

УДК 561.255+551.733.13

АКРИТАРХИ ВЕРХНЕГО ОРДОВИКА СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ ELEKTORISKOS? WILLIEREAE (G. & M. DEFLANDRE, 1965) VANGUESTAINE, 1979 EMEND. NOV.: НОВЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

© 2021 г. Е. Г. Раевская¹*, А. В. Дронов²

¹АО «Геологоразведка», Санкт-Петербург, Россия

²Геологический институт РАН, Москва, Россия

*e-mail: lena.raevskaya@mail.ru

Поступила в редакцию 27.11.2020 г.

После доработки 10.02.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Уточнено морфологическое строение, дополнен диагноз и расширен стратиграфический интервал распространения вида акритарх *Elektoriskos? williereae* (G. & M. Deflandre, 1965) *Vanguestaine, 1979 emend. nov.*, считавшегося ранее силурийским видом-индексом лландовери. Согласно новым данным, из разрезов Восточной Сибири первое появление *E.? williereae* приурочено к верхней части баксанского горизонта вблизи границы сандбийского и катийского ярусов верхнего ордовика. Совместное присутствие *E.? williereae* с представителями родов *Gordonirundum*, *Nirundella*, *Peteinosphaeridium*, *Sacculidium* является отчетливой, хорошо узнаваемой палинологической характеристикой катийских отложений Сибирской платформы и может служить для распознавания, датировки и корреляции вмещающих толщ. Морфологические вариации *E.? williereae* являются устойчивым диагностическим признаком вида, отличающим его от других таксонов. Не исключено, что вид обладал особой чувствительностью к палеообстановкам и, вероятно, высокой способностью к адаптации, которые позволили ему, оставаясь почти неизменным, преодолеть глобальное позднеордовикское похолодание, губительное для многих других групп организмов.

Ключевые слова: акритархи, верхний ордовик, Сибирская платформа, биостратиграфия

DOI: 10.31857/S0869592X21060089

ВВЕДЕНИЕ

Стратиграфическая значимость акритарх, особенно для раннего палеозоя и прежде всего для ордовика — периода максимального разнообразия и численности этих микрофоссилий во всех осадочных бассейнах мира, не вызывает сомнений. Накопленный за более чем полувековую историю изучения группы опыт показал, что акритархи вполне могут заменить там, где нет других данных, ортостратиграфические группы ордовика — граптолиты, конодонты, хитинозои — или составить им адекватное партнерство (Раевская, 2000, 2007, 2016; Raevskaya, Hints, 2019).

Рассматриваемая как *Encertae sedis* группа акритарх объединяет разнообразные остатки преимущественно растительной природы, близкие к фотосинтезирующему эукариотному планктону (репродуктивные цисты или зрелые формы различных ископаемых одноклеточных водорослей) и составлявшие основу древних морских микрофитопланктонных сообществ (Downie et al., 1963;

Downie, 1967). Поскольку группа создана искусственно, вид у акритарх определен как совокупность одноклеточных оболочек с установленным набором общих морфологических признаков, а род — как искусственная категория, объединяющая виды со сходными внешними характеристиками (Downie et al., 1963). Такая классификация, основанная исключительно на морфологическом строении микрофоссилий, безусловно, субъективна. Критерии выделения вида и рода неоднозначны и тракуются разными авторами по-разному. На первых этапах изучения акритарх и по мере совершенствования приборной базы практически каждый выявленный морфотип становился новым видом. Новые таксоны описывали часто даже на незначительном материале (вплоть до единичных экземпляров) без анализа изменчивости и учета возможных палеоэкологических адаптаций. В результате многие известные ныне виды, относимые к разным родам, при более внимательном изучении обнаруживают общность морфологического строения, а формы, кажущие-

ся на первый взгляд сходными, в сущности, относятся к разным таксонам. Несовершенство классификации акритарх, происходящее из самой природы этой группы, является постоянным предметом многолетних дискуссий (Servais, 1995; Servais et al., 2007, 2008; Fatka, Brocke, 2008; Li et al., 2014 и мн. др.).

Ввиду необходимости более четкого понимания строения и изменчивости ключевых, в том числе ордовикских, таксонов, уточнения их стратиграфических диапазонов и ареалов распространения все чаще стали выходить в свет публикации, посвященные ревизии наиболее характерных родов (Playford et al., 1995; Ribecai, Tongiorgi, 1999; Ribecai et al., 2002; Servais et al., 2007, 2008; Yan et al., 2010, 2017; Li et al., 2014; Wang et al., 2015, 2017; Navidi-Izad et al., 2020; Kroeck et al., 2020 и др.). И если в прежние времена преобладала тенденция описания в качестве самостоятельных видов или подвидов как можно больше разных морфотипов акритарх, то детальные таксономические ревизии последних лет приводили к сокращению числа видов в составе родов (или самих родов) в результате анализа очевидных трендов морфологической изменчивости.

Рассматриваемый в данной статье таксон *Elektoriskos williereae* (G. & M. Deflandre, 1965) Vanguetaine, 1979 (в настоящей работе *Elektoriskos? williereae*) имеет длительную историю, сопоставимую с историей изучения самой группы. За это время он перенес несколько ревизий и был предложен как один из маркеров нижней границы силурийской системы, поскольку его первое появление в ряде удаленных друг от друга регионов (Бельгия, Англия, Канада, США и др.) приурочено к самой нижней части рудданского яруса лландовери (Martin, 1989a, 1989b). Теперь, спустя более трех десятилетий, интерес к этому виду снова возник из-за обнаружения многочисленных отложений подобного строения в более древних отложениях – в верхнем ордовике Сибирской платформы (Raevskaya, Dronov, 2014, 2015; Раевская, 2017). Причем в силу частой встречаемости и ярко выраженной морфологии *E.? williereae* претендует на ключевое место в микрофитологической характеристике верхнеордовикских отложений Сибири и должен быть использован в био-стратиграфическом аспекте. С целью выявления его морфологических особенностей и выяснения диапазона распространения была предпринята данная работа.

СТРАТИГРАФИЯ

Исследуемые верхнеордовикские отложения представлены карбонатными и карбонатно-терригенными толщами, сформировавшимися в относительно мелководных частях юго-запада и северо-востока Тунгусского осадочного бассейна – самого

крупного в ордовике на Сибирской платформе (рис. 1). В целом толщи сложены чередованием биокластических толсто- и тонкоплитчатых преимущественно серых, зеленовато-серых глинистых известняков и аргиллитов с прослоями алевролитов и песчаников. Стратиграфия этих отложений детально разработана (Тесаков и др., 2003; Каныгин и др., 2007, 2017). Однако хорошо распознаваемые и коррелируемые в пределах Сибирской платформы региональные стратиграфические подразделения и их границы трудно сопоставимы с принятой Общей (Постановления..., 2012) и обновленной Международной (Goldman et al., 2020) стратиграфическими шкалами (ОСШ и МСШ соответственно). Проблема заключается в эндемичности сибирской фауны, этапы развития которой лежат в основе всех установленных горизонтов. Географическое положение Сибирского палеоконтинента в экваториальных широтах на протяжении всего ордовика вдали от других материков (Torsvik, Cocks, 2013) обусловило изоляцию сибирских эпиконтинентальных морей и специфику видового разнообразия не только бентосных (трилобиты, брахиоподы, гастроподы, моноплакофоры, мшанки), но и некоторых планктонных (остракоды, частично конодонты и др.) групп организмов. Благодаря находкам граптолитов в глубоководных фациях обрамляющих территорий (Таймыр, Верхоянье, Чукотка, Алтай и Саяны), опосредованно обосновано положение возрастных аналогов горизонтов ордовика Сибирской платформы относительно международного стандарта на нескольких стратиграфических уровнях. В работе С.М. Бергстрема и соавторов приведена предполагаемая корреляция сибирских горизонтов с подразделениями Международной стратиграфической шкалы ордовика (Bregström et al., 2009). Уточняющие данные приведены в обзорной статье по пелагическим группам фауны (граптолиты, конодонты, хитинозои) Сибири (Сенников и др., 2015).

Нижняя граница верхнего отдела ордовика ОСШ и МСШ, совпадающая с подошвой сандбийского яруса, принята по появлению вида-индекса граптолитов *N. gracilis* (Постановления..., 2012; Goldman et al., 2020). На Сибирской платформе она распознается по сопоставлению фаунистических комплексов (брахиоподы, остракоды) с таковыми Верхояно-Чукотской области, где они ассоциируют с граптолитами зоны *N. gracilis* (Орадовская, 1988). Граница между сандбийским и следующим катийским ярусами верхнего ордовика Сибирской платформы не имеет надежных критериев корреляции с ОСШ и МСШ и сопоставляется приблизительно. Привлекаемые методы изотопного датирования отложений дают пока скромные, но важные дополнительные сведения. Полученные данные $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ датирования цирконов из пеплового (бентонитового) прослоя верхней части верхнеордовикской мангазейской

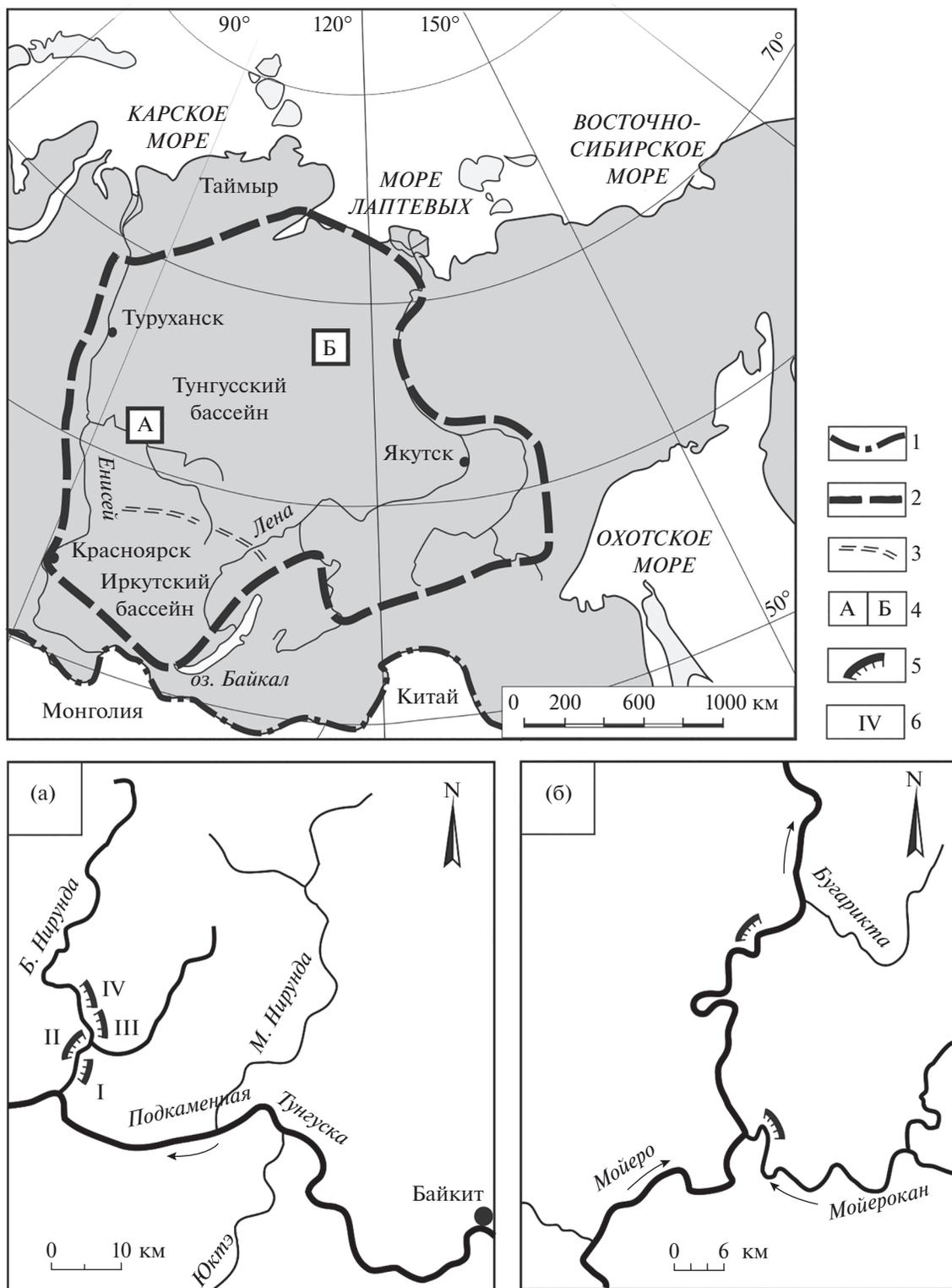


Рис. 1. Схема расположения изученных разрезов верхнего ордовика.
 1 – границы Российской Федерации; 2 – границы Сибирской платформы; 3 – условные границы Тунгусского и Иркутского осадочных бассейнов; 4 – местоположение изученных разрезов (А – р. Большая Нирунда, 67°59'27.53" с.ш., 95°15'44.01" в.д.; Б – р. Мойеро, 67°28'41" с.ш., 107°06'06" в.д., и р. Мойерокан, 67°22'10" с.ш., 104°05'21" в.д.); 5 – обнажения опробованных разрезов верхнего ордовика; 6 – номер обнажения на р. Б. Нирунда.

свиты (в 5 м ниже ее кровли), обнажающейся в среднем течении р. Подкаменная Тунгуска (близ устья правого притока р. Столбовая), позволили установить возраст пород 450.58 ± 0.27 млн лет (Huff et al., 2014). Учитывая принятые датировки хроностратиграфических подразделений в обновленной версии МСШ (Goldman et al., 2020), граница сандбийского и катийского ярусов имеет возраст 453 млн лет, что дает основание считать верхнюю часть мангазейской свиты (как минимум верхние 5 метров ее толщи) относящейся к катийскому ярусу. О присутствии отложений хирнантского (последнего) яруса верхнего отдела ордовика на Сибирской платформе надежных свидетельств пока нет. Хотя, по мнению некоторых специалистов (Сенников и др., 2015), в пользу отнесения терминальной части ордовикского разреза (бурская свита) к низам хирнантского яруса могут свидетельствовать находки граптолитов *Dicellograptus*, *Orthograptus* (s.l.), *Glyptohraptus* (s.l.). Граница ордовика и силура маркируется региональным перерывом разной амплитуды (Каныгин и др., 2007, 2017).

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

В статье приводятся результаты изучения образцов пород из естественных обнажений в бассейнах рек Большая Нирунда (правый приток р. Подкаменная Тунгуска, в 60 км ниже по течению от пос. Байкит), Мойеро (правый приток р. Котуй) и Мойерокан (правый приток р. Мойеро) (рис. 1а, 1б). Обзор литологического строения, стратиграфии и современных представлений об условиях формирования рассматриваемых отложений приведен в работах (Каныгин и др., 2007; Дронов, 2013, 2017; Покровский и др., 2018). Характеристика таксономического разнообразия сопутствующего комплекса акритарх по разрезу Большая Нирунда (рис. 1а) приводится в работах (Raevskaya, Dronov, 2014; Raevskaya et al., 2016; Raevskaya, Servais, 2017), а по разрезам Мойеро и Мойерокан (рис. 1б) – в работах (Raevskaya, Dronov, 2015; Раевская, 2017).

В серии обнажений верхнего ордовика по р. Большая Нирунда, сложенных последовательностью мангазейской, долборской, нирундинской и бурской свит, отвечающих соответственно баксанскому, долборскому, нирундинскому и бурскому горизонтам (Каныгин и др., 2007, 2017) общей мощностью порядка 100 м, были изучены 78 образцов, из которых в 35 был встречен *E. williereae* (рис. 2).

В джеромской свите, развитой в бассейне р. Мойеро (с ее притоком р. Мойерокан), из составной 60-метровой толщи разреза было изучено 65 образцов (рис. 2). *E. williereae* определен в 26 образцах из интервала, соответствующего верх-

ней части баксанского горизонта и долборскому горизонту (Raevskaya, Dronov, 2015; Dronov, 2017).

Мацерация палинологических образцов выполнялась по методике обработки карбонатно-терригенных пород (Раевская, Шурекова, 2011) с применением соляной и плавиковой кислот для устранения карбонатной и силикатной составляющих соответственно, с последующей отмывкой нерастворимого органического остатка в дистиллированной воде через синтетическое сито с размером ячейки 15 мкм. Выделенные палиноморфы имеют хорошую и удовлетворительную сохранность. Описанный в статье палинологический материал хранится в отделе стратиграфии АО “Геологоразведка”, Санкт-Петербург, коллекции № СП2009-БН и № СП2013-ММ.

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Рассматриваемый таксон, описанный первоначально из нижнесилурийских отложений Бельгии (массив Брабант) под именем *Baltisphaeridium* aff. *polytrichum* (Valensi, 1947) Stockmans et Williere, 1963, впоследствии был обнаружен в разных интервалах силура в Шропшире (Lister, 1970; Dorning, 1981) и Уэльсе (Hill, 1974; Hill, Dorning, 1984) Великобритании, в Испании (Cramer, Diez, 1968; Cramer, 1970), в Ливии и Саудовской Аравии (Cramer, 1970; Eisenack et al., 1976), в штатах Онтарио, Нью-Йорк (Cramer, 1970; Loeblich, 1970; Miller, Eames, 1982), Пенсильвания, Кентукки (Cramer, 1970) США, в провинции Квебек Канады (Martin, 1989а), в Норвегии (Smelror, 1987) и в Восточной Сибири (Шешегова, 1984). Но в силу слабо разработанной таксономии акритарх авторы по-разному определяли его родовую принадлежность и присваивали различные названия: *Baltisphaeridium* aff. *polytrichum* (Stockmans, Williere, 1963; Martin, 1966), *Baltisphaeridium chiggerum* (Cramer, 1969), *Filisphaeridium williereae* (Deflandre, Deflandre-Rigaud, 1965; Lister 1970), *Micrhyctridium williereae* (Deflandre, Deflandre-Rigaud, 1965; Martin, 1966), *Comasphaeridium williereae* (Cramer, 1970; Eisenack et al., 1976; Шешегова, 1984), *Elektoriskos pogonius* (Eisenack et al., 1976), *Elektoriskos williereae* (Vanguetaine, 1979; Martin, 1989b), *Baltisphaeridium lamellum* (Шешегова, 1984).

История авторства, типизации, номенклатуры и признанной на конец XX столетия синонимии *E. williereae* кратко отражена в фундаментальной работе (Fensome et al., 1990). Бельгийский палинолог Ф. Мартин (Martin, 1989b) провела ревизию типового материала из лландоверийских отложений Бельгии с применением сканирующей электронной микроскопии для уточнения морфологического строения вида. На основе изучения трехсот экземпляров оболочек она подтвердила отнесение этого вида к роду *Elektoriskos* Loeblich, 1970 и расширила его диагноз. Согласно автору

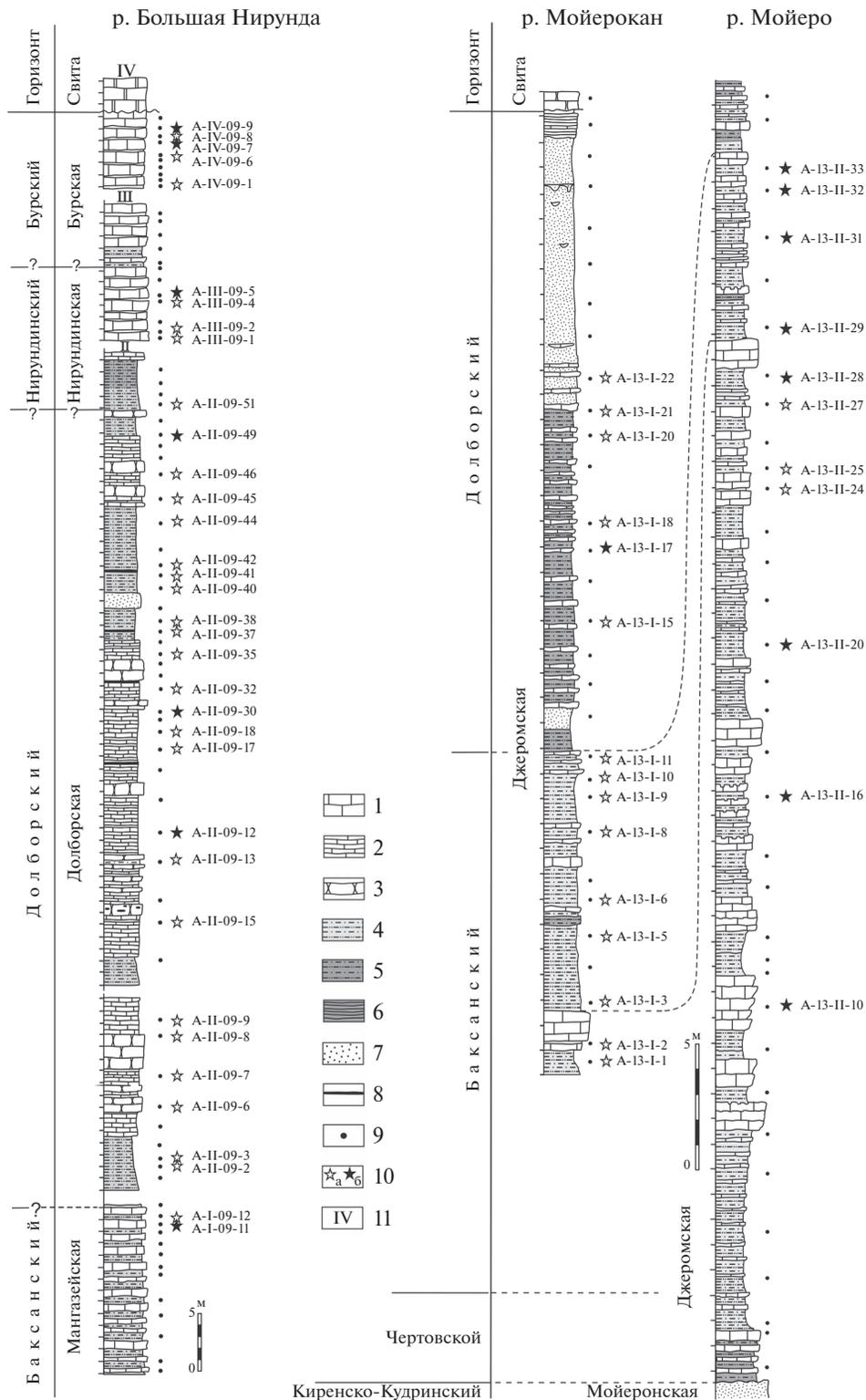


Рис. 2. Строение разрезов верхнего ордовика в обнажениях рек Большая Нирунда, Мойеро и Мойерокан и уровни находок *Elektoriskos? williereae*.

1 – толстоплитчатый светло-серый биокластический известняк (пакстоун); 2 – тонкоплитчатый темно-серый биокластический известняк (вакстоун); 3 – темно-серый массивный известняк (вакстоун) с линзами черных кремней; 4 – зеленовато-серый алевролит; 5 – бурый алевролит; 6 – аргиллит; 7 – желтовато-серый песчаник мелкозернистый, кварцевый; 8 – пепловый прослой (бентонит); 9 – изученные образцы; 10 – образцы, в которых присутствует *Elektoriskos? williereae* (G. & M. Deflandre) Vanguetstaine, 1974 emend. nov. (a – в количестве от 1 до 10 экземпляров, б – в количестве более 10 экземпляров); 11 – номер обнажения на р. Б. Нирунда.

ревизии, к виду *E. williereae* должны относиться сферические, тонко- и гладкостенные, по-видимому, однослойные оболочки с четко дифференцированными многочисленными (около 100 и более) гомоморфными, гладкими, нитевидными, извилистыми, ломкими выростами практически одинаковой толщины по всей своей длине, которая превышает диаметр центрального тела по меньшей мере в полтора раза. Выросты, очевидно, цельные (без полости), не сообщающиеся с внутренней полостью оболочки (Martin, 1989b, p. 7). Ф. Мартин не включила в синонимику формы, описанные М. Вангустэном (Vanguetaine, 1979) из переотложенного комплекса акритарх в нижнедевонской толще Динанского синклинория Бельгии, ввиду “конического строения их выростов” и не подтвердила по своим наблюдениям присутствие эндо- и эктодермы в строении оболочки *E. williereae*, о котором упоминал Ф. Крамер (Cramer, 1970). Также не были включены в состав *E. williereae* сибирские формы *Comasphaeridium williereae* и *Baltisphaeridium lamellum*, описанные Л.И. Шешеговой (1984) из разрезов верхнего лландовери–венлока бассейнов рек Мойеро и Курейка Сибирской платформы, поскольку приведенные в ее монографии изображения невысокого, по мнению Ф. Мартин, качества не позволили последней провести адекватное сравнение (Martin, 1989b). Относительно стратиграфического распространения вида *E. williereae* (в понимании Ф. Мартин) был сделан вывод о его приуроченности к лландоверийским отложениям. Причем первое появление этого таксона фиксировалось незначительно выше нижней границы рудданского яруса на уровне, сопоставляемом с основанием граптолитовой зоны *Atavograptus atavus* (= *Orthograptus vesiculosus*), а постепенное исчезновение отмечалось в конце теличского яруса в пределах зоны *Monograptus crispus* (Martin, 1989b). Таким образом, *E. williereae* был представлен, по сути, как вид-индекс лландовери.

Полученный новый материал из верхнего ордовика Сибири потребовал очередного пересмот-

ра морфологических и стратиграфических характеристик данного вида. Собранные за последние годы представительные палинологические коллекции включают большое число акритарх, которые по строению чрезвычайно близки к *E. williereae*. Однако обнаруженные морфологические особенности этих оболочек, с одной стороны, выходят за рамки диагнозов данного вида и рода, с другой — не являются достаточным основанием для выделения нового таксона или перевода в другой род, во всяком случае, на данном этапе исследований. Поэтому вид описывается пока в составе рода *Elektoriskos* со знаком вопроса и может быть в дальнейшем снова пересмотрен.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ INCERTAE SEDIS

Г Р У П П А ACRITARCHA EVITT, 1963

Род *Elektoriskos* Loeblich, 1970

Типовой вид — *E. aurora* Loeblich, 1970.

Elektoriskos? williereae (G. & M. Deflandre, 1965) Vanguetaine, 1979 emend. nov.

Табл. I, фиг. 1–13

Baltisphaeridium aff. *polytrichum* (Valensi): Stockmans, Williere, 1963, v. 71, p. 460, pl. 3, figs. 24, 25; text-fig. 16; Martin, 1966, p. 357, text-fig. 3.

Micrhystridium williereae G. & M. Deflandre: Deflandre, Deflandre-Rigaud, 1965, fiche № 2437.

Baltisphaeridium chiggerum Cramer, 1968: Cramer, 1969, pl. 70, fig. 18.

Elektoriskos pogonius Loeblich sp. nov.: Loeblich, 1970, p. 718, fig. 13A.

Comasphaeridium williereae (G. & M. Deflandre, 1965) Cramer (New combination): Cramer, 1970 p. 121; Шешегова, 1984, с. 31, табл. II, фиг. 11–13.

Elektoriskos williereae (G. & M. Deflandre) Vanguetaine comb. nov.: Vanguetaine, 1979, p. 247, pl. 1, figs. 13, 14; Martin, 1989b, p. 5, pl. 1, figs. 1–16.

Baltisphaeridium lamellum Sheshhegova sp. nov.: Шешегова, 1984, с. 31, табл. I, фиг. 11–13.

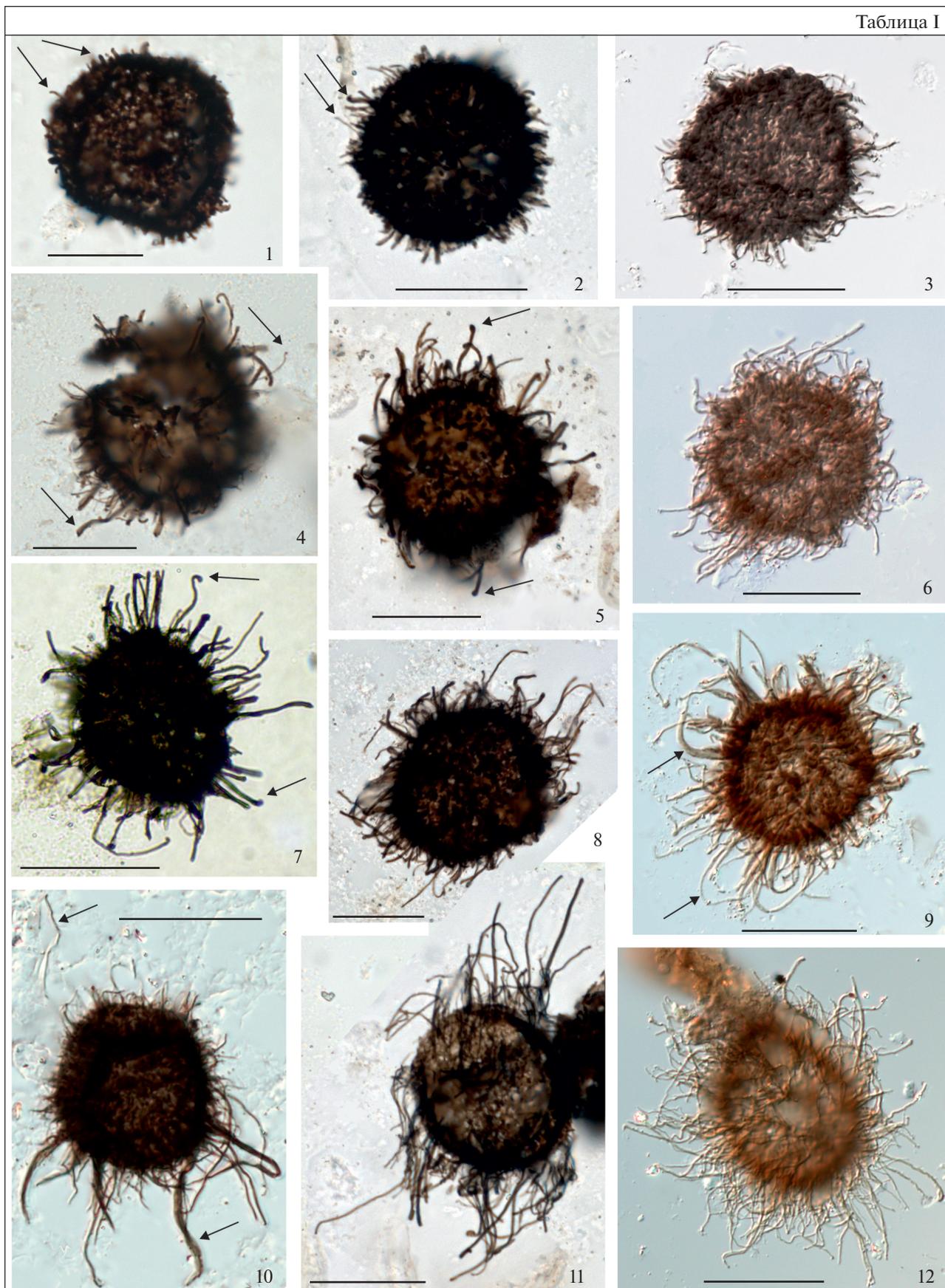
Gorgonisphaeridium sp. 1: Raevskaya, Dronov, 2014, p. 303, fig. 2F.

?*Gorgonisphaeridium* sp. A: Раевская, 2017, с. 278, рисунок, фиг. 3.

Таблица I. *Elektoriskos? williereae* (G. & M. Deflandre) Vanguetaine, 1974 emend. nov. Размер линейки 20 мкм. Изображения фиг. 3, 6, 9, 12 с дифференциально интерференционным контрастом (DIC).

1 — обр. № А-13-II-10, EF: R41, экземпляр с преимущественно короткими выростами, стрелки указывают на различную толщину выростов с закругленными вершинами; р. Мойеро, джеромская свита, верхняя часть баксанского горизонта; 2 — обр. № А-II-09-13, EF: S20, стрелки указывают на различную толщину выростов; р. Б. Нирунда, долборская свита, долборский горизонт; 3 — обр. № А-13-II-10, EF: K26/1; р. Мойеро, джеромская свита, верхняя часть баксанского горизонта; 4 — обр. № А-II-09-12, EF: C28/3, стрелки указывают на различную толщину выростов; р. Б. Нирунда, долборская свита, долборский горизонт; 5 — обр. № А-II-09-12, EF: M32/4, стрелки указывают на булавовидные расширения вершин выростов; р. Б. Нирунда, долборская свита, долборский горизонт; 6 — обр. № А-13-II-10, EF: M39, р. Мойеро, джеромская свита, верхняя часть баксанского горизонта; 7 — обр. № А-I-09-11/1, EF: Q41/4, стрелки указывают на булавовидные расширения верхушек выростов; р. Б. Нирунда, верхняя часть мангазейской свиты, верхняя часть баксанского горизонта; 8 — обр. № А-II-09-13, EF: F21; р. Б. Нирунда, долборская свита, долборский горизонт; 9 — обр. № А-13-II-10, EF: N24/1,3, стрелки указывают на различную толщину выростов; р. Мойеро, джеромская свита, верхняя часть баксанского горизонта; 10 — обр. № А-13-I-15, EF: U33/1, стрелки указывают на различную толщину выростов; р. Мойерокан, джеромская свита, долборский горизонт; 11 — обр. № А-II-09-12, EF: Q18/2, экземпляр с выростами, превосходящими диаметр центрального тела; р. Б. Нирунда, долборская свита, долборский горизонт; 12 — обр. № А-13-I-6, EF: M,N29/4,2; р. Мойерокан, джеромская свита, верхняя часть баксанского горизонта.

Таблица I



Д и а г н о з (расширенный). Оболочка, очевидно, однослойная, центральное тело сферическое, густо покрыто отчетливо дифференцированными разновеликими извилистыми простыми выростами, выполненными тем же материалом, что и стенка центрального тела. У одного и того же экземпляра могут присутствовать два типа выростов: как сравнительно толстые вермишелеподобные выросты, так и тонкие волосовидные. Причем и те, и другие однотипны по своему строению: имеют практически неизменную толщину от основания к вершине, проксимальный контакт угловой, дистальный конец сглаженный, вершина выростов либо закруглена, либо незначительно раздута до слегка булавовидной формы. Длина выростов существенно варьирует: присутствуют как короткие, так и вдвое-втрое превосходящие их в длину выросты у одного и того же экземпляра. Варьирует и среднее значение длины выростов у разных оболочек: от 1/10–1/15 диаметра центрального тела до соразмерной с ним длины. Самые длинные выросты могут превышать диаметр центрального тела более чем в 1.5 раза, но среднее значение не выходит за величину диаметра. Выросты лишены внутренней полости и не сообщаются с полостью центрального тела. Поверхность и выростов, и центрального тела гладкая. Тип раскрытия оболочки не установлен.

D i a g n o s i s (emended). Vesicle apparently single-layered, spherical central body densely ornamented by distinctly differentiated flexuous simple processes of different length made of the same material as central body wall. One specimen can possess two types of processes (concerning thickness) such as spaghetti-like and hair-like ones. Both are of similar structure having constant thickness from base to top with angular proximal contact and rounded tip which can also be either slightly inflated or club-shaped. Processes length varies from rather short to two-three times longer at the same specimen. The average processes length of different specimens is also variable: from 1/10–1/15 of the central body diameter to more or less equal to it. The most long processes may exceed central body diameter about 1.5 time, but average processes length never goes beyond the diameter size. Processes are solid and do not communicate with cavity of central body. Surface of processes and central body is psilate. Type of vesicle excystment is unknown.

О п и с а н и е. Оболочки, очевидно, однослойные, толстостенные, слабо прозрачные. Центральное тело сферическое, густо покрыто отчетливо дифференцированными извилистыми выростами разной длины, выполненными тем же материалом, что и стенка центрального тела. Строение выростов условно цилиндрическое, т.е. толщина практически неизменна по всей длине. Вершины простые, скругленные, иногда незначительно раздутые до булавовидных (табл. I, фиг. 5, 7). Контакт выростов с центральным телом угловой.

У одного и того же экземпляра могут быть развиты выросты двух типов по толщине. Наиболее многочисленные из них напоминают длинную вермишель или спагетти (0.5–0.75 мкм в диаметре), другие, присутствующие в подчиненном количестве, — тонкие, волосовидные, до 0.25 мкм в диаметре (табл. I, фиг. 2, 4, 9, 10 и др.). Длина выростов варьирует как у одного и того же, так и у разных экземпляров (рис. 3а–3е), т.е. встречаются оболочки с разным средним значением длины выростов от условно коротких, составляющих примерно 1/10 диаметра центрального тела и меньше (табл. I, фиг. 1, 2, рис. 3а), до длинных, соразмерных диаметру или превосходящих его (табл. I, фиг. 9–11, рис. 3е). Все выросты цельные, не имеющие внутреннюю полость и не сообщающиеся с полостью центрального тела. Поверхность как выростов, так и центрального тела гладкая. Тип раскрытия оболочки не установлен.

Р а з м е р ы (в мкм): диаметр центрального тела 18–40 (в среднем 29), среднее значение длины выростов 2–18. Ширина 0.2–0.75. Измерены 97 экземпляров (рис. 3ж).

И з м е н ч и в о с т ь таксона проявляется в вариативности размеров выростов. Принимая во внимание хрупкость выростов и учитывая, что часть из них, безусловно, сломана, следует, однако, констатировать, что выросты, имеющие закругленные и булавовидные вершины, скорее всего, соответствуют своим подлинным размерам, которые могут различаться вдвое, трое и более раз у одного экземпляра. Кроме того, в изученной популяции присутствуют оболочки с разным средним значением длины выростов. У одних средний размер выростов не превышает 1/10–1/15 диаметра центрального тела (табл. I, фиг. 1, 2), у других — соразмерен ему, тогда как отдельные выросты могут в длину превышать величину диаметра центрального тела более чем в 1.5 раза (табл. I, фиг. 9–11). Но разделить популяцию на морфологически выделенные группы, которые можно было бы трактовать как самостоятельные морфотипы (виды/подвиды), не представляется возможным, поскольку встречаются все промежуточные формы, слагающие непрерывный ряд (рис. 3ж). Причем экземпляры со средними значениями всех измеряемых параметров преобладают. Количество выростов у разных оболочек колеблется незначительно и составляет около 80–100 на видимой поверхности, иногда до 130. Вероятнее всего, степень выраженности орнамента оболочки, проявленная в величине (развитости) выростов, связана либо со степенью зрелости организма, либо с его экологической чувствительностью. Факт разной степени сохранности, т.е. механического повреждения выростов, также учитывается, но рассматривается в последнюю очередь (см. Замечания).

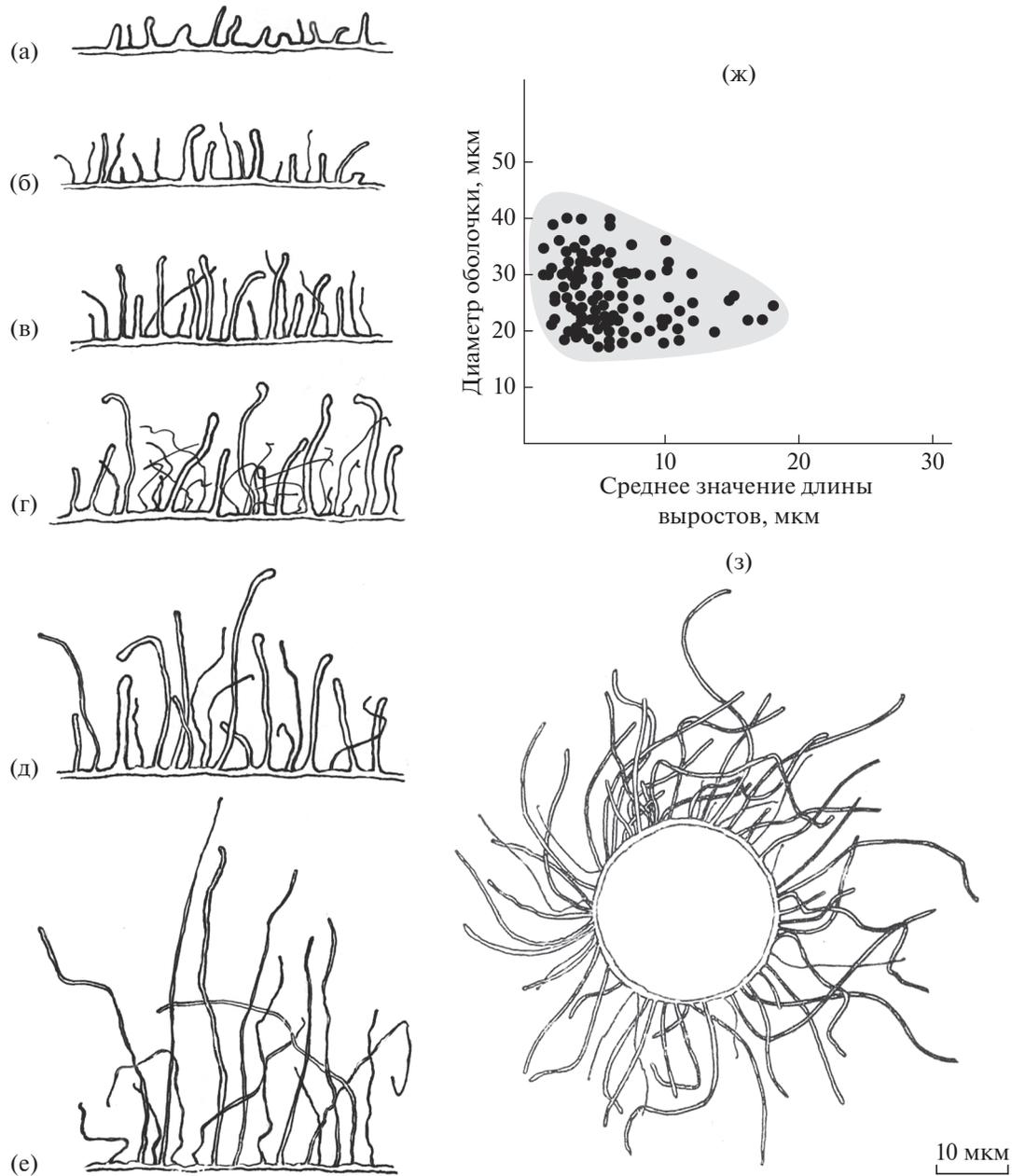


Рис. 3. Морфологическое строение *Elektoriskos? williereae* (G. & M. Deflandre) Vanguetaine, 1974 emend. nov. (a–e) – схематическое строение выростов, непрерывный ряд вариаций длины и ширины выростов, (ж) – облако распределения оцениваемых параметров (диаметр оболочки, среднее значение длины выростов), (з) – общий план строения оболочки (по Sgamer, 1970, с изменениями). Длина масштабной линейки 10 мкм.

С р а в н е н и е. От других видов рода отличается разновеликими выростами с закругленной вершиной.

Сравнение с видами *Baltisphaeridium lamellum* и *Comasphaeridium williereae*, описанными Л.И. Шешеговой из силурийских отложений Сибирской платформы (Шешегова, 1984), практически не обнаруживает различий. Исключение этих форм из синонимии *E.? williereae* ввиду трудностей

сопоставления (Martin, 1989b), по нашему мнению, лишено оснований, поскольку формы “плохой сохранности” сопровождаются описаниями, которые практически идентичны между собой и не противоречат диагнозу *E.? williereae*. Согласно Л.И. Шешеговой (1984, с. 31), *Comasphaeridium williereae* из агидыйской и хакомской свит верхнего лландовери–венлока разреза р. Мойеро представлен мелкими сферическими телами, покры-

тыми многочисленными недлинными прямыми и изогнутыми тонкими выростами разной длины, которые характеризуются параллельными краями на всем протяжении и широкозакругленной верхушкой. Сопутствующий таксон *Baltisphaeridium lamellum*, выделенный Л.И. Шешеговой в качестве нового вида из хакомской свиты разреза р. Мойеро и встреченный также в тукальской свите разреза р. Курейка, описан как “сферическое тело, густо покрытое выростами с параллельными краями почти на всем протяжении, закругленными у верхушки, многие из выростов более или менее искривлены, длина выростов различная” (Шешегова, 1984, с. 26). И тот, и другой таксоны рассматриваются здесь как морфотипы одного ряда изменчивости *E. williereae*.

З а м е ч а н и я. Ф. Мартин в своей ревизии *E. williereae* указала при описании таксона, что выросты часто сломаны (Martin, 1989b). Данное убеждение, видимо, явилось помехой для дальнейшей оценки изменчивости. Вместе с тем на приведенных в ее работе фотоизображениях, сделанных с помощью светового и сканирующего микроскопов, видны как действительно сломанные выросты, так и выросты с закругленными и незначительно раздутыми вершинами, причем последние наблюдаются как у длинных, превосходящих диаметр центрального тела, так и у коротких, не превышающих его величину выростов (Martin, 1989b, p. 12, pl. 1, figs. 3, 7, 13). Также на фотографиях приведенных экземпляров видны выросты двух типов: условно толстые вермишелеподобные (основное количество) и тонкие волосовидные (редкие) (Martin, 1989b, p. 12, pl. 1, figs. 3, 12, 14). Но в расширенном Ф. Мартин диагнозе вида эти морфологические черты не отмечены. Кроме того, в фототаблице, сопровождающей описание *E. williereae*, приведен экземпляр с выростами, длина которых составляет в среднем не больше половины диаметра оболочки (Martin, 1989b, p. 12, pl. 1, fig. 1). Трудно предположить, что все выросты этого экземпляра поломались примерно по одной длине. Кроме того, учитывая, что в распоряжении Ф. Мартин находилась весьма представительная коллекция типового материала, из которой по меньшей мере 300 экземпляров *E. williereae* были изучены, было бы противоестественным, что среди них не нашелся ни один сохранившийся целиком, т.е., согласно диагнозу, с выростами, превосходящими в длину диаметр центрального тела в 1.5 раза.

Также трудно объяснить избирательную ломкость выростов конкретно этого таксона. Степень сохранности всего палинологического материала из изученных разрезов рек Большая Нирунда, Мойеро и Мойерокан примерно одинакова. В палиноспектрах образцов присутствуют и другие акантоморфные акритархи с достаточно длинными выростами (Raevskaya, Dronov, 2014, 2015), часть из

которых, конечно, повреждена. Но сравнение не оставляет сомнений, что разная длина выростов *E. williereae* в изученном нами материале имеет совершенно иную (не механическую или не только механическую) природу.

Таким образом, следуя сделанным наблюдениям, такие морфологические черты, как разная длина извилистых выростов и наличие среди них двух типов (по толщине) — вермишелеподобных и волосовидных, рассматриваются здесь как устойчивые диагностические признаки таксона *E. williereae*. Его родовая принадлежность остается пока под вопросом.

Среди родов акритарх с выростами, лишенными внутренней полости, наиболее близки к *Elektriskos* по морфологии *Comasphaeridium* Staplin et al., 1965, *Gorogonisphaeridium* Staplin et al., 1965 и *Filisphaeridium* Staplin et al., 1965. Все названные роды имеют сходные характеристики строения оболочек: сферическое центральное тело покрыто многочисленными выростами, выполненными тем же материалом, что его стенка. *Comasphaeridium* несет наиболее плотно расположенные волосовидные выросты, которые под оптическим микроскопом выглядят иногда сплошным полотном или широкой бахромой, обрамляющей центральное тело. *Gorogonisphaeridium* отличается более редкой расстановкой более толстых выростов, имеющих тупую вершину. Выросты *Filisphaeridium*, также имеющие цилиндрическую форму, характеризуются дистальной дифференциацией в виде расширения или даже разветвления макушки. Диагноз *Elektriskos* определен кратко: “округлое центральное тело с очевидно однослойной стенкой, гладкой, шагренево-гранулированной, с многочисленными тонкими, гибкими, но твердыми выростами, не сообщающимися с полостью оболочки” (Loeblich, 1970, p. 717). При этом типовой вид *E. aurora* несет однотипные тонкие выросты с острыми вершинами (Loeblich, 1970, p. 760, figs. 12A–12D). В сущности, *E. williereae* по своим морфологическим характеристикам может быть отнесен к любому из рассмотренных родов, если не считать родовым признаком и поводом к выделению отдельного нового рода разновеликое по длине, ширине и булавовидным окончаниям строение выростов. Для снятия возникшего вопроса необходима ревизия всех указанных родов и их видовых составов. Но для этого необходимо отдельное исследование, не предусмотренное задачами данной статьи, которое может быть реализовано в будущем.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Джеромская свита разрезов рр. Мойеро и Мойерокан; верхняя часть мангазейской свиты, долборская, нирундинская и бурская свиты разреза р. Большая Нирунда; верхняя часть баксанского горизонта, долборский,

Международная стратигр. шкала (Gradstein et al., 2012; Goldman et al., 2020)			Региональные и местные подразделения В. Сибири (Тесаков и др., 2002*; Каныгин и др., 2007, 2017**)		Распространение <i>E. williereae</i>							
Система	Отдел	Ярус	Горизонт	Свита	Данная работа	По Martin, 1989b						
					Вост. Сибирь	Бельгия	Уэльс, Англия	Норвегия	Канада (Квебек)	Северо-восток США		
Силурийская (часть)	Венлокский	Гомерский	Хакомский	Хакомская								
		Шейнвудский										
	Лландоверийский	Теличский	Агидыйский	Агидыйская								
		Аэронский	Хаастырский	Хаастырская								
		Рудданский	Мойероканский	Мойероканская								
		Хирнантский	Бурский	Бурская								
Ордовикская	Верхний	Катийский	Нирундинский	Нирундинский								
			Долборский	Долборская								
		Сандбийский	Баксанский	Мангазейская								
			Джеромская									

Рис. 4. Стратиграфическое распространение *Elektoriskos? williereae* (G. & M. Deflandre) Vanguetaine, 1974 emend. nov. в различных регионах. Звездочками обозначены ссылки по стратиграфии: * – силура, ** – ордовика.

нирундинский и бурский горизонты; катийский ярус верхнего ордовика, Восточная Сибирь.

Распространение. Восточная Сибирь: джеромская свита разрезов рр. Мойеро и Мойерокан; верхняя часть мангазейской свиты, долборская, нирундинская и бурская свиты разреза р. Большая Нирунда; верхняя часть баксанского горизонта, долборский, нирундинский и бурский горизонты; катийский ярус верхнего ордовика (данная работа). Хаастырская, агидыйская и хакомская свиты р. Мойеро, верхняя часть лландоверийского отдела и венлокский отдел силура (Шешегова, 1984; Тесаков и др., 2002), тукальская свита луд-

ловского отдела силура р. Курейка (Шешегова, 1984).

За пределами Сибирской платформы географическое распространение *E. williereae* очерчено довольно широко: Бельгия, Уэльс (Англия), Норвегия, Канада (Квебек), северо-восток США, где, по данным ревизии Ф. Мартин (Martin, 1989b), таксон приурочен к лландоверийским отложениям, появляясь немного выше основания рудданского яруса и постепенно исчезая в конце теличского яруса (рис. 4). Однако с учетом полученных новых данных по Сибирской платформе уровень первого появления *E. williereae* приурочен к низам катийского яруса вблизи границы с сандбийским

(рис. 4). Верхний предел распространения *E. williereae* в настоящей работе не оценивался, ввиду отсутствия дополнительных фактических материалов.

Материал. 180 экземпляров удовлетворительной и хорошей сохранности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже упоминалось в разделе, посвященном стратиграфии верхнего ордовика Сибирской платформы, надежных уровней корреляции сибирских горизонтов с ОСШ и МСШ, основанных на прямом биостратиграфическом обосновании по ортогруппам пока нет. Граница сандбийского и катийского ярусов проводится примерно в верхней части баксанского горизонта. Принимая во внимание $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ датировку цирконов 450.58 ± 0.27 млн лет из бентонитового прослоя верхней части мангазейской свиты, отвечающей верхней части баксанского горизонта (Huff et al., 2014), можно считать, что отложения стратиграфически выше датированного слоя, очевидно, относятся к катийскому ярусу. В разрезе мангазейской свиты, изученном в обрывах р. Б. Нирунда, пепловые прослои не идентифицированы. Однако по результатам сопоставления серии обнажений бассейна среднего течения р. Подкаменная Тунгуска (Huff et al., 2014) предполагается, что в разрезе р. Б. Нирунда вскрывается самая верхняя часть мангазейской свиты (рис. 2). В опробованной части свиты *E. williereae* появляется только в самых верхних образцах, тогда как в десяти нижних проанализированных насыщенных пробах этот вид не встречен. Похожая ситуация наблюдается в северо-восточных разрезах Тунгусского бассейна рр. Мойеро и Мойерокан. В нижних образцах средней части джеромской свиты, отвечающей нижней части баксанского горизонта, *E. williereae* не встречен. Его появление фиксируется выше по разрезу. Но точное положение относительно границ ОСШ и МСШ установить проблематично. Таким образом, в данной работе на основе доступного материала установлено, что уровень первого появления *E. williereae* приурочен к пограничному интервалу сандбийского и катийского ярусов позднего ордовика. Новые фактические данные, возможно, позволят более точно определить этот уровень.

Несмотря на то, что в результате проведенных исследований стратиграфическое распространение *E. williereae* существенно расширено, потенциал рассматриваемого вида для региональной стратиграфии Сибирской платформы возрос. Установленное первое появление *E. williereae* в верхней части баксанского горизонта обеспечивает обоснование возраста вмещающих пород не древнее пограничного интервала сандбия и катия позднего ордовика. Обильное присутствие *E. williereae*

совместно с представителями родов *Gordonirundum*, *Nirundella*, *Peteinosphaeridium*, *Sacculidium* (Raevskaya, Dronov, 2014; Raevskaya, Servais, 2017) является отчетливой палинологической характеристикой катия Сибирской платформы.

Установленное родство некоторых палеозойских акритарх с динофлагеллатами (Moldowan, Talyzina, 1998 и др.) дает основание для сравнения с ними и в контексте палеоэкологических интерпретаций. Так, в результате экспериментального изучения ответной реакции современных динофлагеллат *Lingulodinium machaerophorum* на изменение среды было показано, что выраженность скульптуры, в том числе длина выростов цист, тесно связана с изменениями температуры и солености воды (Kokinov, Anderson, 1995; Mertens et al., 2009). Подобным образом степень выраженности (проявленности) генетически заложенных морфологических черт акантоморфных акритарх могла зависеть от палеоэкологических факторов, причем у разных таксонов по-разному. Неоднократно высказываемые в литературе предположения об экофенотипизме акритарх (Servais et al., 2004; Kroeck et al., 2020 и др.), сопоставимом с экспериментально доказанным у динофлагеллат (Kokinov, Anderson, 1995; Dale, 1996; Ellegaard, 2000; Mertens et al., 2009), справедливы, вероятно, и в отношении *E. williereae*.

Морфологические вариации выростов *E. williereae* являются устойчивым диагностическим признаком вида, отличающим его от других таксонов с обычно более выдержанной орнаментацией. Не исключено, что выросты *E. williereae* хаотично вытягивались при определенных условиях, реагируя на колебания внешних параметров, как и у некоторых современных динофлагеллат. Отследить такие закономерности на ископаемом материале пока затруднительно. Только при условии проведения специальных литофациальных исследований в будущем удастся прояснить данный вопрос. Но предполагаемая отзывчивость вида на меняющиеся обстановки и, вероятно, высокая способность к адаптации позволили ему, оставаясь почти неизменным, преодолеть глобальное позднеордовикское похолодание, губительное для многих других организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили уточнить и дополнить морфологическое строение вида *Elektoriskos williereae* — одного из самых характерных таксонов акритарх верхнего ордовика Сибирской платформы. Новые данные расширили диапазон распространения таксона, считавшегося ранее силурийским и использовавшегося в качестве вида-индекса лландовери. Согласно сибирским материалам, его первое появление (FAD) приурочено

но к пограничному интервалу сандбийского и катийского ярусов позднего ордовика.

Вариации морфологического строения *Elektriskos? williereae*, возможно, являются отражением чувствительности вида к изменениям среды. Однако это предположение является сугубо гипотетическим, поскольку вопрос влияния палеоэкологических аспектов на механизм морфологического отклика акритарх пока еще слабо изучен.

Источники финансирования. Исследования Е.Г. Раевской поддержаны грантом РФФИ № 19-05-00748 “Региональные и глобальные аспекты события великой ордовикской биодиверсификации на Сибирской и Русской платформах”, а исследования А.В. Дронова – грантом РНФ № 20-17-00198 “Основные этапы эволюции осадконакопления, биоты и магнитного поля в ордовике Сибирской платформы”. Работа является вкладом в Международный проект IGCP 653.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каныгин А.В., Ядренкина А.Г., Тимохин А.В., Москаленко Т.А., Сычев О.В.* Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Ордовик Сибирской платформы. Новосибирск: Гео, 2007. 267 с.
- Каныгин А.В., Ядренкина А.Г., Тимохин А.В., Москаленко Т.А., Гонта Т.В., Степанова Н.И., Сычев О.В., Маслова О.А.* Региональная стратиграфическая схема ордовикских отложений Сибирской платформы (новая версия) // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. 2017. № 5с. С. 4–57.
- Орадовская М.М.* Биостратиграфия и фауна ордовика–силура Северо-Востока СССР. М.: Недра, 1988. 176 с.
- Покровский Б.Г., Зайцев А.В., Дронов А.В., Буякайте М.И., Тимохин А.В., Петров О.Л.* Геохимия изотопов С, О, S, Sr и хемотратиграфия отложений ордовика в разрезе р. Мойеро, север Сибирской платформы // Литология и полезн. ископаемые. 2018. № 4. С. 310–336.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 41. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2012. С. 5–20.
- Раевская Е.Г.* Акритархи и биостратиграфия верхов кембрия–среднего ордовика северо-запада Восточно-Европейской платформы. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. СПб.: СПбГУ, 2000. 18 с.
- Раевская Е.Г.* Раннепалеозойские акритархи Восточно-Европейской платформы – как основа построения конкурентоспособных биостратиграфических шкал // Стратиграфия и ее роль в развитии нефтегазового комплекса России. СПб.: Изд-во ВНИГРИ, 2007. С. 33–46.
- Раевская Е.Г.* Разработка зональной акритарховой шкалы ордовика Восточно-Европейской платформы // Общая стратиграфическая шкала и методические проблемы разработки региональных стратиграфических шкал России. Материалы Межведомственного рабочего совещания, Санкт-Петербург, 17–20 октября 2016 г. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2016. С. 140–141.
- Раевская Е.Г.* Палинология верхнего ордовика Сибирской платформы: новые данные // Актуальные проблемы современной палинологии. Материалы XIV Всероссийской палинологической конференции, посвященной памяти В.П. Гричука. Ред. Болиховская Н.С., Ключевкина Т.С. М.: Изд-во МГУ, 2017. С. 276–279.
- Раевская Е.Г., Шурекова О.В.* Современные технологии и оборудование в обработке карбонатно-терригенных пород для палинологического анализа // Материалы XIII Российской палинологической конференции “Проблемы современной палинологии”. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2011. Т. 1. С. 103–107.
- Сенников Н.В., Толмачева Т.Ю., Обут О.Т., Изох Н.Г., Лыкова Е.В.* Зональное расчленение ордовикских отложений Сибири по пелагическим группам фауны // Геология и геофизика. 2015. Т. 56. № 4. С. 761–781.
- Тесаков Ю.И., Симонов О.Н., Ковалевская Е.О., Лопушинская Т.В., Базарова Л.С., Бергер А.Я., Дивина Т.А., Москаленко Т.А., Хромых В.Г.* Силур северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Изд-во СО РАН, Гео, 2002. 405 с.
- Тесаков Ю.И., Каныгин А.В., Ядренкина А.Г., Симонов О.Н., Сычев О.В., Абаимова Г.П., Дивина Т.А., Москаленко Т.А.* Ордовик северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Изд-во СО РАН, Гео, 2003. 263 с.
- Шешегова Л.И.* Акритархи силура севера Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1984. 198 с.
- Bergström S.M., Chen Xu, Gutiérrez-Marco J.C., Dronov A.V.* The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relations to major series and stages and to $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy // *Lethaia*. 2009. V. 42. P. 97–107.
- Cramer F.H.* Possible implications for Silurian paleogeography from phytoplankton assemblages of the Rose Hill and Tuscarora formations of Pennsylvania // *J. Paleontol.* 1969. V. 43. № 2. P. 485–490.
- Cramer F.H.* Distribution of selected Silurian acritarchs. Madrid: Revista Españ. Micropaleontol., 1970. 249 p.
- Cramer F.N., Díez de Cramer M.* Consideraciones taxonómicas sobre las acritarcas del Silúrico Medio y Superior del Norte de España. Las acritarcas acantomorfiticas // *Boletín I. G. M. España*. 1968. V. 79. P. 541–574.
- Dale B.* Dinoflagellate cyst ecology: modelling and geological applications // *Palynology: Principles and Applications*, 3. Eds. Jansonius J., McGregor D.C. Dallas (TX), USA: Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Found., 1996. P. 1249–1275.
- Deflandre G., Deflandre-Rigaud M.* Fichier micropaléontologique général – Série 13. Acritarches 2. Acanthomorphytae 1. Genre *Michystridium* Deflandre sens. // *Lat. Archives originales Centre de Documentacion Centre national de la Recherche scientifique*. Paris. 1965. № 402. P. 1–5. Fiches 2176–2521.
- Dorning K.J.* Silurian acritarchs from the type Wenlok and Ludlow of Shropshire, England // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1981. № 34(2). P. 175–203.
- Downie C.* The geological history of the Microplankton // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1967. № 1. P. 269–281.
- Downie C., Evitt W.R., Sarjeant W.A.S.* Dinoflagellates, Hystriospheres and the classification of the Acritarchs // *Stanf. Univ. Publ. Geol. Sci.* 1963. V. 7. P. 1–16.
- Dronov A.V.* Late Ordovician cooling event: evidence from the Siberian craton // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2013. V. 389. № 1. P. 87–95.

- Dronov A.V.* Ordovician sequence stratigraphy of the Siberian and Russian platforms // *Advances in Sequence Stratigraphy*. Ed. Montenari M. *Stratigraphy & Timescale*. Spec. Iss. 2017. V. 2. P. 187–241.
- Eisenack A., Cramer F.H., Diez M. del C.R.* Katalog der fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und verwandten Mikrofossilien. Band IV Acritarcha 2 Teil. E. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1976. 863 p.
- Ellegaard M.* Variations in dinoflagellate cyst morphology under conditions of changing salinity during the last 2000 years in the Limfjord, Denmark // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2000. № 109. P. 65–81.
- Fatka O., Brocke R.* Morphologic variability in Lower Palaeozoic acritarchs: importance for acritarch systematic // *Acta Mus. Natl. Pragae. Ser. B. Hist. Nat.* 2008. № 64(2–4). P. 97–107.
- Fensome R.A., Williams G.L., Barss M.S., Freeman J.M., Hill J.M.* Acritarchs and fossil prasinophytes: an index to genera, species and intraspecific taxa // *A.A.S.P. Contrib. Ser.* 1990. № 25. 771 p.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.V.* The Geological Time Scale 2012. Elsevier Science Ltd, 2012. 2-volume set. 1176 p.
- Goldman D., Sadler P.M., Leslie S.A. with contributions by Melchin M.J., Agterberg F.P., Gradstein F.M.* Chapter 20. The Ordovician Period // *Geologic Time Scale 2020*. Eds. Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M. Elsevier, 2020. V. 2. P. 631–694.
- Hill P.J.* Stratigraphic palynology of acritarchs from the type area of the Landoverly and the Welsh Borderland // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1974. V. 18. № 1/2. P. 11–23.
- Hill P.J., Dorning K.J.* Appendix I. Acritarchs // *The Landoverly Series of the Type area*. Eds. Cocks L.R.M., Woodcock N.H., Rickards R.B., Temple J.T., Lane P.D. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.). Geol. Ser.* 1984. V. 38. № 3. P. 174–176.
- Huff W.D., Dronov A.V., Sell B., Kanygin A.V., Gonta T.V.* Traces of explosive volcanic eruptions in the Upper Ordovician of the Siberian Platform // *Estonian J. Earth Sci.* 2014. V. 63. № 4. P. 244–250.
- Kokinos J.P., Anderson D.M.* Morphological development of resting cysts in cultures of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* (= *L. machaerophorum*) // *Palynology*. 1995. № 19. P. 143–166.
- Kroeck D.M., Blanchon M., Zacaï A., Navidi-Izad N., Benachour H.B., Monnet C., Raevskaya E., Szczepanik Z., Servais T.* Revision of the Cambro-Ordovician acritarch genus *Vulcanisphaera* Deunff, 1961 // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2020. V. 279. 104212.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104212>
- Li J., Servais T., Yan K.* Ordovician acritarch genus *Rhopaliophora*: biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2014. V. 208. P. 1–24.
- Lister T.R.* The acritarchs and chitinozoans from the Wenlok and Ludlow Series of the Ludlow and Millichope areas, Shropshire // *Palaeontographical Soc. Monographs*. 1970. № 528. P. 1–100.
- Loeblich A.R.* Morphology, Ultrastructure and Distribution of Paleozoic acritarchs // *Proc. North Am. Paleontol. Convention*, 1970. Part G. *Ultra Microplankton*. P. 705–788.
- Martin F.* Les Acritarches du sondage de la brasserie Lust à Kortrijk (Courtrai) (Silurien Belge) // *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*. 1966. V. 74. (№ 2, 3, 1965). P. 354–402.
- Martin F.* Silurian acritarchs // *A global standard for the Silurian System*. Eds. Holland C.H., Basset M.G. *Nat. Mus. Wales. Geol. Ser. Cardiff*, 1989a. V. 9. P. 207–215.
- Martin F.* Systematic revision of *Elektoriskos williereae* and *Dilatysphaera williereae* (Acritarchs) and its bearing on Silurian (Llandoveryan) stratigraphy // *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Science de la Terre*. 1989b. V. 59. P. 5–14.
- Mertens K.N., Ribeiro S., Bouimetarhan I., Caner H., Combourieu-Nebout N., Dale B., De Vernal A., Ellegaard M., Filipova M., Godhe A., Goubert E., Grosfjeld K., Holzwarth U., Kotthoff U., Leroy S.A.G., Londeix L., Marret F., Matsuoka K., Mudie P.J., Naudts L., Peña-Manjarrez J.L., Persson A., Popescu S.-M., Pospelova V., Sangiorgi F., van der Meer M.T.J., Vink A., Zonneveld K.A.F., Vercauteren D., Vlassenbroeck J., Louwey S.* Process length variations in cysts of a dinoflagellate, *Lingulodinium machaerophorum*, in surface sediments: investigating its potential as salinity proxy // *Mar. Micropalaeontol.* 2009. V. 70. P. 54–69.
- Miller V.A., Eames L.E.* Palynomorphs from the Silurian Medina Group (Lower Llandovery) of the Niagara Gorge, Lewiston, N.Y., U.S.A // *Palynology*. 1982. V. 6. P. 221–254.
- Moldowan J.M., Talyzina N.M.* Biogeochemical evidence for dinoflagellate ancestors in the Early Cambrian // *Science*. 1998. V. 281. P. 1168–1170.
- Navidi-Izad N., Hashemi H., Régnier S., Kroeck D., Yan K., Servais T.* Revision of the Middle–Upper Ordovician acritarch genus *Orthosphaeridium* Eisenack 1968 nov. emend. // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2020. V. 273. P. 104–127.
- Playford G., Ribecai C., Tongiorgi M.* Ordovician acritarch genera *Peteinosphaeridium*, *Liliosphaeridium*, and *Cycloposphaeridium*: morphology, taxonomy, biostratigraphy, and palaeogeographic significance // *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 1995. V. 34. P. 3–54.
- Raevskaya E., Dronov A.* New data on acritarchs from the Upper Ordovician of the Tungus basin, Siberian Platform // *Estonian J. Earth Sci.* 2014. V. 63. № 4. P. 300–304.
- Raevskaya E., Dronov A.* New data on the Late Ordovician acritarchs and cryptospores from the Moyero and Moyero-Kan River sections, northeast of the Siberian Platform // *Short papers and abstracts of the 12th Int. Symp. on the Ordovician System*. Eds. Leslie S.A., Goldman D., Orndorf R.C. *Stratigraphy*. 2015. V. 12. № 2. P. 128–129.
- Raevskaya E.G., Hints O.* Acritarchs from the Middle and Upper Ordovician of Estonia and their stratigraphic implications // *Contributions of the 13th International Symposium on the Ordovician System, Novosibirsk, Russia, July 19–22, 2019*. Eds. Obut O.T., Sennikov N.V., Kipriyanova T.P. *Novosibirsk: Publishing House of SB RAS*, 2019. P. 165–168.
- Raevskaya E., Servais T.* New acritarch taxa from the Upper Ordovician of Siberia // *Palynology*. 2017. V. 41. № 51. P. 95–105.
- Raevskaya E.G., Dronov A.V., Servais T., Wellman C.H.* Cryptospores from the Katian (Upper Ordovician) of the Tungus basin: the first evidence for early land plants from the Siberian Platform // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2016. V. 224. P. 4–13.
- Ribecai C., Tongiorgi M.* The Ordovician acritarch genus *Pachysphaeridium* Burmann 1970: new, revised, and reas-

- signed species // *Palaeontographia Italica*. 1999. V. 86. P. 117–153.
- Ribecai C., Raevskaya E., Tongiorgi M.* *Sacculidium* gen. nov. (Acritarcha), a new representative of the Ordovician *Stelomorpha*–*Tranvikium* plexus // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002. V. 121. P. 163–203.
- Servais T.* Some considerations on acritarch classification // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1995. V. 93. P. 9–22.
- Servais T., Stricanne L., Montenari M., Pross J.* Population dynamics of galeate acritarchs at the Cambrian–Ordovician transition in the Algerian Sahara // *Palaeontology*. 2004. V. 47(2). P. 395–414.
- Servais T., Vecoli M., Li J., Molyneux S.G., Raevskaya E., Rubinstein C.V.* The acritarch genus *Veryhachium* Deunff 1954: taxonomic evaluation and first appearance // *Palynology*. 2007. V. 31. P. 191–203.
- Servais T., Li J., Molyneux S. G., Vecoli M.* The Ordovician acritarch genus *Coryphidium* // *Rev. Micropaléontol.* 2008. V. 51. P. 97–120.
- Smelror M.* Early Silurian acritarchs and prasinophycean alga from the Ringerike District, Oslo Region (Norway) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1987. V. 52. № 2/3. P. 137–159.
- Staplin F.J., Jansonius J., Pocock A.J.* Evaluation of some Acritarchous Hystrichosphere Genera // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 1965. V. 123. № 2. P. 167–201.
- Stockmans F., Williere Y.* Les Hystrichosphères ou mieux les Acritarches du Silurien belge. Soundage de la Brasserie Lust à Courtrai (Kortrijk) // *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*. 1963. V. 71. № 3. P. 450–487.
- Torsvik T.N., Cocks L.R.* New global palaeogeographical reconstructions for the Early Palaeozoic and their generation // *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography*. Eds. Harper D.A.T., Servais T. *Geol. Soc. London. Mem.* 2013. V. 38. P. 5–24.
- Vanguetaine M.* Remaniements d'Acritarches dans le Siegenien et l'Emsien (Dévonien Inférieur) du Synclinorium de Dinant (Belgique) // *Annales de la Société géologique de Belgique* (1978). 1979. V. 101. P. 243–267.
- Wang W., Servais T., Yan K., Vecoli M., Li J.* The Ordovician acritarch *Dactylofusa velifera* Cocchio 1982: a biostratigraphical and palaeogeographical index species // *Palynology*. 2015. V. 39. P. 125–141.
- Wang W., Monnet C., Servais T.* Quantitative methods used for understanding the taxonomy of acritarchs: a case study of the Middle Ordovician genus *Frankea* Burmann 1970 // *Palynology*. 2017. V. 41. P. 69–79.
- Yan K., Servais T., Li J.* Revision of the Ordovician acritarch genus *Ampullula* Righi 1991 // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2010. V. 163. P. 11–25.
- Yan K., Li J., Molyneux S.G., Raevskaya E.G., Servais T.* A review of the Ordovician acritarch genus *Barakella* Cramer & Díez 1977 // *Palynology*. 2017. V. 41. P. 80–94.

Рецензенты Г.Н. Александрова,
Н.К. Лебедева, А.С. Алексеев

Acritarch *Elektoriskos? williereae* (G. & M. Deflandre, 1965) Vanguetaine, 1979 emend. nov. from the Upper Ordovician of the Siberian Platform: New Morphological and Stratigraphical Data

E. G. Raevskaya^{a, #} and A. V. Dronov^b

^a*JSC "Geologorazvedka", Saint-Petersburg, Russia*

^b*Geological Institute, RAS, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: lena.raevskaya@mail.ru*

Morphology of acritarch species *Elektoriskos? williereae* (G. & M. Deflandre, 1965) Vanguetaine, 1979, previously considered as a Silurian index of the Llandovery, has been clarified, the diagnosis emended and stratigraphic distribution expanded. According to new data, the first appearance of *E.? williereae* is confined to the upper part of the Baksan horizon near the boundary of the Sandbian and Katian stages of the Upper Ordovician. Co-occurrence of *E.? williereae* with representatives of the genera *Gordonirundum*, *Nirundella*, *Peteinosphaeridium*, *Sacculidium* is a distinct, well-recognizable palynological characteristic of the Katian deposits of the Siberian Platform and this can serve for recognition, dating, and correlation of the acritarchs bearing strata. Morphological variations in *E.? williereae* are a stable diagnostic feature of the species that distinguishes it from other taxa. It is possible that the species was sensitive to paleoenvironments and, probably, highly adaptive, which allowed it, remaining almost unchanged, to overcome the global Late Ordovician cooling, which appeared fatal for many other groups of organisms.

Keywords: acritarchs, Upper Ordovician, Siberian Platform, biostratigraphy