УДК 551:734(470.4+574.1)

О.П. Тельнова

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДЕВОНСКИХ АРХЕОПЕРИСАККУС

O.P. Telnova MORPHOLOGY, TAXONOMY, STRATIGRAPHY, AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF DEVONIAN ARHAEOPERISACCUS

Вивчення морфології та ультраструктури спородерми деяких представників *Archaeoperisaccus* (Naumova) Potonie показало, що під назвою цього роду об'єднані дисперсні міоспори різної ботанічної належності. В його складі можна виділити дві групи міоспор. Перші продукувалися рослинами, близькоспорідненими до археоптерисових, другі — плауноподібними. Встановлена гетерогенність роду *Archaeoperisaccus* змінює уявлення про його стратиграфічний діапазон і географічне поширення.

Ключові слова: девон, міоспори роду Archaeoperisaccus.

Study of morphology and ultrastructure of sporoderm of some *Archaeoperisaccus* (Naumova) Potonie has shown that this genus combines dispersed miospores of different botanical origin. Two groups of miospores can be distinguished in its composition. To the first group belong miospores produced by plants closely related to archaeopteris plants, to the second – those produced by lycopsides. The identified heterogeneity of *Archaeoperisaccus* genus changes our concepts of its stratigraphic range and geographical distribution.

ВСТУПЛЕНИЕ

Актуальность детального изучения морфологии и ультраструктуры спородермы дисперсных миоспор форма-рода Archaeoperisaccus (Naumova) Potonie, определяется их важным стратиграфическим значением и широким географическим распространением. Несмотря на длительную историю изучения археоперисаккус, наши познания о них до сих пор остаются недостаточно полными. Многие виды были установлены без сравнения с типовыми материалами. В дальнейшем это явилось главной причиной их ошибочной идентификации за пределами типовых областей. Поэтому в настоящее время необходимо переизучение обширных коллекций «космополитных» видов, происходящих из разных стран мира. Монолетные миоспоры формального рода Archaeoperisaccus известны из средне (эйфель)-позднедевонских отложений Евразии, Африки, Австралии и Северной Америки.

Впервые эти микрофоссилии были описаны С.Н. Наумовой [2] из франских отложений Русской плиты и отнесены к пыльце хвойных (Pinaceae). R. Potonie [12] переописал Archaeoperisaccus и указал в качестве типового вида А. menneri Naumova. Он поместил род в турму Saccites антетурмы Pollenites, отмечая, что не все формы этой турмы, выделяемые по морфологическим признакам, являются пыльцой в филогенетическом смысле. D. McGregor [10], анализируя дисперсные археоперисаккус из девона Канады и Русской платформы, пришел к

заключению, что они идентичны с микроспорами Krestofovichia africani Nikitin. Указывая на ассоциацию однолучевых микроспор и трехлучевых мегаспор рода Krystofovichia, D. МсGregor отметил, что по типу строения эти споры очень сходны с однолучевыми триасовыми микроспорами рода Aratrisporites Leschik и предположил связь этих девонских растений с плауновидными. D. McGregor уточнил диагноз рода — «монолетные камератные споры». L. Lu [9] также считая археоперисаккус камератными спорами, предположительно относил их к плауновидным.

Длительное время археоперисаккусы были известны только из франских отложений, интервал которых соответствует конодонтовым зонам Polygnathus asymmetricus — Palmatolepis gigas. В отличие от франских имеется лишь три местонахождения верхнефаменских археоперисаккус: северо-восток Ирана, штат Монтана, США и Тимано-Печорская провинция [4]. Удивительна локализованность данных находок. Несмотря на то, что аналоги этих отложений детально исследовались в других регионах, подобной ассоциации спор не найдено.

В Иране археоперисаккусы отмечены в морских отложениях, где преобладают Tasmanites и Acritarcha, и только несколько процентов составляют споры. В вышележащих отложениях присутствуют Retispora lepidophyta (Kedo) Playford. Фаунистические определения и описания самого вида не приводятся. В США (штат Монтана) Archaeoperisaccus sp. встречен в ассоциации спор, коррели-

руюмой с зоной PLs 2-3 Арденно-Рейнского региона и конодонтовой зоной Protognathodus из формации Hangenberg Восточной Германии. Место находки Archaeoperisaccus лежит в верхней части зоны S. praesulcata. Авторы не описывают новый вид, а только отмечают некоторые его морфологические особенности: миоспоры этого вида имеют мешковидную форму с неширокой оторочкой вокруг тела, на поверхности мешка – орнаментация в виде шипиков. Данный вид сходен, а, возможно, идентичен виду Archaeoperisaccus spinosus Teln.

Наиболее детально фаменские археоперисаккусы изучены в пределах Тимано-Печорского региона. Здесь эти миоспоры приурочены к узкому стратиграфическому интервалу, соответствующему конодонтовым зонам Polygnathus styriacus - Siphonodella praesulcata. Археоперисаккусы встречены в зеленецком – A. reticulatus Teln., в нюмылгском и сотчемшорском горизонтах — A. reticulatus Teln., A. spinosus Teln. Миоспоры изучены из мацерата керна шести скважин. Материал имеет хорошую стратиграфическую привязку. Разрезы скважин детально охарактеризованы фауной фораминифер, остракод, конодонт [2].

Известны археоперисаккусы и из более древних, среднедевонских отложений. Сходная с описанными С.Н. Наумовой [2] группа монолетных миоспор (Archaeoperisaccus verrucosus Pashk. и A. timanicus Pashk.) установлена Н.Г. Пашкевич [3] в живетских отложениях на Северном Тимане. Однако эти виды миоспор отличаются более крупными скульптурными элементами поверхности спородермы. Самые древние микрофоссилии, сходные с археоперисаккус, встречены в эйфельских отложениях Китая и в Австралии [8]. Они имеют большие размеры (до 130 мкм), чем живетские, франские и фаменские (до 68 мкм), их монолетная щель сопровождается сильно приподнятой складкой экзоэкзины. Возможно, среднедевонские «археоперисаккус» представляют собой отдельную группу миоспор пока неустановленной ботанической принадлежности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В настоящее время изучены морфология и ультратонкое строение спородермы некоторых археоперисаккус из живетских, франских и фаменских разрезов Тимано-Печорской провинции. Настоящая работа является продолжением серии исследований [4, 6] направленных на изу-

чение морфологических и структурных признаков экзины девонских миоспор с целью установления их таксономической значимости.

В целях сравнения строения спородермы франских и фаменских археоперисаккусов ранее [5] исследовались миоспоры типового вида Archaeoperisaccus menneri Naumova, извлеченные из мацерата керна скв. 1-Бальнеологическая (Южный Тиман, Ухтинский район), где франские отложения охарактеризованы наиболее полной последовательностью палинокомплексов. Были описаны следующие объекты: A. menneri – скв. 1-Б, гл. 50,3 м, препарат № 788, франский ярус, ветлосянская свита (конодонтовая зона Lower gigas).

Фаменские археоперисаккусы изучены из керна скважин Верхне-Печорской впадины: *A. reticulatus* – скв. 825-Вежаю, гл. 459,3 м, препарат № 13824, зеленецкий горизонт (слои с *Quasiendothyra regularis*); *A. spinosus* – скв. 835-Вежаю, гл. 388,5 м, препарат № 8971, нюмылгский горизонт (слои с *Q. dentata*).

В дополнение к ранее проведенным [4, 5] исследованиям систематического состава формарода *Archaeoperisaccus* в настоящее время изучены с применением электронной микроскопии миоспоры *A. verrucosus* – скв. 1- Б, гл. 291,1 м, препарат № 831, тиманская свита.

Для выявления морфологии и структуры спородермы исследовали одну и ту же миоспору в световом, электронном сканирующем и просвечивающем микроскопах. Методика исследований и инструментарий детально описаны в предыдущих работах [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

В связи с широким географическим распространением и важным стратиграфическим значением форма-рода *Archaeoperisaccus* было проведено комплексное изучение спородермы его видов, позволяющее уточнить их систематическую принадлежность.

Эктэкзина типового вида A. menneri (см. табл. I, 1) относительно рыхлая, альвеолярная, к центру более тонкая, постепенно расширяющаяся на дистальных концах микроспоры. Воздушная полость отсутствует, и то, что в световом микроскопе кажется «воздушным мешком», представляет собой значительно расширенную альвеолярную эктэкзину. Эндэкзина толстая, состоит из многочисленных ламелл.

Подобное строение спородермы имеет фаменский вид *A. spinosus*: толстая альвеоляр-

ная эктэкзина с относительно мелкими ячеями. На всем протяжении среза эктэкзина однородна. Эндэкзина, по-видимому, ламеллятная, ламеллы в основном сливаются между собой, и только на некоторых участках их можно видеть как отдельные структуры.

Такое строение спородермы имеют микроспоры франского растения Archaeopteris fimbriata Nath. [6]. Это позволяет предположить, что изученные дисперсные археоперисаккус продуцировались растениями, близкородственными археоптерисовым [5]. Кроме электронномикроскопически исследованных видов, к роду Archaeoperisaccus можно отнести по морфологическим признакам все виды, описанные С.Н. Наумовой [2]: A. completus, A. ovalis, A. mirus, A. mirandus, A. elongatus, A. concinnus, A. angustus, a так же A. scabratus Owens [11], A. artus Braman et Hills, A. regalis Braman et Hills [7].

Результаты изучения ультратонкого строения спородермы у другой группы «архаеоперисаккус» – видов, описанных Н.Г. Пашкевич [3], О.П. Тельновой [4], из девонских отложений Тимано-Печорской провинции показывают гетерогенность рода Archaeoperisaccus.

А. verrucosus (см. табл. I, 2) — эктэкзина в виде петлеобразных, соединенных между собой продольных структур. На ультратонких срезах эктэкзина выглядит крупноячеистой. В области щели эктэкзина утолщается, а просветы ячей в основном ориентируются параллельно щелевому отверстию. Дистальная и проксимальная стороны отличаются по скульптуре поверхности. Эндэкзина многолямеллятная.

А. reticulates — эктэкзина крупноячеистая, выполнена петлеобразными структурами. Эндэкзина относительно тонкая, выглядит гомогенной. Можно только предполагать, что исходно она была ламеллятной. На срезах также выявляется разница в строении дистальной и проксимальной сторон миоспор. Проксимальная поверхность относительно ровная. На дистальной стороне эктэкзина образует многочисленные выросты, которые, по-видимому, создают сетчатость, отмеченную в световом микроскопе [6].

В результате электронномикроскопических исследований спородермы некоторых представителей *Archaeoperisaccus* из девонских отложений Тимано-Печорской провинции установлена гетерогенность этого рода. В настоящее время миоспоры «археоперисаккус» можно подразде-

лить на две группы. Виды миоспор, внутреннее строение которых сходно с таковым у микроспор археоптерисовых, должны быть оставлены в составе рода *Archaeoperisaccus*. Виды, имеющие ультратонкое строение спородермы, сходное с плауновидными, необходимо выделить в новый род.

Полученные результаты важны прежде всего для биостратиграфических построений. Теперь стратиграфический диапазон рода Archaeoperisaccus может быть значительно уменьшен и ограничен во франских отложениях конодонтовыми зонами Lower asymmetricus — Lower gigas. Поэтому Archaeoperisaccus становится индикатором позднедевонского времени. Это хорошо согласуется с палеоботаническими представлениями о времени зарождения и расцвета археоптерисовых. Появление Archaeoperisaccus в разрезе фиксирует границу среднего и верхнего девона.

выводы

Результаты исследований ультраструктуры спородермы некоторых представителей Archaeoperisaccus показали, что под названием этого рода объединены неродственные таксоны миоспор. Установленная ботаническая принадлежность отдельных таксонов внутри группы «археоперисаккус» меняет представления о стратиграфическом диапазоне и палеогеографических ареалах рода.

В настоящее время перспективной составляющей в палинологических исследованиях является изучение ультраструктуры спородермы как инситных, так и дисперсных миоспор. Результаты этих исследований позволяют устанавливать ботаническую принадлежность последних и более обосновано выделять фитостратиграфические рубежи в развитии древних растительных сообществ, детализировать биостратиграфические построения, уточнять палеогеографические ареалы.

- 1. Мейер-Меликян Н.Р., Тельнова О.П. Методика электронно-микроскопических исследований ископаемых пыльцевых зерен и спор // Новые научные методики. Сыктывкар, 1990. Вып. 36. 24 с.
- 2. Наумова С.Н. Спорово-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформы и их значение для стратиграфии // Тр. Ин-та геол. наук. Геол. сер. 1953. Вып. 143, \mathbb{N}^2 60. 199 с.
- 3. *Пашкевич Н.Г.* Новые девонские виды из Северного Тимана // Палеонтол. журн. 1964. № 4. С. 126-129.

О.П. ТЕЛЬНОВА

- 4. *Тельнова О.П.* Археоперисаккус верхов девона Тимано-Печорской провинции // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1988. - № 10. - C. 155-159.
- 5. *Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р.* Споры пограничных отложений девона и карбона Тимано-Печорской провинции. Л.: Наука, 1993. 77 с.
- 6. *Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р.* Споры в репродуктивных органах девонских растений. СПб.: Наука, 2002. 78 с.
- Braman D.R., Hills L.V. The sore genus Archaeoperisaccus and its occurrence within the Upper Devonian Imperial Formation, District of Mackenzie, Canada // Can. J. Earth Sci. 1985. Vol. 22, № 8. P. 1118-1132.
- 8. Gao Lianda. Archaeoperisaccus in China: its stratigraphic and palaeogeographic significance // Pollen et Spores. 1988 Vol. 30, № 3-4. P. 461-470.

- 9. *Lu L*. On the occurrence of *Archaeoperisaccus* in E.Yunnan // Acta palaentologica sinica. − 1980. − № 19. − P. 500-504.
- McGregor D.C. Devonian plant fossils of the genera Krystofovichia, Nikitinosporites and Archaeoperisaccus // Geol. Surv. Canada. – 1969. – Bul. 182. – P. 91-93.
- 11. Owens B. Miospores from the Middle and early Upper Devonian rocks of the Wester Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago // Gerv. Can. Paper. 1971. Vol. 70, № 38. 157 p.
- 12. Potonie R. Synopsis der Gattunger der Sporae dispersae // Beihefte zum Geologischen Jahrbuch. Teil II. Hannover, 1958. N° 31. 188 s.

Институт геологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар



Таблиця I

