



Гетерохронии у разных полов, как метод детализации зональных шкал (на примере остракод)

Шурупова Я.А.¹, Тесакова Е.М.^{2, 3}

¹ МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологической факультет, г. Москва; shurupova.va@yandex.ru

² МГУ им. М.В. Ломоносова, Геологический факультет, г. Москва;

³ Геологический институт РАН, г. Москва; ostracon@rambler.ru

Эволюция любых эукариот начинается с изменений в онтогенезе, в том числе за счет гетерохроний посредством педо- или пероморфоза. Следовательно, гетерохронный сдвиг в онтогенезе зонального вида позволяет дополнительно подразделить соответствующую филозону и увеличить детальность стратиграфических схем. Границами субзональных интервалов могут считаться уровни разреза, где фиксируется первое появление экземпляров вида-индекса с гетерохронией. Впервые этот метод был применен В.Э. Ливенталем для расчленения плиоценовых отложений Азербайджана по ракушковым ракам (Ostracoda, Crustacea) (Ливенталь, 1949). Позже по гетерохрониям были детализированы остракодовые слои с *Campocythere* (*C.*) *lateres* Tesakova et Shurupova, 2017 из отложений аммонитовой зоны Michal'skii терминального байоса (средняя юра) Саратовской обл. (Shurupova, Tesakova, 2017). В обоих случаях гетерохронии проявились синхронно у обоих полов. Но темпы эволюции разных полов у одного вида могут и различаться.

Одним из важнейших механизмов эволюции и особой формой естественного отбора является половой отбор, вследствие чего и возник половой диморфизм. Это явление было впервые описано Ч. Дарвином в «Происхождении видов» и более подробно, с множеством примеров, разобрано в двухтомнике «Происхождение человека и половой отбор» (Darwin, 1859; 1871). Гетерохронии могут наблюдаться чаще (но не обязательно) у одного пола, а именно — у самцов (Darwin, 1871; Геодакян, 1965, 1974; McNamara, 2012).

Для некоторых остракод также было показано, что первыми в эволюционный процесс вовлекаются самцы — замки на их раковинах отличаются от замков самок вследствие педоморфоза (замок взрослого самца схож с замком предыдущей возрастной стадии). Так, ювенильные признаки были обнаружены у самцов современных дарвинолид *Vestalenula cornelia* Smith, Kamiya et Horne, 2006, подобная гетерохрония наблюдалась и у самцов плейстоцено-

вых *Loxoconcha kamiyai* Ozawa et Ishii, 2008 и *L. mutsuense* (Ishizaki, 1971) (Ozawa, 2013).

Отличительной особенностью остракод является разнообразие типов полового диморфизма. Морфометрические отличия раковин разных полов (габитус раковины, высота и/или ширина заднего конца) характеризуют *домицилярный* тип, который встречается на протяжении всего фанерозоя. У некоторых видов с таким типом диморфизма раковины разных полов могут дополнительно различаться за счет признака, сцепленного с полом, например, скульптурой и/или замком (Андреев, 1966; Сарв, 1966; Шорников, 1966, 2016; Schornikov, Tsareva, 2002; Ozawa, 2013). *Экстрадомицилярный* тип известен только у палеозойских остракод и связан с образованием на наружной поверхности раковин самок разных выводковых структур, не связанных непосредственно с мягким телом рачка (Сарв, 1966; Иванова, 1979; Ozawa, 2013).

Морфологические особенности раковин самок и самцов обычно проявляются у взрослых остракод, но иногда половые отличия возникают на поздних ювенильных стадиях (Horne et al., 2002; Ozawa, 2013), что получило название «преждевременный половой диморфизм» (Whatley, Stephens, 1977). Преждевременный половой диморфизм по строению замков у самок и самцов был обнаружен у некоторых миоцен — современных представителей семейств Cytheridae, Leptocytheridae, Hemicytheridae, Cytheruridae и Loxoconchidae (Tsukagoshi, 1994; 2007; Tsukagoshi, Kamiya, 1996; Ozawa, 2013).

Среди юрских остракод семейства Neurocytheridae Gruendel, 1975 преждевременный половой диморфизм проявился в строении замка у вида *Lophocythere acrolophos* What., Ball., Arm., 2001.

Материал происходит из опорного для верхнего келловя Московской синеклизы разреза Михайловцемент (Рязанская обл.). Всего в разрезе встречено 4 вида лофоцитер, половой диморфизм которых проявляется в соотношении длины раковины к высоте — у самцов ракови-

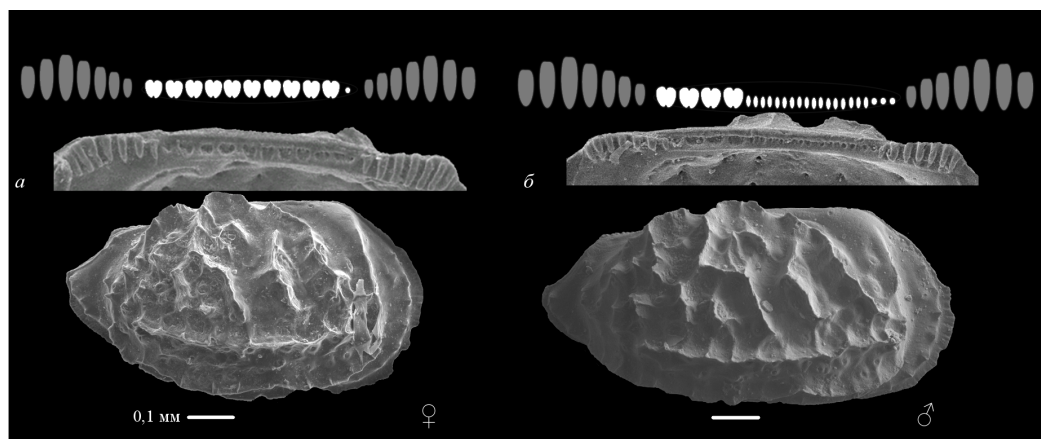


Рис. 1. Правые створки взрослых представителей вида *Lophocythere acrolophos* из верхнего келловоя разреза Михайловцемент (Рязанская обл.). Сверху – схематичное изображение замка раковины: серым цветом отмечены элементы краевых зубов, белым – элементы желобка; SEM-фото замка и створки экземпляров: а – самки и б – самца (Shurupova, Tesakova, 2019).

ны более длинные, чем у самок. Но только у одного из них диморфизм выразился еще и в строении замка (всего исследовано 71 экз.) (Рис. 1). Трехчленный гемимеродонтный замок на правой створке состоит из крупных насеченных на 7 частей краевых зубов и срединного желобка, который у самок состоит из 10 ямко-групп, а у самцов из четырех ямко-групп в передней части и множеством мелких ямок в задней части (Shurupova, Tesakova, 2019).

В онтогенезе замок не отличается у самок и самцов с первой по шестую возрастную стадию (Рис. 2, А7–А3). Но по строению желобка можно различать створки разных полов, начиная с седьмой ювенильной стадии (Shurupova, Tesakova, 2019). У самцов в строении замка раковины сохраняются ювенильные черты – мелкие ямки в задней половине желобка, как на предыдущей возрастной стадии. Такой облик возник за счет гетерохронии, а именно педоморфоза (ювенилизации). Изменчивый элемент замка находится внутри раковины (в передней половине на спинном крае) и не связан напрямую с репродуктивными функциями и поведением остракод (Ozawa, 2013). По всей видимости, это свидетельствует о том, что самцы вкладывают много ресурсов в репродуктивную систему, поэтому при последней линьке в морфологии раковины (в замке) остаются ювенильные черты (Шурупова, Тесакова, 2020).

По верхнемеловым остракодам США была показана прямая зависимость темпов вымирания видов от степени выраженности полового диморфизма. У видов с высоким половым диморфизмом (самцы крупнее самок) средние темпы вымирания оказались на порядок выше, чем у видов с низким половым диморфизмом (самцы мельче самок) (Martins et al., 2018).

Таким образом, остракоды с ярко выражен-

ным половым диморфизмом (то есть, наиболее короткоживущие виды) и разными скоростями эволюции у разных полов являются наиболее перспективными таксонами для разработки филогенетических шкал и инфразональной стратиграфии.

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

Стадии онтогенеза	<i>L. acrolophos</i>
Adult ♀	
Adult ♂	
A-1 ♀	
A-2 ♀	
A-1 ♂	
A-2 ♂	
A-3	
A-4	
A-5	
A-6	
A-7	

Рис. 2. Схематичное изображение замка правой створки раковины и его онтогенез у вида *Lophocythere acrolophos*. Стадии онтогенеза: Adult – взрослые представители, А-1 – А-7 – ювенильные стадии. Черным цветом отмечены элементы краевых зубов, белым – элементы желобка (Shurupova, Tesakova, 2019).

Литература

- Андреев Ю.Н. Половой диморфизм меловых остракод из Гиссаро-Таджикской области // Ископаемые остракоды. Киев: Наукова Думка. 1966. С. 50–66.
- Геодакян В.А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации. 1965. Т. 1. № 1. С. 105–112.
- Геодакян В.А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 3. С. 376–385.
- Иванова В.А. Остракоды раннего и среднего ордовика. Подотряд Hollinomorpha. М.: Наука, 1979. 217 с.
- Ливенталь В.Э. Палеобиогенетический метод стратиграфического расчленения отложений // Докл. АН СССР. 1949. Т. 54. № 1. С. 111–112.
- Сарв Л.И. Половой диморфизм у древнепалеозойских остракод // Ископаемые остракоды. Киев: Наукова думка. 1966. С. 14–21.
- Шорников Е.И. О половом диморфизме и изменчивости представителей рода *Leptocythere* // Ископаемые остракоды. Киев: Наукова думка. 1966. С. 73–79.
- Шорников Е.И. Новый паратетический род остракод подсемейства Loxosonchinae (Podocorhida, Cytheroidea) // Палеонтол. журн. 2016. Т. 6. С. 60–65.
- Шурупова Я.А., Тесакова Е.М. Остракоды (Ostracoda, Crustacea) как модельные объекты для изучения эволюции полового диморфизма // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. № 4. С. 1–11.
- Darwin Ch. On the Origin of Species (1st edition). 1859. Chapter 4. 88 pp.
- Darwin Ch. The descent of man, and selection in relation to sex. V.2. D. Appleton, 1871. 475 pp.
- Horne D.J., Cohen A., Martens K. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda // The Ostracoda: applications in Quaternary research. Geophysical Monograph Series. 2002. V. 131. P. 5–36.
- Martins M.J.F., Puckett T.M., Lockwood R., Swaddle J.P., Hunt G. High male sexual investment as a driver of extinction in fossil ostracods // Nature. 2018. V. 556. P. 366–369.
- McNamara K.J. Heterochrony: the evolution of development // Evolution: Education and Outreach. 2012. V. 5. № 2. P. 203–218.
- Ozawa H. The history of sexual dimorphism in Ostracoda (Arthropoda, Crustacea) since the Palaeozoic // H. Moriyama (ed.). Sexual dimorphism. Intech, Rijeka, Croatia. 2013. P. 51–80.
- Schornikov E.I., Tsareva O.A. Heterochrony in shell sculpture development within the ostracode genus *Hemicythere* // Russian Journ. of Marine Biol. 2002. V. 28. № 1. P. 7–18.
- 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. 1–17.
- 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. No. 9. P. 54–59.
- Tsukagoshi A. Natural history of the brackish-water ostracode genus *Ishizakiella* from East Asia: evidence for heterochrony // J. Crustac. Biol. 1994. V. 14. P. 295–313.
- Tsukagoshi A. Chapter 2: Geobiological history perused by researches for Ostracoda // H. Katakura, S. Mawatari (eds). Diversity of Organisms, Organism Science in the 21th Century Series 2. Tokyo: Baifukan. 2007. P. 37–70 [in Japanese]
- Tsukagoshi A., Kamiya T. Heterochrony of the ostracod hingement and its significance for taxonomy // Biol. J. of the Linnean Soc. 1996. V. 57. P. 343–370.
- Whatley R.C., Stephens J.M. Precocious sexual dimorphism in fossil and recent Ostracoda // Aspects of ecology and zoogeography of Recent and fossil Ostracoda. Springer, 1977. P. 69–91.

Heterochrony in different sexes, as a method of detailing zonal scales (exemplified by ostracods)

Shurupova Ya.A.¹, Tesakova E.M.^{2,3}

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow; shurupova.ya@yandec.ru

² Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geology, Moscow;

³ Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow; ostracon@rambler.ru

Within some Quaternary and extant ostracod families males seem to be involved in evolutionary changes first. The carapace hinge of such males differs from the female hinge due to pedomorphic reorganizations. For the first time, this phenomenon is evidenced from the Mesozoic (Upper Callovian) species *Lophocythere acrolophos* (Mikhailovtcement section, Ryazan region) in which juvenile features continue to persist in the hinge of male carapaces. Heterochrony of a zonal species allows to further subdivide the corresponding phylozone and provide more detailed stratigraphic scale. The boundaries of subzones can be established at the levels, where the first appearance of specimens of the index-species with heterochrony is recorded.