ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2016, № 4, с. 21–30

УДК 564.121+551.762/763(571.1/5)

О ПОЗДНЕЮРСКИХ–РАННЕМЕЛОВЫХ УСТРИЦАХ РОДА DELTOIDEUM ROLLIER (BIVALVIA, OSTREOIDEA) СИБИРИ

© 2016 г. И. Н. Косенко*, **

*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск

**Новосибирский государственный университет

e-mail: KosenkoIN@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 03.02.2015 г.
Принята к печати 30.03.2015 г.

Рассмотрена морфология, палеоэкология и филогения устриц рода Deltoideum Rollier из верхнеюрских–нижнемеловых отложений Сибири. Расширен диагноз рода и ревизован его видовой состав. В составе Deltoideum выделен новый эндемичный подрод Boreiodeltoideum subgen. nov., включающий два вида: D. (B.) praeanabarensis (Zakharov) и D. (B.) anabarensis (Bodylevsky).

DOI: 10.7868/S0031031X1604005X

ВВЕДЕНИЕ

В верхнеюрских и нижнемеловых отложениях на севере Сибири устрицы представлены родами Deltoideum и Liostrea (Liostreinae), Gryphaea и Praeexogyra (Gryphaeinae) и Nanogyra (Exogyrinae) (Захаров, 1963, 1966, 1978; Граница..., 1972; Захаров, Месежников, 1974; Косенко, 2014). Представления о таксономической принадлежности этих устриц нуждаются в ревизии с учетом изменений представлений о системе надсемейства Ostreoidea (Treatise..., 1971; Скарлато, Старобогатов, 1978; Собецкий, 1978; Malchus, 1998; Carter et al., 2011) и по причине недостаточного внимания к крайне высокой степени их модификационной изменчивости в предшествующих работах.

Степень модификационной изменчивости устриц в значительной мере определяется их этологией. А. Зейлахер предполагал, что переход от прикрепленного к твердому субстрату образа жизни к жизни на мягком субстрате явился основным толчком к диверсификации устриц и появлению раковин разных морфотипов (Seilacher, 1984; Seilacher et al., 1985). Группа морфотипов “recliners” включает морфотипы с тяжеловесными раковинами, у которых стратегия существования на мягком субстрате заключается в увеличении выпуклости левой (нижней) створки, погружающейся в субстрат, а правая (верхняя) створка оказывается над поверхностью субстрата. Классический представитель этого морфотипа – устрицы рода Gryphaea. Группа морфотипов “mud-stickers” – это морфотипы с легковесными раковинами, погружающимися в субстрат вертикально и оставляющими на поверхности брюшной край раковины (Seilacher, 1984; Seilacher et al., 1985). Классический представитель этого морфотипа – устрицы рода Platygena из палеогена Ферганы.

Оценивая зависимости формы раковин устриц Deltoideum delta (Smith) от субстрата и темпов осадконакопления, М. Махальский (Machalski, 1998) детализировал представления Зейлахера и описал морфотипы mud-sticker, gryphaea-like recliner, undulating recliner и flat recliner.

МАТЕРИАЛ

Мезозойские устрицы. Материалом для наших исследований послужила коллекция устриц, собранных в 1960-х гг. В.А. Захаровым из верхней юры и нижнего мела Западной Сибири (рр. Лопсия, Толья, Маурынья, Ятрия) и севера Восточной Сибири (рр. Боярка, Большая Романиха, Дябака-Тари), а также устрицы, собранные сотрудниками ИНГГ СО РАН в 2007 г. из пограничных юрско-меловых отложений на р. Маурынья (Захаров, 1966; Опорный разрез..., 1969, 1981; Граница..., 1972; Захаров, Месежников, 1974; Захаров и др., 2005; Алифиров и др., 2008; Урман, 2010; Дзюба, 2013 и др.). Помимо классических морфофункциональных исследований, было проведено исследование микроструктуры раковин устриц под световым и сканирующим микроскопом.

В изученной коллекции присутствуют около 70 экз. крупных толстораковинных устриц, которые отнесены к виду Deltoideum delta (Smith). Захаров, изучавший позднеюрских–раннемеловых устриц Сибири, относил их первоначально к роду Liostrea. Им были описаны несколько новых видов, различающихся очертаниями и формой раковин: L. cucurbita Zakharov (Захаров, 1966, табл. XLI, фиг. 1, 2; табл. XLII, фиг. 1), L. gibberosa Zakharov (Захаров, Месежников, 1974, табл. XXXI, фиг. 1а, б; табл. XXXII, фиг. 1), L. planoconvexa Zakharov (Захаров, Месежников, 1974, табл. XXXIII, фиг. 1), L. uralensis Zakharov (Граница..., 1972, табл. XLI,

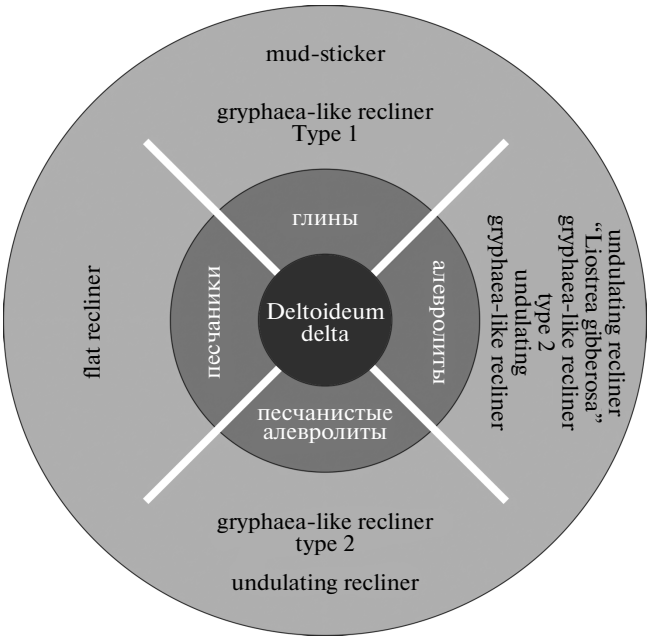


Рис. 1. Фациальная приуроченность морфотипов устриц Deltoideum delta (Smith).

фиг. 1а, б; табл. XLII, фиг. 9; табл. XLIII, фиг. 5). Часть устриц описаны в открытой номенклатуре как L. ex gr. delta (Захаров, 1966). Позже Захаров отнес этих устриц к роду Deltoideum, определив часть из них как вид D. delta (Захаров, 1978). Все выделенные Захаровым виды устриц имеют один и тот же ареал распространения и найдены в близких стратиграфических интервалах (кимеридж–валанжин).

Если учитывать представления о значительной модификационной изменчивости раковин устриц (см. выше), то можно полагать, что признаки, которые Захаров рассматривал как видоспецифические, сильно варьируют в зависимости от типа грунта в местах обитания и этологии моллюска, т.е., скорее характеризуют тот или иной морфотип, а не отдельные виды. Следовательно, можно сделать вывод, что все виды устриц, описанные Захаровым, являются морфотипами одного, широко распространенного в пространстве и времени вида D. delta. В наиболее представительной выборке этих устриц (более 20 экз.) из одного слоя верхнего кимериджа р. Лопсия не удалось найти ни одной похожей друг на друга по форме раковины. Кроме формы раковины, меняются также форма замочной площадки и даже форма отпечатка мускула-замыкателя. Даже у устриц из одного сростка форма замка и раковины сильно отличаются друг от друга (Косенко, 2014, рис. 4).

В изученной нами коллекции присутствуют устрицы из различных типов пород: глин, алевролитов, песчанистых алевролитов, мелкозернистых и среднезернистых песчаников. На рис. 1 показано распределение морфотипов раковин устриц в зависимости от типа пород. Выяснилось, что для каждого типа пород характерен определенный набор морфотипов. Так, в глинах найдены устрицы морфотипов mud-sticker и gryphaea-like recliner; для алевролитов характерны морфотипы undulating recliner и gryphaea-like recliner; для песчанистых алевролитов – морфотип undulating recliner; для мелкозернистых песчаников – морфотип gryphaea-like recliner; для среднезернистых песчаников – морфотип flat recliner. Более того, среди изученных раковин морфотипа gryphaea-like recliner хорошо обособляются два подтипа. Раковины первого подтипа (gryphaea-like recliner subtype 1) встречаются исключительно в глинах. Это сильновыпуклые вытянутые в высоту раковины очень большой толщины, с очень грубыми пластинами нарастания. Характер пластин роста сходен с линиями роста устриц, относимых к морфотипу mud-sticker, однако у морфотипа mud-sticker линии роста не такие грубые. Раковины второго подтипа (gryphaea-like recliner subtype 2) встречаются, главным образом, в алевролитах. Для этих раковин характерны меньшая выпуклость левой створки, изометричность или небольшая вытянутость в длину формы и более тонкие линии роста. Характер линий роста схож с линиями роста морфотипов undulating recliner и flat recliner. В алевролитах волжского яруса р. Толья встречены устрицы, сочетающие признаки морфотипов undulating recliner и gryphaea-like recliner. Эти устрицы выделены в отдельный морфотип undulating gryphaea-like recliner. Для этого морфотипа характерна выпуклая толстостенная грифоидная раковина с сильной концентрической складкой (табл. III, фиг. 1а, 1б, см. вклейку).

В изученной коллекции присутствуют своеобразные раковины устриц, имеющие в разной степени выраженную радиальную складку. Они обнаружены в алевролитах волжского яруса р. Ятрия, ранее определялись Захаровым в качестве нового вида Liostrea gibberosa Zakharov (Захаров, Месежников, 1974, табл. XXXI, фиг. 1а, б; табл. XXXII, фиг. 1). Степень выраженности этой радиальной складки сильно варьирует. Иногда это едва заметная складка, а иногда складка настолько велика, что раковины принимают U-образную форму. На ранних стадиях роста такая складка у устриц отсутствует. Для таких раковин характерны достаточно большая толщина и скульптура роста, аналогичная скульптуре роста устриц морфотипа gryphaea-like recliner type 2. В коллекции присутствует раковина устрицы, на начальных стадиях роста приращавшей к раковине другой двустворки (табл. III, фиг. 3а, 3б). Приросшая часть раковины устрицы не имеет складки и наследует форму раковины двустворки, к которой она прирастала. Радиальная складка появляется на стадии роста, когда устрица стано-

вится больше раковины, к которой она прирастала, причем глубина складки с момента ее образования очень большая. Появление такой складки можно объяснить следующим: на начальных стадиях роста устрица была прикреплена к раковине двустворки и воздымалась над поверхностью субстрата, затем, когда устрица достигла значительных размеров, субстратная раковина перестала выдерживать ее вес, и устрица опрокинулась на поверхность осадка. Достигнув большого веса, раковина устрицы начала изгибаться для предотвращения полного погружения в субстрат. Таким образом, можно полагать, что формирование складки на раковине устрицы – это также модификационное изменение. Учитывая это, раковины, описанные в качестве Liostrea gibberosa, также можно отнести к виду Deltoideum delta (Smith) и выделить в качестве еще одного морфотипа этого вида – "Liostrea gibberosa" (Косенко, 2014). Этот морфотип можно рассматривать как особый тип морфотипа undulating recliner, для которого также характерно образование складок раковины, только не радиальных, а концентрических. Еще одной возможной причиной образования складок у раковин устриц можно считать неровности поверхности субстрата, на котором обитали устрицы.

С учетом крайне высокой степени модификационной изменчивости устриц Deltoideum delta (Smith) представляется, что разграничение на виды крупных толстораковинных гладких позднеюрских–раннемеловых устриц нельзя основывать только на форме раковины, которая сильно зависит от среды обитания устриц и, в первую очередь, от типа субстрата. Форма замочной площадки, в свою очередь, напрямую зависит от формы раковины. Характер линий роста раковин устриц D. delta также напрямую зависит от условий среды обитания. Таким образом, виды Liostrea gibberosa, L. cucurbita, L. uralensis и L. planoconvexa, выделенные Захаровым, можно относить к разным морфотипам одного широко распространенного во времени и пространстве вида – Deltoideum delta. Liostrea gibberosa и L. uralensis представляют собой вариации морфотипа undulating recliner, а L. cucurbita и L. planoconvexa – вариации морфотипа gryphaea-like recliner.

Другие известные по публикациям виды позднеюрских крупных гладких устриц также различаются, судя по описаниям (Герасимов, 1955; Pugaczewska, 1971 и др.), по форме и очертаниям раковин. Исходя из представлений о крайне высокой степени модификационной изменчивости устриц, характерного для них долгого времени существования и широкого географического распространения, можно предположить принадлежность всех крупных гладких позднеюрских и раннемеловых устриц Европы, Сибири и Средней Азии к виду Deltoideum delta (Smith).

Современные дальневосточные устрицы. Косвенным доказательством фенотипической обусловленности широких морфологических различий служит изучение модификационной изменчивости современных устриц. Исследование собранной нами представительной коллекции (более 100 экз.) современных тихоокеанских устриц Crassostrea gigas (Thunberg) с побережья Японского моря (Россия, Владивосток, о. Русский) показало, что изменчивости подвержены практически все морфологические признаки этих устриц: форма раковины, ее выпуклость, форма замка, форма отпечатка мускула-замыкателя (табл. IV; см. вклейку). Форма раковины изменяется от вытянутой в высоту, лопатовидной, до изометричной, грифоидной и дельтоидальной. Форма замка изменяется от прямоугольной, вытянутой в длину, до треугольной; у молодых устриц часто встречаются раковины с экзогироидным замком и спирально закрученными макушками. Степень проявления радиальной скульптуры также сильно различна. Встречаются молодые устрицы с ее отсутствием, у большинства взрослых она прекрасно развита. Раковины этих устриц, точно принадлежащих одному виду, отличаются друг от друга сильнее, чем все описанные в литературе позднеюрские и раннемеловые виды крупных гладких устриц. Неприменимость использования для систематики устриц C. gigas таких нестабильных признаков, как форма раковины, замка и отпечатка мускула-замыкателя, показана еще О.А. Скарлато (1960). Наши наблюдения полностью подтверждают эту точку зрения.

Схожесть внешней морфологии раковин и степени модификационной изменчивости позволяет предположить сходные условия обитания для Deltoideum delta и Crassostrea gigas. Последний вид предпочитает сублиторальные глубины, до 6–7 м (Скарлато, 1960). Вероятно, именно крайне высокая степень модификационной изменчивости Deltoideum delta позволила им приспособиться к различным типам субстрата и расселиться в древних морях на широких пространствах Северного полушария – от современной Англии до Сибири. В этой связи показательны наблюдения над кайнозойскими двустворчатыми моллюсками. Как выяснилось, виды с очень высокой модификационной изменчивостью существуют наиболее долго – вплоть до 15 млн. лет, и распространены наиболее широко (Основы..., 1960).

Микроструктура раковины мезозойских устриц. Микроструктура раковин изучалась под световым и сканирующим микроскопом. Изучение микроструктуры под световым микроскопом проводилось в проходящем свете. Методика подготовки шлифов и описания микроструктуры устриц подробно представлены в работе Н.А. Чельцовой (1969). Однако, в отличие от описанного в этой работе метода подготовки шлифов, нами не производилось травление кислотой. Для изучения

шлифов на сканирующем электронном микроскопе были подготовлены сколы раковин устриц, которые затем напылялись золотом. Травление сколов кислотой не проводилось. Несмотря на это, на полученных микрофотографиях в ряде случаев удавалось различить основные типы микроструктуры раковин устриц, а в случае с современными устрицами и отдельные призмы, слагающие призматический слой микроструктуры (Косенко, 2014, рис. 6).

Исследование микроструктуры раковин устриц Deltoideum delta показало, что их эндостракум выполнен слоями с правильной листоватой и субромбической структурами (рис. 2). Большая часть раковины сложена правильной листоватой структурой, внутри которой помещаются слои с субромбической структурой. Такое строение раковины говорит об их очень близком родстве с устрицами рода Liostrea, эндостракум которых сложен точно такими же слоями, но в другой последовательности: наружный слой сложен субромбической структурой, а внутренний, более развитый, сложен правильной листоватой структурой. Схожую микроструктуру раковины имеют представители рода Gryphaea, раковина которых состоит из наружного слоя, сложенного фурциллятной структурой, и внутреннего, сложенного субромбической структурой, которая по направлению к внутренней поверхности сменяется правильной листоватой (Чельцова, 1969).

В ряду Gryphaea–Liostrea–Deltoideum наблюдается редукция субромбической структуры, что, по-видимому, является филогенетическим трендом. Это хорошо укладывается в гипотезу происхождения лиострей от грифей (Treatise..., 1971; Захаров, 1978), а также позволяет относить род Deltoideum к подсемейству Liostreinae.

ОБСУЖДЕНИЕ СИСТЕМЫ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ УСТРИЦ РОДА DELTOIDEUM СИБИРИ

Крайне интересными в плане систематики устрицами на севере Сибири являются волжский вид Liostrea praeanabarensis Zakharov и берриас–раннеготеривский L. anabarensis Bodylevsky. В своих ранних работах Захаров (1963, 1966) включал этих устриц в состав рода Liostrea вместе с L. delta (Smith) и L. ex gr. delta, указывая на их несомненную генетическую связь. При этом он подразделял устриц на две группы, к первой из которых относил толстораковинных L. delta и L. ex gr. delta, а во вторую включал L. praeanabarensis и L. anabarensis. Основанием для такого деления служили различия в толщине раковин, а также в их форме. Позднее Захаров (1978) отнес первую группу устриц к роду Deltoideum Rollier, 1917, а вторую – к роду Praeexogyra Charles et Mauberge, 1952. Принадлежность крупных толстораковинных устриц Сибири к роду Deltoideum поддержана и автором настоящей работы (Косенко, 2014). Обоснованным представляется и предположение Захарова о происхождении группы L. praeanabarensis – L. anabarensis от Deltoideum delta.

С включением видов “L.” praeanabarensis и “L.” anabarensis в появившийся в байосе род Praeexogyra вряд ли можно согласиться. Если учитывать происхождение филолинии L. praeanabarensis–L. anabarensis от Deltoideum delta, то включение этих видов в род Praeexogyra противоречит принципам естественной систематики, предполагая повторное возникновение в поздней юре Сибири рода Praeexogyra. К тому же, рассматриваемые устрицы по своим морфологическим признакам отличаются от Praeexogyra. Главным отличием можно считать строение замочной площадки. Виды “L.” praeanabarensis и “L.” anabarensis имеют достаточно крупные замочные площадки, причем строение замочной площадки левой створки не отличается принципиально от строения замочной площадки правой створки. Замочные площадки обеих створок лежат в плоскости смыкания. У Praeexogyra строение замочной площадки носит иной характер (Treatise..., 1971): она очень небольшая, и замочная площадка на правой створке Praeexogyra практически перпендикулярна плоскости смыкания створок, что сближает представителей Praeexogyra с грифоидеями. Считается, что род Praeexogyra был переходным звеном между родом Catinula и настоящими экзогирами, которые к началу мела были уже широко распространены и разнообразны (Treatise..., 1971).

Вышесказанное не дает оснований относить “L.” praeanabarensis и “L.” anabarensis к роду Praeexogyra, а происхождение этих устриц от D. delta позволяет отнести их к роду Deltoideum. Еще одним доказательством принадлежности этих устриц к роду Deltoideum является микроструктура раковины, идентичная микроструктуре раковины D. delta (Косенко, 2014). Махальский (Machalski, 1998) также относит этих устриц к роду Deltoideum, однако считает их морфотипами вида D. delta. Стабильность морфологических признаков каждого из этих видов, постепенное направленное изменение во времени формы раковины в сторону удлинения и особенности скульптуры позволяют отличить эти виды от вида D. delta и выделить их в отдельный эндемичный сибирский подрод Boreiodeltoideum subgen. nov. в составе рода Deltoideum Rollier.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО OSTREIDAE RAFINESQUE, 1815

ПОДСЕМЕЙСТВО LIOSTREINAE VIALOV, 1983

Род Deltoideum Rollier, 1917

Д и а г н о з. Раковины от средних до крупных размеров, очень изменчивой формы. Форма ра-

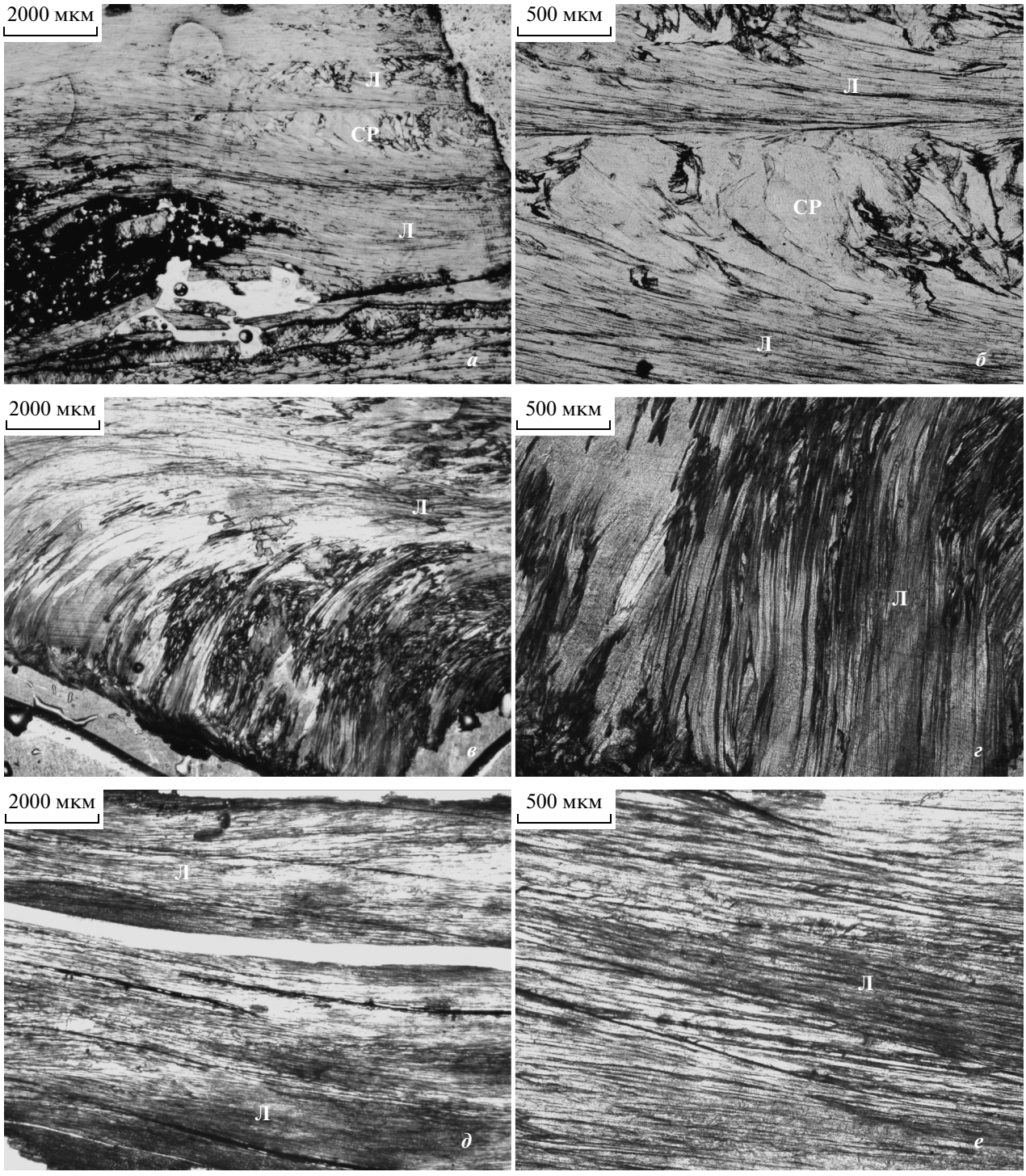


Рис. 2. Микроструктура раковин устриц Deltoideum delta (Smith): *а*, *б*, *д*, *е* – продольные сечения через центральную часть раковины, шлиф в проходящем свете; *в*, *г* – продольное сечение через замок, шлиф в проходящем свете. Обозначения: Л – правильная листоватая структура, СР – субромбическая структура, шлиф в проходящем свете.

ковины напрямую зависит от условий обитания. У устриц, обитавших на твердом субстрате и вертикально погружавшихся в осадок, створки симметричные, плоские. У устриц, обитавших на мягком субстрате, левая створка выпуклая, правая плоская или слегка вогнутая. У устриц, образовывавших устричные сростки и банки, раковина неправильной формы. Очертания раковины разнообразной формы. Замочная площадка от средних до крупных размеров различной формы:

от субквадратной до вытянутой прямоугольной, трапецеидальной и субтреугольной. Форма замочной площадки зависит от формы раковины. Замочная площадка всегда расположена в плоскости смыкания створок. Площадка прирастания от очень маленькой до очень большой. Макушки недифференцированные, слабо выраженные даже у грифоидных форм. Отпечаток мускула-замыкателя от средних до крупных размеров, четко выражен. У устриц, имеющих дельтоидальную и серповидную раковину, он приближен к месту ее максимального изгиба. У устриц с изометричной формой раковины он имеет субцентральное положение. Хоматы отсутствуют. Радиальная скульптура отсутствует. Наблюдаются концентрические линии роста, выраженные в различной степени. Некоторые устрицы имеют концентрические пережимы и радиальную складчатость. Внутренняя поверхность створок гладкая.

Подрод Deltoideum s. str.

Deltoideum (Deltoideum) delta (Smith, 1817)

Табл. III, фиг. 1–8, 11

Ostrea delta: Smith, 1817, с. 18, табл. 5, фиг. 6.

Ostrea deltoidea: Sowerby, 1818, с. 111, табл. 148.

Ostrea expansa: Sowerby, 1821, с. 65, табл. 238, фиг. 1; Герасимов, 1955, с. 123, табл. 30, фиг. 15.

Ostrea unciformis: Buvignier, 1852, с. 27, табл. 16, фиг. 44; Герасимов, 1955, с. 124, табл. XXIX, фиг. 1.

Ostrea (Liostrea) delta: Arkell, 1932, с. 149, табл. 16, фиг. 2–4, табл. 15, фиг. 6, табл. 14, фиг. 6.

Ostrea hemideltoidea: Герасимов, 1955, с. 123, табл. 30, фиг. 6.

Liostrea delta: Захаров, 1966, с. 101, табл. XXXVII, фиг. 2а, 2б, табл. XXXVIII, фиг. 1; Pugaczewska, 1971, с. 246, табл. XII, фиг. 1–8.

Liostrea cucurbita: Захаров, 1966, с. 111, табл. XLII, фиг. 1.

Liostrea unciformis: Pugaczewska, 1971, с. 268, табл. XV, фиг. 5, табл. XVI, фиг. 5, 6.

Liostrea moreana: Pugaczewska, 1971, с. 259, табл. X, фиг. 5–6.

Liostrea multiformis: Pugaczewska, 1971, с. 264, табл. XX, фиг. 1–7.

Liostrea quadrangularis: Pugaczewska, 1971, с. 250, табл. XIII, фиг. 1–4.

Liostrea oxfordiana: Pugaczewska, 1971, с. 249, табл. XIII, фиг. 5–9.

Liostrea uralensis: Захаров, 1972, с. 225, табл. XLI, фиг. 1, табл. XLII, фиг. 9, табл. XLIII, фиг. 5.

Liostrea gibberosa: Захаров, 1974, с. 147, табл. XXXI, фиг. 1, табл. XXXII, фиг. 1.

Liostrea planoconvexa: Захаров, 1974, с. 148, табл. XXXIII, фиг. 1.

Deltoideum delta: Богданова в: Берриас Мангышлака, 1988, с. 147, табл. XXIII, фиг. 2, табл. XXIV, фиг. 1, табл. XXV, фиг. 4, табл. XXVI, фиг. 12; Machalski, 1998, с. 620, рис. 8; Косенко, 2014, табл. VI, фиг. 4, 5, 7.

Deltoideum ex gr. delta: Косенко, 2014, с. 44, рис. 4, табл. VI, фиг. 6, 8.

Лектотип. Британский музей, экз. № 43357, колл. Дж. Соверби; кимеридж Англии; выбран Л. Коксом в 1965 г.; Arkell, 1932, табл. 16, фиг. 4.

Описание. Раковины очень крупные, толстостенные, от равностворчатых до резко неравностворчатых. Очертания створок всевозможной формы. Форма и очертания раковины напрямую зависят от этологии моллюска. Замочная площадка различной формы: от треугольной до субквадратной, трапецеидальной и прямоугольной, от среднего до крупного размера. Ямка для связки широкая, неглубокая. Ее ширина обычно превышает ширину переднего и заднего бугорков. Форма замочной площадки напрямую связана с формой раковины моллюска. Площадка прирастания от маленькой до очень большой. Макушки створок недифференцированные, слабо выраженные даже у грифоидных форм. Отпечаток мускула-замыкателя хорошо выражен, округлой, редко овальной формы, слегка смещен к заднему краю. Радиальная скульптура отсутствует. Наблюдаются концентрические линии нарастания, выраженные в различной степени. Иногда наблюдаются концентрические пережимы или радиальная складка. Внутренняя поверхность створок гладкая. Хоматы отсутствуют.

Изменчивость. Среди имеющихся в коллекции более 70 экз. этого вида, включающих более 20 экз. из одного слоя, нет двух идентичных. Изменчивости подвержены форма и очертания раковины, размер и форма замочной площадки, характер линий нарастания. Постоянны только крупный размер раковин, отсутствие хомат и скульптуры и округлая форма отпечатка мускула-замыкателя.

Сравнение. От близкого вида D. (D.) exoticum Kosenko, 2014 отличается формой раковины, гораздо большей модификационной изменчивостью, менее глубокой и менее узкой ямкой для связки и более крупными размерами.

Распространение. Оксфорд–портланд Западной Европы, оксфорд–волжский ярус Польши, келловей–волжский ярус Русской платформы, кимеридж–берриас Северного и Приполярного Урала, кимеридж–валанжин севера Восточной Сибири, берриас Мангышлака.

Материал. Более 70 отдельных створок и целых раковин из верхнего кимериджа–берриаса Северного (рр. Лопсия, Маурынья, Толья) и Приполярного (р. Ятрия) Урала и из нижнего валанжина севера Восточной Сибири (р. Боярка).

Подрод Boreiodeltoideum Kosenko, subgen. nov.

Название подрода от boreas *лат.* – север и рода Deltoideum.

Типовой вид – Ostrea (Liostrea) anabarensis Bodylevsky, 1949; Хатангская впадина, р. Анабар; верхний валанжин.

Диагноз. Раковины от средних до крупных размеров, вытянутые в длину, асимметричные. Левая створка слегка выпуклая, правая плоская либо слегка вогнутая. Левая створка обычно име-

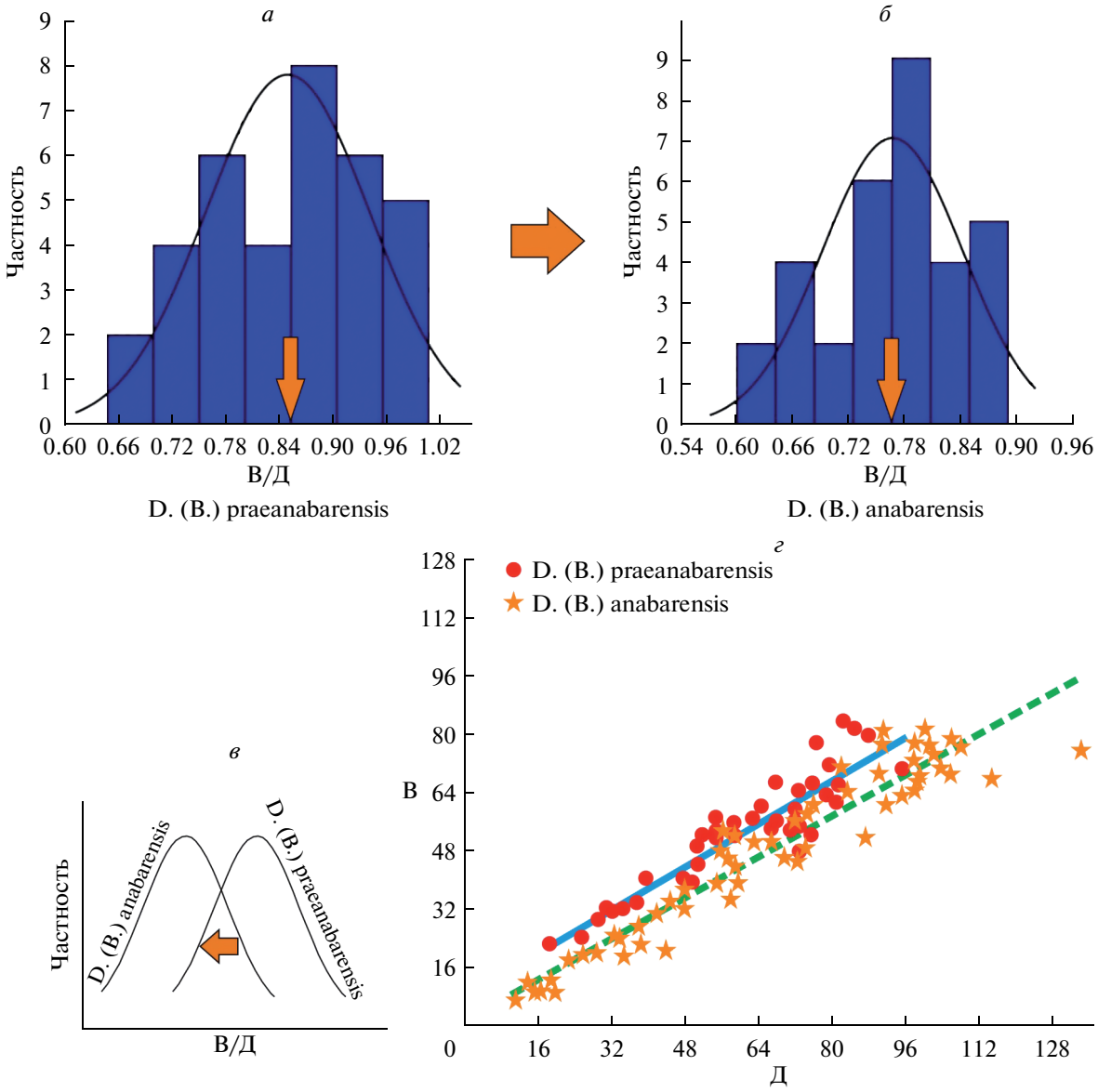


Рис. 3. *а*, *б* – гистограммы распределения коэффициента В/Д в выборках устриц Deltoideum (Boreiodeltoideum) praeanabarensis (Zakharov) (*а*) и D. (B.) anabarensis (Bodylevsky) (*б*); *в* – сдвиг распределений значений коэффициента В/Д в выборках D. (B.) praeanabarensis и D. (B.) anabarensis; *г* – поле корреляции значений длины и высоты раковины в выборках D. (B.) praeanabarensis и D. (B.) anabarensis.

ет площадку прирастания небольшого размера. Очертания створок изменяются от полулунных до серповидных. Некоторые представители имеют крыловидное расширение недалеко от макушки. Замочные площадки от среднего до крупного размера, обычно субтреугольной формы; на левой и правой створках расположены в плоскости раковины. Ямка для связки широкая, более глубокая на левой створке, обычно треугольной формы. Макушки маленькие, прозогирные, не выступающие за края раковины. Отпечатки мускула-замыкателя округлой или овальной формы, крупные, расположены вблизи наибольшего перегиба раковины. Левые и правые створки покрыты концентрическими линиями нарастания. Внутренняя поверхность створок гладкая.

Видовой состав. Deltoideum (Boreiodeltoideum) praeanabarensis (Zakharov), D. (B.) anabarensis (Bodylevsky); волжский ярус–нижний готерив севера Восточной Сибири.

Сравнение. От Deltoideum s. str. отличается более вытянутыми и более круто изогнутыми раковинами, более тонкими линиями нарастания, субтреугольной формой замочной площадки и треугольной формой ямки для связки, а также меньшей степенью модификационной изменчивости. Всегда имеют выпуклую левую и плоскую

правую створки, в то время как форма створок Deltoideum s. str. напрямую зависит от этологии.

З а м е ч а н и я. Исследованы представительные выборки устриц D. (B.) praeanabarensis (35 экз.) и D. (B.) anabarensis (32 экз.), и подсчитаны коэффициенты отношения высоты раковины к длине В/Д. Распределение коэффициентов В/Д в изученных выборках показало, что устрицы D. (B.) praeanabarensis имеют коэффициент В/Д в диапазоне от 0.65 до 0.9, а устрицы D. (B.) anabarensis – в диапазоне от 0.60 до 0.88 (рис. 3, *а*, *б*). Распределение устриц по коэффициенту В/Д в выборках описывается кривой нормального распределения, пик частотности для D. (B.) praeanabarensis приходится на значения В/Д в диапазоне от 0.84 до 0.90 (8 экз. из 35), пик частотности для D. (B.) anabarensis приходится на значения В/Д в диапазоне от 0.77 до 0.80 (9 экз. из 32). При сравнении гистограмм наблюдается сдвиг в распределениях коэффициента В/Д в сторону его уменьшения от D. (B.) praeanabarensis к D. (B.) anabarensis, т.е. устрицы D. (B.) anabarensis относительно более вытянуты в длину, чем устрицы D. (B.) praeanabarensis (рис. 3, *в*). Это хорошо видно на графиках корреляции значений высоты раковины и ее длины, построенных по материалу обеих выборок (рис. 3, *г*). Подобные тенденции для этих устриц были описаны Захаровым (1966). Нужно отметить, что на самом деле устрицы D. (B.) anabarensis еще более относительно удлинены, так как часть из них имеет полулунные очертания, и в этом случае коэффициент В/Д не в полной мере отражает степень их удлинения. Устрицы D. (B.) praeanabarensis и D. (B.) anabarensis являются примером действия движущего естественного отбора, у них наблюдается направленное уменьшение среднего значения В/Д, что соответствует направленному изменению параметров среды.

Устрицы описываемого подрода являются последними представителями рода Deltoideum, которые существовали до раннего готерива в арктических морях Сибири.

***

Автор благодарен Б.Н. Шурыгину, О.С. Дзюба, А.Е. Игольникову (ИНГГ СО РАН) за полезные советы, конструктивные замечания, консультации при подготовке статьи, и В.А. Захарову, М.А. Рогову (ГИН РАН), Т.Н. Богдановой (ВСЕГЕИ), В.В. Аркадьеву (СПбГУ), В.В. Митта (ПИН РАН), М. Махальски (Ин-т палеобиологии Польской АН) за полезные советы и помощь в поиске литературы.

Работа выполнена при поддержке по программам РАН № 23 и № 28 и является вкладом в проект IGCP 608.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алифиров А.С., Игольников А.Е., Дзюба О.С. Аммониты и строение разреза волжско-берриасских отложений р. Маурынья (Приполярный Урал): новые данные // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2008. С. 20–23.

Берриас Мангышлака. Л.: Наука, 1988. 204 с.

Герасимов П.А. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 379 с.

Граница юры и мела и берриасский ярус в бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972. 372 с.

Дзюба О.С. Белемниты пограничного юрско-мелового интервала разрезов рек Маурынья и Ятрия (Западная Сибирь): биостратиграфическое значение и динамика таксономического разнообразия // Стратигр. Геол. корреляция. 2013. Т. 21. № 2. С. 61–87.

Захаров В.А. О позднеюрских и раннемеловых устрицах в арктических морях Сибири // Палеонтол. журн. 1963. № 4. С. 44–52.

Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири (отряд Anisomyaria) и условия их существования. М.: Наука, 1966. 190 с.

Захаров В.А. Арктические мезозойские устрицы // Тез. докл. II Всес. симп. по морфологии, системе, филогении и экогенезу двустворчатых моллюсков. Тирасполь: Изд-во ТГПИ, 1978. С. 20–23.

Захаров В.А., Боден Ф., Дзюба О.С. и др. Изотопные и палеоэкологические свидетельства высоких температур в кимеридже Приполярного Урала // Геол. и геофиз. 2005. Т. 46. № 1. С. 3–20.

Захаров В.А., Месежников М.С. Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск: Наука, 1974. 216 с.

Косенко И.Н. О позднеюрских и раннемеловых устрицах (Bivalvia, Ostreidae) севера Сибири // Палеонтол. журн. 2014. № 4. С. 41–47.

Опорный разрез верхнеюрских отложений бассейна р. Хеты (Хатангская впадина). Л.: Наука, 1969. С. 207 с.

Опорный разрез неокома севера Сибирской платформы (Енисей-Хатангский прогиб, Анабаро-Хатангская седловина). Геол. описание / Ред. Гольберт А.В. Новосибирск, 1981. Т. 2. 136 с.

Основы палеонтологии. Т. 3. Моллюски – панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 301 с.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд Dysodonta). Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 151 с.

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Происхождение и филогения устриц // Тез. докл. II Всес. симп. по морфологии, системе, филогении и экогенезу двустворчатых моллюсков. Тирасполь: Изд-во ТГПИ, 1978. С. 44–47.

Собецкий В.А. Эволюция представлений о системе и филогении устриц // Тез. докл. II Всес. симп. по морфологии, системе, филогении и экогенезу двустворча-

тых моллюсков. Тирасполь: Изд-во ТГПИ, 1978. С. 49–53.

Урман О.С. Двустворчатые моллюски пограничных юрско-меловых отложений Приполярного Урала // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии / Ред. Барабошкин Е.Ю., Благовещенский И.В. Ульяновск: УлГУ, 2010. С. 323–326.

Чельцова Н.А. Значение микроструктуры раковины меловых устриц для их систематики. М.: Наука, 1969. 83 с.

Arkell W.J. A monograph of British corallian Lamellibranchia. L.: Palaeontogr. Soc., 1929–1937. P. 81–90.

Buvignier A. Statistique géologique, minéralogique, minéralurgique et paléontologique du department de la Meusse. Atlas, 1852. 52 p.

Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C. et al. A synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca) // Paleontol. Contrib. 2011. № 4. P. 1–47.

Machalski M. Oyster life positions and shell beds from the Upper Jurassic of Poland // Acta Palaeontol. Pol. 1998. V. 43. № 4. P. 609–634.

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.

Pugaczewska H. Jurassic Ostreidae of Poland // Acta Palaeontol. Pol. 1971. V. 16. № 3. P. 193–311.

Seilacher A. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers // Palaeontology. 1984. V. 27. P. 207–237.

Seilacher A., Matyja B.A., Wierzbowski A. Oyster beds: morphologic response to changing substrate conditions // Sedimentary and Evolutionary Cycles. Berlin, 1985. P. 421–435.

Smith W. Strata identified by organized fossils. L., 1817. 24 p.

Sowerby J. The mineral conchology of Great Britain. L., 1812–1829. 1818. V. 2. 251 p.; 1821. V. 3. 194 p.

Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt N. Mollusca 6. Bivalvia. V. 3. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1971. 1224 p.

Объяснение к таблице III

Все изображенные экземпляры хранятся в Центральном Сибирском геологическом музее (ИНГГ СО РАН). Линейные размеры всех изображений уменьшены в два раза.

Фиг. 1–8, 11. Deltoideum (Deltoideum) delta (Smith): 1 – экз. № 2068/1, левая створка (морфотип undulating gryphaea-like recliner): 1а – с наружной стороны, 1б – с внутренней стороны; р. Лопсия; верхний кимеридж; 2 – экз. № 2068/2, левая створка (морфотип “Liostrea gibberosa”); р. Толья; верхний кимеридж; 3 – экз. № 2068/3 (морфотип “Liostrea gibberosa”): 3а – со стороны левой створки, 3б – со стороны нижнего края, хорошо виден U-образный изгиб раковины; р. Ятрия; нижний волжский ярус; 4 – экз. № 2048/23 (морфотип gryphaea-like recliner type 1): 4а – со стороны заднего края, 4б – со стороны левой створки, 4в – со стороны правой створки; р. Лопсия; верхний кимеридж; 5 – экз. № 2048/21, правая створка (морфотип flat recliner); р. Лопсия; верхний кимеридж; 6 – экз. № 2068/4, левая створка (морфотип gryphaea-like recliner type 2); р. Толья; верхний кимеридж; 7 – экз. № 2048/22, правая створка (морфотип flat recliner); р. Лопсия; верхний кимеридж; 8 – экз. № 2048/24, правая створка (морфотип flat recliner); р. Лопсия; верхний кимеридж; 11 – экз. № 2048/17 (морфотип mud-sticker), сросток из двух одновременно росших устриц; р. Лопсия; верхний кимеридж.

Фиг. 9, 14, 16. Deltoideum (Boreiodeltoideum) anabarensis (Bodylevsky): 9 – экз. № 2068/5, правая створка (морфотип flat recliner); р. Большая Романиха; валанжин; 14 – экз. № 2068/9, левая створка (морфотип flat recliner): 14а – с наружной стороны, 14б – с внутренней стороны; р. Большая Романиха; валанжин; 16 – экз. № 2068/11, левая створка (морфотип flat recliner): 16а – с наружной стороны, видны приросшие молодые устрицы, 16б – с внутренней стороны; р. Большая Романиха; валанжин.

Фиг. 12, 13, 15. Deltoideum (Boreiodeltoideum) praeanabarensis (Zakharov): 12 – экз. № 2068/7, со стороны левой створки (морфотип gryphaea-like recliner); р. Дябака-Тари; нижний волжский подъярус; 13 – экз. № 2068/8, левая створка (морфотип gryphaea-like recliner): 13а – с наружной стороны, 13б – с внутренней стороны, хорошо видно крыловидное расширение; р. Дябака-Тари; нижний волжский подъярус; 15 – экз. № 2068/10, (морфотип gryphaea-like recliner): 15а – со стороны левой створки, 15б – со стороны правой створки; р. Дябака-Тари; нижний волжский подъярус.

Объяснение к таблице IV

Все изображенные экземпляры современные, происходят с побережья Японского моря на о. Русский, около кампуса ДВФУ.

Фиг. 1–8. Crassostrea gigas (Thunberg) (×1): 1 – экз. № 2068/12, левая створка, приставшая на ранних стадиях развития к раковине двустворчатого моллюска Septifer keenae Nomura: 1а – с внутренней стороны, 1б – с наружной стороны; 2 – экз. № 2068/13, левая створка, приставшая на протяжении всей жизни устрицы к раковине двустворчатого моллюска Mytilus grayanus, с внутренней стороны; 3 – экз. № 2068/14, левая створка со слабо закрученной в спираль макушкой и экзогироидным замком: 3а – с внутренней стороны, 3б – со стороны замка, 3в – с внешней стороны; 4 – экз. № 2068/15, левая створка со слабо закрученной в спираль макушкой и экзогироидным замком: 4а – с внешней стороны, 4б – со стороны замка, 4в – с внутренней стороны; 5 – экз. № 2068/17, левая створка с крыловидными выростами; 6 – экз. № 2068/18, левая створка, морфотип gryphaea-like recliner: 6а – снаружи с заднего края, 6б – с внутренней стороны; 7 – экз. № 2068/19, сросток двух устриц с прикрепленными к ним полихетами Spirorbis: 7а – устрица со слабо выраженным экзогироидным замком и дельтовидной формой раковины, 7б – устрица с треугольным замком и лопатовидной формой раковины; 8 – экз. № 2068/20, устрица, приставшая на ранних стадиях развития к раковине гастроподы: 8а – с наружной стороны, 8б – со стороны замка, 8в – с внутренней стороны.

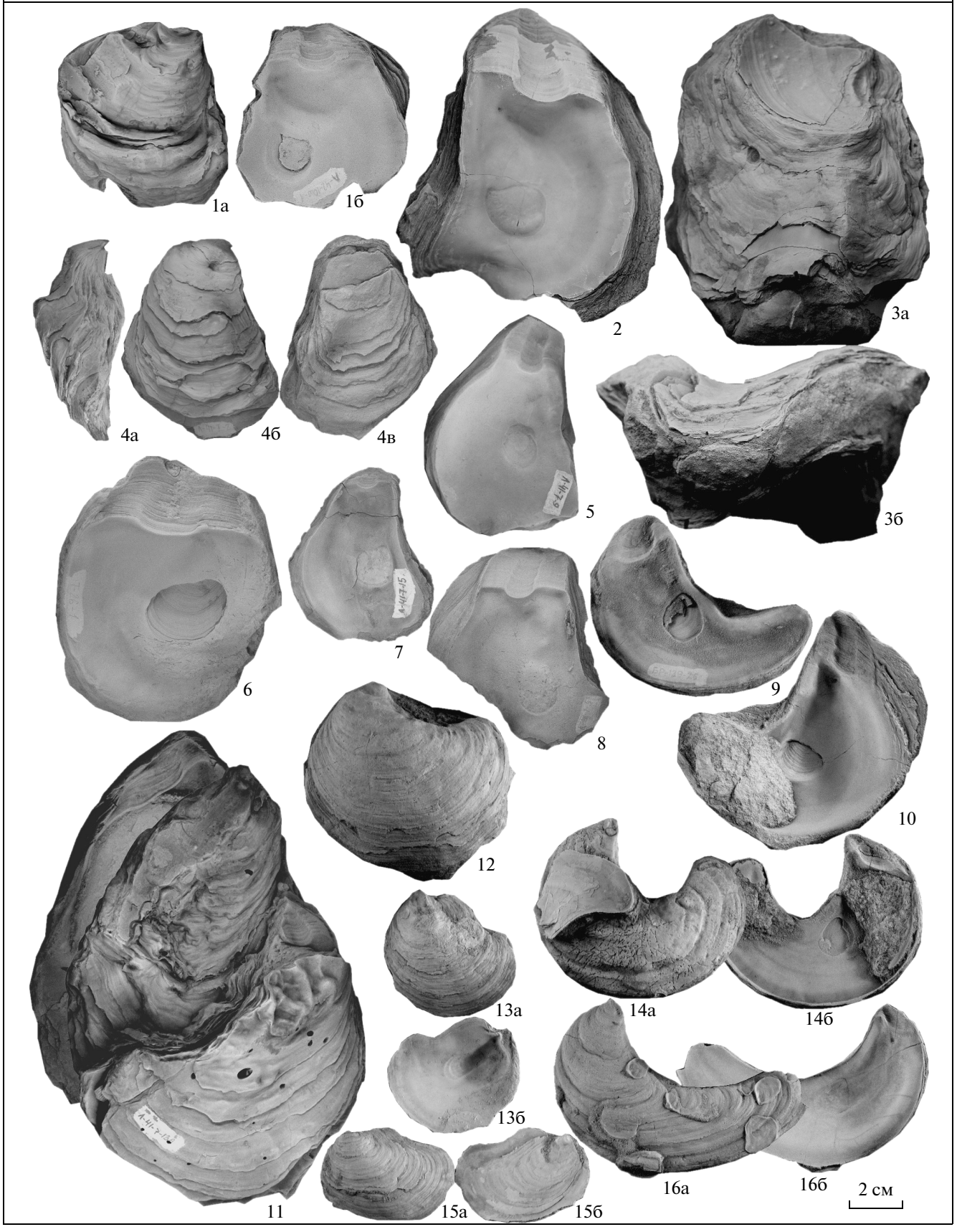
On Late Jurassic–Early Cretaceous Oysters of the Genus *Deltoideum* Rollier (Bivalvia, Ostreoidea) from Siberia

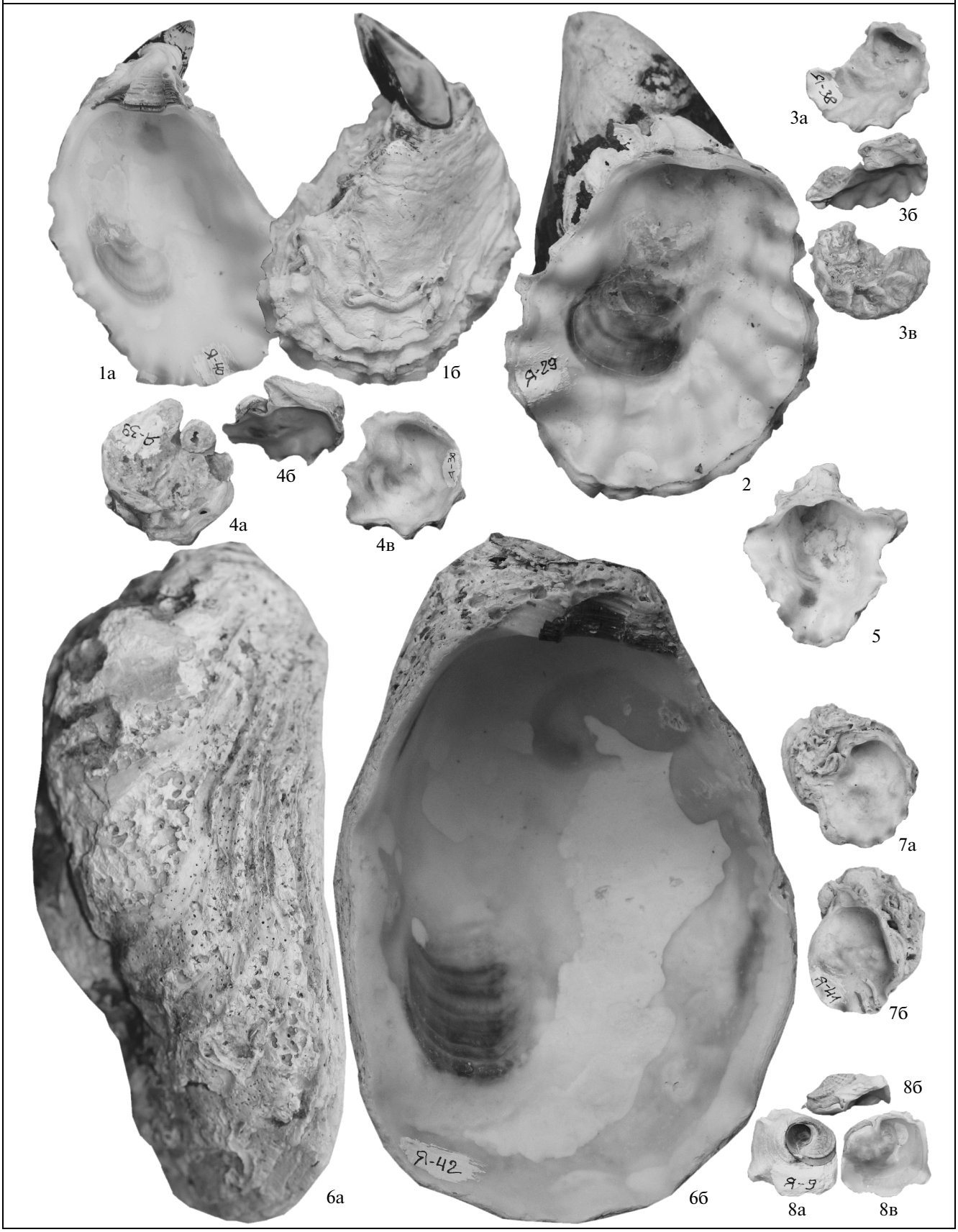
I. N. Kosenko

Morphology, palaeoecology, and phylogeny of oysters of the genus *Deltoideum* Rollier from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous deposits of Siberia are discussed. The diagnosis and composition of the genus are revised. A new endemic subgenus, *Boreiodeltoideum* subgen. nov., of the genus *Deltoideum* is described. This subgenus includes two species, *D.* (*B.*) *praeanabarensis* (Zakharov) and *D.* (*B.*) *anabarensis* (Bodylevsky).

Keywords: Bivalvia, oysters, *Liostrea*, *Deltoideum*, Upper Jurassic, Lower Cretaceous, paleoecology, Siberia

Таблица III


1а
1б
2
3а
4а
4б
4в
5
3б
6
7
8
9
10
11
12
13а
13б
14а
14б
15а
15б
16а
16б
2 см


1а
1б
2
3а
3б
3в
4а
4б
4в
5
6а
6б
7а
7б
8а
8б
8в