

УДК 564.121+551.763.33

## ОБ УСТРИЦАХ РОДА RHYNCHOSTREON BAYLE (BIVALVIA, GYRPHAEIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО МААСТРИХТА ГОРНОГО КРЫМА

© 2019 г. И. Н. Косенко<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Нанкинский институт геологии и палеонтологии Китайской академии наук, Нанкин, Китай

<sup>b</sup>Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

\*e-mail: KosenkoIN@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 09.01.2019 г.

После доработки 14.03.2019 г.

Принята к публикации 07.06.2019 г.

Изучена морфология и микроструктура раковины гладких экзогиридных устриц из верхнего маастрихта Горного Крыма. Микроструктура раковины этих устриц состоит из простой правильной листоватой, неправильной перекрещенно-пластинчатой и переходной от неправильной простой призматической к неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой структур. Последний тип микроструктуры характерен только для рода *Rhynchostreon*, что наряду с формой раковин обосновывает отнесение изученных устриц к виду *R. aralensis* (Arkhangelsky). Находки устриц *Rhynchostreon* в верхнем маастрихте Горного Крыма позволяют уточнить верхнюю границу стратиграфического распространения рода.

**Ключевые слова:** *Bivalvia*, устрицы, *Rhynchostreon*, микроструктура, Крым, маастрихт

**DOI:** 10.1134/S0031031X19060047

### ВВЕДЕНИЕ

Микроструктура раковин устриц является важным признаком для систематики надсемейства *Ostreoidea*, и в связи с этим ее изучению уделяется большое внимание (Чельцова, 1969; Siewert, 1971; Stenzel, 1971; Carter, 1980, 1990; Freneix, 1982; Malchus, 1990, 1998; Aqrabawi, 1993; Якушин, Иванов, 2001; Корпка, 2015; Kosenko, 2018; и др.).

Среди надсемейства *Ostreoidea* наиболее разнообразна микроструктура раковины у представителей семейства *Gyrphaeidae*, расцвет которого пришелся на юру и мел (до настоящего времени из четырех подсемейств, *Gyrphaeinae*, *Echogulinae*, *Gyrphaeostreinae* и *Rusnodontinae*, дожили представители только последнего). За счет многообразия и сложности микроструктура раковины именно для этого семейства имеет наибольшее таксономическое значение. Особенно это касается вымерших таксонов, когда отсутствует возможность привлечения данных о строении мягкого тела. Наибольшее значение у грифеид имеет микроструктура левых (обычно более выпуклых и массивных) створок; кроме того, они больше подходят для изготовления шлифов.

В некоторых случаях изучение микроструктуры раковины является единственным способом идентифицировать таксономическую принадлежность того или иного вида устриц. Ниже та-

кой случай рассматривается на примере устриц рода *Rhynchostreon* Bayle из верхнего маастрихта Горного Крыма.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изученный материал представлен более чем 120 створками (главным образом левыми) устриц *Rhynchostreon*, собранными совместно с проф. В.В. Аркадьевым из разрезов верхнего маастрихта Баклинской и Корабельной куэст. Сбор раковин в Баклинской куэсте производился непосредственно из слоя, в Корабельной куэсте – из осыпи. Для изучения микроструктуры раковины было изготовлено 10 шлифов из левых и правых створок. При морфологическом анализе особое внимание уделялось изменчивости антимаргинальной скульптуры в выборке и на различных стадиях онтогенеза, а также хоматам. Перед фотографированием раковины напылялись хлоридом аммония ( $\text{NH}_4\text{Cl}$ ). Для фотографирования использовалась камера Canon EOS 60D. Изучение микроструктуры раковины проводилось на световом микроскопе Olympus BX60. Биометрический анализ раковин выполнялся в программе Past 3 (Hammer et al., 2001). Изученная коллекция раковин устриц и шлифы переданы на хранение в Центр коллективного пользования “Геохрон”



Рис. 1. Расположение разрезов Баклинская и Корабельная куэсты.

(ИНГГ СО РАН) (колл. № 2087). В качестве сравнительного материала использовались раковины типового вида *R. suborbiculatum* (Lamarck) из сеномана Юго-Восточной Франции, хранящиеся в Музее естественной истории г. Лилля (Франция).

## ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Верхняя часть верхнего маастрихта Баклинской и Корабельной куэст (рис. 1, 2) представлена пачкой XXIII – алевролитами известковистыми глауконитовыми и песчаниками мелкозернистыми с ячеистой текстурой выветривания (Алексеев, 1989). Возраст пачки установлен (Алексеев, 1989) по находкам белемнитов *Neobelemnella kazimiroviensis* (Skołozdrówna), стратиграфическое распространение которого ограничено верхним маастрихтом (Christensen, 1990, 1996, 1997; Christensen et al., 1996; Keutgen et al., 2017). Двустворчатые моллюски крайне многочисленны в пачке и представлены главным образом устрицами и, в меньшей степени, пектинидами, неравномерно распространенными вертикально и латерально (рис. 2). Двустворчатые моллюски встречаются в виде разрозненных створок, в Баклинской куэсте иногда наблюдается сортировка раковин экзогир по размеру, что свидетельствует об аллохтонном характере захоронения.

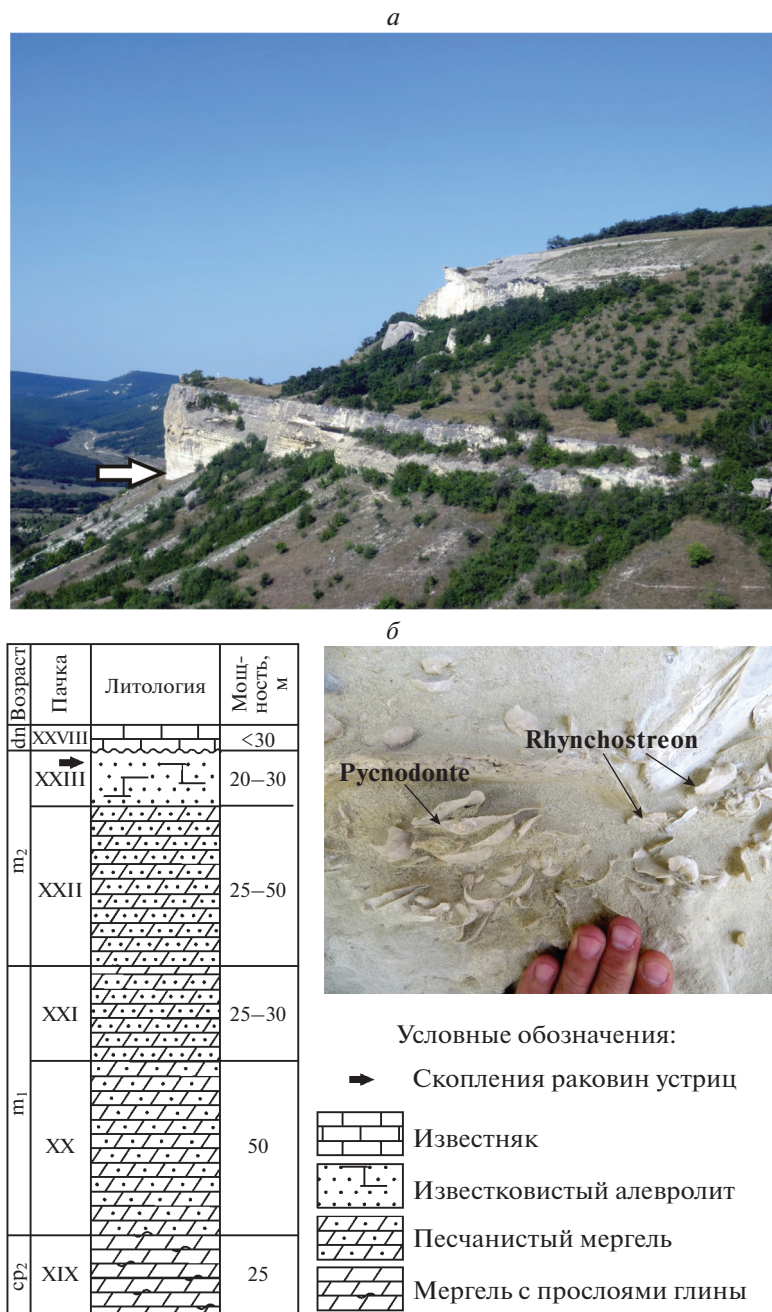
## ТЕРМИНОЛОГИЯ

Терминология, используемая при описании микроструктуры раковины, заимствована из ревьюванных “Treatise ...” (Carter et al., 2012). Названия микроструктур, предложенные в этой работе, были по возможности сопоставлены с терминологией, разработанной Н.А. Чельцовой (1969), которая широко используется в русскоязычной литературе (табл. 1). Приведем сопоставления микроструктур по Чельцовой (1969) и

Дж. Картеру и др. (Carter et al., 2012) (эквивалент по Картеру и др. приводится в скобках). Структуры эктостракума по Чельцовой представлены тремя типами: нормальной призматической (эквивалент – призматическая [prismatic]), субконической (эквивалент отсутствует) и фуриллятной (эквивалент отсутствует). Структуры эндостракума у устриц по Чельцовой представлены правильной листоватой (эквивалент – простая правильная листоватая [simple regularly foliated, simple RF]), перекрещенно-пластинчатой (эквивалентна неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой с маленькими углами [low angle irregularly complex crossed foliated, аббревиатура la ICCF]), субромбической (по всей видимости, эквивалентна неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой с большими углами [high angle irregularly complex crossed foliated, аббревиатура ha ICCF]) и вакуолярной (эквивалентна везикулярной [vesicular]). Кроме того, у Картера с соавт. выделяются неправильная перекрещенно-пластинчатая структура (irregular cross foliated, ICF) и переходная от неправильной простой призматической к неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой (transitional irregular simple prismatic/irregular complex crossed foliated, ISP/ICCF), эквивалентов которых в работе Чельцовой нет.

## ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

Позднемаастрихтские устрицы Горного Крыма изучались многими авторами. Установлено присутствие родов *Agerostrea* Vialov, 1936 и *Acutostrea* Vialov, 1936 (*Flemingostreidae*, *Liostreinae*), *Pycnodonte* Fisher de Waldheim, 1835 и *Hyotissa* Stenzel, 1971 (*Gryphaeidae*, *Pycnodonteinae*), и *Gryphaeostrea* Conrad, 1865 (*Gryphaeidae*, *Gryphaeostreinae*) (Чельцова, 1969; Собецкий, 1977; Донт, 2004). Относительно представителей подсемейства *Exogyrinae* (*Gryphaeidae*) данные разных авторов противоречивы. Это связано с разным пониманием таксонов надвидового ранга различными авторами, трудностью идентификации видов в связи с широкими пределами фенотипической изменчивости, а также с гомеоморфизмом, свойственным большинству устриц. Так, В.А. Собецкий (1977) описал три вида в составе рода *Exogyra* Say, 1820 – *E. (E.) decussata* (Goldfuss, 1833), *E. (Costagyra) auricularis* (Wahlenberg, 1821) и *E. (C.) goldfussiana* (Sobetsky, 1977), и один вид рода *Ceratostreon* Bayle, 1878 – *C. spinosum* (Matheron, 1842). Чельцова (1969) указывала присутствие вида *Amphidonte aralensis* (Arkhangelsky, 1912) в верхнем маастрихте Горного Крыма. А.В. Донт (2004) в списке фауны указывала присутствие *Amphidonte decussata* и под вопросом присутствие *Ceratostreon pliciferum* (Dujardin, 1837).



**Рис. 2.** Общий вид (а) и строение разреза верхнего мела, обнажающегося на Баклинской куэсте (по Алексеву, 1989), с фотографией скопления устриц в песчаниках пачки XXIII (б). Фото В.В. Аркадьева.

Собранные автором экзогирры по морфологии раковин делятся на две группы. Первая объединяет вытянутые в высоту гладкие раковины с хоматами, развитыми вдоль всего периметра внутренней поверхности створок. Эти устрицы должны быть отнесены к роду *Amphidonte* (в составе которого в качестве подрода в настоящее время рассматривается *Ceratostreon* – см. Malchus, 1990). Судя по всему, именно эти раковины определялись в работах предшественников как виды

рода *Ceratostreon*. Вторая группа объединяет экзогирры с сильно выпуклыми чашеобразными левыми створками, геликоидальным закручиванием макушки, и с хоматами, развитыми только вблизи замочной площадки. По всей видимости, эти экзогирры описывались ранее Собециким (1977) как *Exogyra auricularis* (Wahlenberg, 1821), Чельцовой (1969) – как *Amphidonte aralensis* (Arkhangelsky), а Донт (2004) были определены как *Amphidonte decussata* (Goldfuss, 1833).

**Таблица 1.** Соотношение названий микроструктур, принятых в работах Чельцовой (1969) и Картера и др. (Carter et al., 2012)

Названия структур по Чельцова, 1969		Названия структур по Carter et al., 2012		
		русский перевод	оригинальное название	аббревиатура
эктостракума	нормальная призматическая	призматическая	prismatic	нет
	субконическая		нет эквивалента	
	фурциллитная		нет эквивалента	
эндостракума	правильная листоватая	простая правильная листоватая	simple regularly foliated	simple RF
	перистая		herringbone regularly foliated	herringbone RF
	субромбическая	нет эквивалента		
	вакуолярная	везикулярная	vesicular	нет
	нет эквивалента	неправильная перекрещенно-пластинчатая	irregular crossed foliated	ICF
	перекрещенно-пластинчатая	неправильная сложная перекрещенно-пластинчатая (бывает двух типов – low angle и high angle)	irregular complex crossed foliated (low angle и high angle)	ICCF
	нет эквивалента	коническая сложная перекрещенно-пластинчатая	cone complex crossed foliated	cone CCF
нет эквивалента	переходная от неправильной простой призматической к неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой	transitional irregular simple prismatic/irregular complex crossed foliated	ISP/ICCF	

Автором была исследована морфология и микроструктура раковин этих устриц с целью уточнения их таксономического положения. Ниже приводятся результаты этих исследований.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ НАД СЕМЕЙСТВО OSTREOIDEA RAFINESQUE, 1815

СЕМЕЙСТВО GRYPHAEIDAE VIALOV, 1936

ПОДСЕМЕЙСТВО EXOGRYNAE VIALOV, 1936

**Триба Exogyriini Vialov, 1936**

**Род Rhynchostreon Bayle, 1878**

Подрод *Rhynchostreon* s. str.

*Rhynchostreon aralensis* (Arkhangelsky, 1912)

Табл. VI, фиг. 1–6 (см. вклейку)

*Exogyra aralensis*: Архангельский, 1912, с. 45, табл. 2, фиг. 14–18.

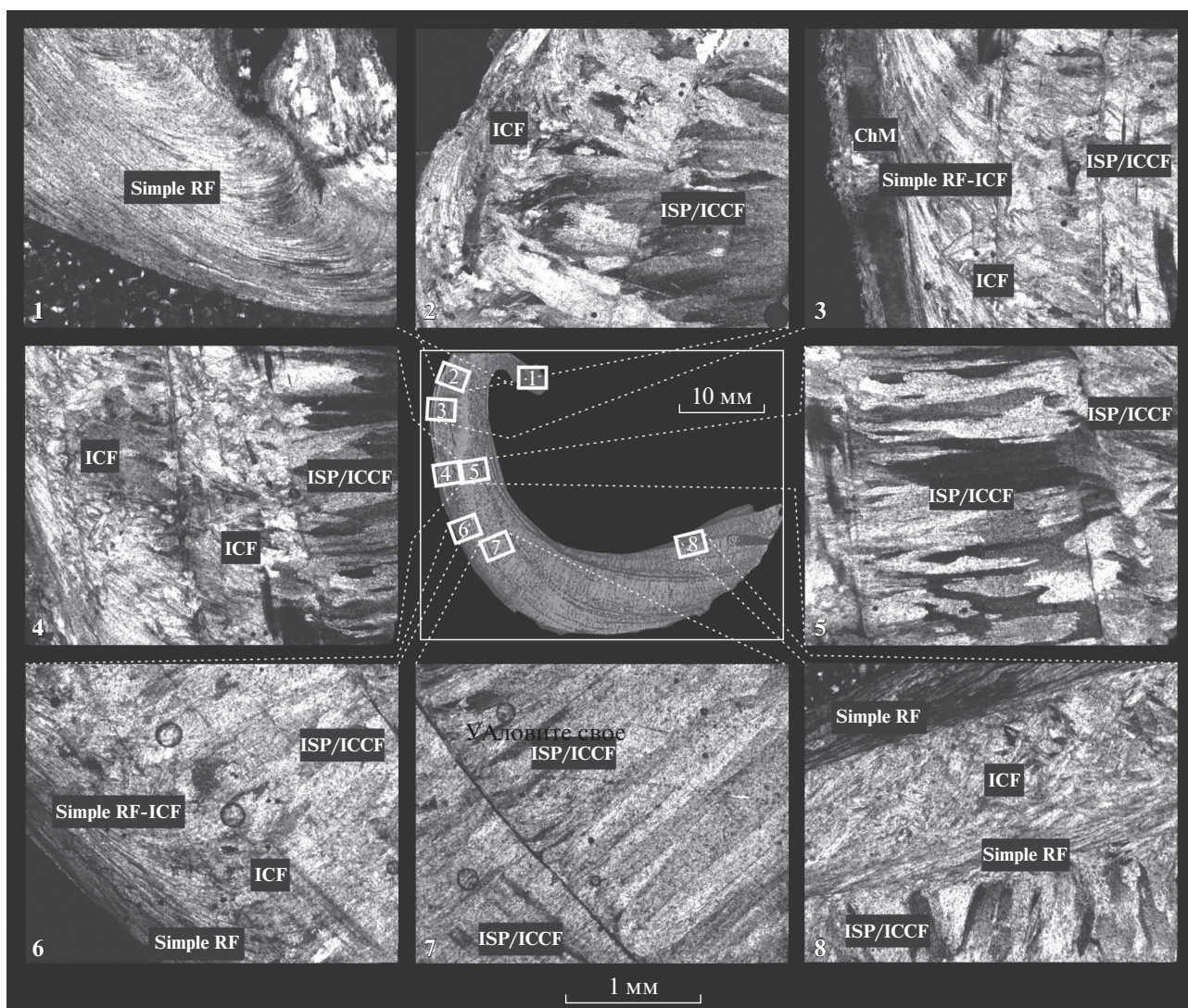
*Amphidonta aralensis*: Ренгартен, 1964, с. 47, табл. VI, фиг. 8а, б; Чельцова, 1969, с. 74, табл. XIII, фиг. 2–6.

*Exogyra (Costagyra) auricularis*: Собоцкий, 1977, с. 154, табл. XIV, фиг. 4–5.

Лектотип – экз., изображенный Архангельским (1912, табл. 2, фиг. 14); Узбекистан, Аральское море, о-в Возрождения; верхний маастрихт,

зона *Belemnitella americana*; обозначен Чельцовой (1969, с. 74); место хранения неизвестно.

**Описание.** Левые створки сильно выпуклые, вместительные, треугольных очертаний, с округлым килем, смещенным к заднему краю створки. Киль делит створку на большую переднюю и меньшую круто падающую заднюю поверхность. Макушка округлая, ось завивания макушки расположена под углом около 45° к плоскости смыкания створок. Правые створки плоские или слабовогнутые (convex-concave по: Malchus, 1990), обычно с передним спирально закрученным килем. Изученные экземпляры имеют размеры от 8 до 62 мм в высоту (в среднем 32.7 мм) и от 8 до 61 мм в длину (в среднем 30.7 мм). В коллекции имеется одна правая створка, имеющая все морфологические признаки этого вида, достигающая очень большого размера – высоты в 147 мм и длины в 140 мм. Измерения этой створки не учитывались при подсчете средних значений. Площадка прирастания обычно очень маленькая, расположена вблизи макушки. Поверхность левой створки покрыта слабыми линиями роста. Некоторые экземпляры имеют тонкую антимагинальную струйчатость вблизи ма-

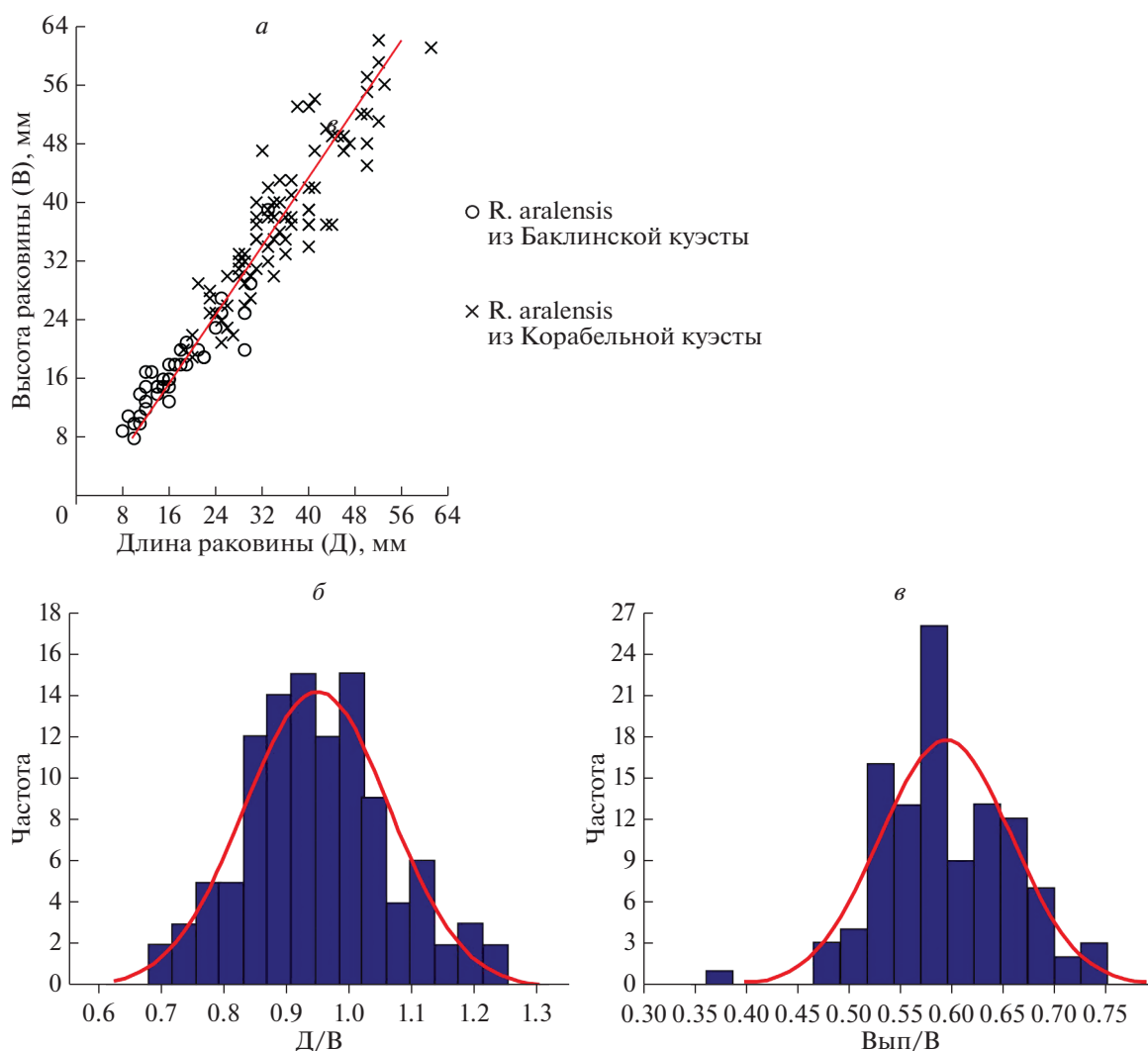


**Рис. 3.** Микроструктура раковины устрицы *Rhynchostreon aralensis* (Arkhangelsky) (микрофотографии сделаны при скрещенных николях; положение микрофотографий на шлифе показано на фотографии шлифа в центре рисунка): simple RF – простая правильная листоватая структура; simple RF/ICF – переходная структура от простой правильной листоватой к неправильной перекрещенно-пластинчатой структуре; ICF – неправильная перекрещенно-пластинчатая структура; ISP/ICCF – переходная структура от неправильной простой призматической к неправильной сложной перекрещенно-пластинчатой; ChM – камера, заполненная мелоподобным веществом; шлиф № К-216.

кушки. Правые створки покрыты концентрическими чешуями роста. Замочная площадка узкая, экзогириодного типа. Резилифер левой створки слабоогнутый, его ширина сильно превышает ширину переднего валика. Задний валик редуцирован. Примакушечная полость хорошо выражена. Отпечаток мускула-замыкателя овальный, слегка вытянутый в высоту, смещен к заднему и верхнему краям створки, слабо вдавлен в поверхность створок. Отпечаток мускула Квенштедта не наблюдался. Спаечный край узкий, на внутренней поверхности правых створок ограничен резким перегибом, на внутренней поверхности левых створок ограничен вдавленной бороздой. Ко-

роткие прямые хоматы расположены вблизи замочной площадки.

**Микроструктура.** Левые створки показывают последовательность сменяющих друг друга типов микроструктур (от внешней поверхности левой створки к внутренней): simple regularly foliated – переходная от simple RF к irregular cross foliated – irregular cross foliated – transitional irregular simple prismatic/irregular complex crossed foliated (иногда члены последовательности могут быть сильно редуцированы) (рис. 3). При этом у наиболее толстых створок наблюдается несколько циклов из вышеуказанной последовательности микроструктур, что может быть объяснено сезон-



**Рис. 4.** График зависимости высоты раковины (В) от длины (Д) (а) и гистограммы распределения коэффициента удлинения (Д/В) (б) и коэффициента выпуклости (Вып/В) (в) в выборке устриц *Rhynchostreon aralensis* (Arkhangelsky) из верхнего маастрихта Горного Крыма.

ностью роста раковины. Количество камер с мелоподобным веществом также варьирует от полного отсутствия до присутствия нескольких, но все они приурочены к внешнему краю раковины.

Размеры в мм и их соотношения (по результатам замеров 121 экз. левой створки):

	В	Д	Вып.	Д/В	Вып/В
Среднее	31.24	29.55	18.6	0.96	0.59
Максимум	62	61	39	1.45	0.75
Минимум	8	8	5	0.68	0.36

**Изменчивость.** Проявляется в первую очередь в разной степени удлиненности раковин. Подсчет коэффициента отношения длины раковины к высоте Д/В в выборке из  $n$  раковин показал, что его значения изменяются от 0.67 до 1.25

при среднем значении 0.96 (рис. 4). Коэффициент выпуклости Вып/В изменяется в пределах от 0.37 до 0.75 при среднем значении 0.59. Изменчивости также подвержена скульптура раковины — большинство раковин характеризуется полным отсутствием радиальной скульптуры, в то время как некоторые экземпляры имеют антимаргинальную струйчатость вблизи макушек.

**Сравнение.** От типового вида рода *R. suborbiculatum* (Lamarck, 1801, с. 398, табл. 23, фиг. 11–13; здесь, табл. VI, фиг. 7) из сеномантурона Европы отличается резко несимметричными вытянутыми в длину очертаниями раковины (сравнимый вид имеет почти симметричные раковины, похожие по форме на раковины юрских грифей). От *R. langlosi* (Coquand, 1869, с. 122, табл. XI, фиг. 11–16) из сантона Франции и Средней Азии отличается менее широкой рако-

виной, более вытянутой в длину. От *R. mermeti* (Coquand, 1862, с. 234, табл. 23, фиг. 3–5; Malchus, 1990, с. 128, табл. 8, фиг. 15–17, табл. 9, фиг. 1–4, табл. 9, фиг. 5–21), распространенного в сеномане–туроне Северной Африки и на Ближнем Востоке, отличается отсутствием задне-верхней депрессии (см. Malchus, 1990, с. 94, фиг. 31) вблизи макушки правой створки, а также более вытянутыми в длину раковинами.

От *R. asiaticum* (Arkhangelsky) (Архангельский, 1912, с. 44, табл. 2, рис. 9, 10, 11–13) из сеномана Средней Азии отличается более выпуклыми несимметричными вытянутыми в длину раковинами.

**З а м е ч а н и я.** Род *Rhynchostreon* в настоящее время рассматривается в составе трибы *Exogyriini* подсем. *Exogyrinae* (Malchus, 1990; Aqgrabawi, 1993). Разными авторами объем рода и, как следствие, его стратиграфическое распространение понимается по-разному. Х.Х. Миркамалов (1966, с. 38–39) рассматривает в составе рода 28 видов, распространенных от неокома до маастрихта. Другие авторы (Malchus, 1990; Aqgrabawi, 1993) понимают объем рода более узко (с распространением: ?верхний альб, сеноман–сантон, ?кампан), при этом отдельно рассматривается род *Laevigyra* Malchus, 1990 (?альб, сеноман–?верхний маастрихт), отличающийся большей вытянутостью раковин в высоту. М. Акрабави (Aqgrabawi, 1993, рис. 23) показал, что для *Laevigyra* так же, как и для *Rhynchostreon*, характерно наличие структуры ISP/ICCF в микроструктуре раковины. Позднее Н. Мальхус стал рассматривать *Laevigyra* в качестве подрода *Rhynchostreon* (Malchus, 1996). При этом, давая диагноз рода, никто из авторов не приводил сравнение с широко распространенном в верхнем мелу родом *Exogyra*. Это, по-видимому, связано с тем, что типичные экземпляры рода *Rhynchostreon*, чьи изображения приводятся в литературе, начиная с XIX в., обладают относительной симметрией раковин, отсутствием радиальной скульптуры и слабо завернутой макушкой, что придает им внешнее сходство с юрскими грифеями и резко отличает от типичных экзогир с развитой радиальной скульптурой. Кроме того, Г. Стензель (Stenzel, 1971) отмечал отсутствие у представителей рода *Rhynchostreon* хомат, что также отличает их от экзогир, которые характеризуются наличием хомат вблизи замочной площадки. Однако, по мере накопления материала, стало ясно, что и для ринхостреонов характерны хоматы, а в выборках одного вида присутствуют экземпляры как с отсутствием радиальной скульптуры, так и с развитыми антимаргинальными ребрами (Malchus, 1990; Aqgrabawi, 1993; Videt, Neradeau, 2003; Abdel-Gawad et al., 2006; и др.). Более того, не у всех экзогир развита радиальная или антимаргинальная скульптура. Как следствие, границы между родами *Rhynchostreon* и *Exogyra* нивелируются, и единственным спосо-

бом достоверно различить два этих рода становится изучение микроструктуры их раковин. Род *Exogyra* характеризуется простой листоватой микроструктурой и развитием многочисленных линзовидных камер, заполненных мелоподобным веществом, реже пустых (Aqgrabawi, 1993). Микроструктура рода *Rhynchostreon* складывается несколькими типами структур, из которых наиболее специфичной является ISP/ICCF (transitional irregular simple prismatic/irregular complex crossed foliated), которая среди всех *Exogyrinae* встречается только у этого рода; камеры с мелоподобным веществом развиты слабо. Таким образом, при большом внешнем сходстве раковин, микроструктура раковин родов *Exogyra* и *Rhynchostreon* очень сильно различается, что позволяет разграничивать два этих рода. Большое внешнее сходство между экзогирами и ринхостреонами объясняется гомеоморфизмом, свойственным большинству устриц (Malchus, 1998).

**Распространение.** Маастрихт Крыма, Кавказа, Туркмении и Приаралья.

**Материал.** Более 120 разрозненных преимущественно левых створок из Баклинской и Корабельной куэст.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные по микроструктуре устриц *Rhynchostreon aralensis* из верхнего маастрихта Горного Крыма в целом согласуются с описанием микроструктуры этого вида, выполненным Чельцовой (1969, с. 74), и с данными по микроструктуре рода *Rhynchostreon* Мальхуса (Malchus, 1990) и Акрабави (Aqgrabawi, 1993).

Характерной особенностью микроструктуры этого вида является присутствие структуры ISP/ICCF. Чельцова (1969) рассматривала этот вид в составе рода *Amphidonta*, к которому относилась всех экзогир с гладкими раковинами (в настоящее время относимых к родам *Amphidonte* Fisher de Waldheim, 1829, *Plymatogyra* Stenzel, 1971, *Rhynchostreon* и *Aetostreon* Bayle, 1878), и не признавала самостоятельность рода *Rhynchostreon*. В настоящее время самостоятельность рода *Rhynchostreon* не подвергается сомнению (Stenzel, 1971; Malchus, 1990; Aqgrabawi, 1993; и др.), причем микроструктура рода сильно отличается от микроструктуры других представителей *Exogyrinae* наличием структуры ISP/ICCF (Malchus, 1990; Aqgrabawi, 1993). При этом присутствие структуры ISP/ICCF в микроструктуре раковины является единственным надежным диагностическим признаком, позволяющим отличать представителей *Rhynchostreon* от *Exogyra* со схожей скульптурой раковин (для некоторых экзогир характерно практически полное отсутствие радиальной скульптуры, в то же время некоторые ринхостре-

оны имеют выраженную радиальную скульптуру). Таким образом, наличие ISP/ICCF в микроструктуре раковины *R. aralensis* доказывает его принадлежность к роду *Rhynchostreon*.

Присутствие *R. aralensis* в верхнем маастрихте Горного Крыма позволяет уточнить стратиграфическое распространение рода. Как было отмечено выше, стратиграфическое распространение рода *Rhynchostreon* оставалось дискуссионным, вследствие различного понимания объема рода разными исследователями. Полученные данные по микроструктуре *R. aralensis* позволяют расширить верхнюю границу стратиграфического распространения рода до верхнего маастрихта.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучена микроструктура раковины устрицы *Rhynchostreon aralensis* (Arkhangelsky, 1912) из верхнего маастрихта Горного Крыма. Микроструктура левых створок этого вида состоит из последовательности сменяющих друг друга типов микроструктур (от внешней поверхности левой створки к внутренней): simple regularly foliated — переходная от simple RF к irregular cross foliated — irregular cross foliated — transitional irregular simple prismatic/irregular complex crossed foliated. Наличие структуры ISP/ICCF в микроструктуре раковины этого вида позволило уточнить его таксономическое положение в составе подсемейства *Exogyrinae* и включить в род *Rhynchostreon*. Присутствие рода *Rhynchostreon* в верхнем маастрихте Горного Крыма позволило уточнить верхнюю границу стратиграфического распространения рода.

\* \* \*

Автор благодарен В.В. Аркадьеву (СПбГУ, С.-Петербург) за помощь в организации и проведении полевых работ в Горном Крыму, П.А. Яну (ИНГГ СО РАН, Новосибирск) за помощь при подготовке микрофотографий, Н. Мальхусу (ICP Catalan Institute of Paleontology Miquel Crusafont, Барселона, Испания) за плодотворные обсуждения микроструктуры раковин устриц и ее значения для систематики, С.В. Попову (ПИН РАН, Москва) за конструктивные замечания при рецензировании статьи. Работа выполнена при поддержке проекта ФНИ № 0331-2019-0004 “Палеонтология, стратиграфия, биогеография бореальных и смежных с ними палеобассейнов и комплексное обоснование усовершенствования региональных стратиграфических схем мезозоя и кайнозоя Сибири”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С.* Меловая система. Верхний отдел // Геологическое строение Качинского поднятия Горного Крыма (стратиграфия мезозоя) / Ред. Мазарович О.А., Милеев В.С. М.: МГУ, 1989. С. 123–157.
- Архангельский А.Д.* Ископаемая фауна берегов Аральского моря // Изв. Туркестанск. отд. Рус. геогр. об-ва. 1912. Т. 8. Вып. 2. С. 1–79.
- Вялов О.С.* О классификации устриц // Докл. АН СССР. 1936. Т. 4. № 1. С. 19–22.
- Донт А.В.* Кампанские и маастрихтские двустворчатые моллюски Горного Крыма: стратиграфическое распространение и палеобиогеография // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2004. Т. 79. Вып. 2. С. 60–67.
- Миркамалов Х.Х.* Экозиры, их систематика и значение для стратиграфии меловых отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Ташкент: ФАН УзССР, 1966. 135 с.
- Собецкий В.А.* Двустворчатые моллюски позднемеловых платформенных морей юго-запада СССР. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Чельцова Н.А.* Значение микроструктуры раковины меловых устриц для их систематики. М.: Наука, 1969. 83 с.
- Якушин Л.Н., Иванов А.В.* Краткий атлас позднемеловых двустворчатых моллюсков юго-востока Восточно-Европейской платформы. Саратов: Науч. книга, 2001. 116 с.
- Abdel-Gawad G.I., El-Qot G.M., Mekawy M.S.* Cenomanian-Turonian macrobiostratigraphy of Abu-Darag area, northern Galala, Eastern Desert, Egypt // Intern. Conf. Geology of the Arab World (GAW8), Cairo University. Giza, Egypt, 2006. P. 553–568.
- Aqrabawi M.* Oysters (Bivalvia-Pteriomorpha) of the Upper Cretaceous rocks of Jordan. Palaeontology, stratigraphy and comparison with the Upper Cretaceous oysters of northwest Europe // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1993. V. 75. P. 1–135.
- Carter J.G.* Bivalve shell mineralogy and microstructure, parts A + B // Skeletal growth of aquatic organisms / Eds. Rhoads D.C., Luitz R.A. N.Y.: Plenum Press, 1980. P. 627–673.
- Carter J.G.* Shell microstructural data for the Bivalvia. Part IV. Order Ostreoida // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. V. I / Ed. Carter J.G. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 347–362.
- Carter J.G., Harries P.J., Malchus N., Sartori A.F.* Treatise Online № 48: Pt N, Revised. V. 1. Chapt. 31: Illustrated Glossary of the Bivalvia. 2012. P. 1–209.
- Christensen W.K.* Upper Cretaceous belemnite stratigraphy of Europe // Cret. Res. 1990. V. 11. № 4. P. 371–386.
- Christensen W.K.* A review of the Upper Campanian and Maastrichtian belemnite biostratigraphy of Europe // Cret. Res. 1996. V. 17. № 6. P. 751–766.
- Christensen W.K.* Palaeobiogeography and migration in the Late Cretaceous belemnite family Belemnitellidae // Acta Palaeontol. Pol. 1997. V. 42 № 4. P. 457–495.
- Christensen W.K., Hancock J.M., Peake N.B., Kennedy W.J.* The base of the Maastrichtian // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1996. V. 47. P. 81–85.



- Coquand H.* Géologie et paléontologie de la région sud de la province de Constantine. Marseille: Impr. Arnaud, 1862. 320 p.
- Coquand H.* Monographie du genre *Ostrea*. Terrain Crétacé. Marseille: Seren, 1869. 215 p.
- Freneix S.* Disparité microstructurale du test entre *Gryphaeostrea* et *Gyrostrea* (Huîtres du Crétacé-Miocène). Nouvelle classification des genres // *Ann. Paléontol.* 1982. V. 68. № 3. P. 223–240.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Keutgen N., Remin Z., Jagt J.W.M.* The late Maastrichtian *Belemnella kazimiroviensis* group (Cephalopoda, Coleoidea) in the Middle Vistula valley (Poland) and the Maastricht area (the Netherlands, Belgium) – taxonomy and palaeobiological implications // *Palaeontol. Electron.* 2017. № 20.2.38A. P. 1–29. <https://doi.org/10.26879/671>
- Koppka J.* Revision of the Bivalvia from the Upper Jurassic Reuchenette Formation, Northwest Switzerland – *Ostreoidea* // *Zootaxa.* 2015. V. 3927. № 1. P. 1–117.
- Kosenko I.* The origin of the Pycnodontinae and relationship between gryphaeas and true pycnodontes // *Acta Palaeontol. Pol.* 2018. V. 63. № 4. P. 769–778.
- Lamarck J.B. de.* Système des animaux sans vertèbres, ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux. P.: Chez Deterville, 1801. 432 p.
- Malchus N.* Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorpha) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik) // *Berlin. Geowiss. Abh. Reihe A.* 1990. Bd 125. 231 S.
- Malchus N.* Palaeobiogeography of Cretaceous oysters (Bivalvia) in the Western Tethys // *Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg.* 1996. V. 77. P. 165–181.
- Malchus N.* Multiple parallel evolution and phylogenetic significance of shell chambers and chomata in the *Ostreoidea* (Bivalvia) // *Bivalves: An Eon of Evolution.* Kansas: Univ. Calgary Press, 1998. P. 393–407.
- Siewert W. von.* Schalenbau und Stammesgeschichte von Austern // *Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B.* 1972. V. 1. P. 1–57.
- Stenzel H.B.* Oysters // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt N. Mollusca 6 (Bivalvia). V. 3 / Ed. Moore R.C. Boulder: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1971. P. 953–1124.
- Videt B., Neraudeau D.* Variabilité et hétérochronies chez l'exogyre *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801) (Bivalvia: Ostreoidea: Gryphaeidae) du Cénomaniens et du Turonien inférieur des Charentes (SW France) // *C. R. Palevol.* 2003. V. 2. № 6–7. P. 563–576.

## Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–6. *Rhynchostreon aralensis* (Arkhangelsky): 1 – экз. № 2081/227, левая створка: 1а – ×1, 1б – вид на макушку и замочную площадку (×2); 2 – экз. № 2081/218, правая створка: 2а – вид на внутреннюю поверхность, 2б – вид с внешней стороны; 3 – экз. № 2081/219, правая створка; 4 – экз. № 2081/220, левая створка: 4а – вид с внешней стороны, 4б – вид с внутренней стороны; 5 – экз. № 2081/80, левая створка: 5а – вид на внутреннюю поверхность, 5б – вид на замочную площадку (×3), 5в – вид с внешней стороны, 5г – вид с заднего края; 6 – экз. № 2081/26, левая створка: 6а – вид на внутреннюю поверхность, 6б – вид вблизи замочной площадки (×3); Крым, Корабельная куэста; верхний маастрихт. Обозначения: ас – антимаргинальная струйчатость, клр – концентрические линии роста, кчр – концентрические чешуи роста, омз – отпечаток мускула-замыкателя, пв – передний валик, пгск – проксимальная граница спачного края, пх – прямые хоматы, р – резиллифер, ISP/ICCF – переходная структура от неправильной простой призматической к неправильной сложной перекрещенно пластинчатой, видна невооруженным глазом.

Фиг. 7. *R. suborbiculatum* (Lamarck) [= *R. columbum* (Lamarck)], Музей естественной истории г. Лилль, экз. № MGL 98917: 7а – вид на раковину с переднего края, 7б – вид на раковину со стороны правой створки; Франция, регион Прованс-Альпы-Лазурный Берег, департамент Воклюз, Ла-Баральер, рядом с коммуна Вальреас; сеноман.

Масштабные отрезки везде 1 см.

## On the Upper Maastrichtian Oysters of the Genus *Rhynchostreon* Bayle (Bivalvia, Gryphaeidae) from Mountainous Crimea

I. N. Kosenko

The morphology and microstructure of smooth exogyroid oysters from the Upper Maastrichtian of Mountainous Crimea (SW Russia) have been studied. Their shell microstructure consists of simple foliated, irregular crossed foliated, and transitional irregular simple prismatic to irregular complex crossed foliated structures. The latter has been only identified in oysters of the genus *Rhynchostreon* Bayle. It allows to review the systematic position of the studied oysters and to describe them as *Rhynchostreon aralensis* (Arkhangelsky, 1912). The occurrence of the genus *Rhynchostreon* in the Upper Maastrichtian of Mountainous Crimea allowed clarifying its stratigraphic distribution.

**Keywords:** Bivalvia, oysters, *Rhynchostreon*, microstructure, Crimea, Maastrichtian

