

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ТИПОВОГО ВИДА *KISSELEVIA ORNATA* (VOZHENNIKOVA 1967) LENTIN ET VOZZHENNIKOVA 1989 (ORDER PERIDINALES HAEKEL 1894)

О. Н. Васильева

### ВВЕДЕНИЕ

Представители ветцелиелоидных перидинеевых цист распространены в морских палеогеновых отложениях по всему миру. Члены подсемейства *Wetzelielloideae* (Vozzhennikova) Bujak et Davies известны исключительно в ископаемом состоянии, и их систематические связи с современными перидиноидными водорослями не установлены. Эта группа органикостенных организмов характеризуется общими морфологическими признаками: пентагональные или ромбоидальные по форме, уплощенные в дорзо-вентральном направлении цисты, с выраженными апикальным, двумя боковыми и одним (или двумя) антапикальными, обычно неравными, рогами. Цисты могут быть проксиматными или проксимохоратным и, как правило, каватные. Эта группа ветцелиелоидных цист имеет общую формулу паратабуляции, которая обычно выражена “отраженными” признаками орнаментации перифрагмы или эктофрагмы, сутуральными областями. Формула паратабуляции 4', 3a, 7", 5c, 5"', 2'''' (рис. 1). Архе-

опиль всегда сформирован четырехсторонней верхней среднедорзальной пластинкой, интеркалярной по положению. Цингулюм несет признаки протоперидиноидного типа. Перечисленные признаки позволяют отнести эту группу к семейству *Peridiniaceae* Ehrenberg 1831 [2].

В составе подсемейства *Wetzelielloideae* участвуют следующие рода: *Wetzeliella* Eisenack 1938 (типовой род), *Dracodinium* Gocht 1955, *Rhombodinium* Gocht 1955, *Kisselovia* 1963, *Apectodinium* (Costa et Downie 1976) Lentin et Williams 1977, *Wilsonidium* Lentin et Williams 1976, *Charlesdowniea* Lentin et Vozzhennikova 1989 [2].

Описание рода *Kisselovia* и типового вида *Kisselevia ornata* впервые дано Т.Ф. Возженниковой в 1963 г. Фотография голотипа впервые представлена в 1967 г. как *Kisselevia ornata* Vozzhennikova. Уточненный диагноз рода *Kisselevia* Vozzhennikova приведен в работе Л. Е. Стовера, В.Р. Эвитта [5]. Со времени введения родового таксона его состав пополнился многими видами, в том числе зональными, в палеогеновой шкале по диноцистам. В 1989 г. одним из авторов регулярно обновляющегося издания “...Index fossil Dinoflagellate cysts” Дж.К. Лентин была проведена ревизия видов ископаемых перидинеевых водорослей, впервые описанных Т.Ф. Возженниковой [3, 4].

В результате ревизии обсуждаемого таксона было установлено, что голотип утерян в плохо сохранившихся желатиновых препаратах. Был исследован выбранный из типового материала лектотип *Kisselevia ornata*. Лектотип и типовой материал были вывезены в Канаду для дальнейших исследований. В результате морфологического изучения вида *Kisselovia ornata* было констатировано, что этот вид имеет две оболочки – эндофрагму и перифрагму; перифрагма орнаментирована сеткой, в отличие от вновь выделенного рода *Charlesdowniea*, имеющего три стенки – эндофрагму, перифрагму и эктофрагму (рис. 2) [3]. В составе рода *Kisselovia* сохранены два вида: *Kisselevia ornata* Vozzhennikova (типовой вид) и *Kisselevia ?insolens* Eaton, предположительно включенный в состав рода.

Вид *Kisselevia ornata* преимущественно эндемичный таксон, распространенный в эоценовых (позднебартонских) отложениях Западной Сибири, Казахстана, позже был установлен на Украине. Для этого вида известно, что нередко бывает, двой-

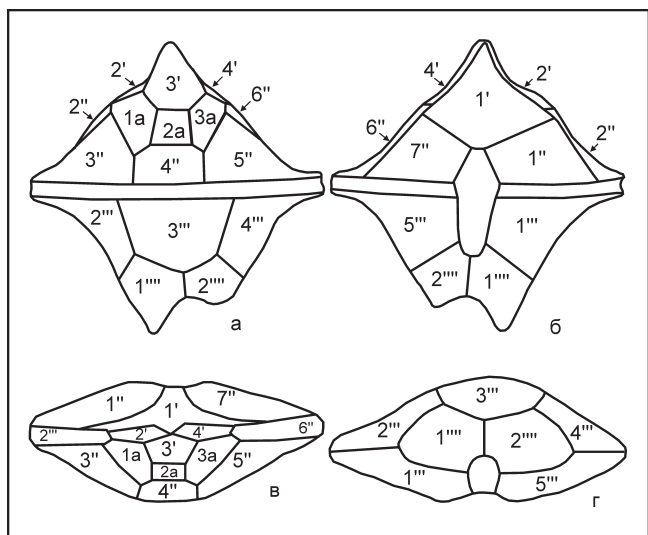


Рис. 1. Схема паратабуляции перидиноидных водорослей подсемейства *Wetzelielloideae* (Vozzhennikova 1961) Bujak et Davies 1983 по [2], 1993.

а – дорзальная сторона, б – вентральная сторона, в – вид с апикальной стороны, г – вид с антапикальной стороны. Апикальные пластины 1' – 4'; интеркалярные пластины 1a – 3a, прецингулярные пластины 1'' – 7''; постцингулярные пластины 1''' – 5''', антапикальные пластины 1'''' – 2''''.

ное стратиграфическое распространение. И первое краткое появление этого вида известно из более ранних, лютетских, отложений Западной Сибири и Казахстана. Обычная, и даже частая встречаемость этого вида наблюдается в отложениях тавдинской свиты Западной Сибири и Северного Казахстана. Материал, происходящий из тавдинских отложений Северного Казахстана, был использован нами для дополнительного изучения вида *Kisselevia ornata* Vozzhennikova. Уточненный диагноз и описание, микрофотографии позволяют существенно уточнить морфологическое строение типового вида.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ *KISSELEVIA ORNATA* VOZZHENNIKOVA 1967

**ORDER PERIDINIALES** Haekel 1894

**SUBORDER PERIDINIINEAE** Haekel 1894

**FAMILY PERIDINIACEAE** Ehrenberg 1831

**SUBFAMILY WETZELLOIDEAE** (Vozzhennikova 1961) Bujak et Davies 1983

**GENUS KISSELEVIA** Vozzhennikova 1963

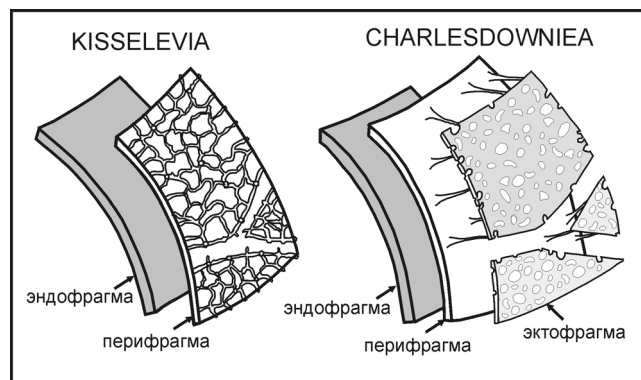
**SPECIES KISSELEVIA ORNATA** (Vozzhennikova 1967)

emend. Lentin et Vozzhennikova 1989 emend.

В первоначальном и признанном варианте описания и микрофотографического изображения вида Т.Ф. Возженниковой дано название *Kisselevia ornata* Vozzhennikova 1967 в честь проф. И.А. Киселева [1]; вероятно, именно такое написание рода и вида следует считать приоритетным и правильным.

**Диагноз.** Перидиноидная циркумкватная циста, уплощенная в дорзо-вентральном направлении. Эпициста и гипоциста приблизительно равной длины. Имеет укороченные апикальный, боковые и два антапикальных рога, последние обычно неравной длины либо значительно редуцированы. Эндоциста округло-пентагональной или ромбической формы. Эндофрагма тонкая, гладкая. Перикасель узкий; иногда эндофрагма случайно соприкасается с перифрагмой. Перикаста пентагональная, орнаментированная. Перифрама имеет отчетливую табуляцию, выраженную формулой: 4', 3a, 7'', 5c, 5''', 2'''''. Перифрагма несет короткие структуры-выросты, поддерживающие эктофрагму. Эктофрагма представлена фрагментарной сетчатой структурой в виде отдельных полей, расположение которых совпадает с паратабуляцией цисты. Парасутуральные области обычно не орнаментированы. Периархеопиль интеркалярный, округленный, удлиненно-трапециевидный. Парацингулюм отчетливый.

**Diagnosis.** The peridinioid circumcavate cyst strongly compressed dorso-ventrally with short apical, two lateral and two or one antapical horns. The antapical horns are usually unequal or may be strongly reduced. Epicyst is proximately equal to hypocyst. The

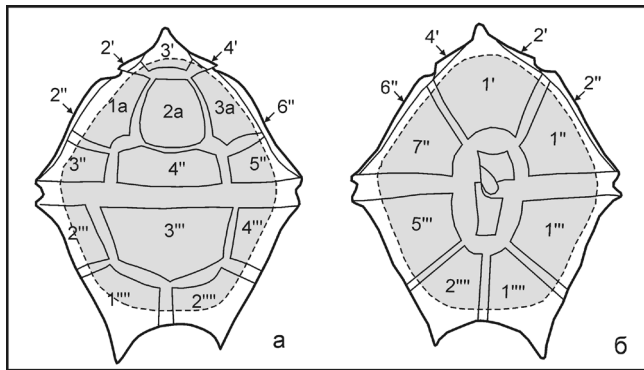


**Рис. 2.** Различие в строении стенок *Kisselevia* и *Charlesdowniea* в понимании Дж. Лентин и Т.Ф. Возженниковой [3, p. 219, fig. 3]. *Kisselevia* имеет двухслойную структуру, перифрагма орнаментирована сеткой; *Charlesdowniea* имеет трехслойную структуру.

endocyst is rounded pentagonal or rhombic in outline. The endophragm is thin, smooth. The pericel is narrow but occasionally the endophragm is closed to the periphragm. The pericyst is pentagonal or rhombic in outline. The periphragm is tabulated on the formula: 4', 3a, 7'', 5c, 5''', 2'''''. The periphragm has short intratabulated structures – proximately connected processes (tubes) are forming the ectophragm. The ectophragm is present by discrete reticulate fields (plates) according to the tabulation formula. Sutural regions are usually non-tabulated. The ventral plate (sulcus area) is ornamented by reticulate ectophragm. The archeopyle is formed by quadra middorsal anterior intercalary plate. The cingulum is distinctive.

**Описание.** Перидиноидная циркумкватная циста, сжатая в дорзо-вентральном направлении. Перикаста пентагональная или ромбоидальная. Укороченные апикальный и боковые рога. Антапикальные рога обычно неравной длины; левый длиннее правого. Эндоциста округло-пентагональной формы, крупная. Эндофрагма тонкая, гладкая. Перикасель узкий. Перифрагма плотная, гладкая. Имеет на поверхности короткие полые структуры-выросты, расположенные интеркалярно. Выросты поддерживают сетчатую структуру, образующие эктофрагму. Эктофрагма представлена в виде ограниченных полей, или пластин, повторяющих паратабуляцию цисты. Пластины эктофрагмы образованы разноразмерной четкой сеткой и включают порообразные структуры. Последние сформированы дистальными окончаниями выростов перифрагмы. Пластины эктофрагмы обычно четко оконтурены, так что схема паратабуляции этого вида определяется достаточно ясно.

Формула паратабуляции *Kisselevia ornata* однотипна с таковой группы *Wetzeliella*: 4', 3a, 7'', 5c, 5''', 2'''' (рис. 3). Парасутуральные области обычно свободны от эктофрагмы либо включают элемен-



**Рис. 3.** Схема паратабуляции *Kisselevia ornata* (Vozzhennikova 1967). Форма и расположение пластин с дорзальной (а) и вентральной (б) сторон. Рисунок по экземпляру, изображенному в фототаблице, фиг. 1–7.

ты разреженной эктофрагмы, что наблюдается на вентральной стороне гипоцисты между пластинами 1''' и 2'''. Свободные от орнаментации парасутуральные зоны подчеркивают паратабуляцию вида. Археопиль интеркалярного типа, представлен орнаментированной пластинкой 2а (тип quadra). Периархеопиль округло-трапециевидной формы, дельтаформный. Встречаются экземпляры с подковообразной формой археопиля. Оперкулюм обычно прикреплен. Экземпляры с частично прикрепленным оперкулюмом (типа soleiform archeopyle) не наблюдались.

Парацингулюм четкий, представлен в виде выступающей, приподнятой борозды, свободной от эктофрагмы. В некоторых случаях парацингулюм орнаментирован на дорзальной стороне цисты узкой сетчатой структурой эктофрагмы. Центральная прогнутая линия парацингулюма подчеркнута тонкой, прерывающейся складкой. Центральная пластинка на вентральной стороне цисты цисты (сулькусная зона) часто не имеет эктофрагмы либо содержит ее фрагменты, расположенные как на эпицисте, так и на гипоцисте. Узкие боковые пластинки 2', 4', 2'', 6'' обычно слабо дифференцируются. Иногда их расположение и форма просматриваются четко и обозначены выступающими орнаментированными участками на боковых сторонах эпицисты (рис. 3). Некоторые экземпляры содержат мелкие шарообразные включения органического вещества, обычно сгруппированные в области одной из пластин.

**Description.** Peridinioid circumcavate cyst is dorso-ventral compressed. The pericyst is pentagonal or rhombic in outline with short apical and lateral horns. The antapical horns are usually unequal and the larger is left one. The endocyst is large, roundly pentagonal to rhombical in outline. The endophragm is thin, smooth. The pericel is narrow. The periphragm is dense, smooth with short tubes located intercalary and hold ectophragm. The ectophragm is present by separated retic-

ulate plates doubling the periphragm tabulation. The ectophragm plates are formed by the distinctive irregular reticulum which includes pores-like structures. These structures are external ends of tubes are connected by reticulum. The ectophragm plates are distinctive margin outline so paratabulation formula is clear.

This is Wetzelielloideae type: 4', 3a, 7'', 5c, 5''', 2'''' (fig. 3). The sutural areas are not usually covered by reticulate ectophragm or contain rare reticulate ectophragm as sutural area between 1'''' and 2'''' plates on the ventral side of hypocyst. The ornamentation free sutural zones make the distinctive paratabulation of this species. The archeopyle is formed by quadra mid-dorsal anterior intercalary plate 2a. The archeopyle is roundly quadra or deltaform. The operculum is usually attached or free. The specimens with partly attached operculum (soleiform archeopyle) are not watched.

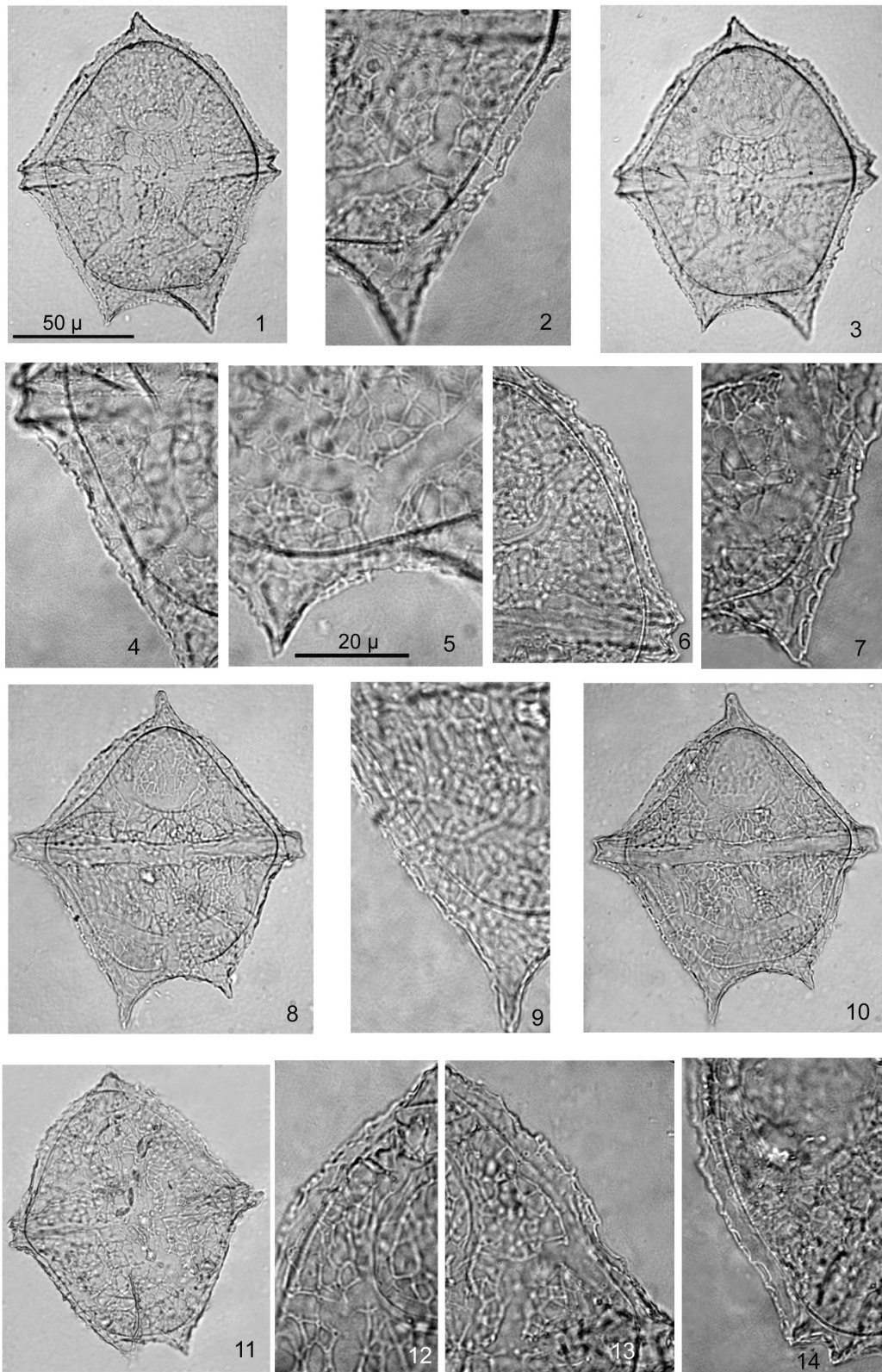
The paracingulum is distinctive, indicated by transverse prominent furrow most of all without the ectophragm. The paracingulum is sometimes ornamented with narrow reticulum on the dorsal side. Very thin, interrupted wrinkle is located in the center of transverse furrow. Central ventral plate (sulcal area) often has not ectophragm or has only its discrete elements. Sometimes can be observed two asymmetrical reticulate fields – one on the hypocyst and second – on the epicyst. Small 2', 4' and narrow 2'', 6'' side plates usually are weakly determinate. Well preserved specimens contain two prominent and reticulate plates on both apical sides of cyst (fig. 3). Some specimens include fine organic granules and often located opposite one of the plate.

**Голотип.** Экземпляр, обозначенный Т.Ф. Возженниковой [1] как голотип вида *Kisselevia ornata*, преп. ИГиГ СО АН 308Р – 1/1 (табл. XLIV) утерян, поскольку расположен в поврежденной части желатинового препарата.

**Лектотип.** В результате ревизии сибирских видов Дж.К. Лентин в качестве лектотипа был выбран экземпляр из типового материала в сохранившейся части того же препарата ИГиГ СО АН 308Р – 1/1, England Funder location R35-36, Pl. 1, fig. 1, 2, проиллюстрированный Т.Ф. Возженниковой [1] как голотип таксона *Kisselevia ornata* f. *reticulata*: Табл. XLIV, фиг. 1 [3]. Типовой материал был вывезен в Канаду для дальнейшего изучения [3]. Следует отметить, что микрофотографии лектотипа *Kisselevia ornata* низкого качества [3] и не отражают строение стенок цисты.

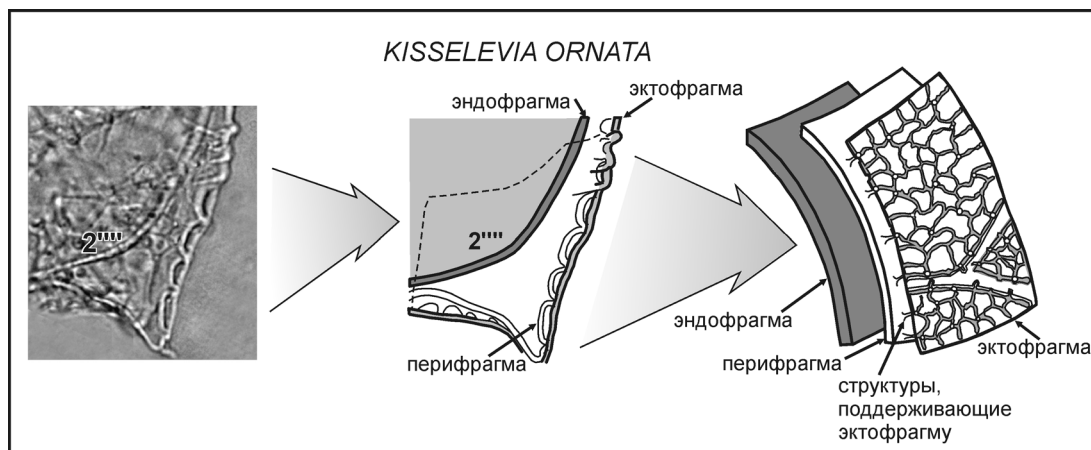
**Размеры.** Размеры лектотипа приводятся в публикации Дж.К. Лентин, Т.Ф. Возженниковой [3]. Длина 108 м, ширина 94 м. Другой экземпляр имеет длину 112 м и ширину 86 м. Измеренные нами экземпляры *Kisselevia ornata* имели следующие размеры. Экземпляр, изображенный в фототаблице, фиг. 1–6, имеет длину перицисты 126.7 м, ширину перицисты – 104.0 м, ширину цингулюма – 6.6 м, высоту археопиля – 29.7 м, ширину археопиля –





**Фототаблица.** *Kisselevia ornata* (Vozzhennikova 1967) Lentin et Vozzhennikova 1989 emend. Масштабная линейка – 50 μ для фиг. 1, 3, 8, 10, 11. Масштабная линейка – 20 μ для фиг. 2, 4–7, 12–14.

Фиг. 1–7, 14 – Северный Казахстан, карьер Качар, тавдинская свита, бартон, обр. К-35; фиг. 2–7 – микрофотографии боковых частей цисты, показывающие трехслойное строение цисты; фиг. 8–10 – местонахождение то же, обр. 5; фиг. 5 – строение эктофрагмы в области антапикальной пластины 1<sup>'''</sup>; фиг. 11–13 – местонахождение то же, обр. К-32; фиг. 12, 13 – строение эктофрагмы на эпицисте.



**Рис. 4.** Строение стенок типичного вида *Kisselevia ornata* (Vozzhennikova) emend. Трехслойное строение цисты с дорзальной стороны в области парапластины 2<sup>'''</sup>. Рисунок сделан с экземпляра, изображенного в фототаблице, фиг. 1, 3, 7.

26.4 м, длину сулькуса – 46.2 м, ширину сулькуса – 26.4 м. Экземпляр, изображенный в фототаблице, фиг. 11, имеет следующие размеры: длина перицисты – 120.0 м, ширина 104.0 м, ширина цингулюма – 8.6 м, длина сулькуса – 39.6 м, ширина сулькуса – 23.1 м, длина и ширина археопиля – 26.4 м. Экземпляр, изображенный в фототаблице, фиг. 8–10, имеет размеры: длина перицисты – 116.0 м, ширина перицисты – 100.0 м, ширина цингулюма – 9.9 м, длина и ширина археопиля – 29.7 м, длина сулькатной пластины – 49.5 м, ширина сулькатной пластины – 26.4 м. Другой измеренный экземпляр имеет размеры: длина перицисты – 108.0 м, ширина перицисты – 104.0 м, ширина цингулюма – 8.3 м, длина и ширина археопиля – 19.8 м, длина и ширина сулькатной пластины – 23.0 м.

**Материал.** Выполнено наблюдение 10 экземпляров. Измерено 5 экземпляров. Материал происходит из отложений тавдинской свиты (бартон), разрез карьера Качар, Северный Казахстан.

**Изменчивость.** Изученный нами материал позволяет заключить, что у этого вида варьирует степень выраженности апикального и боковых рогов, что можно рассматривать в пределах видовой изменчивости. В тех случаях, когда апекс достаточно хорошо выражен наблюдается его асимметричное расположение относительно вертикальной оси. Варьируют размеры и пропорции антапикальных рогов. Встречаются представители, имеющие разные по длине антапикальные рога, при этом левый длиннее правого, имеющие равные по длине антапикальные рога. Нами наблюдался экземпляр с почти полностью редуцированными антапикальными рогами, слегка выражен правый антапикальный рог. Встречены экземпляры с несколько иными пропорциями: более короткие по продольной оси (минимальная длина перицисты – 108 м), что находится в пределах видовых размеров, указанных Т.Ф. Возженниковой.

**Замечания.** Схема паратабуляции *Kisselevia ornata* прослеживается достаточно четко на материале хорошей сохранности. В тех случаях, когда экземпляры значительно уплощены в дорзо-вентральном направлении, орнаментированные элементы эктофрагмы на вентральной и дорзальной сторонах цисты практически совмещаются и рассмотреть паратабуляцию цисты в световом микроскопе практически невозможно. Так в табл. XLII, фиг. 1, 3а [1] и text-figure 39 [4] приведен рисунок орнаментации *Kisselevia ornata*, отображающий паратабуляцию вентральной стороны на эпицисте и дорзальной стороны – на гипоцисте.

**Сравнение.** По данным Дж.К. Лентин и Т.Ф. Возженниковой [3], род *Kisselevia* отличается от вновь выделенного авторами рода *Charlesdowniea* двуслойным строением цисты, то есть, род *Kisselevia* имеет эндофрагму и перифрагму; отчетливая сетчатая структура этого вида принадлежит перифрагме. Представители вновь образованного рода *Charlesdowniea* имеют три оболочки – эндофрагму, перифрагму и эктофрагму [3]. Изученный нами материал по виду *Kisselevia ornata* с уверенностью позволяет заключить, что этот вид имеет три оболочки (рис. 4). Строение стенок отчетливо просматривается на боковых сторонах цисты и подтверждается пороподобными образованиями на сетчатой структуре пластин эктофрагмы. Вид *Kisselevia ornata* является типовым видом рода *Kisselevia* [6], поэтому выделение рода *Charlesdowniea* Lentin et Vozzhennikova 1989 по этому признаку не обосновано.

В состав рода *Charlesdowniea* авторами включено 9 видов [Lentin et Vozzhennikova, 1989]:

*Charlesdowniea clathrata* (Eisenack 1938) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea coleothrypta* (Williams et Downie 1966) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea crassiramosa* (Williams et Downie



1966) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea edwardsii* (Wilson 1967) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea fasciata* (Rosen 1965) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea reticulata* (Williams et Downie 1966) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea stellata* (Damassa 1979) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea tenuivirgula* (Williams et Downie 1966) Lentin et Vozzhennikova 1989

*Charlesdowniea variabilis* (Bujak 1980) Lentin et Vozzhennikova 1989

**Состав вида *Kisselevia ornata* Vozzhennikova 1967. Т.Ф. Возженниковой [1] в составе вида выделено две формы: *Kisselevia ornata* f. *ornata* и *Kisselevia ornata* f. *reticulata*. Первая форма несет короткие шипики в углах ячеистой структуры, которые хорошо заметны на боковых сторонах цисты. У формы *K. ornata* f. *reticulata* шипики отсутствуют [1]. В результате ревизии Дж. Лентин [3], обе формы были объединены под единым видовым названием, поскольку этот признак не был прослежен устойчиво. В качестве лектотипа *Kisselevia ornata* был выбран экземпляр, выделяемый Т.Ф. Возженниковой [1] в качестве голотипа для формы *Kisselevia ornata* forma *reticulata* [3].**

Изученный нами материал позволяет заключить, что присутствие или отсутствие шипиков зависит исключительно от сохранности материала. Экземпляры с поврежденной эктофрагмой выглядят по большей части как гладкие. Экземпляры хорошей сохранности имеют отчетливо выраженную ячеистую структуру на боковых сторонах цисты, и просматриваются “шипики” – выросты эпифрагмы, поддерживающие эктофрагму. Поэтому мы придерживаемся мнения Дж. Лентин относительно объединения двух форм *Kisselevia ornata* f. *ornata* и *Kisselevia ornata* f. *reticulata* под общим видовым названием *Kisselevia ornata* [3].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изучение палинологического материала из морских среднеэоценовых (бартонских) отложений тавдинской свиты Северного Казахстана позволило выполнить морфологическое описание одного из распространенных и обычных таксонов *Kisselevia ornata* Vozzhennikova 1967. Хоро-

шая сохранность типового материала предоставила возможность проследить морфологическую изменчивость очертаний перидисты, паратабуляцию этого вида, форму парапластинок, орнаментацию сулькусной зоны, строение стенок цисты и составить уточненное описание типового вида *Kisselevia ornata* (Vozzhennikova 1967) Lentin et Vozzhennikova 1989 emend. (**Order Peridinales Haekel 1894**). Наблюдение в световом микроскопе позволило установить, что этот таксон обладает трехслойным строением стенки, то есть, оболочки представлены эндофрагмой, формирующей эндоцисту, перифрагмой и эктофрагмой, формирующих перидисту. Перифрагма имеет признаки интраатабулярной орнаментации. Эктофрагма представлена дискретными сетчатыми пластинками, отражающими схему паратабуляции этого вида, принадлежащую типу ветцелиеллоидных (Subfamily Wetzelielloideae Vozzhennikova 1961). Вновь выделенный Дж. Лентин и Т.Ф. Возженниковой таксон родового уровня *Charlesdowniea* Lentin et Vozzhennikova 1989 [3, 4] не имеет никаких принципиальных отличий в строении от типового вида рода *Kisselevia* Vozzhennikova 1963, поскольку обладает аналогичным трехслойным строением стенок. С наибольшей вероятностью, видовой состав рода *Kisselevia* Vozzhennikova 1967 должен быть пересмотрен.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Возженникова Т.Ф.* Ископаемые перидинеи юрских, меловых и палеогеновых отложений СССР. М.: Наука, 1967. 347 с.
2. *Fensome R.A., Taylor F.J.R., Norris G., Sarjeant W.A.S., Wharton D.I., Williams G.L.* A classification of living and fossil dinoflagellates // American Museum of Natural History / Micropaleontology special publication. 1993. № 7. 351 p.
3. *Lentin J.K., Vozzhennikova T.F.* The fossil dinoflagellate cysts *Kisselevia* emend. and *Charlesdowniea* gen. nov. // Rev. Paleobot. Palynol. 1989. V. 58. № 2-4. P. 215-230.
4. *Lentin J.K., Vozzhennikova T.F.* Fossil Dinoflagellates from the Jurassic, Cretaceous and Paleogene deposits of the USSR. A re-study // AASP Contribution Series. 1990. N 23. 220 p.
5. *Stover L.E., Evitt W.R.* Analyses of Pre-Pleistocene Organic-walled Dinoflagellates. Stanford, California: Stanford University Publications, 1978. V. XV. 300 p.
6. *Williams G.L., Lentin J.K., Fensome R.A.* The Lentin and Williams Index of Fossil Dinoflagellates 1998 Edition // AASP Contribution Series. 1989. № 34. 817 p.