

СПОРЫ ЗОНЫ CONTAGISPORITES OPTIVUS-SPELAEOTRILETES KRESTOVNIKOVII ИЗ РАЗРОЗНЕННЫХ СПОРАНГИЕВ

В статье описываются разрозненные спорангии из девонских отложений Павловского карьера (Центральное девонское поле) и Южного Тимана. Микро- и мегаспоры из этих спорангиев сопоставляются с дисперсными миоспорами из одно-возрастных отложений для определения поведения морфологических признаков, являющихся определяющими в искусственной систематизации миоспор.

В современной палинологии при изучении девонских отложений используются основы формальной системы классификации дисперсных миоспор С.Н.Наумовой [2] и конгрегационная систематика, разработанная Р.Потонье и Г.Кремпом [6,7,8]. Обе эти систематики не связывают дисперсные миоспоры с таксонами, выделяемыми по целым растениям (эвтаксонам). При систематизации дисперсных миоспор учитываются изменчивость спор и пыльцы, наблюдаемая в пределах эвтаксонов, степень сохранности, а также изменчивость в данной пробе. Подобные исследования ведут к большей естественности паратаксонов, приближая их к эвтаксонам. Но только находки миоспор непосредственно в спорангиях растений позволяют с уверенностью сопоставлять определенный формальный род дисперсных миоспор с микро- или мегаспорами, выделенными из спорангиев, и делать определенные выводы о связи формальных родов дисперсных миоспор с родами растений, что в свою очередь служит возможности выяснения соотношения паратаксонов миоспор с эвтаксонами и заложению основ естественной классификации.

В данной работе основное внимание уделено изучению спор из разрозненных спорангиев, что также интересно в плане наблюдения за поведением признаков, играющих первостепенную роль в систематике миоспор, которые обнаруживают значительную изменчивость не только в пределах вида, установленного по целым растениям, но также и в пределах одного спорангия. При изучении большого материала "in situ" все эти признаки обнаруживают внутривидовую изменчивость.

В ассоциации с растением *Tanaitis furcihastata* Krassilov, M.Rask. et A.Istch. [5] описанным из отложений ястребовской свиты девонской системы Павловского карьера (Воронежской области) встречено значительное количество растительных древесных остатков до 5 см в диаметре, которые, возможно, являлись частями мелких деревьев и кустарников. Можно предположить, что это была доминирующая растительность на болотистой поверхности ястребовского времени.

Нами детально изучалось содержание разрозненных спорангиев (Табл. 2, фиг. 4-6) или их раз-

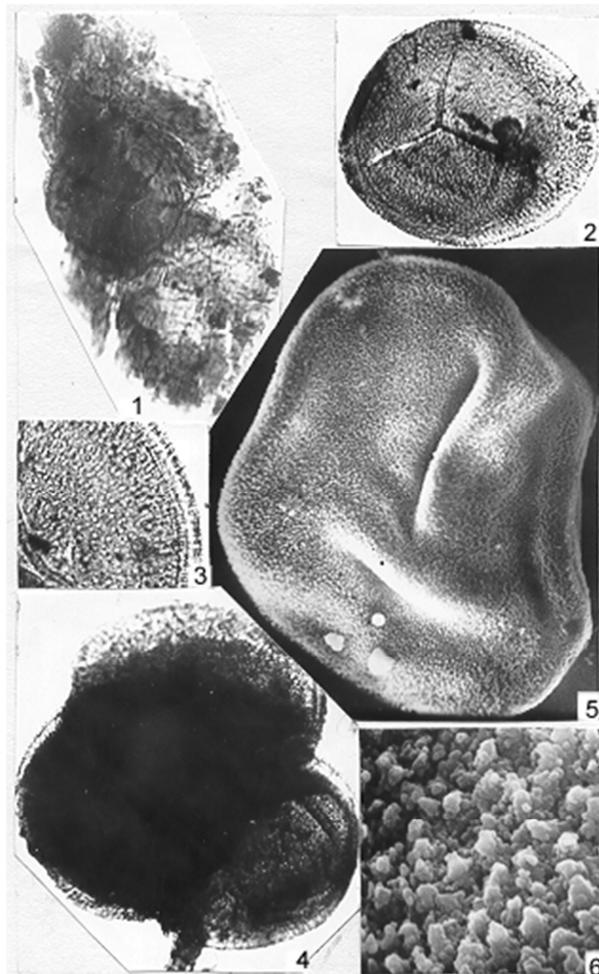


Таблица № 1

Фиг. 1-6 Мегаспоры *Biharisporites macromanifestus* (Naum.) Med. msc. из дисперсного спорангия с нарушенной целостностью: 1 – фрагмент дисперсного спорангия с нарушенной целостностью, содержащего мегаспору, световой микроскоп, $\times 100$; 2 – мегаспора, проксимальная сторона, световой микроскоп, $\times 300$; 3 – фрагмент проксимальной стороны мегаспоры с разновеликой бугорчатостью экзины, световой микроскоп, $\times 650$; 4 – тетрада мегаспор, извлеченная из мегаспорангия, световой микроскоп, $\times 200$; 5 – мегаспора, дистальная сторона со складками смятия, СЭМ, $\times 500$; 6 – двухступенчатая осложненная скульптура дистальной поверхности экзины, СЭМ, $\times 5000$; Павловский карьер, западная стенка, верхний девон, франский ярус, ястребовская свита.

шенных частей (Табл.1, фиг.1-6) со спорами хорошей сохранности. Поле растворения или механического вскрытия оболочек спорангиев изучалось их внутреннее содержание. Мега- и микроспоры содержались в разных спорангиях. Некоторые спорангии оказались полыми, не содержащими спор, которые, по-видимому, высыпались из уже созревших спорангиев. Наибольший интерес вызвал спорангий веретенообразной формы, 2 мм длиной и 0,5 мм шириной, обнаруженный в алевритовых песчаниках ястребовского возраста в обнажении Павловского карьера (Воронежской области). В спорангии содержались крупные споры различных размеров от 53 до 98 мкм. Внешние морфологические признаки спор также различны. Первый тип спор - вытянуто-треугольной формы, диаметром 80-98 мкм с утолщенным трилетным знаком, иногда образующим выпуклый гребень, лучи равны или почти равны радиусу споры, скульптура эктэскины контактных арей крупношагреневая, экваториальной и дистальной области - крупнобугристая, причем бугры имеют вид высоких (5-7 мкм) конусов с вытянутыми, а на концах срезанными вершинами. На дистальной стороне бугры имеют более округлый и разреженный характер. Ко второму типу относятся споры сходного морфологического облика и размеров, отличающиеся скульптурой эктэскины. Экваториальная и дистальная поверхность покрыта округлыми буграми средних размеров (до 3-4 мкм), отдельные бугры в экваториальной части имеют более удлиненные и утонченные вершины. Третий тип спор имеет меньшие размеры, 53-64 мкм, и иную скульптуру эктэскины экваториальной и дистальной поверхностей - плотные, густо расположенные мелкие (1-3 мкм) бугорки. Четвертый тип спор характеризуется следующими размерами: 55-68 мкм, округло-треугольной формы с несколько возвышенным трилетным знаком, лучи имеют неодинаковую длину, скульптура эктэскины в области контактных арей мелкошагреневая; экваториальной части - сглаженно-бугристая; дистальной поверхности - мелкобугорчатая, бугорки высотой 0,5-1 мкм с отдельными более высокими буграми (высотой 2-4 мкм) неправильной формы, возвышающимися по сравнению с преобладающей скульптурой.

Подобное сочетание разнородных по своим внешним морфологическим признакам спор (четыре вышеуказанных типа) нами не было зафиксировано в спорангиях, принадлежащих определенному виду высших растений. Только в работе С.И.Медяник [1] микроспоры из одного спорангия, принадлежащего *Archaeopteris* sp. из франкских отложений Южного Тимана были отнесены ею к 4 типам (4 вида одного формального рода) дисперсных миоспор. Различия между этими четырьмя типами спор не носили, по её мнению, кардинального характера и заключались в ширине оторочки, наличии или отсутствии складок смятия и т.д. Кроме того, эти споры имели общий

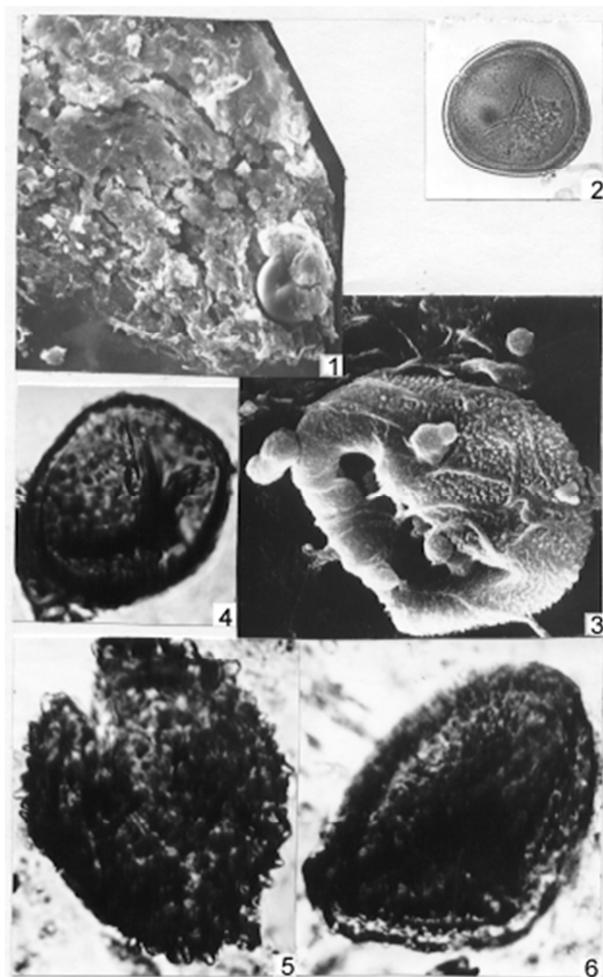


Таблица 2

Фиг. 1 –3 Микроспоры *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Archang. из дисперсного спорангия с нарушенной целостностью: 1 – фрагмент дисперсного спорангия с микроспорой, СЭМ, х 250; 2 – микроспора, проксимальная сторона, световой микроскоп, х400; 3 – микроспора, дистальная сторона, СЭМ, х800; Павловский карьер, западная стенка, верхний девон, франский ярус, ястребовская свита

Фиг. 4-6 Микроспоры из дисперсного спорангия: 4 – микроспора с мелкобугорчатой скульптурой экскины (3-ий тип), проксимальная сторона, световой микроскоп, х700; 5 – микроспора с крупнобугорчатой скульптурой экскины (2-ой тип), проксимальная сторона, световой микроскоп, х800; 6 – микроспора с крупнобугорчатой скульптурой экскины, проксимальная сторона, световой микроскоп, х800 (1-ый тип); Павловский карьер, западная стенка, верхний девон, франский ярус, ястребовская свита.

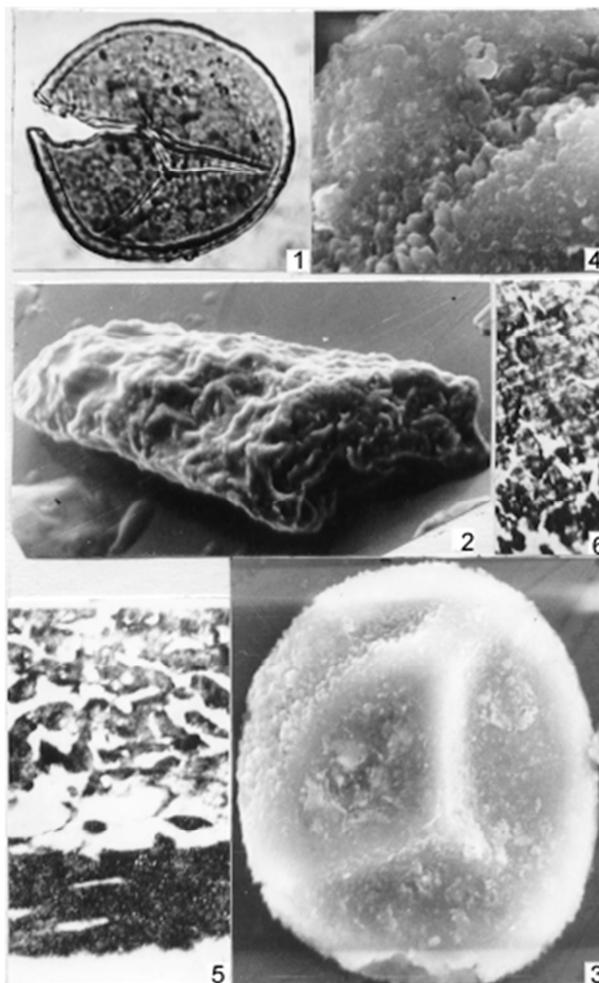
интервал стратиграфического распространения, что позволило исследователю объединить все эти виды в один (по формальной систематике), а их отличительные признаки считать изменчивостью вида.

В нашем случае различие морфологических признаков между спорами первых трех типов не кардинальны, но споры четвертого типа значительно отличаются и трудно предположить, что различия эти обусловлены только степенью зрелости спор, находящихся в спорангии.

Кроме хорошо сохранившихся разрозненных спорангиев в ястребовской свите Павловского карьера было обнаружено множество разрозненных спорангиев с нарушенной целостностью оболочки (Табл.1,2, фиг.1) и с высыпавшимся содержимым. Интерес представляли спорангии и их части с мегаспорами (Табл.1, фиг.1,3,4), имеющими некоторое сходство с мегаспорами, извлеченными из мегаспорангиев *Tanaitis furcihasta*. После детального изучения мегаспор из спорангия неизвестной принадлежности в световом микроскопе и СЭМ (Табл.1, фиг.2, 4-6) удалось установить, что они встречаются в тетраэдрических тетрадах и одиночно, имеют округло-треугольную форму, диаметр 300-500 мкм, трилетный знак отчетливый тонкий, шириной от 8 до 10 мкм, лучи составляют 2/3 радиуса споры. Иногда длина лучей варьирует: два луча могут быть короткими, один - длинный или все три луча могут иметь разную длину. В световом микроскопе скульптура экзины мегаспор кажется однородной. При изучении в СЭМ было обнаружено, что скульптура эктэзины дистальной поверхности многоярусна и сложна (проксимальная сторона в СЭМ не изучалась). Основой скульптуры служат сложные бугры, высотой 8-10 мкм, состоящие из расширенного основания, от которого многоступенчато в разных направлениях идет нарастание извилистых и округлых выростов, их вершины венчаются мелкими округлыми бородавками, вторая ступень осложнена мелкими шариками 0,5-1 мкм в диаметре, основания бугров расширяясь соединяются, образуя сетчатоячеистое несплошное "дно". Данные мегаспоры сходны с дисперсными миоспорами формального рода *Biharisporites macromanifestus* (Naum.) Obuch. msc. От мегаспор, выделенных из спорангиев *Tanaitis* данные мегаспоры отличаются отсутствием курватур, довольно тонким трилетным знаком и иной скульптурой эктэзины. Кроме того, мегаспоры из спорангия с невыясненной принадлежностью были сопоставлены с мегаспорами из спорангия *Archaeopteris* sp., описанными С.И.Медяник и отнесенными ею к формальному роду *Biharisporites*. На уровне световой микроскопии было установлено подобие морфологического строения тех и других.

Исследованы были также части спорангиев с микроспорами. Некоторые из них были соединены в крестообразные тетрады. Микроспоры (Табл.2, фиг.1-3) имеют округлое или округло-треугольное очертание. Экваториальный диаметр варьирует от 55 до 70 мкм. Внутреннее тело расположено асимметрично, трилетный знак также несколько смещен, отчетливый, несколько утолщенный, высотой 3-5 мкм, лучи неодинаковой длины, равны половине или 2/3 радиуса микроспоры. Утолщение по экваториальному краю отчетливое, шириной 4-6 мкм. Скульптурные элементы эктэзины проксимальной поверхности в световом микроскопе имеют вид мелкой шагрени, в электронном микроскопе выяс-

Таблица 3
Фиг.1 Микроспора из дисперсного спорангия: 1 – микроспора со сглаженно-мелкобугорчатой скульптурой



эскины (4-ый тип), проксимальная сторона, световой микроскоп, х750; Павловский карьер, западная стенка, верхний девон, франский ярус, ястребовская свита

Фиг.2 Дисперсный спорангий с микроспорами, РЭМ, х 250; Южный Тиман, обн.13, правый берег р.Ухты, верхний девон, франский ярус, верхнетиманский горизонт.

Фиг.3-4 Микроспора из дисперсного спорангия *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Archang.: 3 – микроспора из спорангия, проксимальная сторона, РЭМ, х1500; 4 – тот же экз., ультраскульптура экваториальной части микроспоры, РЭМ, х3000; Южный Тиман, обн.13, правый берег р. Ухты, верхний девон, франский ярус, верхнетиманский горизонт.

Фиг.5 – 6. Строение спородермы вида *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Archang.: 5- контакт ячеистой эктэзины и ламеллятной эндэзины (экз. фиг.3), ТЭМ, х30000; 6-ячеистая эктэзина, ТЭМ, х10000; Южный Тиман, обн.13, правый берег р.Ухты, верхний девон, франский ярус, верхнетиманский горизонт.

няется, что они значительно мельче и отличны по форме от скульптуры остальной поверхности микроспоры. Выглядят они как низкие, несколько извилистые, плотно расположенные зернышки. Экваториальная поверхность утолщена, иногда даже вздута, скульптура эктэзины этой части не отличается от скульптуры дистальной поверхности и представлена округлыми бугорками высотой 2-3 мкм, иногда соединенными своими основаниями по два вместе или группами по три. На вершинах некоторых бу-

горков расположены небольшие бородавочки с острыми вершинами. Данные микроспоры близки дисперсным миоспорам формального рода *Geminospora micromanifesta* (Naum.) Arch. и аналогичны микроспорам (*Archaeozonotriletes micro-manifestus* Naum.), выделенным С.И.Медяник [1] из спорангия *Archaeopteris* sp.

Два разрозненных спорангия были найдены в обнажении №13 на правом берегу р.Ухты Южного Тимана из отложений верхнего девона франского яруса верхнетиманского горизонта. Один из них оказался частично разрушенным и, практически, полым, другой - удлинённой формы с ножкой длиной 2мм, шириной 0,4-0,5 мм, был целым и после мацерации обнаружил хорошую наполненность спорами. Микроспоры в спорангии находились в тетрадах и одиночно. Диаметр 60-80 мкм, форма округло-треугольная, трилетный знак отчетливый, несколько приподнятый, длина лучей составляет 2/3 радиуса споры. Поверхность контактных арей имеет скульптуру из мелких зернышек, экваториальная часть утолщенная и несет скульптуру аналогичную скульптуре дистальной поверхности, состоящую из бугорков, высотой 1-2 мкм, неправильной формы, несколько "оплавленных", иногда несущих две вершины, причем одна более выраженная, а другая угнетенная. При переходе на экватор происходит сглаживание бугорчатой скульптуры и соединение вершин отдельных бугорков с образованием отверстий (табл.3, фиг.5,6). Лямеллярность на некоторых участках, ближе к границе с эктэкиной не наблюдается. Эктэкина состоит из ячеистых структур стенки которых по толщине превышают диаметр ячей. Ячей имеют различное очертание: многоугольное, вытянутое, извилистое, вытянуто-изрезанное местами со сливающимися стенками.

Микроспоры изученного типа сходны по морфологическим особенностям с микроспорами *Tanaitis furcihasta*, с микроспорами из спорангиев *Archaeopteris* sp., изученных С.И.Медяник (*Archaeopteris micromanifestus* Naum.) с микроспорами *Archaeopteris fimbriata*, что подтверждается также строением спородермы, изученной О.П. Тельновой [3].

Таким образом очевидно, что исследованные нами микроспоры из разрозненных спорангиев имеют сходство по внешним морфологическим

признакам: округлое и округло-треугольное очертание, трехлучевой знак, различный тип мелкобугорчатой эктэкины, утолщенный экватор. После идентификации изученных микроспор с микроспорами из спорангиев археооптеридных можно предположить, что эти разрозненные спорангии по строению и по типу наполнявших их микроспор (и мегаспор) принадлежали археооптеридным растениям, что подтверждается также присутствием большого количества дисперсных миоспор, соответствующих микро- и мегаспорам, извлеченным из спорангиев, формальных родов *Geminospora* и *Biharisporites* в ястребовкой свите девонской ситемы Центрального девонского поля и в верхнетиманских отложениях Южного Тимана. Микро- и мегаспоры изученные из разрозненных спорангиев соответствуют зоне ОК (*Contagisporites optivus* - *Spelaeotriletes krestovnikovii*) выделенной для Восточно-Европейской платформы [4].

ЛИТЕРАТУРА

1. Медяник С.И. Палинологическая характеристика франских отложений Тимано-Печорской провинции. Автореф.дисс.канд.геол.-мин. наук.-М.,1981.-26 с.
2. Наумова С.Н. Спорово-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформы и их значение для стратиграфии. Тр. Ин-та геол. Наук АН СССР. Сер.геол.-М.,1953.-Вып.143.-№60.-199 с.
3. Тельнова О.П. Миоспоры пограничных отложений девона и карбона Тимано-Печорской провинции. Автореф.дисс. канд.геол.-мин. наук.-М.,1988.-17 с.
4. Avkhimovich V.I., Tchibrikova E.V., Obukhovskaya T.G., Nazarenko A.M., Umnova V.T., Raskatova L.G., Mansurova V.N., Loboziak S., Strel M. Middle and upper Devonian miospore zonation of Eastern Europe. \ Bull. Centres Rech.17.1, 79-147. Boussens.-1993.
5. Krassilov V.A., Raskatova M.G., Istehenko A.A. A new Archaeopteridale plant from the Devonian of Pavlovsk, USSR, Rev. Palaeobot. Palynol.-1987.-V.53.-P.163-173.
6. Potonie R. and Kremp, G. Die Gattungen der palaozoischen Sporae dispersae und ihre Stratigraphie. Geol.Tb.-1954-69,111-194/
7. Potonie R, Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. I. Teil.Sporites Beih. Geol. Jahrb.-1956.-H.23.-103 s.
8. Potonie R, Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. II. Teil Sporites (Nachtrage), Saccites, Aletes, Praecolpates; Beih. Geol. Jahrb.-1958.-H.31.-114s.