 19) (рис. 1). Эти виды синхронны, и можно было бы полагать, что в конце раннего бата *elongata* мигрировал на ВЕП с возникновением аллопатрического *prima* (Тесакова и др., 2023). Но онтогенетическое исследование показало более близкое родство восточноевропейских батониелл с глиптоциферами, нежели с шотландским видом *P. elongata*. Ювенилии последнего, не обладающие отчетливой сетчатой скульптурой (Wakefield, 1994, pl. 4, fig. 2), по очертаниям схожи лишь с взрослыми особями *V. ultima* (табл. I, фиг. 27, 28), самым молодым членом линии батониелл, и имеют мало общего с неполовозрелыми особями *V. prima* (Тесакова, 2024, табл. 4, фиг. 1–4).

Поэтому более правдоподобным представляется возникновение восточноевропейских батониелл от глиптоцитер, мигрировавших на ВЕП в позднем байосе.

Учитывая результаты сравнительно-морфологического и онтогенетического анализа, восточноевропейская ветвь батониелл вместе с предковым родом выглядит так (рис. 1): *G. concentrica* (верхний байос, верхняя часть зоны Parkinsoni) → *G. tuberosa* (терминальный верхний байос—низы нижнего бата, зоны Michalskii—Besnosovi) → *V. prima* (верхняя часть нижнего бата—верхний бат(?), зона Ishmae — предположительно, нижняя часть зоны Calyx/Infimum) → *V. milanovskyi* (предположительно, верхний бат—нижний келловей, верхняя часть зоны Calyx/Infimum(?)—зона Elatmae) → *V. paenultima* (нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонты *C. surensis*, *C. subpatruus*, *C. uzhovkensis*) → *V. ultima* (нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонт *Ch. saratovensis*—зона Calloviense).

Из этого следует, что *P. elongata* является первым и единственным членом западноевропейской ветви, возможно также берущей начало от *G. concentrica*: *G. concentrica* (верхний байос, верхняя часть зоны Parkinsoni) → ?*G. comes* (нижняя часть нижнего бата, зона Zigzag) → *P. elongata* (верхняя часть нижнего бата—средний бат, предположительно, зоны *A. tenuiplicatus* и *P. progradilis*). Возможная принадлежность *G. comes* к филолии предполагается по его стратиграфическому положению между *G. concentrica* и *P. elongata*, но его размеры, более мелкие, чем у дочернего *P. elongata*, заставляют в этом сомневаться. Вполне возможно, что *G. comes* и *P. elongata* — сестринские виды.

Высокое сходство ранних батониелл *V. prima* и парабатониелл *P. elongata* из параллельных филолиний гомологично, поэтому появление в обеих ветвях сходных фенотипов (морфотипов) в одно и то же время закономерно и может использоваться в биостратиграфии как коррелятивный уровень.

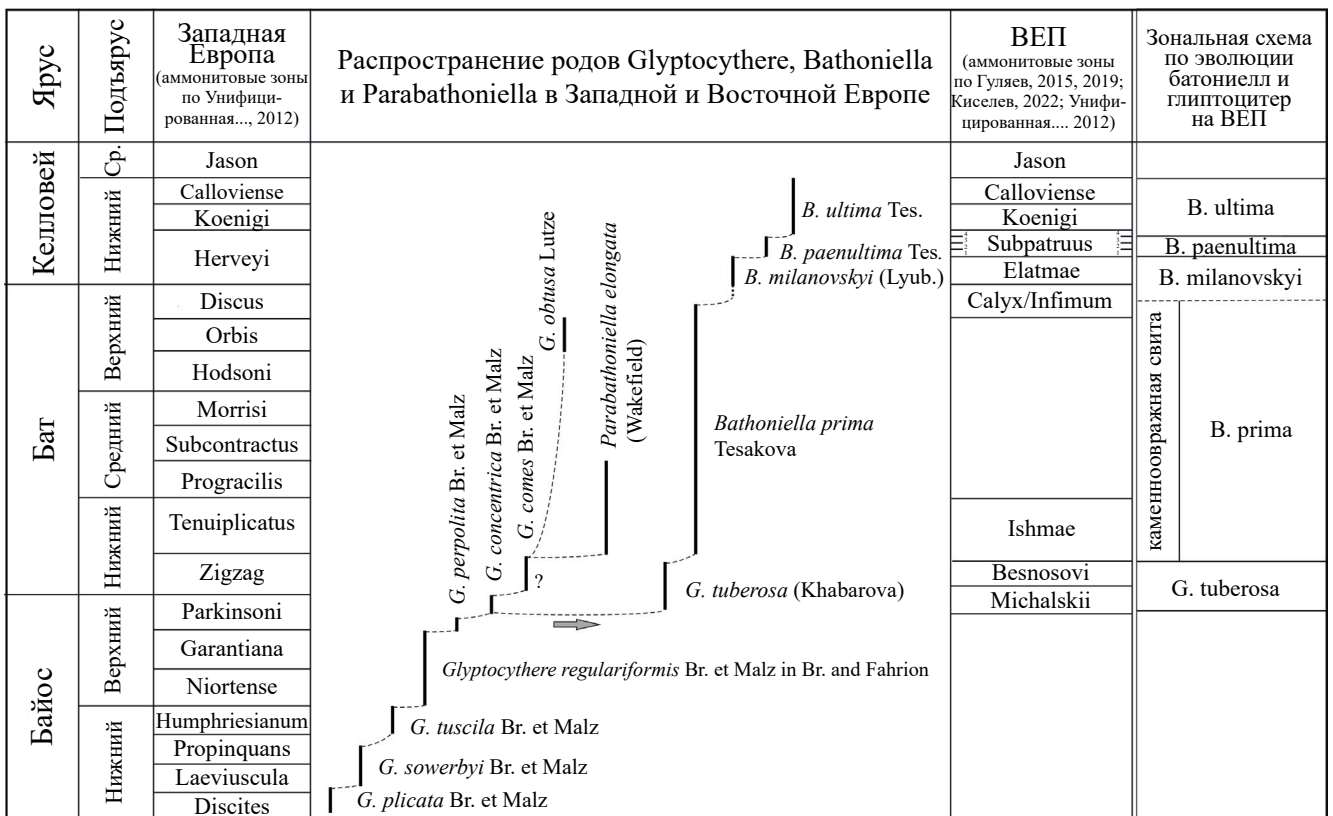


Рис. 1. Распространение родов Glyptocythere (по Brand, Malz, 1966), Bathoniella (данные автора) и Parabathoniella (по Wakefield, 1994) в Западной и Восточной Европе и зональная стратиграфия по остракодам ВЕП на основе эволюции батониелл и глиптоцитер.

Стратиграфические диапазоны глиптоцитер, батониелл и парабатониелл показаны вертикальными сплошными линиями. Стрелкой отмечены позднебайосская трансгрессия и миграция *G. concentrica* на ВЕП. Подразделения зоны Subpatruus, биогоризонты (по Гуляев, 2015): 1 — *C. surensis*, 2 — *C. subpatruus*, 3 — *C. uzhovkensis*, 4 — *Ch. saratovensis*.

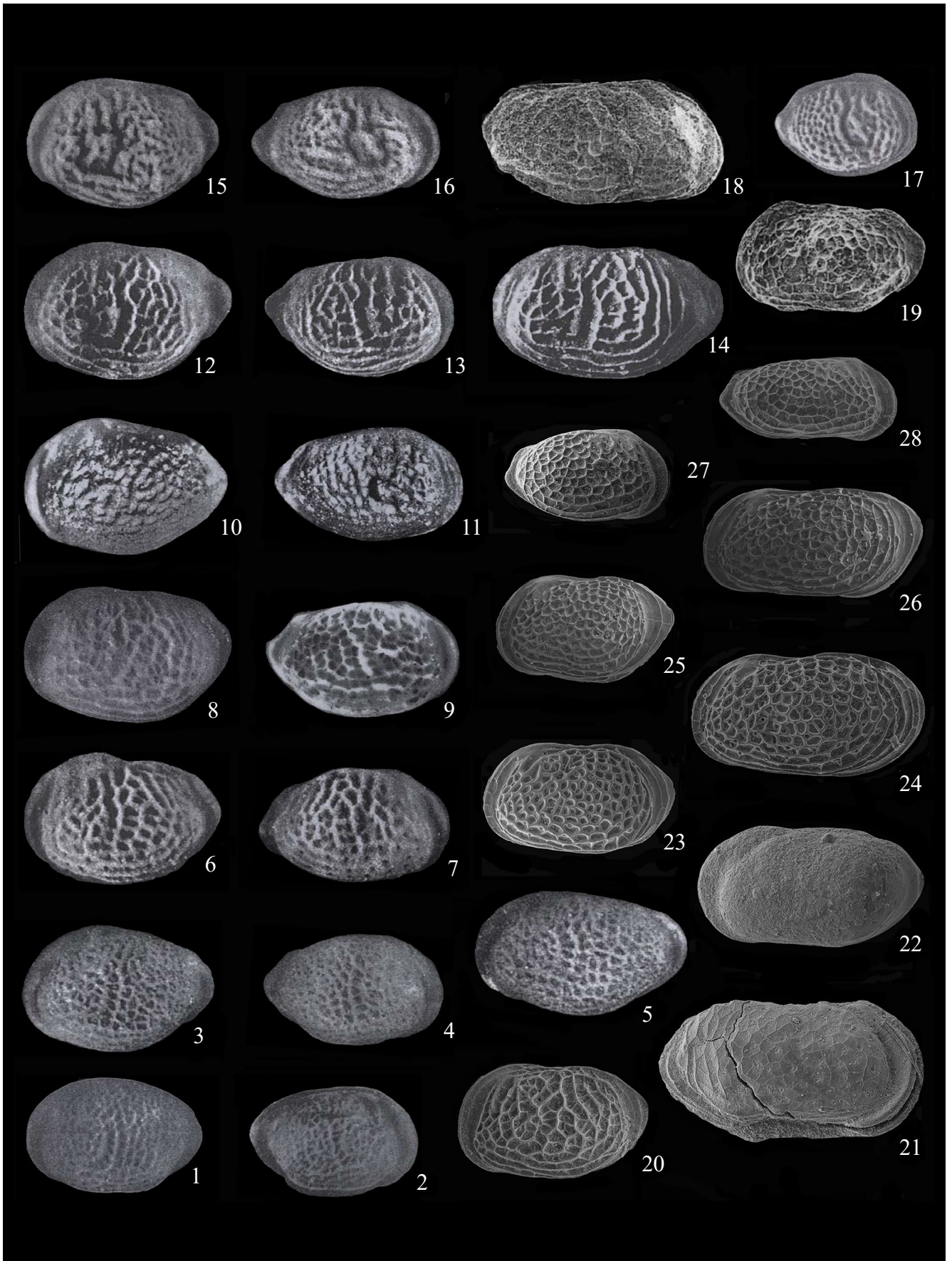


Таблица 1. Фиг. 1–17 происходят из Северо-Западной Германии и скопированы из (Brand, Malz, 1966); фиг. 18 и 19 происходят из Шотландии и скопированы из (Wakefield, 1994). Каждое изображение сопровождается ссылкой на фототаблицу (pl.) и изображение (fig.) или рисунок (Fig.) в соответствующей статье, размеры экземпляра (длина, мм) приведены в скобках. Принятые сокращения: ЦР – целая раковина, ПС – правая створка, ЛС – левая створка.

Фиг. 1, 2. *Glyptocythere plicata* Brand et Malz, нижний байос, зоны Discites–Laeviuscula: 1 – экз. Хе 5573, ЛС самки (0.73) (Brand, Malz, 1966, pl. 60, fig. 102a); 2 – голотип Хе 5572, ЦР самки справа (0.75) (pl. 60, fig. 100a).

Фиг. 3–5. *G. sowerbyi* Brand et Malz, нижний байос, зоны Laeviuscula–Propinquans: 3 – голотип Хе 5565, ЛС самки (0.69) (pl. 60, fig. 97); 4 – экз. Хе 5568, ПС самки (0.68) (pl. 60, fig. 96a); 5 – экз. Хе 5566, ЛС самца (0.76) (pl. 60, fig. 98).

Фиг. 6, 7. *G. tuscila* Brand et Malz, средний байос, зона Humphriesianum: 6 – голотип Хе 4361, ЛС самки (0.73) (Fig. 5); 7 – экз. Хе 4362, ПС самки (0.77) (Fig. 6).

Фиг. 8, 9. *G. regulariformis* Brand et Malz in Brand, Fahrion, верхний байос, зоны Niortense–Garantiana: 8 – экз. Хе 4341, ЛС самки (0.89) (pl. 55, fig. 34a); 9 – экз. Хе 4337, ПС самки (0.89) (pl. 54, fig. 30a).

Фиг. 10, 11. *G. perpolita* Brand et Malz, верхний байос, нижняя часть зоны Parkinsoni: 10 – экз. Хе 4398, ЛС самки (0.81) (pl. 58, fig. 73); 11 – экз. Хе 4397, ПР самки (0.80) (pl. 58, fig. 72).

Фиг. 12–14. *G. concentrica* Brand et Malz, верхний байос, верхняя часть зоны Parkinsoni: 12 – экз. Хе 4394, ЛС самки (0.83) (Fig. 11); 13 – экз. Хе 4392, ПР самки (0.85) (Fig. 9); 14 – голотип Хе 4387, ЛС самца (0.98) (Fig. 7b).

Фиг. 15, 16. *G. comes* Brand et Malz, нижний бат, зона Zigzag: 15 – голотип Хе 4365, ЛС самки (0.65) (Fig. 14); 16 – экз. Хе 4366, ПС самки (0.66) (Fig. 15).

Фиг. 17. *G. obtusa* Lutze, экз. Хе 5585, ЦР самки (0.56) (Fig. 38), верхний бат, зона Orbis.

Фиг. 18, 19. *Parabathoniella elongata* (Wakefield), нижний–средний бат, предположительно зоны Tenuiplicatus–Progracilis: 18 – экз. OS 13823, ЦР самца справа (0.964) (Wakefield, 1994, pl. 4, fig. 8); 19 – экз. OS 13824, ЦР самки слева (0.855) (pl. 4, fig. 6).

Фиг. 20. *Glyptocythere tuberosa* (Khabarova), экз. МГУ Sokur-Ya-178, ЛС самки (0.415), терминальный байос–нижний бат, зоны Michalskii–Besnosovi, Сокурская скв., Саратовская обл., зона Michalskii (Тесакова, 2024, табл. 4, фиг. 14).

Фиг. 21, 22. *Bathoniella prima* Tesakova, Перелюбский р-н, Саратовская обл., каменноовражная свита, верхняя часть нижнего бата–нижняя часть верхнего бата, остракодовая зона *V. prima* (Тесакова, 2024, табл. 1, фиг. 7, 8a); 21 – экз. МГУ Perelub-04, ядро ЦР самца (0.988); 22 – голотип МГУ Perelub-53, ЦР самки слева (0.786).

Фиг. 23, 24. *V. milanovskyi* (Lyubimova), нижний келловей, зона Elatmae (Тесакова, 2024, табл. 1, фиг. 4, 5); 23 – экз. МГУ ТП-011, ЛС самки (0.690), разрез Тархановская пристань, Тетюшский р-н, Татарстан; 24 – экз. МГУ Vart-29, ЛС самца (0.832), разрез Бартоломеевка, Саратовская обл.

Фиг. 25, 26. *V. raenultima* Tesakova, нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонты *C. surensis*, *C. subpatruus* и *C. uzhovkensis*, разрез Починки, Нижегородская обл. (Тесакова, 2024, табл. 1, фиг. 1, 2); 25 – экз. МГУ Poch-24, ЦР самки слева (0.573); 26 – голотип МГУ Poch-2-001, ЦР самца слева (0.628).

Фиг. 27, 28. *V. ultima* Tesakova, нижний келловей, зона Calloviense, скв. 709, Гомельский р-н, Белоруссия (Тесакова, 2024, табл. 4, фиг. 11, 13); 27 – экз. МГУ 300-4638, ПС самки (0.577); 28 – экз. МГУ Belor-1-16, ПС самца? (0.469).

←

Эволюция скульптуры у сетчатых *Glyptocythere* и *Bathoniella*

Об онтогенезах глиптоцифер с разными типами скульптуры (сетчатой, ребристой и морщинистой) известно немного. В статье Бранда и Мальца с описанием представителей этих трех филолиний лишь для некоторых *ребристых* глиптоцифер приведены фотографии ювенилий разных возрастных стадий (Brand, Malz, 1966). Опираясь на эту информацию и собственные наблюдения на видах *G. aspera* (Khabarova) и *G. bathonica* Tesakova из верхнего байоса и нижнего бата ВЕП (Тесакова, 2022г), удалось выяснить следующее. Ребра являлись древним признаком, облигатно имевшимся у ювенилий раннего и среднего возраста, в ряде случаев вплоть до половозрелой стадии. Сетчатая скульптура у ребристых глиптоцифер являлась молодым признаком и если проявлялась, то на поздних онтогенетических стадиях (на взрослых

представителях и поздних ювенилиях). В развитии этой филолинии наблюдалось как появление и усиление молодого признака (геронтоморфоз), так и его постепенное ослабление (педоморфоз). Кроме того, сетчатая скульптура впервые проявлялась у самцов, а у самок и поздних ювенилий лишь впоследствии, что позволяло выделять виды с одинаковой и разной скульптурой у полов. Надо отметить, что термины, в которых Тесакова описала цикл морфогенеза ребристых глиптоцифер (Тесакова, 2023), были подобраны неудачно, и в настоящей статье терминология принимается по (Киселев, 2023).

О скульптуре *сетчатых* глиптоцифер можно судить, опираясь лишь на взрослых представителей по (Brand, Malz, 1966). По закону гомологичных рядов, древним признаком в этой филолинии следует считать ребристую скульптуру (ребрышки, которые развивались по мурьям

ячеек), а молодым признаком — сетчатую скульптуру (более-менее упорядоченные ряды ячеек, стенками которых являлись мурии).

Развитие скульптуры сетчатых глиптоцитер проходило по пути педоморфоза, со смещением древнего признака на все более поздние возрастные стадии, и сопровождалось усилением ребер из слившихся мурий. В раннем байосе скульптура эволюционировала от беспорядочно расположенных мелких угловатых ячеек с тонкими низкими муриями у *G. plicata* (табл. I, фиг. 1, 2) к более крупным ячейкам с более высокими муриями в средней части раковины у *G. sowerbyi* (табл. I, фиг. 3–5) и далее к крупным ячейкам, по муриям которых развились слабые субвертикальные и косые ребрышки в верхней половине раковины и продольные ребра на брюшной стороне у *G. tuscila* (табл. I, фиг. 6, 7). С начала позднего байоса ребристый паттерн сохранялся у *G. regulariformis* (табл. I, фиг. 8, 9) и у *G. perpolita* (табл. I, фиг. 10, 11). У последних сетчатых глиптоцитер *G. concentrica* (табл. I, фиг. 12–14) ребра были развиты максимально сильно и были похожи на ребра *G. regulariformis*, только вентральные ребра отклонялись кверху на заднем конце и достигали спинного края.

Поворотной точкой в цикле морфогенеза сетчатых глиптоцитер, с переходом от педоморфоза к геронтоморфозу, служит появление в нижнем бате *G. comes* (табл. I, фиг. 15, 16), в скульптуре которого ребра утратили отчетливость и сгладились. Позднебатский *G. obtusa* (табл. I, фиг. 17) обладал уже только сетчатой скульптурой, в точности такой же, как у ранних представителей филолинии (*G. plicata* и *G. sowerbyi*).

Тот же скульптурный паттерн из ячеек (не считая тонких брюшных ребер) наблюдался у всех взрослых батониелл (табл. I, фиг. 21–28) и ювенилий поздних возрастных стадий. В онтогенезе *V. milanovskyi* ребрышки сохранились лишь на ранних возрастных стадиях (А-5–А-6) (Тесакова, 2024, табл. 2, фиг. 8, 10, 13, 14), а у таких же ювенилий *V. raenultima* они исчезли совсем (Тесакова, 2024, табл. 3, фиг. 10–14) (геронтоморфоз сопровождался акселерацией). Плохая сохранность материала из каменно-овражной свиты не позволила увидеть аналогичные ребра у неполовозрелых *V. grima*, кроме хорошо развитых продольных брюшных, восходящих к спинному краю крутой дугой на заднем конце (Тесакова, 2024, табл. 4, фиг. 3а, 4а).

У ранних ювенилий *V. milanovskyi* (Тесакова, 2024, табл. 2, фиг. 8, 10, 13, 14) одно-два нижних ребра из числа брюшных в средней части

отклоняются кверху, соприкасаясь с верхним ребром, и под этой структурой образуется небольшая выемка (у молодежи других батониелл это не наблюдалось). Такая же выемка наблюдается посередине брюшного киля у взрослых особей самого древнего члена филолинии сетчатых глиптоцитер *G. plicata* (табл. I, фиг. 1, 2). Это позволяет предположить атавистическое происхождение описанной структуры у неполовозрелых *V. milanovskyi*.

Эволюция скульптуры в филолинии сетчатых глиптоцитер демонстрирует полный цикл морфогенеза (по терминологии Е.И. Шорникова (Шорников, Михайлова, 1990, с. 75–79)) с педоморфозом у байосских видов и последующим геронтоморфозом у батских. Их потомки батониеллы и в бате, и в раннем келловее продолжали развиваться через геронтоморфоз. Древний/детский признак у них (развитие ребер по муриям ячеек) был полностью вытеснен в онтогенез (отсутствовал у взрослых представителей) и со временем смещался на все более ранние возрастные стадии, пока не исчез совсем. Таким образом, в филолинии *Glyptocythere* → *Bathoniella* эволюционный тренд сменился на противоположный (педоморфоз сменился на геронтоморфоз) на рубеже байоса и бата.

Линейные параметры батониелл, парабатониелл и предковых глиптоцитер

Выявленный по скульптуре цикл морфогенеза с педоморфозом в байосе и геронтоморфозом в бате в полной мере проявился и в размерности изученных родов.

Предполагаемые предки батониелл из Западной Европы имели более крупные раковины и развивались от древнейшего *G. plicata* к *G. concentrica* с последовательным увеличением размеров через магнификацию, а *G. comes* и *G. obtusa* с минификацией (табл. 2). Общий тренд магнификации западноевропейских глиптоцитер осложнен измельчением двух видов: *G. sowerbyi* в раннем байосе (фазы *Laeviuscula* и *Propinquans*) и *G. perpolita* в позднем байосе (нижняя часть фазы *Parkinsoni*). У этих видов могли проявиться колеблющиеся тенденции (Иванов, 1998), или можно предположить экологический стресс.

Детальное измерение линейных параметров экземпляров *Bathoniella* (табл. 1) показывает, что размеры у изученных видов были весьма специфичны и практически не перекрывались (табл. 3).

Таблица 2. Линейные размеры (длина (Д) в мм) *Glyptocythere* Brand et Malz из филолинии сетчатых глиптоцифер

Виды	Д самцы	Д самки	Тренд развития признака (Д)	Гетерохронии
<i>G. obtusa</i> Lutze	–	0.50–0.58	↓	минификация
<i>G. comes</i> Br. et Malz	0.71–0.77	0.60–0.67	↓	
<i>G. concentrica</i> Br. et Malz	0.92–1.00	0.78–0.89	↑	магнификация
<i>G. perpolita</i> Br. et Malz	0.87–1.03	0.70–0.85	↓ экол. стресс?	
<i>G. regulariformis</i> Br. et Malz in Brand and Fahrion	1.11	0.86–0.94	↑	
<i>G. tuscila</i> Br. et Malz	0.98–1.07	0.72–0.82	↑	
<i>G. sowerbyi</i> Br. et Malz	0.72–0.77	0.60–0.69	↓ экол. стресс?	
<i>G. plicata</i> Br. et Malz	?=	0.70–0.77		

Примечание. Для табл. 2–4: список видов приводится в стратиграфической последовательности снизу вверх; стрелка вверх показывает увеличение размеров, стрелка вниз – их уменьшение, знак равенства – аналогичные размеры предка и потомка.

Таблица 3. Линейные размеры (длина (Д) в мм) *Bathoniella* Tesakova и представителей *Glyptocythere* Brand et Malz, считающихся предками батониелл

Виды	Д самцы	Д самки	Тренд развития признака (Д)	Гетерохронии
<i>B. ultima</i> Tesakova	?=	0.443–0.577	↓	минификация
<i>B. raenultima</i> Tesakova	0.586–0.644	0.538–0.583	↓	
<i>B. milanovskyi</i> (Lyubimova)	0.718–0.855	0.667–0.713	↓	
<i>B. prima</i> Tesakova	0.988–0.989	0.720–0.871	↓	
<i>G. tuberosa</i> (Khabarova) (аллопатрический вид)	?	0.405–0.439	↓ эффект лилипутов	
<i>G. concentrica</i> Br. et Malz	0.92–1.00	0.78–0.89	↑	магнификация

Развитие от *B. prima* к *B. ultima* проходило с измельчением каждого следующего таксона (через минификацию) и образует видоспецифичный размерный ряд (рис. 2). Аллопатрический таксон *G. tuberosa* из терминального байоса–раннего бата (фазы Michalskii и Besnosovi) испытал эффект лилипутов вследствие миграции на ВЕП *G. concentrica* в конце фазы Parkinsoni.

Западноевропейский *Parabathoniella elongata* характеризовался раковиной, сходной по длине с *B. prima* (табл. 1, рис. 2), но более высокой, что исключает его из закономерности размерного ряда батониелл и подчеркивает принадлежность к иной филолинии. Длины раковин самок и самцов его раннего предка *G. concentrica* близки к таковым *P. elongata*, а у предполагаемого по

стратиграфическому положению его более позднего предка *G. comes* длины раковин меньше (табл. 4).

Замок батониелл и парабатониелл

Замки батониелл были изучены под сканирующим микроскопом и приведены на фототаблицах в первой части статьи (Тесакова, 2024). Так, замок *B. milanovskyi* представлен в этой публикации на табл. 1, фиг. 15 (ПС самки), табл. 2, фиг. 5б (ЛС самки); замок *B. raenultima* – на табл. 1, фиг. 14 (ПС самки), табл. 3, фиг. 15б (ПС самки), фиг. 16б (ПС juv. A3–A4); замок *B. ultima* – на табл. 4, фиг. 10б (ПС самки). Замок *B. prima* изучить не удалось, так как его экземпляры были представлены целыми раковинами или отдельными створками, полностью забитыми изнутри породой.

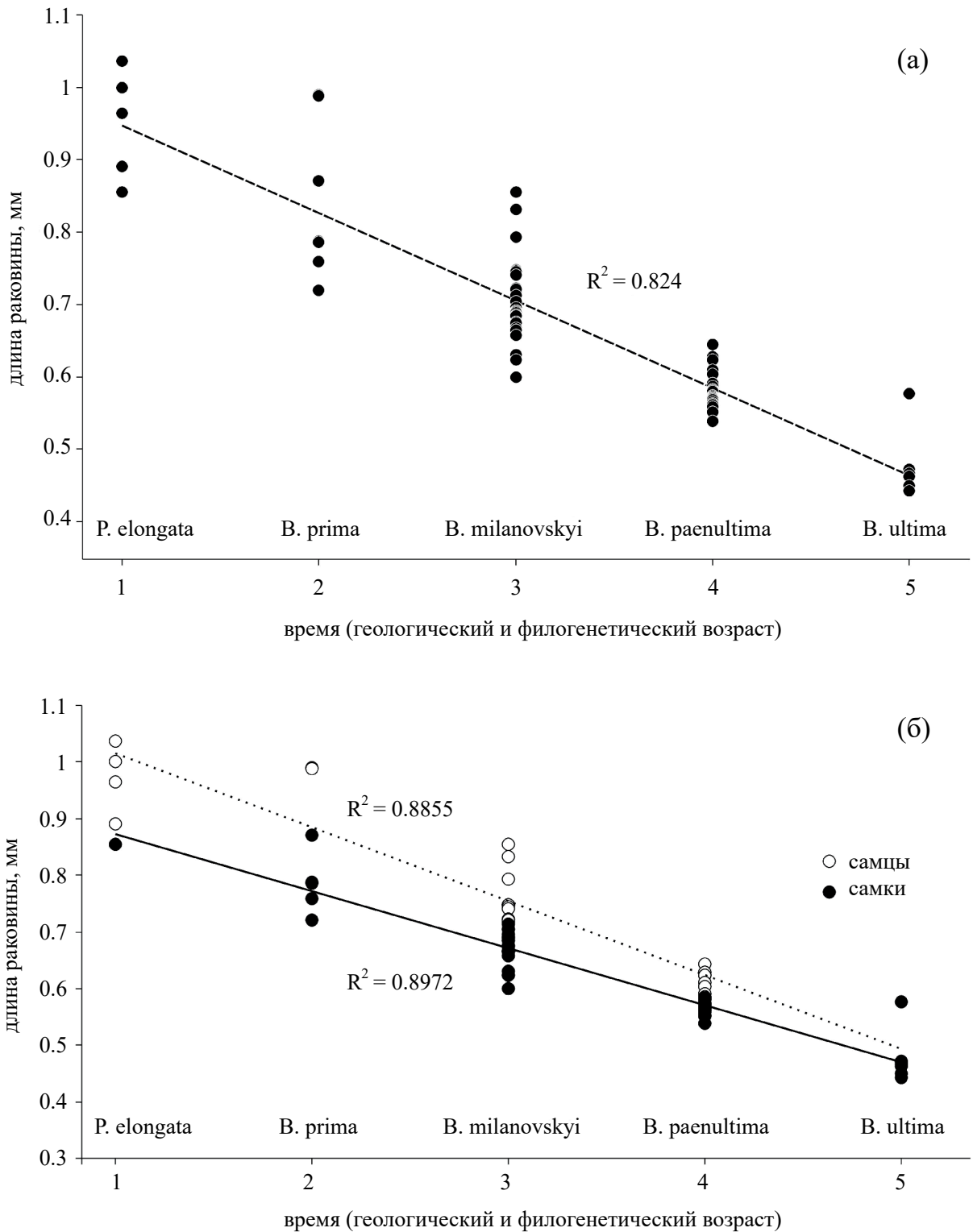


Рис. 2. Изменение во времени размеров раковин представителей *Bathoniella* и *Parabathoniella*.

(а) – общее распределение размеров у вида, (б) – распределение размеров у самцов и самок по отдельности, R – коэффициент корреляции. Обозначения: 1 – нижний–средний бат Шотландии (условно аммонитовые зоны *Tenuiplicatus*–*Progracilis*); 2 – терминальный нижний бат–верхний бат (зона *Ishmae* – предположительно, нижняя часть зоны *Calyx/Infimum*), остракододовая филозона *B. prima*; 3 – верхний бат (предположительно, верхняя часть зоны *Calyx/Infimum*)–нижний келловей (зона *Elatmae*), филозона *B. milanovskyi*; 4 – нижний келловей (зона *Subpatruus*, биогоризонты *C. surensis*, *C. subpatruus*, *C. uzhovkensis*), филозона *B. paenultima*; 5 – нижний келловей (зона *Subpatruus*, биогоризонт *Ch. saratovensis*–зона *Calloviense*), филозона *B. ultima*.

Таблица 4. Линейные размеры (длина (Д) в мм) *Parabathoniella* Tesakova и представителей *Glyptocythere* Brand et Malz, считающихся предками парабатониелл

Виды	Д самцы	Д самки	Тренд развития признака (Д)
<i>P. elongata</i> (Wakefield)	0.891–1.036	0.855	=
<i>G. comes</i> Br. et Malz	0.71–0.77	0.60–0.67	↓
<i>G. concentrica</i> Br. et Malz	0.92–1.00	0.78–0.89	=

Зубные формулы для правых створок взрослых самок представлены в табл. 5. Числа спереди и сзади квадратной скобки отвечают числу секций, на которые насечены передний и задний краевые зубы. Числа в скобке характеризуют количество мелких ямок, осложняющих срединный желобок: перед двоеточием обозначено количество ямко-групп, после него – число ямок, сгруппированных в каждой из них; подчеркивание объединяет единичные ямки и ямко-группы, находящиеся в расширенной части желобка (в области губы); числа, не разделенные двоеточием, отвечают мелким одиночным ямкам.

Краевые зубы у *P. elongata* и расширенный в передней части насеченный желобок подробно описаны автором вида (Wakefield, 1994, p. 28), но число мелких ямок, осложняющих срединный элемент, оценивается Тесаковой приблизительно, поэтому в табл. 4 эти числа стоят под вопросом.

Собрать по литературным данным столь же детальную информацию по строению замков всех предковых глиптоцитер оказалось затруднительно. В целом известно, что замок рода *Glyptocythere* трехчленный, на правой створке состоит из краевых зубов, насеченных на 6–7 зубцов передний и 7–8 задний (Brand, Malz, 1962). Срединный элемент представлен желобком разной ширины (спереди широкий, сзади

узкий) и осложнен мелкими ямками, в широкой части желобка сгруппированными в ямко-группы по несколько штук в каждой, в узкой части – одиночными или сдвоенными мелкими ямками (например, замок *G. tuberosa* изображен в (Тесакова, 2024, табл. 4, фиг. 15)). Различие между замками разных видов, как правило, кроется в деталях строения срединного элемента (в большей или меньшей длине расширенной части, а также в большей или меньшей ее ширине). Также Бранд и Мальц (Brand, Malz, 1962) отметили, что у самцов задняя узкая часть срединного элемента более длинная, чем у самок.

Следует отметить, что у батониелл и парабатониелл замок в целом устроен схожим образом, но есть и отличия (табл. 5). Для ювенильных представителей *B. paenultima* и *B. milanovskyi* известно, что срединный желобок не расширен спереди и орнаментирован только одиночными ямками (ямко-группы отсутствуют). Кроме того, на ранних возрастных стадиях количество ямок в желобке меньше и краевые зубы насечены на меньшее число секций, в отличие от более взрослых ювенилий, чьи зубы не отличаются от таковых у взрослых. Замки самцов батониелл в целом похожи на замки самок, но узкая часть срединного желобка у них длиннее.

Наиболее стабильным признаком замка батониелл является строение переднего и заднего краевых элементов, рассеченных на шесть

Таблица 5. Зубные формулы для правых створок взрослых самок (ad.) и ювенильных особей (juv.) изученных батониелл и парабатониелл

Виды	Зубная формула (ad.)	Зубная формула (juv.)
<i>B. ultima</i>	6[21]7	–
<i>B. paenultima</i>	5[3:3+13–15]7	A3–A4: 5[24–27]7, A5–A6: 4[20?]6
<i>B. milanovskyi</i>	6[1+3:3–4+15–16]7	A3–A4: 6[25–27]7
<i>B. prima</i>	–	–
<i>P. elongata</i>	6[1+3:4?+15?–17?]7	–

и семь частей соответственно (исключение — *V. raenultima*, у которого передний зуб редуцирован до пяти секций). Срединный желобок — эволюционно более пластичный — варьирует по числу мелких ямок, осложняющих его, но в обязательном порядке расширен в передней части, где ямки объединяются по три-четыре в ямко-группы (исключение — *V. ultima*, с ювенильным типом строения срединного желобка, одинаковой толщины на всем протяжении, без ямко-групп).

Изучить строение замка у *V. prima* не удалось из-за плохой сохранности материала, но, с учетом вышеописанного эволюционного тренда, оно предполагается по аналогии с ближайшим потомком *V. milanovskyi*.

Обобщая все вышесказанное о развитии глиптоцитер и батониелл, следует отметить, что скульптура и размеры дефинитивной раковины являются наиболее пластичными признаками и в эволюционный процесс вовлекаются раньше других. Замок оказался более консервативным. Сложно проследить какие-либо эволюционные сдвиги в нем в течение развития предковых глиптоцитер, но одна гетерохрония у батониелл все-таки проявилась. У самок самого молодого члена филогении *V. ultima* наблюдается появление ювенильных признаков в строении замка — в срединном элементе присутствуют одиночные ямки, но нет ямко-групп, и передний отдел желобка не расширен (Тесакова, 2024, табл. 4, фиг. 10а, 10б). Это позволяет предполагать, что данный вид был образован в результате минификации с чертами прогенеза. Поворотная точка в цикле морфогенеза по признакам скульптуры и линейных размеров раковины наступила на рубеже байоса—бата, по признаку замка позднее — в раннем келловее в фазе Koenigi (у *V. ultima*).

БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ

Эволюционно связанные глиптоцитеры и батониеллы образуют на ВЕП практически непрерывную стратиграфическую последовательность: *G. tuberosa* (терминальный верхний байос—нижняя часть нижнего бата, зоны Michalskii—Besnosovi) → *V. prima* (верхняя часть нижнего бата—нижняя часть верхнего бата, условно: зона Ishmae—нижняя часть зоны Calyx/Infimum) → *V. milanovskyi* (предположительно, верхняя часть верхнего бата—нижний келловей, нижняя часть зоны Calyx/Infimum(?)) — зона Elatmae) → *V. raenultima* (нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонты *C. surensis*,

C. subpatruus, *C. uzhovkensis*) → *V. ultima* (нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонт *Ch. saratovensis*—зона Calloviense). Эта филогенетическая преемственность положена в основу выделения новых филозон.

Полные стратиграфические диапазоны предковых глиптоцитер из Западной и Восточной Европы, батониелл ВЕП и Северной Германии, шотландских парабатониелл и новые остракодовые зоны приведены на рис. 1. Новые зоны описываются ниже в стратиграфической последовательности.

Зона *Glyptocythere tuberosa* Tesakova, nov. (филозона)

Вид-индекс — *G. tuberosa* (Khabarova).

Состав комплекса: кроме индекса присутствуют и другие глиптоцитеры: *G. aspera* (Khabarova), *G. praerimosa* (Khab.), *G. strigatus* (Khab.) и *G. bathonica* Tesakova. Также отмечено большое число других таксонов: *Paracypris bajociana* Bate, *Procytheridea? bajociensis* (Khab.), *Fuhrbergiella* (P.) *kizilkaspakensis* (Mandelstam), *Palaeocytheridea* (P.) *kalandadzei* Tes., *Camptocythere* (C.) *lateres* Tesakova et Shurupova, *C. (C.) angustius* Tes. et Shur., *C. (Anabarocythere) triangula* Tes., *C. (A.) arangastachiensis* Nikitenko, *Procytherura iyaе* Tes., *Plumhoffia tricostata* (Khab.), *Aaleniella franzi* Tes., *A. volganica* Tes., *A.? ovoidea* Tes., *A. sokolovi* (Lyubimova), *Acrocythere sokurensis* Tes., *Nanacythere octum* Tes., *Trachocythere peculiaris* Tes., *Pseudohutsonia clivosa* (Khab.), *P. cf. subtilis* (Oertli), *Ljubimovella? sp. 1* (изображения перечисленных таксонов опубликованы в: Шурупова и др., 2016; Shurupova, Tesakova, 2017; Тесакова, 2022а, 2022б, 2022в, 2022г).

Стратотип: разрез скв. Сокурская (гл. 0—43.10 м) и открытой части одноименного карьера (4—12 м) (Саратовская обл.), починковская свита, глины темно-серые и серые. Мощность 51.1 м (по: Shurupova, Tesakova, 2017, Fig. 3, где вид-индекс ошибочно определен как *G. regulariformis*, а изображен в: Шурупова и др., 2016, рис. 5/12, где ошибочно определен как *G. tuscila*).

Границы: нижняя — по появлению вида-индекса, верхняя по появлению преемственного рода *Bathoniella* и вида *V. prima*. Дополнительно верхняя граница подчеркивается резким обеднением комплекса остракодов.

Стратиграфическое положение: терминальный верхний байос—нижняя часть нижнего

бата, аммонитовые зоны Michalskii–Besnosovi, фораминиферовые слои с *Lenticulina volganica*–*Vaginulina dainae* и зона *Trochammina jakovlevae* (по Унифицированная..., 2012; Глинских, Никитенко, 2015, 2018), остракодовые зоны *G. aspera* и *G. bathonica* (по Тесакова, 2022г).

З а м е ч а н и я . Вид-индекс был прослежен Хабаровой (1955) в верхнем байосе Саратовского правобережья и Заволжья, Волгоградской обл. и Западного Казахстана, определен Тесаковой из зоны Michalskii в Сокурской скв. (Саратовская обл.) и из нижнебатской зоны *G. bathonica* в разрезе скв. Обвал (Пензенская обл.). В верхнем байосе Днепровско-Донецкой впадины и окраин Донбасса этот вид был ошибочно определен Пермяковой как *G. regulariformis* (Пяткова, Пермякова, 1978, с. 141, табл. 58, фиг. 1). В отложениях зоны *Garantiana* он был встречен в комплексе с *G. tuberodentata* Brand et Malz, *G. regulariformis* и *G. concentrica* (Пермякова, 1975, с. 37). Но *G. tuberodentata* появился в зоне *Parkinsoni* только в ее верхней части (Brand, Malz, 1966), что хорошо согласуется со стратиграфическим диапазоном *G. concentrica* (из верхней части *Parkinsoni*) и полностью противоречит совместной встречаемости с *G. regulariformis* (из зон *Niortense* и *Garantiana*) (рис. 1). Следовательно, украинские экземпляры *G. regulariformis* являются не чем иным, как представителями *G. tuberosa*, морфологически очень сходным с предковой формой.

Р а с п р о с т р а н е н и е . ВЕП: Украина, центральные районы России (Пензенская обл.), Нижнее и Среднее Поволжье, Западный Казахстан.

Зона Bathoniella prima Tesakova, nov. (филозона)

В и д - и н д е к с – *B. prima* Tesakova.

С о с т а в к о м п л е к с а : кроме индекса присутствуют единичные экземпляры видов, известных из подстилающих верхнебайосских–нижнебатских отложений: *Camptocythere* (*C.*) *scrobiculataformis* Nikitenko, *C.* (*A.*) *triangula*, *Aalenella franzi* и некоторые другие.

С т р а т о т и п : разрез скв. 103 (Перелюбский р-н, Саратовская обл.), каменноовражная свита, переслаивание глин и алевроитов с единичными прослоями песков, пл. 175–201.5 м (по: Тесакова и др., 2023). Мощность ≈ 26.5 м.

Г р а н и ц ы : нижняя – по появлению представителей рода *Bathoniella* (и вида-индекса) и исчезновению *Glyptocythere*, верхняя – по появлению преемственного вида *B. milanovskyi*.

С т р а т и г р а ф и ч е с к о е п о л о ж е н и е : между слоями с раковинами аммонитов зоны Besnosovi и в верхней части зоны *Calyx/Infimum*, т.е. условно соответствует верхней части нижнего бата (зона *Ishmae*)–нижней части верхнего бата (нижней части зоны *Calyx/Infimum*).

З а м е ч а н и я . К моменту написания статьи вид-индекс был обнаружен лишь в скважинах 103 и 108 из Перелюбского р-на Саратовской обл. (Тесакова и др., 2023). Экземпляры были немногочисленны, плохой сохранности и изредка встречались на отдельных (более мористых) уровнях разрезов.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Саратовское Заволжье.

Батские отложения, охарактеризованные зоной *B. prima* и нахождением шотландского вида *B. elongata*, предположительно одновозрастны и могут быть сопоставлены (за исключением верхнего бата, где встречены только *B. prima*). По закону гомологии синхронное приобретение этими видами батониеллового полового диморфизма (Тесакова, 2024) позволяет рассматривать их первое появление в летописи как панъевропейский коррелятивный уровень.

Зона B. milanovskyi Tesakova, nov. (филозона)

В и д - и н д е к с – *B. milanovskyi* (Lyubimova).

С о с т а в к о м п л е к с а : кроме индекса известны: *Procytheridea? cinicinnusa* (Mand. in Lyub.), *Camptocythere* (*Anabarocythere*) *starcevae* Tes., *Pyrocytheridea pergraphica* Lyub., *Palaeocytheridea* (*P.*) *pavlovi* (Lyubimova), *Fuhrbergiella* (*P.*) *archangelskyi* (Mand. in Lyub.), *Patellacythere* sp., *Macrocypris aequabilis* Oertli, *Procytherura didictyon rossica* Tes. (их изображения опубликованы в: Тесакова, Сельцер, 2013, рис. 5 и 6) и др.

С т р а т о т и п : разрез Бартоломеевка Саратовской обл., темно-серые глины хлебновской свиты, нижняя часть сл. 2 (по: Тесакова, Сельцер, 2013, рис. 2). Мощность ≈ 1 м.

Г р а н и ц ы : нижняя – по появлению вида-индекса; верхняя – по появлению преемственного вида *B. raenultima*. Кроме того, нижняя граница подчеркивается первым появлением на ВЕП характерных и обильно представленных видов *P.? cinicinnusa*, *C.* (*A.*) *starcevae*, *P.* (*P.*) *pavlovi* и *F.* (*P.*) *archangelskyi*.

С т р а т и г р а ф и ч е с к о е п о л о ж е н и е : предположительно, верхняя часть верхнего бата

(верхняя часть зоны Calyx/Infimum)—нижний келловей (зона Elatmae); отвечает нижней части фораминиферовой зоны *H. infracaloviensis*—*G. tatarsiensis*.

З а м е ч а н и я . Достоверные представители *V. milanovskyi* (s. s.) автору известны из зоны Elatmae Днепровско-Донецкой впадины (Каневские дислокации: разрезы Костянецкий яр и Григоровка (Тесакова и др., 2015)), Саратовской обл. (Бартоломеевка), Татарстана (Тетюшский р-н, разрез Тархановская пристань) и из хлебновской свиты (не датированной аммонитами) скв. 108, Перелюбский р-н, Саратовская обл. Распространение зоны по всему разрезу хлебновской свиты, включая верхнебатскую часть, предположительно, но не достоверно и требует дополнительного изучения остракод из зоны Calyx/Infimum. Кроме того, экземпляры *V. milanovskyi* известны из нерасчлененного нижнего келловая Северной Германии (Zimmermann et al., 2015).

Р а с п р о с т р а н е н и е . ВЕП: на Украине в Днепровско-Донецкой впадине, в Среднем и Нижнем Поволжье; Северная Германия.

Зона V. raenultima Tesakova, nov. (филозона)

В и д - и н д е к с — *V. raenultima Tesakova*.

С о с т а в к о м п л е к с а : *P.?* *cinicinnusa*, *C. (A.) starcevae*, *C. (C.) scrobiculataformis*, *P. (P.) pavlovi*, *F. (P.) archangelskyi*, *Galliaecytheridea prodromos* Whatley, *Ballent et Armitage*, *Fastigatocythere interrupta directa* Wienholz, *Lophocythere karpinskyi* (Mand. in Lyub.), *Neurocythere cruciata* (Triebel), *Parariscus ostoporalis* Właszyk, *A. sokolovi*, *P. didictyon rossica*, *Praeschuleridea* sp. и др. (изображения некоторых характерных видов опубликованы в: Тесакова, Сельцер, 2013; Tesakova, 2013; наиболее полный зональный список, включая таксоны в открытой номенклатуре, приведен в: Тесакова и др., 2020, рис. 3).

С т р а т о т и п : разрез Починки Нижегородской обл., темно-серые глины елатьминской свиты, сл. 5 (по: Тесакова и др., 2020, рис. 3). Мощность ≈ 2.8 м.

Г р а н и ц ы : нижняя граница — по появлению индекса, верхняя — по появлению дочернего *V. ultima*.

С т р а т и г р а ф и ч е с к о е п о л о ж е н и е : нижний келловей, аммонитовая зона *Subpatruus*, биогоризонты *C. surensis*, *C. subpatruus*, *C. uzhovkensis*.

З а м е ч а н и я . Достоверные представители вида-индекса известны автору только из разреза Починки.

Р а с п р о с т р а н е н и е . На ВЕП в Среднем Поволжье.

Зона V. ultima Tesakova, nov. (филозона)

В и д - и н д е к с — *V. ultima Tesakova*.

С о с т а в к о м п л е к с а : кроме индекса (см. Замечания), в его состав входят: *Macrocypris aequabilis*, *Procytherura didictyon* Whatl., Ball. et Arm., *P. ippolitovi* Tesakova (см. Замечания), *Cytheropteron ex gr. spinosum* Lyub., *Parariscus ostoporalis*, *Camptocythere (Palaeoloxoconcha) caudata caudata* Tes., *C. (P.) caudata nuda* Tes. (см. Замечания), *Praeschuleridea wartae* Włas., *F. archangelskyi*, *Neurocythere cruciata franconica* (Trieb.), *N. cruciata cruciata* (Trieb.), *N. flexicosta* (Trieb.), *Lophocythere scabra* Trieb., *Fastigatocythere interrupta directa*, *Palaeocytheridea (M.) parabakirovi* Malz, *Pleurocythere kurskensis* Tes., *Glabellacythere nuda* Wienh., *Galliaecytheridea prodromos* Whatl., Bal. et Arm., *Pseudohutsonia wienholzae* Tes. и др. (изображения этих видов опубликованы в: Тесакова и др., 2009; Махнач, Тесакова, 2015).

С т р а т о т и п : разрез Михайловского ГОКа (Курская обл.), светло-серые глины фатежской свиты, сл. 2–3 (по: Тесакова и др., 2009, рис. 2). Мощность ≈ 23 м.

Г р а н и ц ы : нижняя граница — по появлению индекса, верхняя — по его исчезновению.

С т р а т и г р а ф и ч е с к о е п о л о ж е н и е : нижний келловей, верхняя часть зоны *Subpatruus*, биогоризонт *Ch. saratovensis* (по: Тесакова и др., 2009; Тесакова, Сельцер, 2022) и зона *Calloviense* (по: Тесакова и др., 2009; Махнач, Тесакова, 2015).

З а м е ч а н и я . Ревизии, проведенные автором в последние годы, позволили переопределить некоторые таксоны из более ранних работ: виды *Procytherura pleuraperiosus* What., Bal. et Arm. и *P. tenuicostata* What. (Махнач, Тесакова, 2015, табл. 1, фиг. 10–12, 14–16) как *P. ippolitovi* (Тесакова, Сельцер, 2022, с. 70, табл. 5, фиг. 18; рис. 2а–2д); вид *Camptocythere* sp. (Махнач, Тесакова, 2015, табл. 2, фиг. 7, 9, 11, 12) как *Camptocythere (Palaeoloxoconcha) caudata caudata* (Тесакова, Сельцер, 2022, с. 67, табл. 4, фиг. 12, 13; рис. 2е–2л, 2с), а *Camptocythere* sp. (Махнач, Тесакова, 2015, табл. 2, фиг. 8) как *C. (P.) caudata*

nuda (Тесакова, Сельцер, 2022, с. 68, рис. 2м–2р, 2т, 2у); также к первому подвиду относятся *Camptocythere* sp. A ssp. B из (Тесакова, 2013, pl. 6, fig. 2) и *Camptocythere* (P.) sp. A ssp. B sensu Тесакова, 2013 из (Глинских и др., 2022, табл. 2, фиг. 5), а ко второму – *Camptocythere* sp. A ssp. A по (Тесакова, 2013, pl. 6, fig. 1). Вид-индекс *V. ultima* был ошибочно определен как *Acantocythere* (*Protoacantocythere*) *nikitini* (Lyub.) (Махнач, Тесакова, 2015, табл. 3, фиг. 6–9) и как *Galliaecytheridea* aff. *spinosa* Kilenyi (Тесакова и др., 2009, табл. 2, фиг. 6, 7).

Достоверные экземпляры вида-индекса известны из разреза Михайловского рудника, Курская магнитная аномалия (Тесакова и др., 2009), из разреза скв. 792, Гомельский р-н, Белоруссия (Махнач, Тесакова, 2015) и из разреза ТЭЦ-5, Саратовская обл. (Тесакова, Сельцер, 2022).

Распространение. ВЕП: Белоруссия и Европейская Россия (Курская обл., Нижнее Поволжье).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительно-морфологический анализ формы раковины, скульптуры и замков *Bathoniella* и *Parabathoniella* с таковыми наиболее схожих сетчатых *Glyptocythere* позволил выявить предковые линии для каждого из новых родов. Батониеллы и их предтечи образовали филолинию: *G. plicata* → *G. sowerbyi* → *G. tuscila* → *G. regulariformis* → *G. perpolita* → *G. concentrica* → *G. tuberosa* → *V. prima* → *V. milanovskyi* → *V. paenultima* → *V. ultima*. Все глиптоцитеры, кроме *G. tuberosa*, развивались в Западной Европе в байосе. В позднем байосе представители *G. concentrica* расселились на восток с трансгрессией и в восточноевропейских морях образовали аллопатрический *G. tuberosa*. Потомки последнего приобрели батониелловый половой диморфизм (в отличие от конгруэнтного у предков) и относились уже к роду *Bathoniella*.

Парабатониеллы имели столь же длительную историю, но вели начало от представителей *G. concentrica*, продолживших эволюцию в западноевропейском бассейне: ... → *G. concentrica* → ?*G. comes* → *P. elongata*, и также приобрели батониелловый половой диморфизм.

Высокое сходство ранних батониелл (*V. prima*) и парабатониелл (*P. elongata*) из параллельных филолиний объясняется параллелизмом, поэтому появление в обеих ветвях сходных фенотипов (морфотипов) в одно и то же время закономерно

и может использоваться в биостратиграфии как коррелятивный уровень.

Эволюция скульптуры и линейных размеров в филолинии сетчатых глиптоцитер демонстрирует полный цикл морфогенеза с педоморфозом и магнификацией у байосских видов и последующим геронтоморфозом и минификацией у батосских видов и их потомков батониелл в бате и в раннем келловее. Таким образом, в филолинии *Glyptocythere* → *Bathoniella* эволюционный тренд сменился на противоположный (педоморфоз сменился на геронтоморфоз) на рубеже байоса и бата.

Замок оказался наиболее консервативным элементом во времени. Сложно проследить какие-либо эволюционные сдвиги в нем в течение развития предковых глиптоцитер, но одна гетерохрония у батониелл все-таки проявилась. У самок самого молодого члена филолинии *V. ultima* (с замком ювенильного типа) наблюдался прогенез.

Доказанное родство батониелл и глиптоцитер позволило установить и описать пять новых филозон в пределах ВЕП: *G. tuberosa* в терминальном верхнем байосе–нижнем бате (зоны Michalskii–Besnosovi), *V. prima* в терминальном нижнем бате–верхнем бате (зона Ishmae–нижняя часть зоны Calyx/Infimum), *V. milanovskyi* в верхнем бате (предположительно, верхняя часть зоны Calyx/Infimum)–нижнем келловее (зона Elatmae) и дополнительно прослежена в Северной Германии, *V. paenultima* в нижнем келловее (зона Subpatruus, биогоризонты *C. surensis*, *C. subpatruus*, *C. uzhovkensis*) и *V. ultima* в нижнем келловее (зона Subpatruus, биогоризонт *Ch. saratovenssis*–зона Calloviense).

Благодарности. Автор признательна М. Францу (Dr. M. Franz, Кенцинген, Германия) за консультации по немецкой стратиграфии, А.П. Ипполитову (ГИН), А.А. Мироненко (ГИН), Д.Б. Гуляеву (Комиссия по юрской системе МСК России), Д.Н. Киселеву (ЯГПУ) и М.А. Рогову (ГИН) за помощь в сборе и датировке материала, Д.А. Мамонтову (МГУ) за консультации по использованию программы ImageJ. Выражаю искреннюю признательность Р.А. Ракитову (ПИН) за неизменную помощь в работе на СЭМ. Я глубоко благодарна рецензентам Д.Н. Киселеву, Ю.Н. Савельевой (ВНИГНИ) и М.А. Рогову за конструктивные замечания, способствовавшие улучшению этой статьи, и отдельно Д.Н. Киселеву за помощь в создании графики.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках тем госзадания № ААА-А-А21-121011590055-6 (ГИН РАН) и ААА-А-А16-116033010096-8 (МГУ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глинских Л.А., Никитенко Б.Л.* Фораминиферовая зона Trochammina aff. praesquamata (средняя юра) как межрегиональный корреляционный репер (Сибирь—Русская платформа) // Интерэкспо Гео-Сибирь. XI Международный научный конгресс. Новосибирск, 2015. Т. 1. С. 28–32.
- Глинских Л.А., Никитенко Б.Л.* Представители рода Trochammina (Foraminifera) из средней юры арктического и бореальных районов // Палеонт. журн. 2018. № 3. С. 3–9.
- Глинских Л.А., Тесакова Е.М., Сельцер В.Б.* О биостратиграфии нижнего—среднего келловоя Саратовского Поволжья по микрофауне // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2022. Т. 30. № 2. С. 1–11.
- Гуляев Д.Б.* Стратиграфия пограничных отложений бата и келловоя Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Шестое Всероссийское совещание, 15–20 сентября 2015 г., Махачкала. Научные материалы. Махачкала: АЛЕФ, 2015. С. 94–101.
- Гуляев Д.Б.* Аммониты и инфразональная стратиграфия зоны Vesnosovi нижнего бата Русской плиты // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 1. С. 103–125.
- Иванов А.В.* Периодическое изменение признаков в эволюции некоторых групп организмов. Саратов: Изд-во Саратовского гос. ун-та, 1998. 75 с.
- Киселев Д.Н.* Аммониты и инфразональная стратиграфия бореального и суббореального бата и келловоя. М.: Геос, 2022. 667с. (Труды ГИН РАН. Вып. 628).
- Киселев Д.Н.* Номенклатура и классификация гетерохроний. Ярославль: РИО ЯГПУ, 2023. 260 с. (Труды ГИН РАН. Вып. 629).
- Любимова П.С.* Остракоды мезозойских отложений Среднего Поволжья и Общего Сырта // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1955. Вып. 84. С. 3–190.
- Махнач В.В., Тесакова Е.М.* Палеогеографические реконструкции природной среды юго-восточной Белоруссии в батском—оксфордском веках // Вестник Московского ун-та. Сер. 4: Геология. 2015. № 2. С. 84–93.
- Пермякова М.Н.* Юрские остракоды платформенной Украины // Обоснование стратиграфических подразделений мезо-кайнозой Украины по микрофауне. Киев: Наук. думка, 1975. С. 30–47.
- Пяткова Д.М., Пермякова М.Н.* Фораминиферы и остракоды юры Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 288 с.
- Тесакова Е.М.* Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть 1. Роды Plumhoffia Brand и Aaleniella Plumhoff // Палеонтол. журн. 2022а. № 2. С. 57–68.
- Тесакова Е.М.* Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть II. Роды Procytherura Whatley, Pseudohutsonia Wienholz, Acrocythere Neale, Nanacythere Herrig и Trachycythere Triebel et Klingler // Палеонтол. журн. 2022б. № 3. С. 19–30.
- Тесакова Е.М.* Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть III. Роды Samptocythere Triebel и Procytheridea Peterson // Палеонтол. журн. 2022в. № 4. С. 48–58.
- Тесакова Е.М.* Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть IV. Филолиния Glyptocythere aspera (Khabarova) → G. bathonica sp. nov. // Палеонтол. журн. 2022г. № 6. С. 58–73.
- Тесакова Е.М.* Видообразование и половой диморфизм у остракод: значение для совершенствования биостратиграфического расчленения средней юры Европы // Микропалеонтология: фундаментальные проблемы и вклад в региональное геологическое изучение недр. Труды XVIII Всероссийского микропалеонтологического совещания, Санкт-Петербург, 2023 г. Гл. ред. Ткаченко М.А.; отв. ред. Алексеев А.С., Вишневская В.С., Грундан Е.Л., Толмачева Т.Ю. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2023. С. 244–249.
- Тесакова Е.М.* Новые роды остракод Bathoniella (бат и нижний келловей Восточно-Европейской платформы и Северной Германии) и Parabathoniella (нижний и средний бат Шотландии). Часть 1: систематика // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2024. Т. 32. № 4. С. 73–96.
- Тесакова Е.М., Сельцер В.Б.* Остракоды и аммониты нижнего келловоя разреза Бартоломеевка (Саратовская обл.) // Бюлл. МОИП. 2013. Т. 88. № 2. С. 50–68.
- Тесакова Е.М., Сельцер В.Б.* Некоторые новые остракоды из келловей—нижнего оксфорда Русской плиты (роды Samptocythere Triebel и Procytherura Whatley) и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 2022. № 5. С. 58–78.
- Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б.* Новые остракоды из нижнего келловоя Курской обл. // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 25–36.

- Тесакова Е.М., Ипполитов А.П., Гуляев Д.Б. Реконструкция по остракодам раннекембрийских событий района Каневских дислокаций (предварительные данные) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Шестое Всероссийское совещание, 15–20 сентября 2015 г., Махачкала. Научные материалы. Отв. ред. Захаров В.А., ред. Рогов М.А., Ипполитов А.П. Махачкала: АЛЕФ, 2015. С. 273–277.
- Тесакова Е.М., Глинских Л.А., Федяевский А.Г., Мироненко А.А., Ипполитов А.П. Микрофоссилии из нижнекембрийской аммонитовой зоны Subpatruus Нижегородской области // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Онлайн-конференция, 7–10 сентября 2020 г. Отв. ред. Захаров В.А., ред. Рогов М.А., Щепетова Е.В., Ипполитов А.П. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2020. С. 222–230.
- Тесакова Е.М., Устинова М.А., Гуляев Д.Б., Шепетова Е.В., Рогов М.А., Застрожнов А.С. Биостратиграфия каменноовражной свиты Саратовского Заволжья по остракодам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы IX Всероссийского совещания с международным участием, Сыктывкар, 9–16 сентября 2023 г. Отв. ред. Рогов М.А., ред. Щепетова Е.В., Ипполитов А.П., Тесакова Е.М. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2023. С. 154–160.
- Унифицированная региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснительная записка. М.: ПИН РАН–ВНИГНИ, 2012. 64 с.
- Хабарова Т.Н. Остракоды из отложений средней юры Саратовской области и северных районов Сталинградской области // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1955. Вып. 84 С. 192–197.
- Шорников Е.И., Михайлова Е.Д. Остракоды Vuthosytheridae раннего этапа развития. Сравнительная морфология, палеоэкология, пути эволюции. М.: Наука, 1990. 278 с.
- Шурупова Я.А., Тесакова Е.М., Колменская 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.
- Brand E., Fahrion H. Dogger NW-Deutschlands // Arbeitskreis deutscher Mikropaläontologen, Leitfossilien der Mikropalaentologie. Berlin: Borntraeger, 1962. S. 123–158.
- Brand E., Malz H. Ostracoden-Studien im Dogger, 5: *Glyptocythere* n. g. // Senck. leth. 1962. V. 43. № 5. P. 433–435.
- Brand E., Malz H. Die Arten der Gattung *Glyptocythere* Brand & Malz 1962 im NW-deutschen Dogger // Senck. leth. 1966. V. 47. № 5/6. P. 481–535.
- Shurupova Y.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. 1–17.
<https://doi.org/10.5604/01.3001.0010.6074>
- 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. 1–16.
- Wakefield M.I. Middle Jurassic (Bathonian) ostracoda from the Inner Hebrides, Scotland. London: Monograph of the Palaeontographical Society (Publ. № 596, part of vol. 148). 1994. P. 1–89.
- Zimmermann J., Franz M., Heunisch C., Luppold F.W., Münzig E., Wolfgramm M. Sequence stratigraphic framework of the Lower and Middle Jurassic in the North German Basin: Epicontinental sequences controlled by Boreal cycles // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2015. V. 440. P. 395–416.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.08.045>
- Рецензенты Д.Н. Киселев, Ю.Н. Савельева, М.А. Рогов

**A New Ostracod Genera *Bathoniella* (Bathonian and Lower Callovian of the East European Platform and Northern Germany) and *Parabathoniella* (Lower and Middle Bathonian of Scotland).
Part 2: Evolution and Biostratigraphy**

E. M. Tesakova^{a, b}

^a*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

^b*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*
e-mail: ostracon@rambler.ru

The results of comparative morphological and ontogenetic analyzes of the ostracods *Bathoniella* Tesakova (East European Platform (EEP) and Northern Germany, Bathonian–lower Callovian) and *Parabathoniella* Tesakova (Scotland, lower–middle Bathonian) suggest their origin from representatives of the genus *Glyptocythere* Brand et Malz with reticulate sculpture (Europe, Bajocian–Bathonian). West European *Parabathoniella* originates from *G. comes* Br. et Malz, while East European *Bathoniella* originates from *G. tuberosa* (Khabarova). Both ancestral taxa are derived from the West European *G. concentrica* Br. et Malz, which in the late Bajocian migrated to the EEP with the formation of allopatric species *G. tuberosa*. According to the priority rule, the replacement name *G. pseudotuberosa* Tesakova, nom. nov. was proposed for the species *G. tuberosa* Br. et Malz from the lower Bathonian of Germany.

The development of sculpture and linear dimensions in the lineage of reticulate *Glyptocythere* demonstrates a complete cycle of morphogenesis with paedomorphosis and magnification in Bajocian species and subsequent gerontomorphosis and minification in Bathonian representatives and their descendants *Bathoniella* in the Bathonian and early Callovian.

The stratigraphic closure of successive species made it possible to establish new lineage zones in the EEP: *G. tuberosa* in the terminal upper Bajocian–lower Bathonian (Michalskii–Besnosovi zones), *B. prima* in the terminal lower Bathonian–upper Bathonian (Ishmae Zone–lower part of the Calyx/Infimum Zone), *B. milanovskyi* in the upper Bathonian (presumably the upper part of the Calyx/Infimum Zone)–lower Callovian (Elatmae Zone), *B. paenultima* in the lower Callovian (Subpatruus Zone, biohorizons *C. surensis*, *C. subpatruus*, *C. uzhovkensis*) and *B. ultima* in the lower Callovian (Subpatruus Zone, *Ch. saratovensis* biohorizon–Calloviense Zone). Additionally, the *B. milanovskyi* Zone is distributed in Northern Germany. The species *Parabathoniella elongata* (Wakefield) from the lower and middle Bathonian of Scotland appears to have been the only member of the West European genus. Its homologous acquisition of bathoniella sexual dimorphism at the same time as *B. prima* Tesakova allows to draw a pan-European correlative level based on the first appearance of these species in the chronicle.

Keywords: *Glyptocythere*, cycle of morphogenesis, paedomorphosis, gerontomorphosis, magnification, minification, acceleration, new species, chronostratigraphy, correlation, new lineage zones, Ukraine, Belarus, central regions of European Russia, Volga region