

К.В. Дикань

ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ОКСФОРДСЬКИХ *MYOPHORELLA* BAYLE, 1878 ІЗ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНИХ ОКРАЇН ДОНБАСУ

Kostiantyn V. Dykan

PHYLOGENY OF OXFORDIAN *MYOPHORELLA* BAYLE, 1878 FROM THE NORTH-WESTERN OUTSKIRTS OF DONBAS

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine, 55-b O. Honchara Str., Kyiv, Ukraine, 01601, (kostdyk@gmail.com)

Вивчено систематичний склад двостулкових молюсків родини Trigoniidae Lamarck, 1819 роду *Myophorella* Bayle, 1878 із оксфордських відкладів північно-західних окраїн Донбасу. На підставі аналізу географічного поширення, стратиграфічного положення та скульптури зовнішньої поверхні переднього поля стулки черепашки представників окремих родів родини зроблено висновки про походження міофорел загалом і видів, зібраних із оксфордських відкладів південно-східної України, зокрема.

Ключові слова: філогенія, міофорели, оксфорд, окраїни Донбасу.

It is studied by the systematic composition of Bivalve mollusks from family Trigoniidae Lamarck, 1819, genus *Myophorella* Bayle, 1878, from Oxfordian deposits of the north-western outskirts of Donbas. Based on geographic distribution and stratigraphic position of the members of certain genus and sculptures of the external surface of the shell of the bivalves that are the members of certain genus of the family, the conclusions were drawn about the origin *Myophorella* in general and species of *Myophorella* genus, collected from the Oxfordian deposits from the south-eastern of Ukraine.

Key words: Phylogeny, Oxford, *Myophorella*, outcrops of Donbas.

ВСТУП

Двостулкові молюски родини Trigoniidae Lamarck, 1819 (надродина Trigoniacea Lamarck, 1819) (Treatise, 1969), з'явившись наприкінці тріасового періоду, пережили справжній розквіт упродовж юрського–раннь-окрейдового часу, формуючи в окремі відрізки часу на деяких територіях дуже численні угруповання. Родина характеризується надзвичайним видовим різноманіттям: загальна кількість видів перевищує 1000, а родів – 30, разом із численними під родами загальна кількість таксонів сягає 50. Впродовж крейдового часу родина занепадає, практично повністю вимирає на межі крейди й кайнозою; до нашого часу збереглися п'ять–сім видів, які мешкають поблизу Австралії (всі види відомі лише з Південної півкулі). Наразі в літературі найвивченішими є рецентні види роду *Neotrigonia*: *N. margaritacea* (Lam.), *N. pectinata* (Lam.) (Савельєв, 1958).

Попри чималі дослідження різних груп викопних тригоніід і створення численних філогенетичних побудов, остаточних уявлень щодо

родинних зв'язків між окремими родами родини немає. Тому палеонтологи продовжують збирати й аналізувати викопні рештки тригоніід на предмет реконструювання їх філогенетичного дерева.

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

У верхньоюрських (оксфордських) відкладах південно-східної України двостулкові молюски родини Trigoniidae Lamarck, 1819 представлені трьома родами: *Trigonia* Bruguière, 1789, *Myophorella* Bayle, 1878, *Vaugonia* Crickmay, 1930. Види цієї родини нараховують близько п'ятої частини від загальної кількості видів двостулкових молюсків, виявлених у відкладах верхньої юри цієї території (Дикань, Макаренко, 1990). Не менш вражаючим є й кількісне представництво родини: автор зібрав значну колекцію викопних решток тригоніід (внутрішні й зовнішні ядра, відбитки, зліпки тощо) чисельністю в десятки й сотні екземплярів кожного описаного виду.

Всі види пізньоюрських тригоніід із південно-східної України мають широке стратиграфіч-

не положення (келовей–кімеридж) і значні ареали (територія Західної Європи, Туркменістану, Узбекистану, європейської частини РФ, рідше – Литва, Крим, Карпати; представники двох видів роду *Trigonia* знайдені в Індії та Африці).

З 22-х видів Trigoniidae, знайдених у верхньоюрських відкладах південно-східної України, рід *Trigonia* представлено 10 видами (з них три види нові), рід *Vaugonia* – трьома видами (два нові), рід *Myophorella* – дев'ятьма видами: *Myophorella (M.) bicostata* (Orbigny, 1850), /Ox₂/; *M. (M.) clavellata* (Parkinson, 1811), /Ox₁–Ox₂/; *M. (M.) corallina* (Orbigny, 1850), /Ox₁–Ox₂/; *M. (M.) irregularis* (Seebach, 1864), /Ox₂/; *M. (M.) orieri* (Bigot, 1893), /Ox₂/; *M. (M.) perlata* (Agassiz, 1840), /Ox₁–Ox₂/; *M. (M.) scarburgenensis* (Lycett, 1872), /Ox₂/; *M. (M.) triquetra* (Seebach, 1864), /Ox₂/; *M. (M.) cf. woodwardi* (Lycett, 1872) /Ox₂/. Великі ареали і широке стратиграфічне положення обумовили значну морфологічну мінливість видів *Myophorella*, виявлених у верхньоюрських відкладах території досліджень. Водночас при визначенні видів широка морфологічна мінливість посилює роль суб'єктивного фактора, спричиняє появу нових видів, які в подальшому зводяться в синоніміку.

При визначенні викопних видів провідним методом є типологічний підхід, але неповнота геологічного літопису унеможлиблює отримання кінцевого результату, тобто завжди можуть бути зроблені нові знахідки, котрі змінять уявлення про географічне поширення й стратиграфічне положення виду. Прикладом цього є перша знахідка автором представників роду *Vaugonia* у верхньоюрських відкладах північно-західного Донбасу. Позаяк попередньо систематичний склад Trigoniidae на цій території монографічно не вивчався й не описувався, то й відносно нерідкісні *Vaugonia* зафіксовані не були. Тож поява двох нових видів *Vaugonia*, із трьох виявлених, може бути пояснена саме піонерським характером вивчення систематики тригоніід із оксфордських відкладів України (Дикань, 1986).

При виділенні видів використовуються декілька критеріїв: порівняльно-морфологічний, філогенетичний, екологічний, географічний (Дикань К.В., Дикань Н.І., 2013, 2016). При вивченні систематики Trigoniidae загалом і роду *Myophorella* зокрема була прийнята концепція «широкого» розуміння обсягу виду

(Дикань К.В., Дикань Н.І., 2013; Arkell, 1937). Особливим розмахом морфологічної мінливості зовнішньої скульптури черепашки та значними розмірами ареалів характеризуються види *M. (M.) clavellata* і *M. (M.) perlata*, котрі домінують серед знахідок пізньоюрських міофорел південно-східної України. Єдина форма зі статусом варієтету *M. (M.) perlata* (Agas.) var. *hudlestoni* (Lyc.), виявлена у вапняках середнього оксфорду Донбасу /Ox₂/, теж не нова, а відома з оксфордських відкладів Британії.

Для реконструкції філогенетичних зв'язків пізньоюрських міофорел південно-східної України було використано комплексний функціонально-системний підхід, що спирався на дослідження способу життя сучасного представника надродина Trigoniacea – виду *Neotrigonia margaritacea* (Lam.), морфо-функціональний аналіз черепашки *Myophorella*, що ґрунтується на експериментальних дослідженнях особливостей її зовнішньої скульптури (Stanley, 1977), аналіз етології двостулкових молюсків, інших груп фауни, виявлених спільно з міофорелами. Комплексним результатом цього аналізу є висновок про умови їх існування (фізико-географічні параметри басейну) та спосіб життя пізньоюрських *Myophorella* південно-східної України (Дикань, 1985, 1991).

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Серед решток викопної фауни загалом і двостулкових молюсків зокрема міофорели кількісно домінують у відкладах нижнього–середнього оксфорду, складаючи значні за потужністю верстви черепашників, так звані «черепашникові бруківки», що спричинило первісну назву відкладів «тригонієві вапняки». За кількістю й щільністю знахідок «черепашникову бруківку» можна порівняти хіба що з поселенням мідій або устриць, але видова різноманітність *Myophorella* набагато більша. Це є певним феноменом, оскільки види одного роду займають порівняно близькі (подібні) екологічні ніші. Відомо, що конкуренція саме всередині роду (між близькими видами) є найжорсткішою, тому такі поселення є переважно одно–двохвидовими.

Водночас не спостерігається окремішнього вузькогеографічного (=ендемічного) видоутворення пізньоюрських *Myophorella* південно-східної України. Пояснення відсутності видоутворення в досліджуваних оксфордських

Myophorella потрібно шукати саме в способі життя міофорел і фізико-географічних характеристиках басейну. Параметри середовища території дослідження цілком відповідають загальним показникам морських басейнів (висока солоність і температура води, сприятливий газовий режим, денна лужність води), незначна глибина (не більше 20 м), активна гідродинаміка і наявність припливно-відпливних течій (умови формування «черепашникових бруківок»), незначна віддаленість від берегової лінії. Міофорели (семіінфаунні організми) заковувалися не повністю у донні відклади, це сестонофаги групи А (низького рівня) (Дыкань, 1985, 1991).

Отже пізньоюрські (оксфордські) моря південно-східної України хоча й були окраїнними басейнами, проте впродовж усього часу свого існування активно сполучалися з басейнами Західної Європи, а через них і з усім тогочасним світовим океаном.

Докладно місцезнаходження двостулкових молюсків, літологічна характеристика оксфордських відкладів південно-східної України та їх біостратиграфічне розчленування подані в роботі (Дукан, 2015а). Тут знизу догори відслідковуються:

1. Вапняк органогенно-детритовий, піщанистий, особливо у нижній частині, рудо-бурий, пухкий, озалізнений. Залягає неузгоджено. Містить різноманітну фауну, включаючи рештки амонітів. Потужність – 1 м. Нижній оксфорд (зона *Quenstedticeras mariae*; Ox_1^1).

2. Вапняк світло-жовтий, оолітовий, крихкий із рідкісними крупними кварцовими зернами. Щільніші верстви черепашкового агломерату перешаровуються з потужнішими, але м'якшими і німими шарами оолітового вапняку. Черепашковий агломерат містить різноманітну фауну. Потужність – 7–8 м. Нижній (нижні 15–20 см, до першої верстви черепашкового агломерату; зона *Cardioceras cordatum*; Ox_1^2) – середній оксфорд (зона *Perisphinctes plicatilis*, Ox_2^1).

3. Вапняк світло-сірий, щільний, сильно перекристалізований, насамперед ущільнено коралові біогерми. Латерально вапняки заміщаються глинами. Містить зуби акул, голки морських їжаків, рештки ходів червів-мулоїдів, брахіопод, двостулкових молюсків. Потужність – 5 м. Середній оксфорд (зона *Gregoriceras transversarium*, Ox_2^2 ; її нижня межа знаходиться у верхній частині шару 3; межа між середнім

і верхнім оксфордом орієнтовно проведена в покрівлі коралових вапняків).

4. Перешарування оолітових вапняків і мергелястих глин. У покрівлі залягає 1–2-метровий шар світло-сірих неринеевих вапняків. Містить двостулкові молюски і гастроподи. Потужність – 10 м. Верхній оксфорд; Ox_3 . Лона *Perisphinctes achilles*.

Дослідження способу життя сучасного представника надродина *Trigoniacea* – виду *Neotrigonia margaritacea* (Lam.) і тафономічний аналіз викопних решток *Myophorella* з верхньоюрських відкладів південно-східної України показав, що у звичайних умовах (життєве положення) частина черепашки міофорел (частина вентральної половини ареї, дорзальна частина боку) виходила на поверхню. Тому велика кількість викопних решток досліджуваних оксфордських *Myophorella* збереглася частково: зруйновано ту частину черепашки, що знаходилася над поверхнею донних відкладів (мулу). Такі рештки (зовнішні та внутрішні ядра) збереглися в прижиттєвому положенні; інші, розкриті двостулкові екземпляри, – перед остаточним захороненням мали незначний латеральний перенос; переважну більшість викопних решток тригоніїд складають залишки окремих стулок у вигляді зовнішніх і внутрішніх відбитків і ядер (Дыкань, 1985).

«Черепашникові бруківки» містять кількісно багатий і різноманітний у видовому відношенні набір перевідкладених решток двостулкових молюсків: переміщення й захоронення окремих стулок, розкритих двостулкових екземплярів відбувалося у межах біотопа. Перешарування цих черепашників і верств оолітових вапняків, які містять поодинокі рештки двостулкових молюсків, тривало від кінця раннього оксфорду – впродовж всього середнього оксфорду, коли на досліджуваній території поширилися корали.

В цей час донними відкладами були тонкі, неущільнені карбонатні мули, котрі під дією хвиль перетворювалися на водно-карбонатну суспензію. Це несприятливе середовище для існування більшості двостулкових молюсків забезпечило хімічне утворення оолітів; натомість, бівальвії потрапляли в складні умови дихання, харчування, утримання на ґрунті.

Порівняльний морфо-функціональний аналіз особливостей зовнішньої скульптури черепашок родів *Trigonia* і *Myophorella*, що ґрунтується на експериментальних дослідах, пока-

зав, що *Trigonia* найефективніше закопуються (роблять менше рухів) у тонко- й середньозернисті піски, а *Myophorella* – в тонкі мули (Stanley, 1977). На мулистість ґрунту часу формування верств оолітових вапняків указує характерна скульптура бічних частин черепашок *Myophorella* у вигляді ребер, густо покритих дрібними горбками, майже з'єднаними між собою, що збільшує їх висоту. Особливо це характерно для маленьких (ювенільних) особин. У дорослих великих особин ця скульптура залишається тільки в примаківковій частині, інша частина бічної поверхні черепашки покрита правильними рядами великих горбів. Найвиразніша ця скульптура на особинах, що мешкали на тонкому ґрунті (Дыкань, 1985). Саме зі зміною субстрату я пов'язую факт зменшення чисельності популяцій представників родини Trigoniidae у пізньому оксфордї.

Зростання таксономічної різноманітності пов'язане з диференціацією середовища (збільшенням кількості екологічних ніш), що зумовлюється тривалістю існування екосистеми: чим довше час існування біотопа, тим більша біорізноманітність йому притаманна. Впродовж келовей–оксфордського часу на території південно-східної України спостерігається складна взаємодія багатьох факторів – відбувається трансгресія моря із заходу на схід, що забезпечує активний зв'язок донецького басейна з морями Західної Європи, зростає час існування морського басейну та диференціація біотопів і стабілізація морських умов на досліджуваній території. Інші важливі параметри середовища – це складна гідродинаміка, потужні припливно-відпливні течії, несприятливий субстрат (м'які мулисті донні відклади) тощо.

Можна припустити, що *Trigonia* порівняно з *Myophorella* опанували біотопи, розташовані ближче до берега, котрі характеризуються активнішою гідродинамікою й щільнішим, більш крупнозернистим субстратом. *Trigonia* освоювали нову територію (нові екологічні ніші) також шляхом створення нових видів. Натомість, *Myophorella* обрали стратегію заселення нової території за рахунок міграції – міофорели займали вже сформовані екологічні ніші, витрачаючи енергію на широку морфологічну мінливість і пристосування. В оксфордський час на територію південно-східної України міофорели мігрували із західноєвропейських морів й досягли великої видової різноманітності (дев'ять видів).

Така реконструкція умов існування тригонїїд повертає увагу дослідників до дискусивного питання щодо наявності в окремих видів родини бісусної щілини (вирізу) під маківкою черепашки. На думку А.А. Савельєва (Савельєв, 1958), найвірогідніше, що бісусний виріз наявний у представників *Trigonia* s. str., *Myophorella* s. str., *Frenguelliella*, *Quadrato-trigonia*. Позаяк в онтогенезі *Trigonia* s. str. і *Quadratotrigoia* черепашка зберігає округлу форму (не видовжується), то, як стверджує А.А. Савельєв (Савельєв, 1958, с. 29), «...ці тварини безумовно не заривалися в мул, а пересувалися дном моря. В деякі періоди життя частина з них можливо прикріплювалася до якихось предметів на дні моря» (переклад наш – К.Д.). Дійсно, бісус міг скріплювати дрібні частинки ґрунту, створюючи певну точку оперття (закріплення) черепашки, дозволяючи їй не провалюватися в пухкий донний мул.

Для порівняння, ювенільні особини деяких видів бівальвії можуть плавати, створивши з багатьох бісусних ниток подобу вітрила; гложидії окремих двостулкових молюсків прикріплюються за допомогою бісусу до риб. Відсутність бісусної щілини у крейдових і сучасних видів родини спонукає до думки, що це пристосування для закріплення планктонних личинок на дні зникло і в онтогенезі, і еволюційно. Водночас потрібно враховувати, що ті двостулкові молюски, котрі зберігають діючу бісусну залозу впродовж усього життя, ведуть малорухливий або нерухомий спосіб життя, кріплячися на твердих субстратах (*Anomiidae*, *Arcidae*, *Dreissenidae*, *Mytilidae*, *Pinnidae*). Винятком є активно плаваючі морські гребінці (*Pectinidae*).

Тому наявність бісусної щілини у деяких особин (видів) тригонїїд я розглядаю радше як прояв індивідуальної морфологічної аномалії – об'єкт дослідження швидше тератології, ніж систематики і філогенетики. Виділена Лісеттом «група *Byssiferae*», докладно розглянута А.А. Савельєвим (Савельєв, 1958), є прикладом формальної класифікації. Надто відсутність власне черепашок не дозволяє мені робити науково обґрунтовані висновки щодо цього питання.

Основний вузол морфологічної мінливості міофорел, котрі опанували оксфордські біотопи південно-східної України – це морфологія поверхні переднього поля стулки, а саме розмір і щільність горбків, форма і кількість ребер. Тому не аналізується мінливість і морфологія

передньої зони черепашки; кут, який створює поверхню передньої зони з продовженням лінії нижнього краю стулки («кут передньої зони»), будова ареї, інші морфологічні ознаки включно з формою черепашки, важливі при визначенні видів. Зокрема, А.А. Савельєв (Савельєв, 1960) підкреслював відмінності в будові передньої зони у представників підроду *Trigonia* s. str. і *Myophorella* s. str.

З огляду на це коротко опишемо особливості будови зовнішньої скульптури переднього поля стулки черепашок *Myophorella*, безвідносно до того, в який час і в якій частині ареалу виникли ці зміни.

Myophorella (M.) bicostata (Orb.) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 8–10 округлими, концентричними ребрами. У примаківковій частині черепашки ребра суцільні, донизу поблизу зовнішнього кіля з'являються окремі горбки. Міжреберні проміжки у верхній частині вузькі, донизу ширина їх збільшується.

M. (M.) clavellata (Parkin.) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 14–16 ребрами, котрі складаються з рядів великих горбків. Горбки мають округлу чи неправильно округлу форму та розділені простором, близьким за розмірами до діаметру горбка. На передній частині стулки горбки згущуються, поступово зливаючись у суцільне ребро, що поступово зменшується. Аналогічне злиття горбків у суцільне ребро характерне й для одного–двох нижніх ребер. Ребра розділені проміжками, що в 1,5–2 рази перевищують їх ширину.

M. (M.) corallina (Orb.) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 10–12 ребрами, котрі складаються з невеликих, дуже тісно розташованих горбків. У верхній частині стулки ребра мають концентричний напрямок, проте на пізніших стадіях вони прогресуюче відхиляються до передньо-нижнього кута, набуваючи діагонального напрямку. Ребра розділені округлими міжреберними проміжками, ширшими в передній частині стулки й такими, що звужуються до їх закінчення біля зовнішнього кіля.

M. (M.) irregularis (Seeb.) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 14–15 ребрами, які складаються з великих і високих горбків різноманітної форми. Ребра у примаківковій частині стулки розташовані концентрично. Нижні ребра, котрі відхи-

ляються до передньо-нижнього кута, розташовані діагональніше. У передній частині ребра розбиваються на окремі безладно розташовані горбки, тут же з'являються вставні ребра, які також складаються з окремих горбків. Ребра розділені проміжками, котрі у 2–2,5 рази перевищують їх ширину.

M. (M.) morieri (Bigot) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 15–18 ребрами, що складаються з великих, близько розташованих горбків. У верхній частині стулки ребра концентричні, донизу вони набувають діагонального напрямку. На передній частині стулки в ряді випадків окремі горбки займають положення поза ребром, порушуючи його прямолінійність.

M. (M.) perlata (Agas.) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 15–16 ребрами, котрі складаються з рядів округлих або неправильної форми горбків, які часто зливаються в суцільне ребро. Ребра розділені широкими міжреберними проміжками, котрі перевищують товщину ребер удвічі.

M. (M.) scarburgensis (Lyc.) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 12–16 ребрами, котрі складаються з горбків, що досить сильно варіюють як за розмірами, так і за формою. У верхній частині стулки ребра розташовуються концентрично, але нижче вони подібно ребрам ваугоній мають вигин, вершиною спрямований донизу. Однак середньо-передня гілка ребер не піднімається безпосередньо до переднього краю стулки, а робить ще один вигин донизу. У передній частині стулки горбки зменшуються, сильно зближуються та утворюють часом суцільне ребро. Тут же часто з'являється кілька коротких вставних ребер. Ребра розділені досить широкими, плоскими міжреберними проміжками, котрі перевищують ширину ребра вдвічі.

M. (M.) triquetra (Seeb.) – зовнішня поверхня переднього поля стулки скульптурована 11–13 великими ребрами, що складаються з рядів великих горбків, які тісно зливаються між собою й перетворюються подеколи в суцільне ребро. Ребра прямі, спрямовані діагонально, розділені дуже широкими міжреберними проміжками, котрі перевищують товщину ребер у 2–3 рази. У передній частині стулки міжреберні проміжки широкі й плоскі, у напрямку до зовнішнього кіля вони звужуються й стають слабко увігнутими.

M. (M.) cf. woodwardi (Lyc.) – зовнішня

поверхня переднього поля стулки скульптурована 12–15 ребрами, котрі складаються з округлих, густо розташованих горбків середніх розмірів. Уже для самих верхніх ребер характерне сильне відхилення до передньо-нижнього кута стулки, тому ребра підходять до зовнішнього кіля під кутами, близькими до 90°. На передній частині черепашки горбки зменшуються, згущуються, зливаючись у суцільне ребро, що дає вигин до площини змикання ступок. Нижні ребра розташовані діагонально.

Філогенез є часово-просторовою локалізацією моделі на базі гіпотетичних реконструкцій: часовий аспект визначає послідовність виникнення таксонів, а просторова локалізація характеризує біогеографічну єдність ареалів філогенетично близьких таксонів (із урахуванням можливої дизруптивності формотворення) (Дукап, 2015).

Аналіз змін будови черепашки загалом і окремих морфологічних її ознак зокрема з урахуванням часу їх появи та поширення в межах ареалу створюють надійний підмурівок побудови природної, історико-біологічної, філогенетичної систематики будь-якої групи двостулкових моллюсків, родини Trigoniidae включно. З цією метою необхідно враховувати особливості морфології черепашки ювенільних і молодих особин (закон Геккеля-Мюлера; «онтофілогенетичний метод», за А.А. Савельєвим, щодо

родини Trigoniidae), таксономічну вагу ознак, характер їх появи, прояву й часово-просторового розвитку (закон гомологічних рядів М.І. Вавілова), на чому наголошував А.А. Савельєв (Савельєв, 1958, 1960).

Метою статті є не перегляд систематики ряду Trigonioida Dall, 1899 загалом і родини Trigoniidae Lamarck, 1819 зокрема, тому я не аналізую ранг окремих підродів роду *Trigonia* Bruguière, 1789 та інших самостійних родів, які дослідники по-різному об'єднують у підродини та родини. Наразі йдеться про ранню еволюцію роду *Myophorella* Bayle, 1878 і його філогенетичний зв'язок із родами *Vaugonia* Crickmay, 1930 і *Jaworskiella* Leanza, 1942, котрі розглядаються мною як імовірні проміжні/предкові для міофорел таксони.

Предків таксонів родового порядку потрібно шукати не серед найрозвиненіших видів предкового роду (найспеціалізованіша «проміжна» форма), один із яких обирається в якості типового виду роду, а серед найбільш ранніх за часом появи видів, що мають лише зародок тих морфологічних ознак, які в подальшому характеризують види-нащадки. Ця передумова майбутнього розвитку закладена в генофонді предка і реалізується в новому таксоні того ж родового порядку (Дикань К.В., Дикань Н.І., 2013).

Таблиця. Географічне поширення й стратиграфічне положення міофорел, виявлених у верхньоюрських відкладах північно-західних окраїн Донбасу

Table. The geographic distribution and stratigraphic position of *Myophorella*, found in Upper Jurassic deposits of the north-western outskirts of Donbass

Name of species	Stratigraphic position		Geographic distribution
	Donbass	In general (universally)	
<i>Myophorella</i> (M.) <i>bicostata</i> (Orb.)	Ox ₂	Ox ₃ France, Ox ₃ –Kim Poland	France, Poland
M. (M.) <i>clavellata</i> Parkin.	Ox ₁ -Ox ₂	Clv Carpathians, Crimea, Uzbekistan, Poland, Ox England, France	Western Europe, Crimea, Carpathians, Uzbekistan
M. (M.) <i>corallina</i> (Orb.)	Ox ₁ -Ox ₂	Clv Lithuania, Turkmenistan, Ox ₃ England, France	England, France, Lithuania, Turkmenistan
M. (M.) <i>irregularis</i> (Seeb.)	Ox ₂	Clv ₂ -Ox ₁ England, Ox ₃ -Kim England, Germany	England, Germany
M. (M.) <i>moreri</i> (Bigot)	Ox ₂	Ox ₃ France	France
M. (M.) <i>perlata</i> (Agas.)	Ox ₁ -Ox ₂	Ox ₂ -Kim England, France	England, France
M. (M.) <i>perlata</i> (Agas.) var. <i>hudlestoni</i> (Lyc.)	Ox ₂	Ox England, France	England, France
M. (M.) <i>scarburgensis</i> (Lyc.)	Ox ₂	Clv England, France	England, France
M. (M.) <i>triquetra</i> (Seeb.)	Ox ₂	Ox ₂ England, Germany	England, Germany
M. (M.) cf. <i>woodwardi</i> (Lyc.)	Ox ₂	Ox ₂ -Ox ₃ France, Kim England	England, France

З огляду на зазначене та на закон гомологічних рядів спадкової мінливості М.І. Вавилова, що проявляється в однотипності проявів морфологічної мінливості у різних таксонів одного рангу (підродів/родів), об'єднаних у таксони вищого порядку (підродини/родини), я розглядаю як закономірну появу видів із скульптурою переднього поля стулки у вигляді ребер, складених із горбків різної щільності, форми й розміру в різних родів ряду *Trigonioida* Dall, 1899. Таке накладання ознак подібності, набутих вторинно, на подібні ознаки, зумовлені спільним походженням, є доказом природності систематичної побудови: в генофондах близьких таксонів відбуваються подібні (гомологічні) мутації чи, за термінологією неокреаціонізму, це прояв мережно-блокової комбінаторики (Дикань К.В., Дикань Н.І., 2013). До ознак, які періодично проявляються в окремих видів/родів різних підродин/родин, я також відношу: ступінь видовженості черепашки, напрямок підходу ребер до зовнішнього кіля, їх будова і розмір, наявність/відсутність синусоїдальної депресії, ступінь прояву кілів, ребристості ареї, будова маківки тощо.

ВИСНОВКИ

Започаткували родину *Trigoniidae* Lamarck, 1819 представники роду *Trigonia* s. l. Bruguière, 1789 у середньому тріасі. Вже у пізньому тріасі виділяються підродини *Trigonia* s. str., *T. (Frenguelliella)* Leanza, 1942; *T. (Kumatrigonia)* Tamura, 1959; роди *Agonisca* Fleming, 1963; *Maotrigonia* Fleming, 1962; *Minetrigonia* Kobayashi @ Katayama, 1938; *Myophorigonia* Cox, 1952; *Praegonia* Fleming, 1962; *Prorotrigonia* Cox, 1952; *Prosogyrotrigonia* Krumbeck, 1924. Еволюція роду *Trigonia* упродовж пізнього тріасу–ранньої юри призвела до появи таксонів із округлішою черепашкою та зі скульптурою переднього поля стулки у вигляді ребер різного напрямку підходу до зовнішнього кіля, складеними із горбків різного розміру, форми і щільності розташування чи горбків, що покривають всю поверхню стулки. Вже з плінсбаху відомі роди *Vaugonia* Crickmay, 1930 і *Myophorella* Bayle, 1878, виявлені в оксфордських відкладах Донбасу.

Космополітичний підрід *Trigonia* s. str., відомий із середнього тріасу (анізійський вік), має скульптуру зовнішньої поверхні переднього поля стулки у вигляді різких високих суцільних концентричних ребер. Підрід *T. (Frenguelliella)*

відомий із відкладів нижньої юри (синемюр–тоар) Північної Америки (Poulton, 1979) та Південної Америки (Перу, Чилі, Аргентина) (Pérez et al., 2008). Скульптура переднього поля стулок *T. (Frenguelliella)* і *Trigonia* s. str. аналогічна, проте черепашка в неї кругліша й на нижньому краю стулки в місці дотику задньої та вентральної частин боку відсутня синусоїдальна депресія.

Рід *Jaworskiella* відомий із ранньої юри Америки; його окремі види характеризуються ребрами, складеними з більш-менш щільно розташованих горбків. Зокрема, ранньосинемюрські екземпляри *Jaworskiella siemonmulleri* n. sp. (Poulton, 1979, табл. 7, фіг. 1–4) і *Jaworskiella supleiensis* n. sp. (там само фіг. 5–8) за цією ознакою подібні до середньобайоського виду *Myophorella tuxedensis* n. sp., показаного на цій же таблиці (там само фіг. 9–17). Для порівняння, типовий вид роду *Jaworskiella burckhardti* (Jaworski, 1942) характеризується видовженою черепашкою та різкими високими суцільними концентричними ребрами на поверхні переднього поля стулки (плінсбах Аргентини).

Рід *Vaugonia* Crickmay, 1930 – космополітичний, виникає в ранньому лейясі; переднє поле стулки покрите ребрами, які складаються з горбків. Інший рід, що має аналогічну скульптуру переднього поля стулки (діагональні ребра, складені з великих щільно розташованих горбків) – *Scaphotrigonia* Dietrich, 1933, відомий із відкладів верхнього лейясу Європи.

Скульптура переднього поля космополітичного роду *Myophorella* Bayle, 1878 представлена ребрами, складеними з горбків чи рядами горбків. Напрямок ребер, щільність і розміри горбків надзвичайно різноманітні. Час існування роду: плінсбах – нижня крейда. Типовий вид роду – *Myophorella nodulosa* Bayle, 1878 (non Lamarck, 1801) – верхня юра (оксфорд) Франції (Нормандія) (Савельєв, 1958; Treatise, 1969).

На нашу думку, рід *Jaworskiella* походить безпосередньо від *Trigonia*, хоча *Frenguelliella* може бути проміжною формою між ними. Диференціація відбулася впродовж пізнього тріасу. Водночас упродовж пізнього тріасу–ранньої юри від ранніх *Jaworskiella* бере початок рід *Myophorella*. В цьому разі роди *Vaugonia* і *Myophorella* є дивергентними. Рід *Scaphotrigonia* Dietrich, 1933 може походити як від *Jaworskiella* безпосередньо, так і від ранніх

Vaugonia (Orthotrigonia) Cox, 1952 чи одного з представників роду *Myophorella*.

Наявність лише оксфордських міофорел із доволі невеликої за площею території значно обмежує можливість філогенетичних побудов, робить їх доволі гіпотетичними. За характером будови зовнішньої поверхні переднього поля стулки, форми й кількості ребер, розмірів і форми горбків, які складають ребра, розміру міжреберних проміжків усі види *Myophorella* з південно-східної України близькі між собою. Водночас відхилення ребер до передньо-нижнього кута стулки, особливо на пізніших стадіях розвитку (дорослі форми, великі за розміром), внаслідок чого ребра спрямляються й набувають діагонального напрямку, зближує між собою види *M. (M.) morieri* (Bigot), *M. (M.) corallina* (Orb.), *M. (M.) irregularis* (Seeb.), *M. (M.) triquetra* (Seeb.), *M. (M.) cf. woodwardi* (Лус.). Найдревнішою серед них формою є

вид *M. (M.) corallina* (Orb.). Інші види за більш концентричною формою ребер морфологічно-ближче до виду *M. (M.) clavellata* (Parkin.).

На підставі аналізу морфологічних ознак видової таксономічної ваги, часово-географічної локалізації форм, тенденцій морфологічних змін можна припустити, що міофорели, виявлені в оксфордських відкладах південно-східної України, вірогідно, походять від виду *M. (M.) signata* (Agas.), який упродовж середньої юри дав початок видам *M. (M.) clavellata* (Parkin.) і *M. (M.) corallina* (Orb.). Наразі для відновлення філогенетичних зв'язків між окремими видами оксфордських *Myophorella* з південно-східної України інформації недостатньо. Прийняття концепції «вузького» розуміння обсягу виду (автор припускає виділення інфравидових таксонів у рідкісних випадках) призведе лише до збільшення кількості видів *Myophorella*, але не прояснить філогенез міофорел.

REFERENCES

Dykan K.V., 1986. New Late Jurassic *Vaugonia*. *Rep. AN USSR. Ser. B.*, № 11, p. 5-9 (In Ukrainian).

Dykan K.V., 1985. Physicogeographical conditions of the Early Oxford basin of the Izyum region according to trigonid data. Fossil organisms and stratigraphy of the sedimentary cover of Ukraine: (Collection of Scientific Papers AS USSR); Kiev: Naukova Dumka, p. 84-88. (In Russian).

Dykan K.V., 1991. Paleogeography of the north-western margins of the Donbass in Oxford time according to the data of the fauna of bivalve mollusks. *Lithology of the sedimentary cover of the USSR (paleogeographic aspects)*. Kiev: Naukova Dumka, p. 268-273. (In Russian).

Dykan K.V., Dykan N.I., 2013. Biostratigraphic criteria for the reconstruction of phylogeny. Tectonics and stratigraphy, vyp. 40, p. 82-90 (In Ukrainian).

Dykan K.V., Dykan N.I., 2016. Hereditary and individual variability in the Neogene-Quaternary ostracods: the problem of delineation. *Problems of the justification of regional stratums by the Phanerozoic Ukraine: Materials of the XXXVII session of the Paleontological Society of the NAS of Ukraine* (Kyiv, September 7-9, 2016), 2016. – p. 99-101. (In Ukrainian).

Dykan K.V., Makarenko D.E., 1990. Bivalve and gastropod mollusks of the Upper Jurassic of the Dnieper-Donets Basin. Kiev: Naukova Dumka, 137 p. (In Russian).

Savelev A.A., 1958. Lower Cretaceous Trigoniidae of Mangyshlak and Western Turkmenistan. Leningrad: Gostoptekhizdat, 518 p. (Tr. VNIIGRI; Vyp. 125). (In Russian).

Дикань К.В. Нові пізньоюрські вагонії / К.В. Дикань // Доп. АН УРСР. Сер. Б., № 11. – 1986. – С. 5-9.

Дыкань К. В. Физико-географические условия ранне-оксфордского бассейна Изюмского района по данным тригонид // Ископаемые организмы и стратиграфия осадочного чехла Украины. Сб. науч. тр. – Киев : Наук. думка, 1985. – С. 84-88.

Дыкань К.В. Палеогеография северо-западных окраин Донбасса в оксфордское время по данным фауны двустворчатых моллюсков // Литология осадочного чехла УССР (палеогеографические аспекты). – Киев: Наук. думка, 1991. – С. 268-273.

Дикань К.В., Дикань Н. І. Біостратиграфічні критерії реконструкції філогенезу // Тектоніка і стратиграфія. – 2013. Вип. 40. – С. 82-90.

Дикань К.В., Дикань Н. І. Спадкова та індивідуальна мінливість у неоген–четвертинних остракод: проблематика розмежування // Проблеми обґрунтування регіональних стратонів фанерозою України: Матеріали XXXVII сесії Палеонтологічного товариства НАН України (Київ, 7–9 вересня 2016 р.). – Київ, 2016. – С. 99-101.

Дыкань К.В., Макаренко Д. Е. Двустворчатые и брюхоногие моллюски верхней юры Днепровско-Донецкой впадины. – Киев: Наук. думка, 1990. – 137 с.

Савельев А.А. Нижнемеловые тригонииды Мангышлака и Западной Туркмении. – Л. : Гостоптехиздат, 1958. – 518 с. – (Тр. ВНИГРИ; Вып. 125).

- Savelev A.A., 1960. Jurassic Trigoniidae of Mangyshlak and Western Turkmenistan. Leningrad: Gostoptekhizdat, 166 p. (Tr. VNIGRI; Вып. 148) (In Russian).
- Arkell W.J., 1929–1937. A monograph of British Corallian Lamellibranchia. London: *The Palaeontographical Society*, 392 p., 55 plates. (Sue Lowell Natural History & Travel Books) (In English).
- Dykan K.V., 2015a. Methodological analysis of historicism in palaeontology. *Buletinul Institutului de geologie i seismologie al academiei de tiin e a Moldovei*, № 2, p. 5-13 (In English).
- Dykan K.V., 2015b. Stratigraphic position of Oxfordian deposits Bivalve molluscs in the north-western outskirts of Donbas. *Bulletin of Kharkiv National University named after V.N. Karazin. Ser. Geology. Geography. Ecology*, вып. 43. – p. 45-50 (In English).
- Ernesto Pérez Early Jurassic Bivalvia of northern Chile. Part III. Order Trigonioida M. Aberhan, R. Reyes, A. Hillebrandt. *Beringeria*, 2008, vol. 39, p. 51-102 (In English).
- Poulton T.P., 1979. Jurassic Trigoniid Bivalves from Canada and Western United States of America. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 282, 82 p (In English).
- Stanley S.M., 1977. Coadaptation in the Trigoniidae, a Remarkable Family of Burrowing Bivalves. *Paleontology*, vol. 20, № 4, p. 869-899 (In English).
- Treatise on Invertebrate Paleontology (Ed. Raymond C. Moore). Part N, vol. 1 & 2, Mollusca 6, Bivalvia. University of Kansas: Geological Society of America, 1969. – xxxvii + 952 p., 613 fig. ISBN 0-8137-3014-7 (In English).
- Савельев А.А. Юрские Trigoniidae Мангышлака и Западной Туркмении. – Л. : Гостоптехиздат, 1960. – 148 с. – (Тр. ВНИГРИ; Вып. 148).
- Arkell W.J. A monograph of British Corallian Lamellibranchia / William Joscelyn Arkell. – London: The Palaeontographical Society, 1929–1937. – 392 p., 55 plates. – (Sue Lowell Natural History & Travel Books).
- Dykan K.V. Methodological analysis of historicism in palaeontology. // *Buletinul Institutului de geologie i seismologie al Academiei de tiin e a Moldovei*. – 2015a. – № 2. – P. 5-13.
- Dykan K.V. Stratigraphic position of Oxfordian deposits Bivalve molluscs in the north-western outskirts of Donbas. // *Вісн. Харків. нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Серія «Геологія. Географія. Екологія»*. – 2015b, Вип. 43. – С. 45-50.
- Ernesto Pérez Early Jurassic Bivalvia of northern Chile. Part III. Order Trigonioida / E. Pérez, M. Aberhan, R. Reyes, A. Hillebrandt // *Beringeria*. – 2008. – Vol. 39. – P. 51-102.
- Poulton T.P. Jurassic Trigoniid Bivalves from Canada and Western United States of America / Terence P. Poulton // *Geological Survey of Canada Bulletin*. – 1979. – № 282. – 82 p.
- Stanley S.M. Coadaptation in the Trigoniidae, a Remarkable Family of Burrowing Bivalves / Steven M. Stanley // *Paleontology*. – 1977. – Vol. 20, № 4. – P. 869-899.
- Treatise on Invertebrate Paleontology (Ed. Raymond C. Moore) // Part N, vol. 1 & 2, Mollusca 6, Bivalvia. – University of Kansas: Geological Society of America, 1969. – xxxvii + 952 p., 613 fig. ISBN 0-8137-3014-7.

Manuscript received 12 June 2017;
revision accepted 12 October 2017

Інститут геологічних наук НАН України
Київ, Україна

К.В. Дыкань

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ОКСФОРДСКИХ *MYOPHORELLA* BAYLE, 1878 ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНЫХ ОКРАИН ДОНБАССА

Изучен систематический состав двустворчатых моллюсков семейства Trigoniidae Lamarck, 1819 рода *Myophorella* Bayle, 1878, из оксфордских отложений северо-западных окраин Донбасса. На основании анализа географического распространения, стратиграфического положения и скульптуры внешней поверхности переднего поля створки раковины представителей отдельных родов семейства сделаны выводы о происхождении миофорелл вообще и видов, собранных в оксфордских отложениях окраин Донбасса, в частности.

Ключевые слова: филогения, миофореллы, оксфорд, окраины Донбасса.