УДК 564.121:551.763.1

АПТ–АЛЬБСКИЕ УСТРИЦЫ ЮГО-ЗАПАДНЫХ ОТРОГОВ ГИССАРСКОГО ХРЕБТА. СТАТЬЯ 2. РОДЫ CERATOSTREON BAYLE, PSEUDOGYRA MIRKAMALOV И COSTAGYRA VIALOV

© 2022 г. И. Н. Косенко^{*a*, *b*, *c*, *. Е. К. Метелкин^{*a*, *b*, **}}

^аИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А. А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия ^bНовосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия

^сНанкинский институт геологии и палеонтологии Китайской академии наук, Нанкин, 210008 Китай

*e-mail: KosenkoIN@ipgg.sbras.ru **e-mail: MetelkinEK@ipgg.sbras.ru Поступила в редакцию 15.02.2022 г. После доработки 28.02.2022 г. Принята к публикации 30.03.2022 г.

Представлены результаты ревизии устриц, относящихся к родам Ceratostreon Bayle, 1878, Pseudogyra Mirkamalov, 1971 и Costagyra Vialov, 1936 (Gryphaeidae, Exogyrinae), из апта и альба юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Монографически описаны виды Ceratostreon trigonalis (Mirkamalov, 1971), Pseudogyra pennata Mirkamalov, 1971 и Costagyra luppovi (Mirkamalov, 1963).

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, устрицы, апт, альб, Гиссарский хребет, Ceratostreon, Pseudogyra, Costagyra

DOI: 10.31857/S0031031X2206006X

введение

Настоящая статья является продолжением серии статей. посвяшенных апт-альбским устрицам Гиссарского хребта. В первой статье (Метелкин, Косенко, 2021) приведены сведения по стратиграфии апта-сеномана юго-западных отрогов Гиссарского хребта, а также представлены результаты ревизии устриц рода Amphidonte Fischer de Waldheim, 1829. Настоящая статья посвящена ревизии устриц, относящихся к родам Ceratostreon Bayle, 1878, Pseudogyra Mirkamalov, 1971 и Costagyra Vialov, 1936 (Gryphaeidae, Exogyrinae). Необходимость переописания известных видов связана с тем, что в результате изучения нового палеонтологического материала с представительными выборками удалось пересмотреть пределы изменчивости отдельных видов, в результате чего ряд видовых названий сведен в синонимику. Кроме того, уточнено стратиграфическое распространение и пересмотрена родовая принадлежность описываемых видов с учетом последних данных по классификации устриц.

Материалом для исследования послужила представительная коллекция устриц из апт—сеноманских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта, собранная в разные годы сотрудниками Всероссийского научно-исследовательского геологического ин-та им. А.П. Карпинского (ВСЕГЕИ) и переданная в 2015 г. Т.Н. Богдановой для изучения в Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука (ИНГГ) СО РАН. Рисунок с картой расположения местонахождений изученных раковин устриц приведен в первой статье (Метелкин, Косенко, 2021, рис. 1).

Изученная коллекция передана на хранение в центр коллективного пользования "Геохрон" ИНГГ СО РАН.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ Надсемейство Ostreoidea Rafinesque, 1815

СЕМЕЙСТВО GRYPHAEIDAE VIALOV, 1936 ПОДСЕМЕЙСТВО EXOGYRINAE VIALOV, 1936

Триба Amphidonteini Vialov, 1983

Д и а г н о з. Раковины от маленького до среднего, реже крупного размера, вытянутые в высоту, уховидных очертаний. Макушка завернута в слабую спираль; плоскость завивания спирали приближена к плоскости смыкания створок; ось завивания спирали приблизительно перпендикулярна плоскости смыкания створок. Лигаментные площадки экзогироидного¹ типа, иногда выпрямляющиеся на поздних стадиях роста. Хоматы прямые, многочисленные, расположены по периметру (или его большей части) смычного края.

Состав трибы: роды Amphidonte, Ceratostreon, Vultogryphaea, Palaeogyra и Pseudogyra.

Замечания. Экзогиры были подразделены на таксоны надродового ранга О.С. Вяловым (1983). Он поднял ранг изначально выделенного им подсемейства Exogyrinae (Вялов, 1936) до семейства и подразделил его, в свою очередь, на три подсемейства: Exogyrinae Vialov, 1936, Amphidonteinae Vialov, 1983 и Ceratostreoninae Vialov, 1983. Вялов принял тип скульптуры раковины как основу для деления экзогир на подсемейства. Подсемейство Amphidonteinae объединило роды Amphidonte Fischer de Waldheim, 1829, Aetostreon Bayle, 1878 и Gryphaeostrea Conrad, 1865, для которых характерно полное отсутствие радиальной скульптуры (Вялов, 1984). Однако еще Г. Стензелем (Stenzel, 1971) было показано, что наружные признаки раковин, сильно зависящие от среды обитания моллюска, такие как скульптура, не могут быть использованы для систематики таксонов надродового ранга. Использование Вяловым скульптуры раковины в качестве признака для разделения на подсемейства привело к тому, что в подсемейство Amphidonteinae были объединены роды, относящиеся в современной систематике к разным подсемействам (Malchus, 1990; Carter et al., 2011).

Другой вариант классификации подсемейства Exogyrinae был предложен Н. Мальхусом (Malchus, 1990). Он разделил подсемейство на две трибы: Nanogyrini Malchus, 1990 и Exogyrini Vialov, 1936. В основу деления был положен комплекс признаков, включающий в себя форму раковины, тип хомат и степень их развития, геометрию завивания макушек, микроструктуру раковины. В трибу Nanogyrini Мальхус включил роды Nanogyra Beurlen, 1958, Aetostreon и Amphidonte (с подродами Amphidonte s. str. и Ceratostreon Bayle, 1878). Позднее на основании изучения микроструктуры раковины Мальхус сделал вывод о том, что род Aetostreon ближе к подсемейству Gryphaeostreinae, чем к Exogyrinae (Malchus, 1998). В современной систематике двустворчатых моллюсков (Carter et al., 2011) принято деление подсемейства Exogyrinae на две трибы: Exogyrini Vialov, 1936 и Amphidonteini Vialov, 1983 (=Nanogyrini Malchus, 1990). Мы полностью поддерживаем подход Мальхуса к систематике экзогир, основанный на комплексном изучении всех морфологических признаков раковин и микроструктуры, но считаем, что род Nanogyra стоит исключить из трибы Amphidonteini и рассматривать в составе монотипической трибы Nanogyrini. Основанием для этого служит отсутствие у представителей рода Nanоgyra хомат, характерных для всех остальных экзогир.

Род Ceratostreon Bayle, 1878

Сегаtostreon: Bayle, 1878, табл. СХХХІV, фиг. 1, 2; Stenzel, 1971, с. N1119; Невесская и др., 2013, с. 191.

Amphidonte (Ceratostreon): Malchus, 1990, c. 110; Aqrabawi, 1993, c. 62.

Типовой вид – Ostrea plicifera Dujardin, 1837 (=O. matheroniana d'Orbigny, 1846), сенон Франции.

Д и а г н о з. Раковины мелких и средних размеров, обычно вытянутые в высоту, с радиальноребристой скульптурой на обеих створках (иногда скульптура очень слабо выражена, вплоть до почти полного отсутствия), имеющие прямые хоматы, развитые вдоль всего внутреннего периметра смычного края. Лигаментная площадка экзогироидного типа, у крупных раковин может выпрямляться на поздних стадиях роста.

Видовой состав: Ceratostreon flabellatum (Goldfuss, 1833), C. tuberculiferum (Koch et Dunker, 1837), C. pliciferum (Dujardin, 1837), C. boussingaulti (d'Orbigny, 1842), C. spinosum (Matheron, 1842), C. texanum (Roemer, 1849), C. minos (Coquand, 1869), C. fragilis Bogdanova, 1980 и C. trigonalis (Mirkamalov, 1971).

З а м е ч а н и я. Вслед за Мальхусом (Malchus, 1990) многие исследователи рассматривают род Ceratostreon в качестве подрода рода Amphidonte. Однако на наш взгляд, эти два рода представляют собой две хорошо прослеживаемые с начала и до конца мела обособленные филетические линии, морфологические различия между которыми выражены в наличии в разной степени проявленной радиальной скулыптуры у представителей рода Ceratostreon и отсутствии таковой у представителей рода Amphidonte, в связи с чем мы рассматриваем Ceratostreon как самостоятельный род. Этой же точки зрения придерживается М. Купер (Cooper, 1997).

Ceratostreon trigonalis (Mirkamalov, 1971)

Табл. І, фиг. 16-23

Еходуга trigonalis: Миркамалов, 1971а, с. 119, табл. I, фиг. 1–9; 1986, с. 65, табл. XVII, фиг. 1–6.

Голотип – Ин-т геологии и разведки нефтяных и газовых месторождений (ИГИРНИГМ), № М1/202, целая раковина; Туркменистан, юго-

¹ Экзогироидный (=аливинкулярно-экзогироидный) тип лигаментной площадки – тип лигаментной площадки, при котором резилифер и передний валик срастаются, а задний валик редуцируется до узкого гребня, при этом длинная ось лигаментной площадки практически параллельна замочной оси (Malchus, 1990, фиг. 25d; Carter et al., 2012). Для некоторых представителей подсемейства Exogyrinae характерно выпрямление экзогироидной лигаментной площадки на поздних стадиях онтогенеза.

западные отроги Гиссарского хребта, пос. Койтендаг (=Чаршанга); апт, кундалянгтауская свита (Миркамалов, 1971а, табл. І, фиг. 1, 2).

Описание. Раковина маленьких размеров (высотой до 23 мм, длиной до 21 мм), треугольноовальной формы, неравностворчатая, неравносторонняя. Левая створка слабо выпуклая (коэффициент выпуклости Вып/Д от 0.33 до 0.64; среднее значение 0.48), треугольно-овального очертания. Передний край округло-выпуклый, задненижний край оттянут, задний край прямой, иногда вогнутый или слегка выпуклый. Макушка маленькая, спирально завернута назад, не выступает за плоскость смыкания створок. Площадка прирастания маленькая, расположена на заднем крае вблизи макушки. От макушки к задненижнему краю протягивается киль. Скульптура левой створки представлена как концентрическими линиями роста. так и радиальной ребристостью. Радиальная ребристость выражена в различной степени: для некоторых раковин она проявляется лишь в краевых частях, а ближе к килю сглаживается. Ребристость наиболее выражена на переднем крае раковины. На пересечении ребер с килем иногда образуются бугорки. Правая створка плоская, уховидного очертания. Передненижний край округлый, задний прямой, иногда с небольшим выступом – ушком. Макушка маленькая, спирально завернута назад. Наружная поверхность покрыта концентрическими линиями нарастания, расположенными достаточно плотно друг относительно друга.

Размеры в мм и отношения: п

№ экз.	В	Д	Вып	В/Д	Вып/Д
2105/311	19	17	7	1.12	0.41
2105/314	19	16	10	1.19	0.63
2105/320	19	17	8	1.12	0.47
2105/326	17	16	9	1.06	0.56
2105/333	21	18	10	1.17	0.56
2105/352	19	18	6	1.06	0.33
2105/354	19	15	8	1.27	0.53
2105/355	23	21	10	1.10	0.48
2105/356	17	14	9	1.21	0.64
2105/502	17	16	6	1.06	0.38
2105/511	19	17	9	1.12	0.53
2105/512	21	21	9	1.00	0.43
2105/513	14	15	6	0.93	0.40
2105/519	17	17	7	1.00	0.41
2105/521	23	21	10	1.10	0.48
2105/527	19	20	11	0.95	0.55
2105/529	21	19	8	1.11	0.42
2105/537	22	21	11	1.05	0.52
2105/544	23	20	9	1.15	0.45
2105/581	18	18	9	1.00	0.50

Изменчивость. Изменчивости в значительной степени подвержена скульптура левой створки, которая варьирует от грубых радиальных ребер и бугорков до полного их отсутствия. Кроме того, изменчивости подвержены ширина переднего поля левой створки и положение киля.

Сравнение. Описываемый вид отличается от большинства представителей рода Ceratostreon слабо проявленной радиальной скульптурой, а также более широкими очертаниями раковины.

Замечания. Определенное сходство с описываемым видом имеют экзогиры Costagyra luppovi (Mirkamalov, 1963), встречающиеся в тех же стратиграфических горизонтах юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Ceratostreon trigonalis отличается от них меньшими размерами, меньшей вытянутостью в высоту и меньшей выпуклостью левой створки, более оттянутым задненижним краем и менее выраженным килем, а также менее развитыми радиальными ребрами, которые иногда вовсе отсутствуют. От совместно встречающихся представителей рода Pseudogyra описываемый вид отличается развитыми спирально закрученными макушками, гораздо более сильной закрученностью раковины на ранних стадиях онтогенеза, что хорошо видно по линиям роста на правых створках, и в целом большей шириной и выпуклостью раковин.

Распространение. Нижний апт-средний альб юго-западных отрогов Гиссарского хребта.

Материал. 24 раковины, 8 левых и 3 правые створки из кундалянгтауской свиты (5 раковин и 3 левые створки из Кампрекского ущелья; 8 раковин, 1 левая и 1 правая створка из Гаурдака; 11 раковин, 4 левые и 2 правые створки из Кундалянгтау); 30 раковин, 15 левых и 2 правые створки из лучакской свиты (Кундалянгтау).

Род Pseudogyra Mirkamalov, 1971

Gyrostrea (Pseudogyra) subgen. nov.: Миркамалов, 19716, c. 37.

Pseudogyra: Миркамалов, 1986, с. 53.

Peilinia: Kues, 1997, c. 826.

Типовой вид – Gyrostrea (Pseudogyra) pennata Mirkamalov, 1971, апт юго-западных отрогов Гиссарского хребта.

Диагноз. Раковины мелких и средних размеров, уплощенные, узкие серповидные или вытянутые в высоту. Макушки маленькие, не выступающие. Радиальная скульптура развита только на левых створках и представлена выраженными в различной степени ребрами и складками. Форма лигаментных площадок варьирует от экзогироидной до гиростреоидной, с тенденцией к выпрямлению у более поздних форм. Хоматы про-



стые, прямые, развиты вдоль всего периметра смычного края.

Видовой состав: Pseudogyra quadriplicata (Shumard, 1860), P. turkmenica (Luppov, 1960), P. pennata Mirkamalov, 1971, P. levicostata (Kues, 1997).

Замечания. Изначально род Pseudogyra был выделен Х.Х. Миркамаловым (1971б) в ранге подрода в составе рода Gyrostrea. Позднее Миркамалов (1986) повысил ранг таксона до рода и рассматривал роды Gyrostrea и Pseudogyra как регрессивную ветвь экзогирин, для которой характерно выпрямление лигаментной площадки (преобладание гиростреоидного типа). С. Френе (Freneix, 1982) на основе изучения микроструктуры раковины показала, что род Gyrostrea должен быть включен в подсемейство Crassostreinae. Более поздние исследования также показали, что род Gyrostrea должен относиться не к семейству Gryphaeidae, а к семейству Flemingostreidae (Malchus, 1990; Косенко, Метелкин, 2020). Позднее Б. Куэс (Kues, 1997) выделил в самостоятельный род Peilinia Kues, 1997 группу видов мелких удлиненных устриц с радиальной скульптурой, происходящих из альба Нью-Мексико (США), ранее рассматриваемых в составе родов Alectryonia, Rastellum, Lopha. Основные морфологические признаки рода Peilinia, данные в диагнозе, совпадают с признаками рода Pseudogyra, в связи с чем Peilinia принимается нами как младший синоним рода Pseudogyra.

Относительно положения рода Pseudogyra в системе Ostreoidea мы придерживаемся точки зрения Миркамалова (19716, 1986) (не разделяя его взгляды на положение рода Gyrostrea в системе Ostreoidea) и считаем этот род регрессивной

ветвью экзогирин. В пользу этого свидетельствует сходство морфологии ранних псевдогир из валанжина—баррема Западного Туркменистана, описанных В.А. Прозоровским (1960) (см. ниже, раздел "Сравнение"), также изученных нами, с представителями рода Ceratostreon. Причем в крупных выборках присутствуют как формы, практически не отличимые от цератостреонов, так и близкие к типичным псевдогирам, а также экземпляры с переходной морфологией раковин.

Pseudogyra pennata Mirkamalov, 1971

Табл. II, фиг. 1-15

Gyrostrea (Pseudogyra) pennata: Миркамалов, 19716, с. 37, табл. III, фиг. 1–4.

Gyrostrea (Pseudogyra) cornuta: Миркамалов, 19716, с. 39, табл. III, фиг. 5, 6.

Gyrostrea (Pseudogyra) lunata: Миркамалов, 19716, с. 40, табл. III, фиг. 11, 12.

Gyrostrea (Pseudogyra) sagitta: Миркамалов, 19716, с. 38, табл. III, фиг. 7–10.

Рseudogyra pennata: Миркамалов, 1986, с. 71, табл. X, фиг. 6–10.

Рseudogyra sagitta: Миркамалов, 1986, с. 71, табл. X, фиг. 13, 14.

Рseudogyra cornuta: Миркамалов, 1986, с. 72, табл. X, фиг. 11, 12.

Голотип – Ин-т геологии и разведки нефтяных и газовых месторождений (ИГИРНИГМ), № М1/170, целая раковина; Туркменистан, югозападные отроги Гиссарского хребта, пос. Койтендаг (=Чаршанга); нижний апт, кундалянгтауская свита.

О п и с а н и е. Раковина от маленьких до средних размеров (высотой до 43 мм, длиной до 38 мм), вытянутая в высоту (коэффициент вытянутости в высоту В/Д от 1 до 1.64; среднее значение 1.32), неравносторонняя, неравностворчатая,

Объяснения к таблице I

Юго-Восточный Туркменистан и Южный Узбекистан, юго-западные отроги Гиссарского хребта. Все изображения даны в натуральную величину.

Фиг. 1–15. Costagyra luppovi (Mirkamalov): 1 – экз. № 2105/428, левая створка; 2 – экз. № 2105/421, левая створка; 3 – экз. № 2105/438, левая створка; 4 – экз. № 2105/431, левая створка; Кундалянгтау; средний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 5 – экз. № 2105/439, левая створка; 7 – экз. № 2105/595, левая створка; 8 – экз. № 2105/602, левая створка; Кундалянгтау; верхний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 10 – экз. № 2105/434, левая створка; местонахождение то же; верхний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 10 – экз. № 2105/600, левая створка; колодец Бегляр; средний альб, левая створка; местонахождение то же; верхний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 10 – экз. № 2105/408, левая створка; колодец Бегляр; средний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 11 – экз. № 2105/408, левая створка; колодец Бегляр; средний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 11 – экз. № 2105/408, левая створка; колодец Бегляр; средний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 11 – экз. № 2105/408, левая створка; колодец Бегляр; средний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 11 – экз. № 2105/408, левая створка; колодец Бегляр; средний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 12 – экз. № 2105/408, левая створка; колодец Бегляр; средний альб, зона Hoplites dentatus, лучакская свита; 13 – экз. № 2105/418, левая створка; Кундалянгтау; средний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 13 – экз. № 2105/418, левая створка; Кундалянгтау; средний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 13 – экз. № 2105/590, левая створка; Кундалянгтау; средний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 14 – экз. № 2105/590, левая створка; местонахождение то же; верхний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 15 – экз. № 2105/612, левая створка; ущелье Газдагана, верхний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 15 – экз. № 2105/612, левая створка; ущелье Газдагана, верхний альб, зона Anahoplites rossicus, лучакская свита; 15 – экз. №

Фиг. 16—23. Сегаtostreon trigonalis (Mirkamalov): 16 — экз. № 2105/355: 16а — вид с внешней стороны левой створки, 16б — вид с внешней стороны правой створки; 17 — экз. № 2105/318: 17а — вид с внешней стороны левой створки, 176 вид с внешней стороны правой створки; Кундалянгтау; нижний апт, кундалянгтауская свита; 18 — экз. № 2105/538: 18а — левая створка, 18б — правая створка; 19 — экз. № 2105/534: 19а — левая створка, 19б — правая створка; 20 — экз. № 2105/529: 20а — левая створка, 20б — правая створка; 21 — экз. № 2105/504: 21а — правая створка, 216 — левая створка; 22 — экз. № 2105/537: 22а — левая створка, 22б — правая створка; 23 — экз. № 2105/519, левая створка; местонахождение то же; средний альб, лучакская свита.

КОСЕНКО, МЕТЕЛКИН



слабо выпуклая (коэффициент выпуклости от 0.26 до 0.55, среднее значение 0.41). Левая створка слабо выпуклая, от треугольного до серповидного очертания. У некоторых экземпляров на передненижнем крае створки радиальные ребра выступают за смычной край и образуют небольшое расширение. Задний край створки вогнутый. Макушка маленькая, спирально завернута назад. Площадка прирастания небольшая, расположена на макушке или отсутствует. Киль отсутствует. Наружная поверхность створки покрыта радиальными ребрами, степень выраженности которых сильно варьирует, вплоть до почти полного отсутствия, а также концентрическими линиями роста. Иногда в местах пересечения радиальных ребер и концентрических линий роста образуются бугорки. Лигаментная площадка гиростреоидного типа. Примакушечная полость отсутствует. Отпечаток мускула-замыкателя треугольно-овальной формы, смещен к нижнему краю. Смычной край очень узкий, по всему его периметру расположены простые хоматы. Отпечаток мускула Квенштедта не наблюдается. Правая створка повторяет очертания левой, плоская. Макушка маленькая, спирально завернута назад. К переднему краю створки приурочены реликтовые хоматы. Наружная поверхность покрыта концентрическими линиями роста, радиальная ребристость не проявлена. Смычной край узкий, по его периметру развиты простые хоматы. Отпечаток мускулазамыкателя треугольно-овального очертания, небольших размеров, смещен к задненижнему краю.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	В	Д	Вып	В/Д	Вып/Д
2105/240	37	24	12	1.54	0.50
2105/245	35	32	12	1.09	0.38
2105/270	32	28	10	1.14	0.36
2105/276	41	25	11	1.64	0.44
2105/308	36	22	12	1.64	0.55
2105/368	41	37	14	1.11	0.38

№ экз.	В	Д	Вып	В/Д	Вып/Д
2105/371	37	37	10	1.00	0.27
2105/372	37	35	13	1.06	0.37
2105/466	35	33	15	1.06	0.45
2105/549	41	38	10	1.08	0.26
2105/550	43	35	14	1.23	0.40
2105/557	33	22	10	1.50	0.45
2105/568	39	25	11	1.56	0.44
2105/572	40	27	9	1.48	0.33
2105/574	35	27	12	1.30	0.44
2105/575	36	26	13	1.38	0.50
2105/577	37	26	12	1.42	0.46
2105/579	40	26	11	1.54	0.42
2105/580	41	32	11	1.28	0.34

И з м е н ч и в о с т ь. Изменчивости подвержены, главным образом, скульптура левой створки и очертания раковины. Скульптура левой створки варьирует от четко выраженных радиальных ребер до почти полного их отсутствия. Очертания раковины варьируют от серповидных до вытянутых в высоту треугольно-овальных. Весь диапазон изменчивости наблюдается на выборках раковин из одних и тех же слоев.

Сравнение. Наибольшее сходство описываемый вид имеет с Р. levicostata (Kues, 1997) (Kues, 1997, с. 827, фиг. 4.6–4.18) из альба южных штатов США. Отличия заключаются в более развитой радиальной скульптуре у описываемого вида, хотя некоторые экземпляры практически неотличимы от североамериканского вида.

От Р. quadriplicata (Shumard, 1860) (Kues, 1997, фиг. 4.1–4.5) из альба южных штатов США описываемый вид отличается более узкими раковинами и отсутствием мелких радиальных ребер на всей поверхности левых створок (хотя у некоторых экземпляров они и присутствуют между более грубыми ребрами).

От видов Р. turkmenica (Luppov, 1960) (Прозоровский, 1960, табл. 18, фиг. 2), Р. balkhanica (Prosorovsky, 1960) (там же, табл. 18, фиг. 3) и Р. geok-

Объяснения к таблице II

Юго-Восточный Туркменистан, юго-западные отроги Гиссарского хребта. Все изображения (кроме 15в) даны в натуральную величину.

Фиг. 1–15. Рѕеиdogyra pennata Mirkamalov: 1 – экз. № 2105/371: 1а – левая створка, 16 – правая створка; Кампрекское ущелье; нижний апт, кундалянгтауская свита; 2 – экз. № 2105/580, левая створка; Кундалянгтау; средний альб, лучакская свита; 3 – экз. № 2105/270: 3а – левая створка, 36 – правая створка; 4 – экз. № 2105/247, правая створка; 5 – экз. № 2105/250: 5а – левая створка, 56 – правая створка; Кансай, Гаурдак; нижний апт, кундалянгтауская свита; 6 – экз. № 2105/368, левая створка; Кампрекское ущелье; нижний апт, кундалянгтауская свита; 7 – экз. № 2105/577, левая створка; 8 – экз. № 2105/577, левая створка; Кундалянгтау; средний альб, лучакская свита; 7 – экз. № 2105/577, левая створка; 8 – экз. № 2105/577, левая створка; Кундалянгтау; средний альб, лучакская свита; 9 – экз. № 2105/276, левая створка; Кансай, Гаурдак; нижний апт, кундалянгтауская свита; 10 – экз. № 2105/577, левая створка; Кинсай, Гаурдак; нижний апт, кундалянгтауская свита; 9 – экз. № 2105/276, левая створка; Кансай, Гаурдак; нижний апт, кундалянгтауская свита; 9 – экз. № 2105/276, левая створка; Кансай, Гаурдак; нижний апт, кундалянгтауская свита; 10 – экз. № 2105/552, левая створка; 12 – экз. № 2105/553, левая створка; 13 – экз. № 2105/553, левая створка; 14 – экз. № 2105/574, левая створка; 15 – экз. № 2105/466: 15а – правая створка, 156 – левая створка, 158 – вид на хоматы и отпечаток мускула-замыкателя (×2); местонахождение то же; средний альб, лучакская свита.

derensis (Prosorovsky, 1960) (там же, табл. 19, фиг. 1) из валанжина—баррема Западного Туркменистана (изначально описанных в составе рода Exogyra), которые, на наш взгляд, являются вариациями одного вида, описываемый вид отличается меньшими размерами, меньшей выпуклостью раковины и менее развитыми радиальными ребрами.

Замечания. Изменчивость очертаний и скульптуры раковин настолько сильная, что Миркамалов (19716) выделил четыре вида, происходящих из одного стратиграфического уровня: Pseudogyra pennata Mirkamalov, 1971, P. lunata Mirkamalov, 1971, P. sagitta Mirkamalov, 1971 и P. cornuta Mirkamalov, 1971. В нашей коллекции все выделенные Миркамаловым виды также распознаются в выборках из одних и тех же стратиграфических интервалов, при этом между всеми "видами" Миркамалова имеются переходные формы; поэтому эти виды сведены нами в синонимику вида P. pennata.

Распространение. Апт—альбюго-западных отрогов Гиссарского хребта.

Материал. 23 раковины, 25 левых и 3 правые створки из кундалянгтауской свиты (13 раковин, 11 левых и 2 правые створки из Гаурдака; 5 раковин, 9 левых и 1 правая створка из Кампрекского ущелья; 5 раковин и 5 левых створок из Кундалянгтау), 2 левые створки из каламазарской свиты (1 левая створка из Кампрекского ущелья и 1 левая створка из колодца Огулбек), 18 раковин, 18 левых и 3 правые створки из лучакской свиты (Кундалянгтау).

Триба Exogyrini Vialov, 1936

Д и а г н о з. Раковины чаще всего треугольноовальных очертаний, сильно неравностворчатые. Левые створки чашеобразной формы, сильно выпуклые, правые плоские или слегка вогнутые. Макушка завернута в сильно закрученную спираль, плоскость завивания которой находится под большим углом, часто близким к прямому, к плоскости смыкания створок. Хоматы развиты только вблизи лигаментной площадки. Лигаментные площадки экзогироидного типа.

Состав трибы: роды Exogyra, Costagyra, Ilymatogyra и Rhynchostreon.

Род Costagyra Vialov, 1936

Costagyra: Вялов, 1936, с. 22; 1984, с. 36.

Exogyra (Costagyra): Stenzel, 1971, c. N1117; Malchus, 1990, c. 134; Aqrabawi, 1993, c. 67.

Exogyra (pars.): Невесская и др., 2013, с. 189.

Типовой вид – Exogyra olisiponensis Sharpe, 1850, сеноман Португалии.

Д и а г н о з. Раковины мелких и средних размеров, резко неравностворчатые, треугольноовальных очертаний. Левые створки сильно выпуклые, правые створки плоские. Макушки левых створок закручены в геликоидальную спираль, плоскость закручивания спирали расположена под большим углом к плоскости смыкания створок. Радиальная скульптура развита на левых створках, реже на правых, и представлена грубыми ребрами, иногда осложнена более тонкими радиальными ребрами. Лигаментные площадки экзогироидного типа. Хоматы развиты вблизи лигаментной площадки.

Видовой состав: Costagyra olisiponensis (Sharpe, 1850), C. pellicoi (Verneuil et Collomb, 1853), C. luppovi (Mirkamalov, 1963), C. canensis (Mirkamalov, 1966).

Замечания. Многие исследователи рассматривают род Costagyra в качестве подрода Exogyra (Stenzel, 1971; Malchus, 1990; Aqrabawi, 1993 и др.). Главным отличием между двумя этими родами является характер скульптуры левых створок. Для рода Costagyra характерны резкие редкие радиальные ребра. Для Еходуга также характерны разные варианты радиальной скульптуры. однако резкие радиальные ребра не типичны. Кроме того, расцвет рода Exogyra пришелся на конец позднего мела (кампан-маастрихт), в то время как род Costagyra достиг своего расцвета в сеномане-туроне. На этом основании мы рассматриваем род Costagyra в качестве самостоятельного рода, морфологически близкого роду Еходуга. Такой же точки зрения придерживается Купер (Соорег, 1995).

Costagyra luppovi (Mirkamalov, 1963)

Табл. І, фиг. 1-15

Еходуга Іирроvi: Миркамалов, 1963, с. 134; 1966, с. 56, табл. III, фиг. 1-6.

Еходуга localis var. subtypica: Мордвилко, 1963, с. 241, табл. VII, фиг. 8–10.

Еходуга alaeformis: Миркамалов, 1966, с. 52, табл. 1, фиг. 8–15; 1986, с. 66, табл. XVII, фиг. 7–10.

Голотип – Ин-т геологии и разведки нефтяных и газовых месторождений (ИГИРНИГМ), № 69/102, целая раковина; юго-западные отроги Гиссарского хребта, р. Кан; верхний альб.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров (высотой до 42 мм, длиной до 38 мм), треугольноовального, практически полулунного очертания, неравностворчатая, неравносторонняя, вытянутая в высоту (коэффициент вытянутости в высоту В/Д от 1 до 1.33, среднее значение 1.13), сильно выпуклая (коэффициент выпуклости от 0.32 до 1, среднее значение 0.59). Левая створка сильно выпуклая, с вогнутым задним краем, полукругловыгнутым передним. Макушка массивная, сильно выступающая, спирально завернута назад и

внутрь. Площадка прирастания небольшая, расположена у заднего края створки в районе макушки. Дугообразно от макушки к задненижнему краю раковины проходит закругленный киль. Иногда на заднем поле параллельно килю присутствует желобок – сулькус. Наружная поверхность створки покрыта радиальными ребрами. У многих раковин скульптура осложнена гораздо более тонкими радиальными ребрами, особенно частыми в верхней части раковины, вблизи киля, а иногда заполняющими пространство между грубыми радиальными ребрами. Имеется примакушечная полость. Отпечаток мускула-замыкателя треугольно-овальной формы, расположен ближе к заднему краю, равноудален от верхнего и нижнего краев. Смычной край узкий, в примакушечной части створки имеются хоматы. Парадонтальная выемка слабо выражена. Замочная площадка экзогироидного типа. Отпечаток мускула Квенштедта на изученном материале не наблюдался. Правая створка маленькая, плоская, треугольно-овальной формы. Макушка маленькая, спирально завернута. На торцевой стороне створок в примакушечной части имеются реликтовые хоматы. Наружная поверхность покрыта концентрическими линиями нарастания, сильнее выраженными по краям створки. Внутреннее строение из-за особенностей сохранности не изучено.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	В	Д	Вып	В/Д	Вып/Д
2105/395	12	9	9	1.33	1.00
2105/405	26	23	14	1.13	0.61
2105/418	42	38	21	1.11	0.55
2105/419	24	23	14	1.04	0.61
2105/421	27	22	15	1.23	0.68
2105/423	23	22	14	1.05	0.64
2105/425	24	21	13	1.14	0.62
2105/427	21	19	12	1.11	0.63
2105/431	25	21	13	1.19	0.62
2105/434	18	14	9	1.29	0.64
2105/438	24	23	13	1.04	0.57
2105/440	19	16	9	1.19	0.56
2105/444	14	12	8	1.17	0.67
2105/459	24	22	11	1.09	0.50
2105/590	42	38	20	1.11	0.53
2105/591	39	34	22	1.15	0.65
2105/592	39	32	17	1.22	0.53
2105/593	29	26	14	1.12	0.54
2105/594	35	35	18	1.00	0.51
2105/595	29	25	10	1.16	0.40
2105/608	38	37	12	1.03	0.32

И з м е н ч и в о с т ь. Очертания раковины изменяются от полулунных до треугольно-овальных, треугольных или вытянутых в высоту овальных. Сильной изменчивости подвержен характер наружной скульптуры левой створки. Варьирует частота и степень развития грубых ребер, а также область развития более тонких ребер. Кроме того, изменчивости подвержена и степень выраженности сулькуса. У большинства экземпляров он отсутствует, в то время как у некоторых он хорошо выражен.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок виду С. pellicoi (Verneuil et Collomb, 1853) (Dhondt, 1982, с. 858, табл. І, фиг. 9–12), известному из апта Испании. Обоим видам свойственна значительная изменчивость очертаний раковины и скульптуры, в результате чего найти признаки, позволяющие однозначно разграничить эти виды, не представляется возможным. В настоящее время мы разграничиваем эти виды по известным ареалам их распространения, значительно удаленным друг от друга.

От широко распространенного в сеноманетуроне Тетической надобласти вида С. olisiponensis (Sharpe, 1850) (Malchus, 1990, с. 134, табл. 10, фиг. 1-6) описываемый вид отличается меньшими размерами раковины, отсутствием радиальных ребер на правой створке, более сложной скульптурой левой створки, где, кроме грубых радиальных ребер, присутствуют тонкие радиальные ребра.

Замечания. От Ceratostreon trigonalis (Mirkamalov, 1971) отличается размером раковины, большей выпуклостью левой створки, вогнутостью заднего края раковины, очертанием раковины и характером наружной скульптуры. Помимо этого вида, Миркамаловым (1966) из аптальбских отложений Гиссара были описаны еще два вида, отнесенные им к роду Exogyra: E. alaeformis Mirkamalov, 1966 и Е. luppovi Mirkamalov, 1963. Эти виды различаются между собой очертаниями раковины и характером радиальной ребристости левой створки. Эти различия укладываются в пределы внутрипопуляционной изменчивости. В изученной коллекции имеются переходные экземпляры от одного "вида" к другому по всем этим признакам. Кроме того, описанные Миркамаловым "виды" имеют схожий интервал стратиграфического распространения. Все это послужило основой для сведения описанных Миркамаловым видов в синонимику Costagyra luppovi.

Распространение. Апт–альбюго-западных отрогов Гиссарского хребта, нижний апт Большого Балхана (Западный Туркменистан). М а т е р и а л. 1 левая створка из калигрекской свиты зоны Parahoplites melchioris (возвышенность Каттаур), 11 раковин, 39 левых створок из лучакской свиты зоны Hoplites dentatus (7 левых створок из колодца Бегляр; 9 раковин и 15 левых створок из Кундалянгтау; 7 левых створок из колодца Огулбек; 2 раковины и 7 левых створок из Гаурдака; 3 левые створки из Кампрекского ущелья), 1 раковина из лучакской свиты (Кундалянгтау), 2 раковины и 21 левая створка из лучакской свиты зоны Anahoplites rossicus (1 раковина из колодца Огулбек; 2 левые створки из Кампрекского ущелья; 1 раковина и 19 левых створок из ущелья Газдагана).

* * *

Авторы благодарны Т.Н. Богдановой за переданную для изучения коллекцию устриц, а также за полезные советы и помощь в подборе литературы; С.В. Попову за рецензию рукописи статьи и конструктивные советы и замечания.

Работа выполнена при поддержке проекта ФНИ Минобрнауки РФ (№ FWZZ-2022-0004) и является вкладом в проект UNESCO-IUGS IGCP 679.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вялов О.С. О классификации устриц // Докл. АН СССР. 1936. Т. 4. № 1. С. 19–22.

Вялов О.С. Общая классификация устриц // Докл. АН УССР. Сер. Б. Геол., хим. и биол. науки. 1983. № 11. С. 6–8.

Вялов О.С. Классификация устриц // Палеонтол. сборн. 1984. № 21. С. 31–36.

Косенко И.Н., Метелкин Е.К. Раннемеловые устрицы Мангышлака: таксономический состав, стратиграфическое и палеобиогеографическое распространение // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 20–31.

Метелкин Е.К., Косенко И.Н. Апт–альбские устрицы юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Статья 1: Род Amphidonte Fischer de Waldheim // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 24–32.

Миркамалов Х.Х. Новые виды экзогир из верхнеальбских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Докл. АН УзССР. 1963. № 3. С. 132–137.

Миркамалов Х.Х. Экзогиры, их систематика и значение для стратиграфии меловых отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Ташкент: Изд-во ФАН УзССР, 1966. 135 с.

Миркамалов Х.Х. Устрицы окузбулакской свиты (баррем) юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1971а. Т. 46. № 1. С. 114–123.

Миркамалов Х.Х. Новые виды семейства устричных юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Палеонтол. журн. 19716. № 2. С. 36–40.

Миркамалов Х.Х. Стратиграфия и фауна меловых отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Ташкент: Изд-во ФАН УЗССР, 1986. 104 с. *Мордвилко Т.А.* Нижнемеловые отложения Северного Кавказа и Предкавказья. Ч. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 294 с.

Невесская Л.С., Попов С.В., Гончарова И.А. и др. Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. М.: Научн. мир, 2013. 524 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Вып. 294).

Прозоровский В.А. Новые раннемеловые экзогиры Западной Туркмении // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч. II. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 73–77.

Aqrabawi M. Oysters (Bivalvia-Pteriomorphia) of the Upper Cretaceous rocks in Jordan. Paleontology, stratigraphy and comparison with the Upper Cretaceous oysters of Northwest Europe // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1993. Bd 75. P. 1–135.

Bayle E. Explication de la Carte Géologique de la France. T. 4. Atlas. Pt 1. Fossiles principaux des terrains, pl. CXLVII– CXXVI. P.: Impr. Royale, 1878.

Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C. et al. Synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca) // Paleontol. Contrib. 2011. \mathbb{N} 4. P. 1–47.

Carter J.G., Harries P.J., Malchus N. et al. Illustrated Glossary of the Bivalvia // Treatise online. 2012. № 48. P. 1–209.

Cooper M.R. Exogyrid oysters (Bivalvia: Gryphaeoidea) from the Cretaceous of southeast Africa. Pt 1 // Durban Mus. Novit. 1995. V. 20. P. 1–48.

Cooper M.R. Exogyrid oysters (Bivalvia: Gryphaeoidea) from the Cretaceous of southeast Africa. Pt 2 // Durban Mus. Novit. 1997. V. 22. P. 1–31.

Dhondt A.V. Some Spanish Cretaceous bivalves // Cuadern. Geol. Ibérica. 1982. V. 8. P. 847–865.

Freneix S. Disparité microstructurale du test entre Gryphaeostrea et Gyrostrea (huitres du Crétacé–Miocène). Novelle classification du genres // Ann. Paléontol. (Invertébr.). 1982. V. 66. № 3. P. 67–134.

Kues B.S. New bivalve taxa from the Tucumcari Formation (Cretaceous, Albian), New Mexico, and the biostratigraphic significance of the basal Tucumcari Fauna // J. Paleontol. 1997. V. 71. № 5. P. 820–839.

Malchus N. Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik) // Berlin. Geowiss. Abh. Reihe A. 1990. Bd 125. S. 1–231.

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.

Stenzel H.B. Oysters // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt N. Mollusca 6 (Bivalvia). V. 3 / Ed. R.C. Moore. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1971. P. N953–N1124.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 6 2022

Aptian-Albian Oysters from the Southwestern Spurs of the Gissar Ridge. Part 2. Genera *Ceratostreon* Bayle, *Pseudogyra* Mirkamalov and *Costagyra* Vialov

I. N. Kosenko^{1, 2, 3}, E. K. Metelkin^{1, 2}

¹Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

²Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia

³Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Xuanwu, Jiangsu, 210008 China

The representatives of the genera *Ceratostreon* Bayle, 1878, *Pseudogyra* Mirkamalov, 1971 and *Costagyra* Vialov, 1936 (Gryphaeidae, Exogyrinae) from the Aptian and Albian of the southwestern spurs of the Gissar Ridge were revised. In the Aptian and Albian, the genus *Ceratostreon* is represented by the species *C. trigonalis* (Mirkamalov), the genus *Pseudogyra* is represented by the species *Pseudogyra pennata* Mirkamalov, and the genus *Costagyra* is represented by the species *C. trigonalis* (Mirkamalov).

Keywords: Bivalvia, oysters, Aptian, Albian, Gissar Ridge, Ceratostreon, Pseudogyra, Costagyra