

УДК 56.016.3:551.732.2

## КЕМБРИЙСКИЕ МИКРОФОССИЛИИ РОДА *COROLLASPHAERIDIUM*: НОВАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ И ПЕРЕСМОТР СИСТЕМАТИКИ

© 2024 г. О. В. Дантес<sup>a, b, \*</sup>, К. Е. Наговицин<sup>a</sup>, Е. Г. Раевская<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Институт нефтегазовой геологии и геофизики ИНГГ СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

<sup>b</sup> Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>c</sup> Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург, 199106 Россия

\*e-mail: 1429olga@gmail.com

Поступила в редакцию 15.11.2023 г.

После доработки 09.02.2024 г.

Принята к публикации 09.02.2024 г.

Колоколообразные микрофоссилии, найденные в отложениях томмотского яруса нижнего кембрия Сибирской платформы, сопоставлены с морфологически схожими формами нижнего кембрия Австралии, отнесенными к роду акритарх *Corollasphaeridium* Martin in Dean et Martin, 1982. Ревизия рода с привлечением геометрическо-морфометрического метода позволила обосновать выделение сибирских и австралийских форм в отдельный род *Spicaticampaniformis* gen. nov. с двумя видами в составе. Дано описание нового рода и приведены дополненные описания видов *S. aliquolumus* и *S. orimolumus*. По выявленным характеристикам их строения, исключающим форму цельной замкнутой оболочки, присущей акритархам, а также с учетом вариативности черт, сравнимой с модельными организмами (приапулиды, скребни, хитинозои), предложено рассматривать роды *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* в группе Metazoa. Показаны общие закономерности в вариативности формы оболочек *Spicaticampaniformis orimolumus* и скребней (*Acanthocephala*), что может указывать на схожие экоморфотипы, а также *Corollasphaeridium wilcoxianum* и приапулид, которые также могут являться экоморфотипами.

*Ключевые слова:* органостенные микрофоссилии, кембрий, *Corollasphaeridium*, Сибирская платформа, геометрическая морфометрия

DOI: 10.31857/S0031031X24040027, EDN: SEGTOE

### ВВЕДЕНИЕ

Многие микрофоссилии докембрия–кембрия описываются без биологической интерпретации из-за фрагментарной сохранности и тафономических преобразований, меняющих исходную форму организмов. Исключением не является род *Corollasphaeridium*, представленный мелкими (до 100 мкм) органостенными микрофоссилиями с полыми выростами, соединяющимися с центральной камерой (Dean, Martin, 1982). Данный род был помещен в группу *Acritarcha*, предложенную В. Эвитт (Evvitt, 1963) для объектов с неясным систематическим положением. Согласно определению группы *Acritarcha* (Downie et al., 1963), к ней относятся, главным образом, одиночные замкнутые различно орнаментированные оболочки, иногда открывающиеся с помощью разрыва, трещины

или формирования простого круглого оперкулярного пилома. Совокупность данных по морфологии, предположительному жизненному циклу и структуре оболочки позволяет относить акритарх к одноклеточному микрофитопланктону. Представители рода *Corollasphaeridium* имеют незамкнутую колоколообразную форму (на всех наблюдаемых экземплярах) с отверстием на одной стороне, скорее схожим с линией отрыва или линией роста кутикулярных покровов. Несмотря на то, что данные объекты были отнесены к акритархам, не раз возникали вопросы о природе этих форм (Раевская и др., 2023), но никакие специальные исследования в этом направлении прежде не проводились.

Первые описанные органостенные остатки рода *Corollasphaeridium* происходят из переходных верхнекембрийских–нижнеордовикских отложений

провинции Альберта Канады, где они приурочены к уровню предполагаемого положения границы систем (Dean, Martin, 1982). Немногим позже они были найдены в пограничных отложениях кембрия—ордовика на севере Китая (Chen et al., 1986). Богатый китайский материал позволил выявить и описать дополнительные морфологические особенности, в частности — наличие “апикального воротника”, обрамляющего широкое отверстие. Помимо типового вида *Corollasphaeridium wilcoxianum* Martin in Martin et Dean, 1986, в составе рода был описан вид *C. normalisum* Yin in Chen et al., 1986, который позже перешел в синонимичку к типовому виду, т.к. было показано, что он представляет собой поперечный ракурс его оболочки (Martin, 1992). Вид *C. wilcoxianum* в силу легко узнаваемой морфологии, узкой стратиграфической встречаемости и широкой географии был предложен в качестве зонального, а также как вид-индекс границы кембрия и ордовика (Martin, 1992; Wang et al., 2019). Позже в Австралии были обнаружены микрофоссилии, которые имели сходную колоколообразную морфологию, и на этом основании они были отнесены к роду *Corollasphaeridium* (Gravestock et al., 2001). Австралийские виды *C. opimolumum* и *C. aliquolumum* имеют раннекембрийский (атдабанский—ботомский) возраст, установленный на основе находок трилобитов, археоциат и мелкой скелетной фауны (Gravestock et al., 2001). Обнаруженные нами на Сибирской платформе в отложениях томмотского яруса органостенные микрофоссилии имеют большое сходство с австралийскими видами рода *Corollasphaeridium* и могут быть отнесены к одному виду (Дантес и др., 2023). Таким образом, стратиграфический диапазон рассматриваемого рода расширен почти на весь кембрий. Дополнительный материал позволяет на новом уровне рассмотреть вопросы биологической принадлежности данных микрофоссилий и обосновать их перевод в группу Metazoa. Кроме того, выраженная морфологическая гетерогенность рода *Corollasphaeridium* и различные сочетания морфологических характеристик ставят вопрос о его разделении на два рода: *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* gen. nov. Для обоснования предлагаемых изменений систематического положения изученных форм впервые для кембрийских органостенных микрофоссилий применены методы геометрической морфометрии.

#### КРАТКИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР

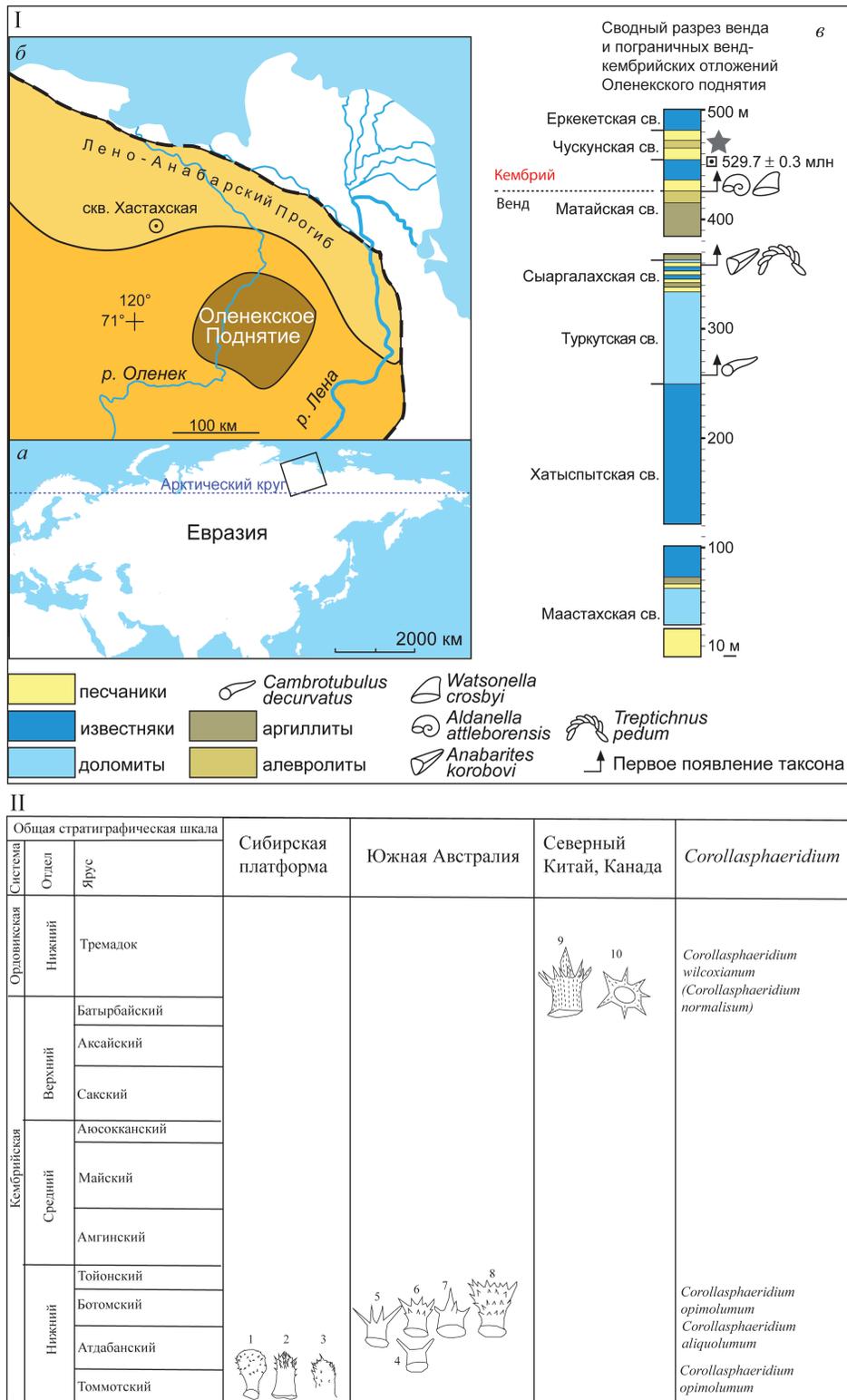
Анализ рода *Corollasphaeridium* проводился на материале из нижнекембрийских отложений

Сибирской платформы и опубликованных данных из других местонахождений. Ископаемый материал обнаружен в чускунской свите кессюсинской серии томмотского яруса нижнего кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы (рис. 1) (Grazhdankin et al., 2020). Кессюсинская серия включает в себя три свиты (снизу вверх): сыаргалахскую, маттайскую, чускунскую. В кровле маттайской свиты выше уровня первого появления томмотских моллюсков *Aldanella attleborensis* Shaler et Foerste и *Watsonella crosbyi* Grabau были обнаружены прослойки вулканических туфов. U–Pb возраст цирконов, извлеченных из этих туфов, составил  $529.7 \pm 0.3$  млн лет (Kaufman et al., 2012; Nagovitsin et al., 2015). Чускунская свита перекрывается еркекетской свитой (Коровников, 2002), нижняя часть которой (до 11 м) относится к томмотскому ярусу (верхняя часть зоны *Dokidocyathus regularis* и зона *Dokidocyathus lenaicus*). Примерно в 11 м от основания еркекетской свиты обнаружены трилобиты атдабанского яруса (*Profallotaspis jakutensis* Repina) (Коровников, 2002). Комплекс ископаемых чускунской свиты содержит многочисленные органостенные остатки животного происхождения (Grazhdankin et al., 2020).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для извлечения органических остатков из породы использовалась щадящая методика, предложенная Т.Н. Герман (1974), при которой крупные органические пленки и микрофоссилии извлекаются из растворенного осадка без центрифугирования. Для оптимизации и ускорения работы с осадком использовались сита с ячейкой 150–250 мкм, при помощи которых не только извлекался мацерат крупной фракции, но и освобождался от подавляющей части минеральной составляющей. Мелкая фракция (менее 250 мкм) обрабатывалась по стандартной палинологической методике, с отделением органической части осадка от минеральной в тяжелой жидкости с использованием центрифуги.

Ископаемый фактический материал из чускунской свиты представлен экземплярами удовлетворительной и хорошей сохранности (табл. II). Для проведения сравнительного анализа микрофоссилий, описываемых в составе рода *Corollasphaeridium*, использовались опубликованные данные для таксонов *C. wilcoxianum* (в т.ч. для его синонима *C. normalisum*), *C. opimolumum* и *C. aliquolumum* (Dean, Martin, 1982; Martin, 1992; Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007; Wang et al., 2019). Будучи сходными



**Рис. 1.** Географическое положение, стратиграфическая колонка и стратиграфическое распределение микрофоссилий рода *Corollasphaeridium*: I – географическое положение и стратиграфическая колонка: а – изучаемая местность (в квадрате), б – местоположение Оленекского поднятия, в – сводная стратиграфическая колонка (по: Grazhdankin et al., 2020, с изменениями); II – распределение микрофоссилий рода *Corollasphaeridium* по миру: 1–3 – сибирский материал, отнесенный в данной работе к *Spicaticampraniformis* gen. nov.; 4–8 – австралийский материал: 4, 5 – *S. aliqolum*, 6–8 – *S. opimolum*; 9, 10 – китайский и канадский материал по *Corollasphaeridium wilcoxianum* (10 – *C. normalisum* по: Gravestock et al., 2001).

по общей колоколообразной форме остатков, все выделенные ранее виды рода *Corollasphaeridium* имеют существенные отличия в особенностях строения “оболочек” и выростов (шипов). В качестве одного из методов установления взаимоотношений перечисленных таксонов и их возможной биологической интерпретации был применен метод геометрической морфометрии.

Необходимо уточнить использование некоторых терминов, касающихся морфологии микрофоссилий. Т.к. изначально данная группа микрофоссилий была описана в составе акритарх, апикальным полюсом называлась сторона “оболочки”, несущая округлое отверстие. Поскольку в настоящей работе принята интерпретация рассматриваемых микрофоссилий как фрагментов животных, то и термины употребляются в соответствии с морфологией Metazoa. Так, под “апикальным полюсом” подразумевается закрытая часть микрофоссилии, противоположная округлому отверстию, тогда как сторона, на которой находится отверстие, называется “базальной

частью”, предполагающей соединение с другой частью животного.

Размеры микрофоссилий устанавливались с использованием программы tpsDig2 ver. 2.32 (Rohlf, 2015). Общая схема измеряемых величин приведена на рис. 2. Морфология объектов была проанализирована при помощи геометрическо-морфометрического метода. Данный метод основан на анализе расположения частей объекта друг относительно друга в морфопространстве, а не на сравнении линейных измерений, как в классической морфометрии. Для описания формы объектов была использована методика полуметок, которая позволяет описать форму образца с непрерывным контуром от одного края основания (или линии отрыва) до другого. Каждый образец обрисовывался по контуру (табл. III, фиг. 3) с использованием 150 полуметок на равном расстоянии друг от друга (табл. III, фиг. 2) в программе tpsDig2 ver. 2.32. Далее полуметки были преобразованы в стандартные метки в программе tpsUtil ver. 1.82 (Rohlf, 2015). Данный шаг необходим для дальнейшего статистического

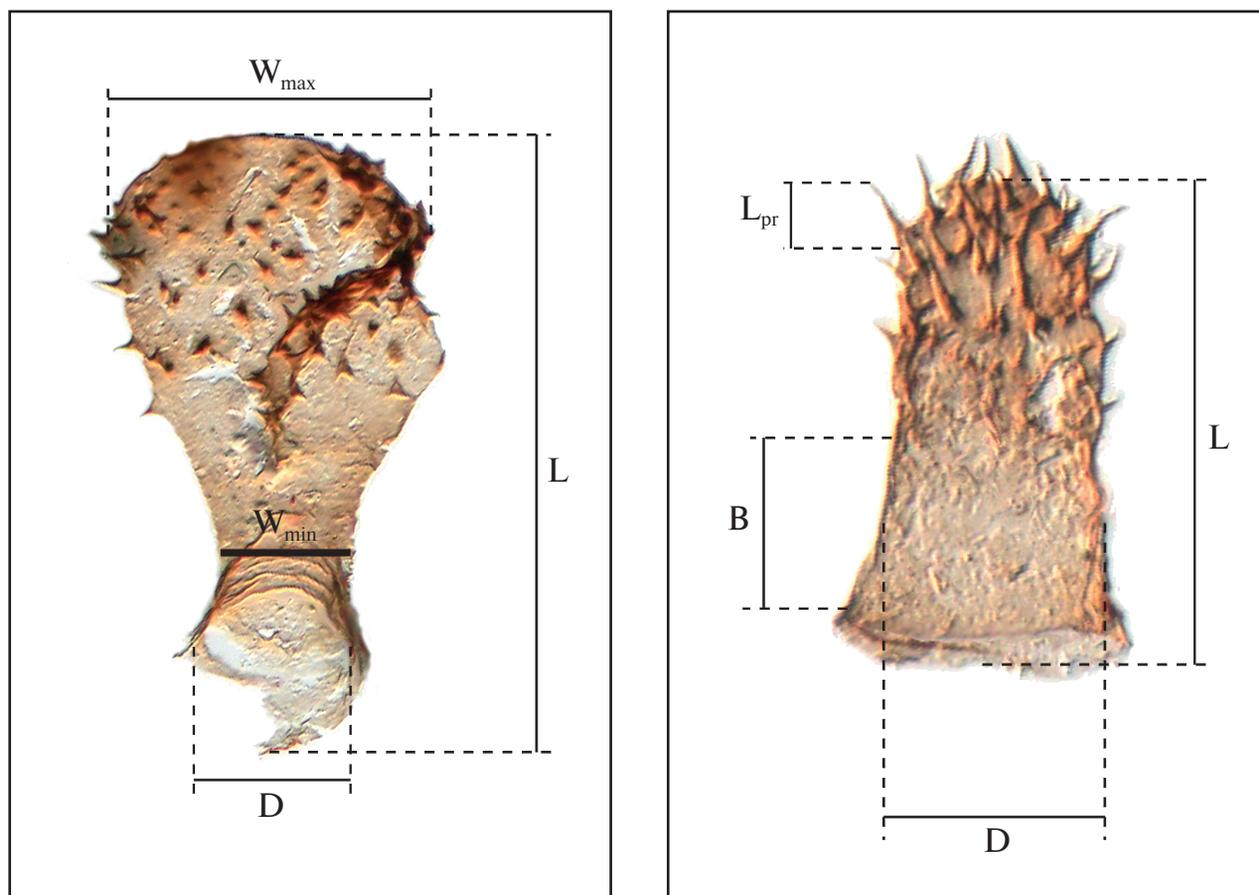


Рис. 2. Обозначение измеряемых величин на микрофоссилиях: L – длина,  $L_{pr}$  – длина выроста,  $W_{max}$  – максимальная ширина,  $W_{min}$  – минимальная ширина, D – диаметр базального отверстия, B – высота базальной части.

анализа в программе MorphoJ 1.07 (Klingenberg, 2011). Расположение первой и последней меток обусловлено фрагментарной сохранностью образцов, метки соответствуют краям основания или линии отрыва. Метки относятся к четвертому типу (Weber, Bookstein, 2011), т.е., расставлены на равном расстоянии друг относительно друга по контуру объекта. Данный способ расстановки меток позволяет обеспечить гомологичность в анализе для всех образцов (Smith, Wilson, 2017).

Статистический анализ осуществлялся в программах MorphoJ 1.07 и PAST 4.11 (Klingenberg, 2011) с помощью метода Прокруста, метода принципиальных компонент (PCA) и канонического вариативного анализа (CVA) (Loy, 2008). Метод Прокруста нивелирует различия между объектами, не относящиеся к морфологии (ориентация образца и размеры). Метод принципиальных компонент позволяет сравнивать объекты независимо от предложенной классификации, а канонический вариативный анализ обнаруживает максимальные различия между выделенными посредством метода принципиальных компонент группами. Результаты анализа по принципиальным компонентам и канонического вариативного анализа представлены на графиках (табл. III, фиг. 1, 4). Для подтверждения достоверности анализа по первым пяти компонентам (отвечающим за 81.64% морфологической вариативности) был проведен канонический вариативный анализ с использованием метода перекрестной оценки “складной нож” (cross-validation Jackknife) (Hammer et al., 2001). Этот метод позволяет определить принадлежность объекта к той или иной группе на основе морфологии, независимо от изначального определения образца. Таким образом, для каждой группы дается процент достоверно определяемых образцов в зависимости от предложенной классификации (табл. I). Для сравнения с микрофоссилиями использовались морфологически сходные органы животных двух современных групп (интроверт личинок приапулид и хоботок скребней) и одна группа древних проблематик (хитинозои). Всего проанализировано шесть групп организмов: 1) *Corollasphaeridium*

*wilcoxianum*; 2) *Spicaticampaniformis opimolumus*; 3) *S. aliquolumus*; 4) передний конец (интроверт) личинок *Priapulida*; 5) хитинозои и 6) хоботок скребней. Приапулиды, хитинозои и скребни были выбраны в качестве модельных организмов на основе морфологического сходства. Интроверт приапулид морфологически сходен с таксоном *Corollasphaeridium*, хоботок скребней использовался в качестве аналогичной структуры для *Spicaticampaniformis opimolumus*. Хитинозои сходны морфологически как с *Corollasphaeridium*, так и со *Spicaticampaniformis*, однако отличаются существенно большей плотностью материала и целостностью строения (не наблюдается продолжение после округлого отверстия).

Для подтверждения различий между шестью группами использовался метод Procrustes ANOVA. Результаты анализа показали, что различия в форме являются статистически значимыми ( $df = 1480$ ,  $F = 14.51$ ,  $p < 0.0001$ ), анализ проводился в программе MorphoJ 1.07 (Rohlf, 2015). Всего для геометрическо-морфометрического анализа было использовано 112 образцов, из них 26 представлены микрофоссилиями, 43 – современными аналогами (приапулиды, скребни) и 43 – хитинозоями. Количество микрофоссилий удовлетворяет минимальным требованиям для геометрическо-морфометрического анализа, вместе с дополнительными группами организмов выборка полностью удовлетворяет требованиям для проведения геометрическо-морфометрического анализа (Cardini, Elton, 2007).

Сравнительный материал для геометрическо-морфометрического анализа был взят из опубликованных источников: *Corollasphaeridium wilcoxianum* (Dean, Martin, 1982; Chen et al., 1986; Martin, 1992; Wang et al., 2019); личинки *Priapulida* (Calloway, 1975; Adrianov, Malakhov, 2001; Wenning et al., 2009; Sørensen et al., 2012); хоботок скребней (Nicholas, 1967, 1973; Cheng, 1986; Jones, 1986; Dimitrova, Georgiev, 1994; Taraschewski, 2000; García-Prieto et al., 2014; Hernández-Orts et al., 2017, 2022; Li et al., 2017; Kaimotoa et al., 2018; Gomes et al., 2019; Zhao et al., 2020; Ru et al.,

**Таблица 1.** Результаты метода перекрестной оценки “складной нож” по первым пяти компонентам (%)

	№	<i>S. opimolumus</i>	<i>S. aliquolumus</i>	<i>Acanthocephala</i>	<i>Chitinozoa</i>	<i>Priapulida</i>	<i>C. wilcoxianum</i>
<i>S. opimolumus</i>	14	50	7.14	7.14	21.43	0	14.28
<i>S. aliquolumus</i>	5	0	0	20	0	20	60
<i>Acanthocephala</i>	30	10	0	70	10	10	0
<i>Chitinozoa</i>	43	0	0	2.33	97.67	0	0
<i>Priapulida</i>	13	15.38	7.69	15.38	0	61.54	0
<i>C. wilcoxianum</i>	7	0	28.57	0	0	28.57	42.85

2022a, 2022b); Chitinozoa (Achab, Maletz, 2021; Ghavidel-Syooki, Piri-Kangarshahi, 2021; Li et al., 2021; Amberg et al., 2023; Liang et al., 2023).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ГЕОМЕТРИЧЕСКО-МОРФОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Проведенный согласно описанной методике геометрическо-морфометрический анализ позволил получить данные, объективно отражающие морфологическое “родство” исследуемых микрофоссилий. По результатам анализа принципиальных компонент построен график, где ось абсцисс отвечает за первую компоненту (56.25% вариативности), а ось ординат за вторую компоненту (9.75% вариативности). Проверочный метод перекрестной оценки “складной нож” по первым пяти компонентам показал достоверность выделенных групп, с верным результатом определения образцов в 72.32% случаев (табл. 1).

На графике по первым двум принципиальным компонентам достаточно четко отделяются группы микрофоссилий *Corollasphaeridium wilcoxianum* и *Spicaticampaniformis orimolumus* (табл. III, фиг. 1) по первой компоненте, отвечающей за наибольшую вариативность. Вид *S. aliquolumus* частично пересекается с *C. wilcoxianum*. Группа приапулид слабо пересекается с тремя группами микрофоссилий; разделение происходит в основном по второй компоненте, отвечающей за меньшую вариативность. Хитинозои формируют четкий кластер, который пересекается с группой скребней, частично пересекается с группой приапулид и в меньшей степени — с группой *Spicaticampaniformis*. Микрофоссилии достаточно хорошо отделяются от современных морфологических аналогов по второй компоненте, отвечающей в большей степени за длину латеральных выростов. Первая компонента в большей степени отвечает за ширину и длину апикальных выростов, и характеризует максимальную внутригрупповую изменчивость современных организмов.

Близкое расположение и частичное пересечение видов рода *Spicaticampaniformis* подтверждает их выделение в отдельный род (табл. III, фиг. 1). Общая морфология для видов *S. orimolumus* и *S. aliquolumus* схожа, и отличается отсутствием центрального апикального выроста, который хорошо заметен на общей форме *C. wilcoxianum*. Несмотря на то, что *C. wilcoxianum* и *S. aliquolumus* сильно пересекаются, общая форма у данных групп отличается. Пересечение *S. orimolumus* с группой скребней может быть

объяснено общим трендом морфологической вариативности, т.е., общим характером изменения формы за счет увеличения объема апикальной части (*S. orimolumus*) и увеличения размеров хоботка при закреплении (скребни). Данные результаты позволяют предположить, что у групп *S. orimolumus* и *Acanthoscephala* может быть схожий механизм работы — увеличение одной части организма за счет нагнетания жидкости. Ранее исследование конвергентной эволюции формы организмов проводилось на черепах обезьян Нового Света (широконосые обезьяны) с использованием геометрической морфометрии (Coutte et al., 2005). Полученные группы обезьян не соотносились с имеющимся разделением по молекулярным данным, однако хорошо соответствовали экологической приуроченности организмов, связанной с конвергентной эволюцией. Подобные группы организмов были названы экоморфотипами (Conway Morris, 2015). Схожая ситуация может наблюдаться на примере *Spicaticampaniformis orimolumus* и скребней — данные группы могут являться экоморфотипами со сходной вариативностью формы. Также виды *S. aliquolumus* и *S. orimolumus* могут являться разными частями одного организма, как, например, разные морфотипы склеритов у приапулид (Slater et al., 2018).

В каноническом вариативном анализе (по оригинальной выборке), который показывает максимальное разделение между группами, все виды родов *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* отчетливо отделяются друг от друга (табл. III, фиг. 4). *S. orimolumus* максимально отделяется от *C. wilcoxianum* по первой вариативности (45.59%), отвечающей за ширину основания и выраженность апикального выроста. При этом *S. orimolumus* лежит рядом с группой хитинозой. *S. aliquolumus* максимально отличается от *C. wilcoxianum* по второй компоненте (25.88%), которая отвечает за форму апикальной части. Группа приапулид найдется на графике между *Spicaticampaniformis aliquolumus* и *Corollasphaeridium wilcoxianum*, группа скребней равноудалена ото всех остальных групп.

Оба вида рода *Spicaticampaniformis* находятся в верхней части графика (табл. III, фиг. 4). Близкое расположение *S. orimolumus* и хитинозой может быть объяснено сходной морфологией, однако в анализе не учитывается плотность материала хитинозой. Максимально удаленная группа *Corollasphaeridium wilcoxianum* подтверждает предположение о разделении изначального рода *Corollasphaeridium*. Группа

приапулид практически не отличается по первой компоненте от группы *S. wilcoxianum*, и находится между *S. wilcoxianum* и *S. aliquolumus*. У группы приапулид выделяется подобие апикального выроста, и на основе данного морфологического сходства и расположения групп на графике, можно предположить, что таксон *S. wilcoxianum* был функциональной частью, участвующей в атаке. Под вопросом остается расположение *S. aliquolumus*, который по первой компоненте практически не отличается от *S. wilcoxianum* и приапулид, и при этом не имеет апикального или удлиненного выроста.

Необходимо отметить, что в настоящей работе использовалась 2D морфометрия по контуру плоских органостенных объектов, которые могли претерпеть тафономические изменения. Невозможность поменять ракурс или морфологию объекта накладывает свои ограничения на выборку, т.к. для 2D морфометрии все объекты должны быть в одной проекции (Loy, 2008). Тем не менее, геометрическо-морфометрические методы представляют собой дополнительный объективный анализ, позволяющий выделить те или иные закономерности для дальнейших интерпретаций.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

### ЦАРСТВО METAZOA

### INCERTAE SEDIS

#### Род *Spicaticampaniformis* Dantes, Nagovitsin et Raevskaya, gen. nov.

Название рода от *spicatus lat.* — остроконечный, покрытый шипами; *campanus lat.* — колокол; *forma lat.* — форма, внешний вид; м.р.

Типовой вид — *Corollasphaeridium orimolumum* Zhang in Gravestock et al., 2001.

Диагноз. Представители рода — уплощенные органостенные объекты, папиллы, первоначально колоколообразной формы, предположительно, отчлененные от более крупного тела (табл. II). Форма папилл изменяется от колоколообразной и цилиндрической с расширением в базальной части и округлым окончанием в апикальной, до удлиненной булавовидной с расширением в апикальной части. В базальной части имеется округлое или почти округлое отверстие, иногда подчеркнутое концентрическими складками. На внешней стороне папилл находятся конические простые полые шипы, свободно соединяющиеся с центральной камерой. Конические шипы сконцентрированы на апикальной стороне, но могут покрывать всю поверхность

микророссий. Плотность расположения шипов обратно пропорциональна размерам сферической части, т.е., чем больше выражено сферическое расширение, тем больше расстояние между отдельными шипами. От округлого отверстия иногда отходит базальная часть без конических шипов, которая открывается в увеличенную в диаметре центральную камеру. Микротекстура на поверхности микророссий отсутствует.

Видовой состав. Кроме типового вида, в нижнем кембрии Австралии также *S. aliquolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001).

Сравнение. От рода *Corollasphaeridium* отличается отсутствием продольной микротекстуры и хорошо выраженного центрального выроста на апикальном конце, более мелкими (менее 10 мкм в длину) равновеликими выростами, а также наличием расширения на апикальном конце.

З а м е ч а н и я . Для органостенных булавовидных микророссий предлагается использовать термин папиллы. Микророссии были обнаружены в нижнекембрийских отложениях Австралии (Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007) и отнесены к роду *Corollasphaeridium* без изменения его диагноза. Однако диагноз этого рода не учитывал отсутствие микротекстуры и центрального выроста, и хаотичного расположения равновеликих шипов. В настоящей работе пересмотрена принадлежность австралийских форм микророссий на основе нового материала из нижнего кембрия Сибирской платформы. Схожие по морфологии микророссии позволяют вывести закономерности в гетерогенной группе, которые могут служить достаточным обоснованием для выделения нового рода и отнесения к нему австралийских и сибирских форм. Папиллоподобные представители нового рода характеризуются вариативностью формы с различной комбинацией признаков (варьирует количество конических шипов, наличие/отсутствие округлого отверстия в базальной части, выраженная или слабо выраженная базальная часть без выростов), постоянными остаются отсутствие микротекстуры на поверхности и отсутствие центрального шипа. При этом, для рода *Corollasphaeridium* наличие микроскульптуры и центрального выроста являются ключевыми характеристиками.

*Spicaticampaniformis aliquolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001)

Табл. II, фиг. 14, 15

*Corollasphaeridium aliquolumum*: Gravestock et al., 2001, с. 78, табл. IV, фиг. 1–3.

Голотип — PIRSA 6428RS118-1 (England Finder coordinates: T53); Южная Австралия, п-ов

Йорк, скв. SYC-101, гл. 232.2 м; нижний кембрий, известняк Парара, акритарховая зона 6 (Gravestock et al., 2001, с. 78, табл. IV, фиг. 1–3).

**Описание.** Форма папилл цилиндрическая, удлиненная, на одном конце замкнутая, с отходящими от апикальной части узко-коническими шипами. Базальная часть не замкнута, частично разрушена (табл. II, фиг. 14, 15). Шипы узкоконические полые, неветвящиеся, число варьирует от четырех до шести (табл. II, фиг. 14, 15). Все выросты сконцентрированы на апикальной стороне и расположены на равном расстоянии друг относительно друга. Микротекстура на поверхности отсутствует.

**Размеры.** Экз. ЦКП “Геохрон” № 2124/14 (табл. II, фиг. 14): длина без шипов – 46 мкм, ширина наиболее полной части – 21 мкм, длина боковых шипов (с обеих сторон) – 32 мкм, наиболее длинный боковой шип – 36 мкм, срединные шипы – 23 мкм. Экз. ЦКП “Геохрон” № 2124/15 (табл. II, фиг. 15): максимальная длина – 22 мкм, максимальная ширина 18 мкм, один шип 29 мкм, второй – 33 мкм.

**Изменчивость.** Непостоянна длина шипов, расположенных на апикальной стороне у различных представителей вида. Шипы могут быть расположены вдоль апикального края, как у сибирских представителей, или на равном расстоянии друг от друга, как у австралийских представителей.

**Сравнение.** От *S. opimolumus* отличается небольшим числом длинных узко-конических шипов (четыре–шесть), расположенных только на апикальной стороне. Отсутствует

сферическое расширение и округлое отверстие в базальной части.

**З а м е ч а н и я .** Изученные материалы из томмота Сибирской платформы отличаются от *S. opimolumus* меньшими размерами и строением шипов. Несмотря на фрагментарную сохранность сибирского материала, идентичная морфология сибирских и австралийских образцов позволяет относить их к одному виду. Поскольку морфология этого вида достаточно гетерогенна, возможно, данные микрофоссилии были частью большего организма. Небольшая центральная камера и небольшое количество шипов, скорее, соотносятся со статичной структурой, возможно склеритами, однако фрагментарная сохранность как сибирского, так и австралийского материала не позволяет делать более уверенные предположения.

**Распространение.** Нижний кембрий: ботомский ярус, акритарховая зона 5–7, п-ов Йорк (Parara Limestone) и бассейн Арови (Lower Wilkawillina Limestone), Южная Австралия (Gravestock et al., 2001); томмотский ярус, чускунская свита, Сибирская платформа, Оленекское поднятие.

**Материал.** Две фрагментарно сохранившимися микрофоссилии из чускунской свиты Оленекского поднятия (Nagovitsin et al., 2015).

*Spicaticampaniformis opimolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001)

Табл. II, фиг. 1–13

*Corollasphaeridium opimolumum*: Gravestock et al., 2001, с. 79, табл. IV, фиг. 4, 5.

**Голотип** – PIRSA 6428RS160 (England Finder coordinates: P50/3); Южная Австралия, п-ов Йорк, скв. SYC-101, гл. 232.3 м; нижний

Экз. ЦКП “Геохрон”, №	Изображен здесь	L, мкм	L <sub>пр</sub> , мкм	W <sub>max</sub> , мкм	W <sub>min</sub> , мкм	D, мкм
№2124/1	Табл. II, фиг. 1	20	2–5	23	16	
№2124/2	Табл. II, фиг. 2	65	4–6			13–23
№2124/3	Табл. II, фиг. 3	67	5–7			35
№2124/4	Табл. II, фиг. 4	130	6	71	27	21–34
№2124/5	Табл. II, фиг. 5	107	5–1	38		30–35
№2124/6	Табл. II, фиг. 6	92	<12.16	43		
№2124/7	Табл. II, фиг. 7	32	5–13	25		
№2124/8	Табл. II, фиг. 8	41	3–5	32		
№2124/9	Табл. II, фиг. 9	41	3–7	36		
№2124/10	Табл. II, фиг. 10	17	3–4	9		
№2124/11	Табл. II, фиг. 11	42	5–12	89		
№2124/12	Табл. II, фиг. 12	20	2–5	24		
№2124/13	Табл. II, фиг. 13	23	7–11	32		

кембрий, известняк Парара, акритарховая зона 6 (Gravestock et al., 2001, с. 79, табл. IV, фиг. 4).

**Описание.** Папиллы от цилиндрической колоколообразной до удлиненной булавовидной формы. В базальной части имеется округлое или почти округлое отверстие, иногда подчеркнутое концентрическими складками и складками смятия. Апикальная сторона замкнутая. На внешней стороне микрофоссилий находятся конические простые полые неветвящиеся выросты, свободно соединяющиеся с центральной полостью. Выросты имеют округлое основание и острый кончик. Выросты сконцентрированы на апикальной стороне, могут покрывать всю поверхность микрофоссилий. Иногда на апикальной части выросты имеют большую длину по сравнению с выростами, расположенными в центральной и нижней частях микрофоссилий. Плотность расположения выростов обратно пропорциональна размерам сферической части, т.е. чем больше выражено сферическое расширение, тем больше расстояние между отдельными выростами и тем меньше длина самих выростов. От округлого отверстия иногда отходит базальная часть без конических выростов, которая открывается в увеличенную в диаметре центральную полость. Как правило, выраженное сферическое расширение имеет менее плотные стенки. Микротекстура на поверхности микрофоссилий отсутствует.

**Размеры.** Обозначения:  $L$  — длина,  $L_{pr}$  — длина шипа,  $W_{max}$  — максимальная ширина,  $W_{min}$  — минимальная ширина,  $D$  — диаметр базального отверстия.

**Изменчивость.** Форма сильно вариативна, может отсутствовать как сферическое расширение, так и базальная часть, не несущая шипов. Конические шипы практически всегда выражены, однако меняются расстояние между отдельными шипами и длина шипов, в зависимости от формы.

**Сравнение.** От *S. aliquolumus* отличается существенно большим количеством простых конических шипов, относительно равномерно распределенных на внешней стороне, и явно выраженной вариативностью общей формы, а также наличием округлого отверстия в базальной части.

**Замечания.** Колоколообразные папиллоподобные микрофоссилии, скорее всего, являются частью большего организма. Микрофоссилии имеют явно выраженную морфологическую вариативность, которая свидетельствует о динамической функции при жизни, по аналогии с современными организмами.

**Распространение.** Нижний кембрий: ботомский ярус, акритарховая зона 6–7, п-ов Йорк (Parara Limestone, Minlaton Formation), Южная Австралия (Gravestock et al., 2001); томмотский ярус, чускунская свита, Сибирская платформа, Оленекское поднятие.

**Материал.** 13 микрофоссилий из чускунской свиты Оленекского поднятия (Nagovitsin et al., 2015).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вопросы о таксономической принадлежности рода *Corollasphaeridium* неоднократно возникали со времени его описания из-за его не характерной для акритарх морфологии (Dean, Martin, 1982). Правомочность отнесения новых видов из нижнего кембрия Австралии к *Corollasphaeridium* не вполне очевидна, поскольку морфологически они не вписываются в диагноз рода (Gravestock et al., 2001). Следует отметить, что в интервале существования *Corollasphaeridium* с раннего кембрия (Gravestock et al., 2001) до начала ордовика (Wang et al., 2019) морфология видов заметно меняется, при этом нет уверенности, что она отражает эволюционные изменения одного таксона. Ключевые черты, по которым были описаны виды (конические выросты, наличие центральной полости, округлое базальное отверстие с линией отрыва), имеют различное проявление у разных видов, а четкие закономерности в изменении морфологии отсутствуют. На основе морфологических данных и по результатам геометрическо-морфометрического анализа, род *Corollasphaeridium* предлагается разделить на два: *Corollasphaeridium* (моновидовой род с типовым видом *C. wilcoxianum*) и *Spicaticampaniformis* gen. nov. (с двумя видами в его составе: *S. primolumus* и *S. aliquolumus*).

Характер базального отверстия (округлое, со складками смятия и линией отрыва), отсутствие целостности и повторяемости формы позволяют предполагать, что обнаруженные микрофоссилии скорее являются частью большего организма, чем однокамерными акритархами. Также возможен вариант интерпретации данных остатков в качестве протистов, способных формировать раковину вокруг себя (раковинные амебы в широком смысле). Однако строение таких раковин однообразно (Bobrov, Mazei, 2004) и не соотносится с вариативностью изученной группы. Микрофоссилии *Corollasphaeridium* имеют четкий порядок расположения более мелких выростов вокруг центрального выроста; их общая форма достаточно однообразна, однако

также присутствует вариативность — окаймляющие выросты могут быть расположены в два ряда, центральный шип сильно варьирует в размере и ширине основания, меняется скульптура на поверхности от продольных параллельных ребер до анастомозирующих линий (Martin, 1992; Wang et al., 2019). Данные морфологические характеристики могут являться функциональными чертами организма (Violle et al., 2007). Исходя из морфологии, отражающей вероятную гетерогенность группы, мы предлагаем вывести род *Corollasphaeridium* из группы *Acritarcha* и поместить среди многоклеточных животных — Metazoa.

Описанный в работе род *Spicaticampaniformis* gen. nov. включает в себя два вида, обнаруженных в Австралии (Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007) и на Сибирской платформе. Ископаемые остатки, выделенные в новый род *Spicaticampaniformis*, представляют собой нецельный незамкнутый объект с неровным краем, иногда сохранившимся округлым отверстием, которое отличается наличием складок смятия и линии отрыва. Описанные признаки указывают на связь микрофоссилий с большим организмом. Морфологическая изменчивость вида *S. orimolumus* и функциональные черты, представленные центральной емкостью, выростами и базальной частью без выростов, отходящей от базального отверстия, говорят о прижизненной пластичности микрофоссилий. Сохранение одних и тех же морфологических черт с различным сочетанием и степенью выраженности характерно для мягких подвижных и изменяющихся структур. Одним из таких примеров могут быть хоботки скребней (скребни — облигатная паразитическая группа) (Van Cleave, 1952; Никишин, 2004). В настоящее время промежуточным хозяином скребней выступают ракообразные и некоторые другие членистоногие. В раннем кембрии уже существовали представители этих групп (Slater, Bohlin, 2022), которые могли выступать в качестве хозяев для паразитов. Личинки скребней, практически идентичные современным, были обнаружены в копролитах крокодилообразных из верхнего мела (Ferreira Cardia et al., 2019) и пластинчатожаберных рыб из средней перми (Dentzien-Dias et al., 2013). При закреплении паразита в кишечнике хозяина морфология пробостуса сильно изменяется: увеличиваются размеры, и крючки отдаляются друг от друга (Van Cleave, 1952). Схожую картину изменчивости морфологии мы наблюдаем в обнаруженных микрофоссилиях *S. orimolumus* (табл. II). Однако скребни отличаются от *S. orimolumus* по ряду признаков: 1) направление

шипов (у скребней направление шипов в сторону хвостовой части); 2) шипы скребней обычно имеют корни (Gomes et al., 2019); 3) не все варианты морфотипов соответствуют морфологии хоботка скребней (табл. II, фиг. 7, 10–13).

Вид *Spicaticampaniformis aliquolumus* на Сибирской платформе представлен всего двумя плохо сохранившимися экземплярами. Морфология данных микрофоссилий из Сибири и Австралии отличается расположением выростов и размерами, однако на данный момент их можно отнести к одному виду — *S. aliquolumus*, который имеет меньшие размеры по сравнению с *S. orimolumus*. Данный вид также интерпретируется как часть большего организма. Ввиду плохой сохранности и небольшого количества образцов, подтвердить данное предположение затруднительно. Возможно, *S. aliquolumus* представляют домики протистов (Bobrov, Mazei, 2004) или склериты животных, по аналогии с таксоном *Ceratophyton* (Wernström et al., 2023).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе описаны раннекембрийские колоколообразные микрофоссилии, найденные в разрезе чукунской свиты кессюсинской серии томмотского яруса нижнего кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы, морфологически сходные с австралийскими представителями рода *Corollasphaeridium* (Gravestock et al., 2001). Проведенный анализ с привлечением геометрическо-морфометрического метода позволил обосновать выделение сибирских и австралийских форм в новый род *Spicaticampaniformis* (с двумя видами в составе, *S. aliquolumus* и *S. orimolumus*), т.к. диагноз рода *Corollasphaeridium* в полной мере не описывает морфологические особенности рассматриваемых микрофоссилий. По выявленным характеристикам их строения, прежде всего, исключая форму цельной замкнутой оболочки, а также вариативности черт, сравнимой с модельными организмами (приапулиды, скребни, хитинозои), предложено отнесение родов *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* к группе Metazoa. Показаны общие закономерности в вариативности вида *Spicaticampaniformis orimolumus* и *Acanthocephala*, которые мы интерпретируем как схожие экоморфотипы, а также *Corollasphaeridium wilcoxianum* и *Priapulida*, которые, возможно, тоже могут являться экоморфотипами.

\* \* \*

Авторы выражают благодарность А.Ю. Журавлеву, Палеонтологический ин-т им. А.А. Бори́ска и П.Ю. Пархаеву (ПИН РАН) за конструктивное обсуждение материала и содействие при описании палеонтологических остатков, а также О.А. Орловой, Московский государственный ун-т имени М.В. Ломоносова (МГУ), за помощь в сборе сравнительно-анатомического материала для группы скребней. Авторы выражают благодарность Е.Ю. Голубковой, Ин-т геологии и геохронологии докембрия РАН (ИГГД РАН), за обстоятельную рецензию.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор, анализ и интерпретация палеонтологических данных проведены за счет проекта НИР № FWZZ-2022-0002. Анализ и интерпретация эволюционно-биологических данных, статистический и геометрическо-морфометрический анализы проведены при финансовой поддержке проекта Российского научного фонда № 23-17-00202.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герман Т.Н.* Из опыта извлечения крупных растительных остатков и микрофоссилий с помощью химического растворения пород // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1974. Т. 81. С. 97–99.
- Дантес О.В., Наговицин К.Е., Раевская Е.Г.* Первые находки кембрийских проблематик *Corollasphaeridium* на Сибирской платформе: Результаты сравнительно-анатомического анализа // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. LXIX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 35–37.
- Коровников И.В.* Новые данные по биостратиграфии нижнего и среднего кембрия северо-востока Сибирской платформы (разрез р. Хорбосуояса, Оленекское поднятие) // Геол. и геофизика. 2002. Т. 43. № 9. С. 826–836.
- Никишин В.П.* Цитоморфология скребней (покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки). М.: ГЕОС, 2004. 234 с.
- Раевская Е.Г., Баньели Г., Дантес О.В.* Кембрийский род акритарх *Corollasphaeridium* – новые данные к пересмотру систематического положения // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. LXIX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 121–124.
- Achab A., Maletz J.* The age of the *Euconochitina* *symmetrica* Zone and implication for Lower Ordovician chitinozoan and graptolite zonations of Laurentia // Rev. Palaeobot. Palynol. 2021. V. 295. P. 104508.
- Adrianov A.V., Malakhov V.V.* Symmetry of priapulids (Priapulida). 2. Symmetry of larvae // J. Morphol. 2001. V. 247. № 2. P. 111–121.
- Amberg C.E., Molyneux S.G., Zalasiewicz J.A., Vandenbroucke T.R.* Chitinozoan biostratigraphy of the regional Arenig series in Wales and correlation with the global Lower–Middle Ordovician series and stages // Geol. Mag. 2023. V. 160. № 3. P. 511–534.
- Bobrov A., Mazei Y.* Morphological variability of Testate Amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in natural populations // Acta Protozool. 2004. V. 43. P. 133–146.
- Calloway C.B.* Morphology of the introvert and associated structures of the priapulid *Tubiluchus corallicola* from Bermuda // Mar. Biol. 1975. V. 31. P. 161–174.
- Cardini A., Elton S.* Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape // Zoomorphology. 2007. V. 126. P. 121–134.
- Chen J.-Y.* Aspects of Cambrian–Ordovician boundary in Dayangcha, China. Beijing, 1986. 391 p.
- Cheng T.C.* Acanthocephala: The spiny-headed worms // General Parasitology. Orlando: Acad. Press, 1986. P. 445–464.
- Conway Morris S.* The Runes of Evolution: How the Universe Became Self-Aware. Templeton Press, 2015. 488 p.
- Couette S., Escarguel G., Montuire S.* Constructing, bootstrapping, and comparing morphometric and phylogenetic trees: A case study of New World monkeys (Platyrrhini, Primates) // J. Mammalogy. 2005. V. 86. № 4. P. 773–781.
- Dean W.T., Martin F.* The sequence of trilobite faunas and acritarch microfloras at the Cambrian–Ordovician boundary, Wilcox Pass, Alberta, Canada // The Cambrian–Ordovician Boundary: Sections, Fossil Distributions, and Correlations. Oxford: National Museum Wales, 1982. P. 131–140.
- Dentzien-Dias P.C., Poinar Jr. G., De Figueiredo A.E.Q. et al.* Tapeworm eggs in a 270 million-year-old shark coprolite // PLoS ONE. 2013. V. 8. № 1. P. e55007.
- Dimitrova Z.M., Georgiev B.B.* *Ardeirhynchus* n. g. (Palaeacanthocephala: Polymorphida: Polymorphidae), with a redescription of *A. spiralis* (Rudolphi, 1809) n. comb. // Syst. Parasitol. 1994. V. 29. P. 149–158.
- Downie C., Evitt W.R., Sarjeant W.A.S.* Dinoflagellates, hystrichospheres, and the classification of the acritarchs // Stanford Univ. Publ. in Geol. Sci. 1963. V. 7. P. 1–16.
- Evitt W.R.* A discussion and proposals concerning fossil Dinoflagellates, Hystrichospheres, and Acritarchs // Proc. Nat. Acad. Sci. 1963. V. 49. № 3. P. 298–302.
- Ferreira Cardia D.F., Bertini R.J., Camossi L.G., Letizio L.A.* First record of Acanthocephala parasites eggs in coprolites preliminary assigned to *Crocodyliformes*

- from the Adamantina Formation (Bauru group, Upper Cretaceous), São Paulo, Brazil // *Anais Acad. Brasil. Ciênc.* 2019. V. 91. P. e20170848.
- García-Prieto L., García-Varea M., Mendoza-Garfias B.* Biodiversity of Acanthocephala in Mexico // *Rev. Mexicana de Biodivers.* 2014. V. 85. P. 177–182.
- Ghavidel-Syooki M., Piri-Kangarshahi M.H.* Biostratigraphy of acritarchs, chitinozoans, and miospores from Upper Ordovician sequences in Kuh-e Boghou, southwest of Kashmar, eastern central Iran: Stratigraphic and paleogeographic implications // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2021. V. 284. P. 104337.
- Gomes A.P.N., Cesárioc C.S., Olifiersd N. et al.* New morphological and genetic data of *Gigantorhynchus echinodiscus* (Diesing, 1851) (Acanthocephala: Archiacanthocephala) in the Giant Anteater *Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus, 1758 (Pilosa: Myrmecophagidae) // *IJP: Parasites and Wildlife.* 2019. V. 10. P. 281–288.
- Gravestock D.I., Alexander E.M., Demidenko Y.E. et al.* The Cambrian Biostratigraphy of the Stansbury Basin, South Australia. Moscow: IAPC Nauka/Interperiodica, 2001. 346 p.
- Grazhdankin D., Marusin V.V., Izokh O.P. et al.* Quo vadis, Tommotian? // *Geol. Mag.* 2020. V. 157. № 1. P. 22–34.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hernandez-Orts J.S., Lisitsyna O.I., Kuzmina T.A.* First morphological and molecular characterization of *Cstacanthus* of *Corynosoma* eae *Zdzitowiecki*, 1984 (Acanthocephala: Olymorphidae) from Antarctic teleost fishes // *Parasitol. Intern.* 2022. V. 91. P. 102616.
- Hernández-Orts J.S., Smales L.R., Pinacho-Pinacho C.D. et al.* Novel morphological and molecular data for *Corynosoma hanna*e *Zdzitowiecki*, 1984 (Acanthocephala: Polymorphidae) from teleosts, fish-eating birds and pinnipeds from New Zealand // *Parasitol. Intern.* 2017. V. 66. P. 905–916.
- Jones A.* Biology of the Acanthocephala // *Parasitology today.* 1986. V. 2. № 9. P. 259.
- Kaimotoa T., Hirazawaa T., Masubuchia T. et al.* Host characteristics and infection level of an intestinal parasite *Corynosoma strumosum* (Acanthocephala) in the Kuril harbor seal of Erimo Cape, Hokkaido, Japan // *Parasitol. Intern.* 2018. V. 76. № 2. P. 237–244.
- Kaufman A.J., Peek S., Martin A.J. et al.* A shorter fuse for the Cambrian Explosion? // *GSA Annual Meeting in Charlotte.* 2012. V. 44. № 7. P. 326.
- Klingenberg C.P.* Morphoj: An integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resources.* 2011. V. 11. P. 353–357.
- Li L., Chen H.-X., Amin O.M., Yang Y.* Morphological variability and molecular characterization of *Pomphorhynchus zhoushanensis* sp. nov. (Acanthocephala: Pomphorhynchidae), with comments on the systematic status of *Pomphorhynchus Monticelli*, 1905 // *Parasitol. Intern.* 2017. V. 66. № 5. P. 693–698.
- Li Y., Chen X., Yao H. et al.* Chitinozoan biostratigraphy across the Aeronian–Telychian boundary (Silurian, Llandovery) in the middle Yangtze region of China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2021. V. 290. P. 104424.
- Liang Y., Tang P., Wang G.-X. et al.* Middle–Late Ordovician chitinozoans from Songliang of Qiaojia, western south China, and their biostratigraphic implications // *Palaeoworld.* 2023. V. 32. № 2. P. 287–302.
- Loy A.* Morphometrics and theriology homage to Marco Corti // *Hystrix, Ital. J. Mammalogy.* 2008. V. 18. № 2. P. 115–136.
- Martin F.* Uppermost Cambrian and Lower Ordovician Acritarchs and Lower Ordovician Chitinozoans from Wilcox Pass, Alberta // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1992. V. 420. 57 p.
- Nagovitsin K.E., Rogov V.I., Marusin V.V. et al.* Revised Neoproterozoic and Terreneuvian stratigraphy of the Lena–Anabar Basin and north-western slope of the Olenek Uplift, Siberian Platform // *Precamb. Res.* 2015. V. 270. P. 226–245.
- Nicholas W.L.* The biology of the Acanthocephala // *Advances in Parasitology.* 1967. V. 5. P. 205–246.
- Nicholas W.L.* The biology of the Acanthocephala // *Advances in Parasitology.* 1973. P. 671–706.
- Rohlf F.J.* The tps series of software // *Hystrix, Ital. J. Mammalogy.* 2015. V. 26. № 1. P. 9–12.
- Ru S.-S., Rehman A.U., Chen H.-X. et al.* Morphology and molecular characterization of *Acanthogyrus* (*Acanthosentis*) *bilaspurensis* Chowhan, Gupta & Khera, 1987 (Acanthocephala: Gyraacanthocephala: Quadrigyridae) from the common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus (Cypriniformes: Cyprinidae) in Pakistan // *Parasitol. Intern.* 2022a. V. 90. P. 102608.
- Ru S.-S., Yang R.-J., Chen H.-X. et al.* Morphology, molecular characterization and phylogeny of *Bolbosoma nipponicum* Yamaguti, 1939 (Acanthocephala: Polymorphidae), a potential zoonotic parasite of human acanthocephaliosis // *Intern. J. Parasitol.: Parasites and Wildlife.* 2022b. V. 18. P. 212–220.
- Slater B.J., Bohlin M.S.* Animal origins: The record from organic microfossils // *Earth-Sci. Rev.* 2022. V. 232. P. 104107.
- Slater B.J., Harvey T.H.P., Butterfield N.J.* Small carbonaceous fossils (SCFs) from the Terreneuvian (Lower Cambrian) of Baltica // *Palaeontology.* 2018. V. 61. Pt. 3. P. 417–439.
- Smith S.M., Wilson G.P.* Species discrimination of co-occurring small fossil mammals: A case study of the Cretaceous–Paleogene multituberculate genus *Mesodma* // *J. Mammal Evol.* 2017. V. 24. P. 147–157.
- Sørensen M.V., Rho H.S., Min W.-G., Kim D.* A new recording of the rare Priapulid *Meiopriapulid fijiensis*, with comparative notes on juvenile and adult morphology // *Zool. Anzeiger.* 2012. V. 251. № 4. P. 364–371.
- Taraschewski H.* Host-parasite interactions in Acanthocephala: A morphological approach // *Advances in Parasitol.* 2000. V. 41. P. 1–179.

- Van Cleave H.J.* Some host-parasite relationships of the Acanthocephala, with special reference to the organs of attachment // *Experimental Parasitol.* 1952. V. 1. № 3. P. 305–330.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D. et al.* Let the concept of trait be functional! // *Oikos.* 2007. V. 116. P. 882–892.
- Wang X.-F., Stouge S., Maletz J. et al.* Correlating the global Cambrian–Ordovician boundary: Precise comparison of the Xiaoyangqiao section, Dayangcha, north China with the Green Point GSSP section, Newfoundland, Canada // *Palaeoworld.* 2019. V. 28. № 3. P. 243–275.
- Weber G.W., Bookstein F.* Virtual Anthropology. A Guide to a New Interdisciplinary Field. Springer Vienna, 2011. 423 с.
- Wennberg S.A., Janssen R., Budd G.E.* Hatching and earliest larval stages of the Priapulid worm *Priapulid caudatus* // *Invertebr. Biol.* 2009. V. 128. № 2. P. 157–171.
- Wernström J.V., Slater B.J., Sørensen M.V. et al.* Geometric morphometrics of macro- and meiofaunal priapulid pharyngeal teeth provides a proxy for studying Cambrian “tooth taxa” // *Zoomorphology.* 2023. V. 142. P. 411–421.
- Yin L.-M.* Comparison and stratigraphic significance of the palynoflora // *Aspects of Cambrian-Ordovician boundary in Dayangcha China* / Ed. Chen J.-Y. Beijing, 1986. P. 101–112.
- Zang W.-L., Moczyłowska M., Jago J.B.* Early Cambrian acritarch assemblage zones in South Australia and global correlation // *Mem. Assoc. Australas. Palaeontol.* 2007. V. 33. P. 141–177.
- Zhao Q., Muhammad N., Chen H.-X. et al.* Morphological and genetic characterisation of *Centrorhynchus clitorideus* (Meyer, 1931) (Acanthocephala: Centrorhynchidae) from the Little Owl *Athene noctua* (Scopoli) (Strigiformes: Strigidae) in Pakistan // *Syst. Parasitol.* 2020. T. 97. P. 517–528.

### Объяснение к таблице II

Фиг. 1–15. Микрофоссилии рода *Spicaticampaniformis* gen. nov. из нижнего кембрия Сибирской платформы: 1–13 – *S. opimolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001), экз. ЦКП “Геохрон”, №№ 2124/1–13; 14, 15 – *Spicaticampaniformis* cf. *aliquolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001), экз. ЦКП “Геохрон”, №№ 2124/14, 15.

### Объяснение к таблице III

Расположение групп организмов на графике по принципиальным компонентам и на графике канонического-вариативного анализа: фиг. 1 – график по принципиальным компонентам, цветом выделены группы организмов; фиг. 2 – контур объекта (*Corollasphaeridium wilcoxianum*) и расположение полуметок на равном расстоянии друг от друга с 1 по 150; фиг. 3 – пример кривой, описывающей форму организма (*Spicaticampaniformis opimolumus*), отмечены первая и последняя полуметки; фиг. 4 – график по каноническому анализу; черным цветом рядом с каждым полем показана общая форма для каждой выборки, красным цветом обозначена группа скребней (Acanthocephala), желтым – хитинозои (Chitinozoa), зеленым – группа микрофоссилий *Corollasphaeridium wilcoxianum*, голубым – личинки припулид (*Priapulida*), синим – группа микрофоссилий *Spicaticampaniformis aliquolumus*, фиолетовым – группа микрофоссилий *S. opimolumus*.

## Cambrian Microfossils of the Genus *Corollasphaeridium*: New Interpretation and Revision of Systematics

O. V. Dantes<sup>1,2</sup>, K. E. Nagovitsin<sup>1</sup>, E. G. Raevskaya<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Petroleum Geology and Geophysics IPGG SB RAS, Novosibirsk, 630090 Russia*

<sup>2</sup>*Borisyak Institute of Paleontology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

<sup>3</sup>*All-Russian Scientific Research Geological Institute named after A.P. Karpinsky, St. Petersburg, 199106 Russia*

Bell-shaped microfossils found in Lower Cambrian Tommotian of the Siberian Platform were compared with morphologically similar forms of the Lower Cambrian of Australia, assigned to the acritarch genus *Corollasphaeridium* (Martin in Dean et Martin, 1982) Martin, 1992 (Gravestock et al., 2001). Revision of the genus using geometric-morphometric method allowed us to justify the separation of Siberian and Australian forms into a separate genus *Spicaticampaniformis* gen. nov. with two species in its composition. A description of the new genus is given and supplemented descriptions of species of *S. aliquolumus* and *S. opimolumus*. According to the revealed characteristics of their structure, excluding the form of a whole closed body, inherent to acritarchs, and also taking into account the variability of features comparable with model organisms (priapulids, acanthocephalans, chitinozoa), the assignment of the genera *Corollasphaeridium* and *Spicaticampaniformis* to the Metazoa group is proposed. General regularities in the variation of species of *Spicaticampaniformis opimolumus* and Acanthocephala, which may indicate similar ecomorphotypes, as well as *Corollasphaeridium wilcoxianum* and Priapulida, which may also be ecomorphotypes, are described.

*Keywords:* organic microfossils, Cambian, *Corollasphaeridium*, Siberian Platform, geometric-morphometrics

