

УДК 581.332:551.734:001.4

## НЕКОТОРЫЕ НОВЫЕ ДАННЫЕ О ДЕВОНСКИХ СПОРАХ *IN SITU* И КОММЕНТАРИИ К НОМЕНКЛАТУРЕ ДИСПЕРСНЫХ СПОР

С.М. Снигиревский<sup>1</sup>, Н.С. Снигиревская<sup>2</sup>

<sup>1</sup> СПбГУ, географический факультет, Санкт-Петербург

<sup>2</sup> БИН РАН, Санкт-Петербург

*Обсуждаются результаты изучения спор, находящихся in situ в спорангиях некоторых девонских растений. Приводятся соображения по классификации, номенклатуре и терминологии, применяемой при описании рассеянных спор. Рассматривается происхождение гетероспоровости у высших растений, по всей вероятности, в конце среднего — начале позднего девона.*

Предлагаемое сообщение является дальнейшим развитием предпринятых нами совместно с рядом коллег (Снигиревский и др., 2007; Юрина и др., 2002; Tchirikova et al., 1999) исследований спор, находящихся *in situ* в спорангиях позднедевонских растений Восточной Европы. Были изучены микро- и мегаспоры ?*Cephalopteris mirabilis* Nathorst, *Gutzeitia timanica* (Petrosjan) S. Snigirevsky, *Ludovatia mirabilis* Jurina et al. gen. et sp. nov. (in msc) и *Dimeripteris gracilis* Schmalhausen, а также мегаспоры внутри проблематичных вместилищ *Carpolithes compactus* Dawson. Задаче достоверных определений дисперсных спор и основанных на них биостратиграфических выводов посвящена серия публикаций О. П. Тельновой (2007), в том числе в соавторстве с Н. Р. Мейер-Меликян (2002). Ими были изучены с применением электронной микроскопии микроморфология и анатомия спор, извлеченных из спороношений позднедевонских растений Северного Тимана: *Kossoviella timanica* Petrosjan, *Dimeripteris gracilis*, *Archaeopteris fimbriata* Nathorst, *A. sibirica* Zalesky, *Archaeopteris* sp. (Тельнова, 2007).

Потребность в подобного рода работах связана с недостаточной изученностью спороношений с «инситуными» спорами у большинства девонских растений России и сопредельных территорий, а также с потребностью уточнения систематической принадлежности дисперсных спор. Применение современных методик, в частности электронной сканирующей микроскопии и цифровой микрофотографии, значительно раздвинули рамки прежних возможностей для изучения, а также полноценного изображения особенностей микроморфологии и анатомии спор и пыльцы в докладах и публикациях. Достоверные мега- и микроспоры в спороносных органах ископаемых растений встречаются достаточно часто *in situ* и отличаются от рассеянных спор значительно более совершенной сохранностью. Кроме того, в пределах спорангиев выявляются разные стадии онтогенетического развития и широкая структурная вариабельность, обычная для спор высших растений. Ее необходимо принимать во внимание при таксономической обработке дисперсных спор.

### Краткое описание новых находок

На фотографиях (таблица, фиг. 1) показаны спорангии со спорами на анатомических срезах спороношений *Archaeopteris archetypus* Schmalhausen из верхнего девона Донецкого Кряжа, а также электронно-микроскопическое изображение мегаспор *A. fissilis* Schmalhausen (фиг. 2–4) и *Ludovatia mirabilis* (фиг. 5) из верхнего девона Северного Тимана. У всех этих видов, подобно *Archaeopteris hibernica* Dawson и *A. sphenophyllifolia* Lesquereux (= *A. sibirica* Zalesky) хорошо выражена гетероспория.

Мегаспорангии *Ludovatia* были крупнее и содержали значительно большее число мегаспор, чем у *Archaeopteris*. Особенности спороношений *Ludovatia* фактически укладываются в рамки *Archaeopteridophyta* и близки к роду *Archaeopteris* как по общей конструкции, так и особенностям олигомеризации числа функционирующих женских спор. У обоих растений наблюдается неравноценное развитие мегаспор, большинство из которых является абортивными и характеризуется значительной вариабельностью морфологических признаков. Судя по строго детерминированным размерам и морфологическим особенностям скульптуры на поверхности спородермы, функционирующих мегаспор у *Ludovatia* было не менее 16 на спорангии, а у *Archaeopteris* по крайней мере 4.

В пределах одного спороношения *A. archetypus*, изученного анатомически (фиг. 1), наблюдаются как микро-, так и мегаспорангии. Они располагаются на латеральных оси одного и того же стробила. Заключение о стробиллярной, а не листовой природе спороношения сделано на основании характера его верхушечного роста. Отдельные члены системы созревали в первую очередь в ее основании. Важной особенностью растения *A. archetypus* была хорошо выраженная протогиния, то есть более раннее созревание женских спор, уже разошедшихся из тетрады и образующих гаметофиты с явными признаками целлюляризации. Однако они еще были заключены внутри спорангиев, что обеспечивало питание и надежную защиту развивающимся эндоспорическим мегагаметофитам. Мужские споры в то же самое время еще находились еще в стадии тетрад. По-видимому, *A. archetypus* (возможно, и другие виды рода) были растениями самоопыляемыми, и выход зрелой пыльцы осуществлялся при созревании женских гаметангиев. Мегаспоры *Archaeopteris* отличаются отсутствием длинных бифуркирующих на концах придатков, иногда характерных для *Ludovatia*.

Образец с недозревшими мегаспорами внутри спороношений *A. fissilis* был изучен с помощью сканирующего электронного микроскопа (фиг. 2–4). Поверхность периспория густо покрыта довольно однообразными по форме скульптурными образованиями. Их главной особенностью является достаточно выдержанная на дистальной стороне и по бокам мегаспоры шлемовидная форма с характерным заострением на верхушке. Тельнова описывала эти скульптурные элементы у *A. fimbriata* (= *A. fissilis* p.p.) как «бугорки, на которых, в свою очередь, имеются еще меньшие бугорки и бородавочки» (Тельнова, 2007, с. 112). Таким образом, поверхностная орнаментация спор этого вида с успехом может использоваться как характерный диагностический признак.

Здесь необходимо заметить, что в соответствии с проведенной (Снигиревский, 1997) ревизией рода *Archaeopteris*, формы, определявшиеся ранее как *A. fimbriata*, отчасти должны рассматриваться в составе вида *A. fissilis* (формы с рассеченными до основания листьями), и отчасти в составе вида *A. macilentata* Lesquereux (формы с листовой пластинкой, рассеченной до половины); виды *A. sibirica* и *A. sphenophyllifolia* признаны синонимами, и приоритет должен быть признан за последним из них.

Как отмечает Тельнова, споры, подобные выделенным из *A. fissilis*, в дисперсном виде были описаны С.Н. Наумовой (1953) из верхнего девона Русской платформы как *Archaeozotriletes micromanifestus* Naumova, а позднее из средне- и верхнедевонских осадков Канады в виде комбинации *Geminospora micromanifesta* (Naumova) Owens. Заслуживает внимания комментарий М.В. Ошурковой (2003) к роду *Geminospora*, который принят ею в более широком понимании — в интерпретации В. Owens. Она отмечает сходство спор некоторых видов этого

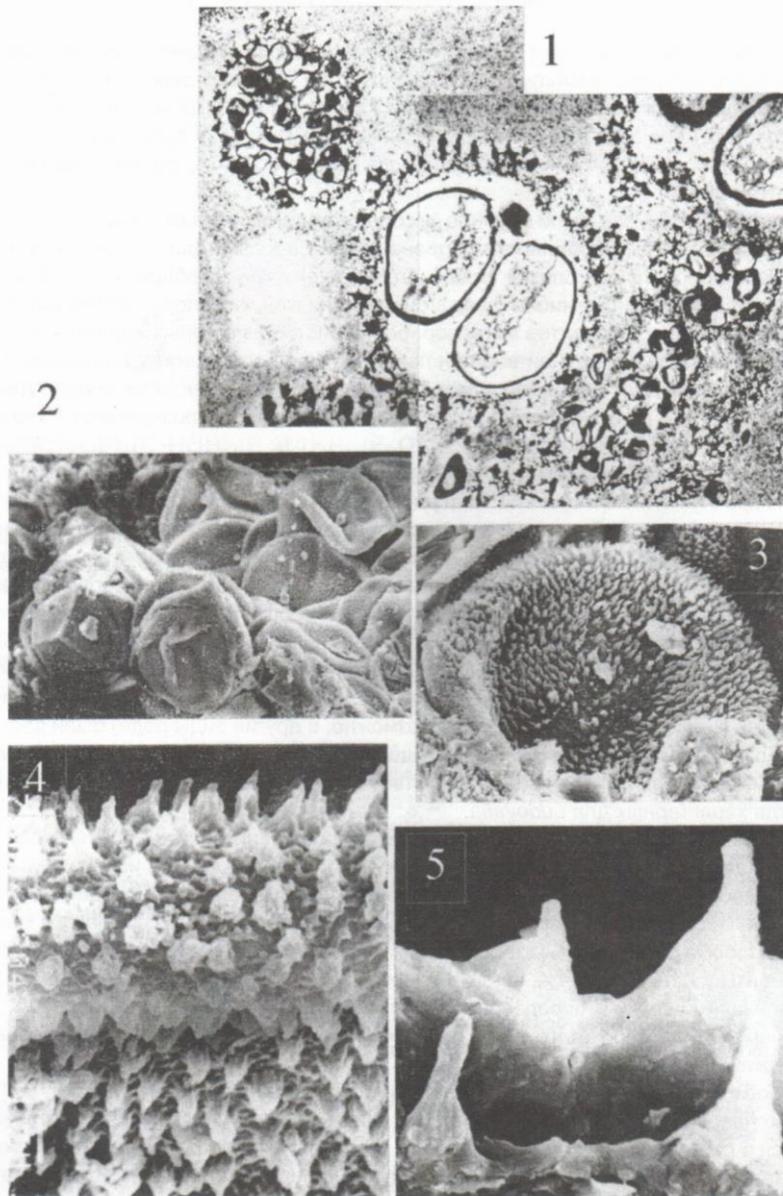


Таблица. Фиг. 1. *Archaeopteris archetypus* Schmalh. Анатомические срезы спорангиев: с мегаспорами — поперечный (в центре и справа вверху); с тетрадами микроспор — поперечный (слева вверху) и продольный (справа внизу). Украина, Донецкий Кряж, окрестности пос. Стыла; раздольненская свита, верхний девон.  $\times 100$ . Фиг. 2–4. *A. fissilis*. 2 — незрелые мегаспоры с трехлучевыми апертурами на поверхности скола спорангия.  $\times 440$ . 3 — дистальная поверхность мегаспоры.  $\times 2000$ . 4 — шлемовидные бугорчатые элементы поверхностной скульптуры.  $\times 7800$ . Россия, Северный Тиман; устьбезмошицкая свита, франский ярус, верхний девон. Фиг. 5. *Ludovatia mirabilis*. Участок поверхностной скульптуры с дистальной стороны.  $\times 6000$

рода со спорами *Svalbardia polymorpha* Hoeg, *Archaeopteris jacksonii*, а также выделенными С.И. Медяник (1981, 1982) из спорангиев *Archaeopteris* из Южного Тимана. Представляется весьма желательной ревизия всех отмеченных выше находок с целью уточнения их систематической принадлежности.

Мегаспоры *Ludovatia mirabilis*, извлеченные из спорангиев, идентичны роду дисперсных спор *Archaeotriletes* Naumova (Ошуркова, 2003) в деталях, так как имеют сходные размеры, пленчатую субэкваториальную оторочку и шиповидные выросты, наиболее выраженные с дистальной поверхности и отсутствующие на проксимальной стороне. Их главная особенность — в бифуркации верхушек и наличии между ними мелких, бугорчатых и зернистых элементов скульптуры. У дисперсных спор эти придатки значительно деформируются и плохо различимы. Они могли быть приспособлением к зоохории.

### Терминология, номенклатура, классификации

Термин «миоспоры» широко вошел в практику палеопалинологических исследований, однако функционирующие женские споры большинства девонских растений в это понятие не вмещаются. Например, мегаспоры *Kossoviella timanica* и *Archaeopteris fissilis* из верхнего девона Северного Тимана, достигающие 700–1500 и 500–600 мкм в диаметре соответственно (Тельнова, 2007), не укладываются в рамки понятия «миоспор». Согласно определению, «термин *миоспоры* распространяется на все ископаемые споры менее 200 мкм в диаметре, независимо от того, являются ли они изоспорами, микроспорами, мелкими мегаспорами, предпыльцой или настоящей пыльцой» (Glossary..., 1994, с. 40). Термин «предпыльца», «допыльца» (Ошуркова, 2003) или «*prepollen*» (англ.) был введен В. Renault в 1896 г. (Glossary..., 1994) для некоторых вымерших семенных растений, например, кордаитовых (s.l.), предположительно имевших наряду с дистальными также проксимальные апертуры для прорастания пыльцы.

При описании рассеянных в породах ископаемых спор и пыльцы древних растений, является традиционным неукоснительное следование специальным классификациям, разработанным для этих фоссилий выдающимися учеными прошлого столетия Г. Эрдтманом (Erdtman, 1947) и Р. Потонье (Potonie, Kremp, 1954). Существенный вклад в дальнейшее усовершенствование этих классификаций с детальным анализом используемых диагностических признаков строения спородермы и характера апертур для разных ступеней иерархической системы сделан известным отечественным палеопалинологом М.В. Ошурковой (2003).

Однако более 50 лет, начиная с VII Международного ботанического конгресса (МБК) в Стокгольме, таксоны, выделяемые на основании дисперсных спор и пыльцы называют *forma-taxa* (лат.), в противоположность так называемым «естественным» таксонам (о принципиальной неправомерности постановки этой проблемы см., например, Faegri, 1963; Снигиревская, 2008). В переводе на русский язык за этими таксонами закрепился эпитет «формальные», то есть введенные для видимого, мнимого, якобы фактически несуществующего, порядка. Известно (Международный..., 2001), что понятие формы, как необходимого элемента системы соподчиненных таксонов в традиционной систематике растений уже было введено рангом ниже вида. Ряд ученых правомерно прибегает к транслитерации латинского словосочетания как «форма-род» (Ошуркова, 2003). Следует напомнить об очень важных публикациях Потонье (1959), в том числе совместных с Дж. Кремпом (Potonie, Kremp, 1954), в которых поясняется, что вышеупомянутые системы в действительности являются не формальными, а морфографическими. Потонье отмечал (1959, с. 106): «Морфография (применительно к изучению рассеянных спор — спорография) — это описание и классификация рассеянных спор по их внешним признакам, без установления генетических связей наблюдаемых объектов. Морфографическая система является основой для морфологических исследований. Применяя ее, мы имеем возможность производить сравнение рассеянных спор со спорами *in situ* и соответственно включать некоторые виды их в морфологическую систему растений».

При этом следует подчеркнуть, что все системы филогенетической классификации, которыми пользуются ботаники, основаны именно на морфологических особенностях таксонов всех рангов. Об этом красноречиво свидетельствуют как многочисленные системы, так и ключи, которыми пользуются систематики для определения растений. Дополнительные характеристики, основанные на географических, цитологических, генетических и макромолекулярных данных не работают вне связи со строго детерминированной системой морфологических признаков. Таксоны линнеевской систематики являются морфологическими (Скворцов, 1980, 2007; Цвелев, 2005; Снигиревская, 2007, 2008). Многие виды, описанные по спорам и пыльце как таксоны морфографических систем (необходимо помнить, что они не являются «формальными»), одновременно могут быть отнесены к родам и даже видам современных растений, а другие — к хорошо известным макротаксонам в традиционных филогенетических системах.

Кратко коснемся эволюции взглядов международного ботанического сообщества на «номенклатуру» дисперсных спор в рамках Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН). По мнению авторов настоящего сообщения, постановка этого вопроса связана не с проблемами номенклатуры, а с тесно связанными с ней задачами таксономического характера. Палеопалинологи, как все ученые, занимающиеся систематикой современных и ископаемых организмов, пользуются при описании новых таксонов правилами МКБН, усовершенствованный текст которых утверждается вновь каждым МКБ. Необходимо отметить определенный прогресс в понимании того, что введенные для ископаемых растений в 1950 г. особые термины «орган-роды» (*лат.* — *organo-genera*) и «форма-роды» (*лат.* — *forma-genera*) утратили свой смысл. Первый был упразднен XII МКБ (1975 г., Ленинград), а второй — XVI МКБ (1999 г., Сент-Луис, США). Однако, по решению Номенклатурного комитета, вместо упраздненных в МКБН был введен новый термин «морфотаксон» (Международный..., 2001; International..., 2005). В настоящее время началась дискуссия по поводу этого нововведения, которым, по замыслу его авторов, должны пользоваться палеоботаники, включая палеопалинологов. Очевидное соответствие этого термина приоритетной в современной систематике растений морфологической концепции вида К. Линнея (Снигиревская, 2008), показывает, что его введение в Номенклатурный кодекс было излишним. Более того, новое понятие не связано с номенклатурой, а имеет отношение к проблеме таксономии. По определению известного английского ботаника Ч. Джеффри (1980, с. 107), «таксономия — это теория и практика классификации».

Как уже отмечалось (Снигиревская, 2007, 2008), принципиально ошибочна идея, согласно которой данные о дисперсных ископаемых остатках, в том числе спорах, работают в полной мере только при фациальных и биостратиграфических построениях, а не в ходе изучения наземной флоры и истории биосферы в целом. Такие важные этапы в эволюции биоразнообразия, как появление гетероспоровости, очевидное расширение в ходе геологического времени variability в строении апертур и микроморфологии и анатомии спородермы, прекрасно прослеживаются на дисперсных спорах. Наиболее остро стоит вопрос об их таксономической идентификации со спорами, изученными внутри генеративных органов растений. Расширению этих исследований посвящены работы многих палеоботаников и палеопалинологов мира. Строгое следование бинарной номенклатуре и правилам МКБН обеспечивает наиболее гибкую систему сохранения и обмена информацией между учеными (Джеффри, 1980; Снигиревская, 2008).

Важнейшим условием публикации новых видов и таксонов более низкого ранга ископаемых растений, в том числе спор и пыльцы, и ревизии старых с 1 января 1969 г. является выделение так называемых номенклатурных типов (голотипа, изотипа, синтипа, лектотипа и пр.) и их обязательное изображение в печати (Международный..., 1974). Согласно требованиям МКБН, тип должен быть навсегда связан с определенным названием (Международный..., 2001). По сообщению А. Траверсе (Greuter et al., 2000), из 30 000 видов ископаемых спор и пыльцы, описанных к сегодняшнему времени, не более 5 000 сопровождается изображением типов, достоверно сохранившихся в препаратах. По его мнению, выделение лектотипов является первоочередной задачей палеопалинологов.

Начиная с 1 января 1990 г. описание нового вида или таксона более низкого ранга, должны сопровождаться латинскими словами «*typus*» или «*holotypus*». С 1 января 1996 г. новые таксоны считаются действительно обнародованными, если они сопровождаются латинским или английским диагнозом, или ссылкой на более раннее, эффективное обнародование (Международный..., 1996). С 1 января 2001 г. необходимо указание на место выделения и хранения типа, например, «*hic designatus*», что означает «здесь обозначен» (Международный..., 2001). Все эти требования облегчают общение ученых и обеспечивают длительное хранение информации, очень важной как для ботанических, так и биостратиграфических исследований.

Необходимо как можно шире интегрировать данные сравнительного исследований ископаемых спор, рассеянных в горных породах, в область изучения «макрофлоры», в частности репродуктивных органов со спорами *in situ*. Это даст дополнительные свидетельства об амплитуде изменчивости типа апертур и поверхностной орнаментации в зависимости от их систематической принадлежности. Кроме того, это позволит с большей достоверностью оконтурить пределы распространения того или иного типа спор в древней биоте, а также определить пределы рассеяния спор в разных условиях — при «пылении» древних растений и вторичном перемещении спор и пыльцы с грунтовыми водами в нижележащие породы.

Важнейшей задачей палеоботаников является установление нижних пределов распространения мегаспор, свидетельствующих о первых достоверных признаках появления гетероспоровости, а также настоящей пыльцы, в том числе принадлежавшей уже покрытосеменным. Современные данные показывают, что у изоспоровых папоротников биологическая дифференциация полов иногда не связана с морфологией, а выражается в разнице электрических потенциалов. Тем не менее, согласно международной договоренности, к женским относят дисперсные споры, достигающие размеров более 200 мкм в диаметре. Наиболее ранние гетероспоровые растения — это *Jurinodendron* (= *Cyclostigma*) (Доуэлд, 2001; Chaloner, 1968), *Kossoviella* (Тельнова, 2007), *Archaeopteris* (Снигиревская, 1995; Тельнова, 2007; Gensel, Andrews, 1984), *Ludovatia* (Юрина и др., 2002), *Barinophyton* (Gensel, Andrews, 1984), а также ?*Cephalopteris*, *Dimeripteris* и *Gutzeitia* (Снигиревский и др., 2007). Таким образом, почти одновременно, в течение очень короткого времени на рубеже среднего и позднего девона, гетероспоровость появилась в нескольких филумах — плауновидных, папоротников, баринофитоновых и археоптерисовых. В первом филуме она сохранилась у травянистых представителей селлагинелловых и изозетовых, во втором — у марсилиевых и сальвиниевых, у других — группы, по-видимому, оказались тупиковыми.

Для гетероспоровых археоптеридофитов девона было характерно уменьшение количества функционирующих мегаспор внутри спорангиев, что, по мнению некоторых авторов, было первым проявлением тенденции к семяобразованию. Однако ни олигомеризация гомологических структур, как один из предполагаемых модусов ранней эволюции высших растений по пути к возникновению голосемянности, ни развитие древесного габитуса в сочетании с гетероспоровостью не спасло эту группу от вымирания. Выделение класса *Progymnospermopsida* на основании конвергентного развития точечной поровости у древовидных аневрофитовых, древесных археоптерисовых и наиболее ранних голосеменных значительно притормозило понимание систематики и эволюционного значения последних. До недавнего времени некоторые исследователи, руководствуясь идеей коэволюции точечной поровости «голосеменного типа» и настоящего семени, считали археоптерисовых семенными растениями, помещая их в эволюционных схемах в основании филума голосеменных (см., например, Мейен, 1987). Новейшие исследования спорношений девонских археоптерисовых подтвердили отсутствие у них семян и развитие репродуктивной сферы папоротникового типа. Сочетание древесного габитуса и несоответствующей ему репродуктивной стратегии оказалось губительным для группы. Она вымерла, уступив «пальму первенства» в эдификации лесных формаций голосеменным, организация которых вполне отвечала новому, позднедевонскому, этапу в развитии наземных экосистем в условиях тропического и субтропических поясов.

Пользуемся случаем, чтобы обратить внимание палеопалинологов на споры и другие остатки грибов, которые нередко встречаются в препаратах с девонскими фоссилиями. В Ботани-

ческом институте им. В. Л. Комарова РАН начаты исследования фоссилизированных грибов, как симбиотических, так и паразитических, лишайников, а также проблематичных фоссилий среди комплексов ископаемых растений разного геологического возраста (Каратыгин, Снигиревская, 2004; Каратыгин и др., 2006а, 2006б; Снигиревская и др., 2005). Было бы очень полезным участие палеопалинологов в этих работах.

#### Литература

- Джеффри Ч. Биологическая номенклатура. М.: Мир, 1980. 119 с.
- Доуэльд А.Б. *Juriodendron* — новое родовое название, заменяющее *Cyclostigma* S. Haughton ex O. Nees, 1871 (Lycoperidophyta) // ПЖ. 2001. № 2. С. 109–112.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С. Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 15–31.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Демченко К.Н. Виды рода *Glomites* как микробиоты растений экосистем раннего девона // ПЖ. 2006а. № 5. С. 99–107.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Демченко К.Н. Эндомикориза растений в экосистемах раннего девона // Микология и фитопатология. 2006б. Т. 40, вып. 6. С. 494–501.
- Медеяник С.И. Споры из спорангиев позднедевонского *Archaeopteris* Южного Тимана // ДАН СССР. 1981. Т. 258, № 5. С. 1209–1211.
- Медеяник С.И. Спороношение нижнефранского *Archaeopteris* из Южного Тимана // ПЖ. 1982. № 2. С. 121–127.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XI Международным ботаническим конгрессом (Сиэтл, 1969) / Пер. с англ. И.А. Линчевского. Л., 1974. 269 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый XV МБК. СПб.: БИН РАН, 1996. 191 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XVI МБК (Сент-Луис). СПб.: БИН РАН, 2001. 210 с.
- Наумова С.Н. Спорно-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформы и их значение для стратиграфии // Тр. ГИН АН СССР. 1953. Вып. 143, геол. сер., № 60. 203 с.
- Ошуркова М.В. Морфология, классификация и описания форма-родов миоспор позднего палеозоя. СПб.: ВСЕГЕИ, 2003. 377 с.
- Потонье Р. Значение таксономии спор для стратиграфии // Изв. АН СССР. 1959. Сер. геол., № 6. С. 106–109.
- Скворцов А.К. Становление современного понимания вида // Тез. докл. совещания по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1980. С. 45–53.
- Скворцов А.К. У истоков систематики. К 300-летию Карла Линнея // Природа. 2007. № 4. С. 3–10.
- Снигиревская Н.С., Белякова Р.Н., Демченко К.Н., Каратыгин И.В. Новые данные о симбиотическом организме *Winfrenatia reticulata* в составе райниевой флоры (ранний девон, Шотландия) // Происхождение и эволюция биосферы. Тез. докл. Межд. раб. совещания. Новосибирск, 26–29 июня 2005 г. 2005. С. 261–262.
- Снигиревская Н.С. Археоптерисовые и их значение в эволюции растительного покрова суши // Бот. журнал. 1995. Т. 80, № 1. С. 70–76.
- Снигиревская Н.С. Концепция морфотаксона в Международном кодексе ботанической номенклатуры и ее критика // Палеонтология, палеобиология и палеоэкология // Материалы LIII Сессии Палеонтологического об-ва. СПб., 2007. С. 116–117.
- Снигиревская Н.С. К номенклатуре ископаемых растений // Бот. журнал. 2008. Т. 93, № 2. С. 231–244.
- Снигиревский С.М. Позднедевонская флора Северного Тимана. Автореферат дисс. на соиск. учен. ст. канд. геолого-минералогических наук. СПб., 1997. 16 с.
- Снигиревский С.М., Чибрикова Е.В., Олли В.А. Ископаемые растения со спорами в спорангиях из верхнедевонских (франских) отложений Северного Тимана // Палеонт. журнал. 2007. № 4. С. 104–110.
- Тельнова О.П. Миоспоры из средне-верхнедевонских отложений Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции. Екатеринбург: УроРАН, 2007. 134 с.
- Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р. Споры в репродуктивных органах девонских растений. СПб.: Наука, 2002. 78 с.
- Цвелев Н.Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений // Сборник избранных трудов. СПб., 2005. 407 с.

Юрина А.Л., Мейер-Меликян Н.Р., Снизиревская Н.С., Снизиревский С.М. Морфология и ультраструктура спор из спорангиев нового позднедевонского растения *Ludovatia* неясного систематического положения // Методические аспекты палинологии. Матер. X Всерос. Палинол. конфер., 14–18 октября 2002 г. М.: ИГиРГИ, 2002. С. 296–297.

Chaloner W.G. The cone of *Cyclostigma kiltorkense* Haughton, from the Upper Devonian of Ireland // J. Linn. Soc. (Bot.). 1968. Vol. 61, № 384. P. 25–36.

Erdtman G. Suggestions for the classification of fossil and recent pollen grains and spores // Svensk. bot. Tidskr. 1947. Vol. 41, № 1. P. 104–114.

Faegri K. Organ- and form-genera: significance and nomenclature treatment // Taxon. 1963. Vol. 12, № 1. P. 20–28.

Gensel P.G., Andrews H.N. Plant life in the Devonian. New York, 1984. 380 p.

Glossary of pollen and spores terminology. Utrecht, 1994. 71 p.

Greuter W., McNeill J., Hawksworth D.L., Barrie F.R. Report on botanical nomenclature — Saint Lois // Englera. 2000. Vol. 20. 253 p.

International code of botanical nomenclature (Vienna Code). Adopted by the XVII IBC, Vienna, July 2005 // Regn. Veg., vol. 146. xviii + 568 p.

Potonie R., Kremp G. Die Gattungen der Palaeozoischen Sporae dispersae and ihre Stratigraphie // Geol. Jahrbuch. 1954. Bd. 69. S. 111–194.

Tschibrikova E.V., Snigirevsky S.M., Olly V.A. *In situ* spores of some Frasnian fossil plants from the Northern Timan (Russia) // Acta Palaeobotanica, Suppl. 2; Proc. 5<sup>th</sup> Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. 1999. P. 67–71.

**S.M. Snigirevsky<sup>1</sup>, N.S. Snigirevskaya<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Saint-Petersburg State University, Geological faculty

<sup>2</sup> Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

**SOME NEW DATA ON DEVONIAN IN SITU SPORES AND COMMENTS TO  
THE NOMENCLATURE OF SPORAE DISPERSAE . . . . . 108**

*Results of the investigations of in situ spores of some Devonian plants are discussed. Comments to the classification, nomenclature and terminology of sporae dispersae are done. The phenomenon of the appearance (in late Middle or early Late Devonian) of heterospory in Telomophyta are discussed.*

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации  
Ministry of Natural Resources and Ecology of Russian Federation

Федеральное агентство по недропользованию  
Federal Agency on Using Subsurface resources

Российская Академия наук  
Russian Academy of Sciences

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт  
All Russia Petroleum Research Exploration Institute

Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена  
Herzen Russian State Pedagogical University

# ПАЛИНОЛОГИЯ: СТРАТИГРАФИЯ И ГЕОЭКОЛОГИЯ

Сборник научных трудов XII Всероссийской Палинологической конференции  
(29 сентября — 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург)

Том I

# PALYNOLOGY: STRATIGRAPHY AND GEOECOLOGY

Collection of the Scientific Works of XII All-Russian Palynological conference  
(29 of September — 4 of October 2008, Saint-Petersburg)

Volume I

Санкт-Петербург  
ВНИГРИ  
2008

Ответственные редакторы: *О.М. Прищепа, Д.А. Субетто, О.Ф. Дзюба*

Редакционная коллегия: *В.Ф. Тарасевич, Т.В. Дмитриева, Е.Ю. Симонова, А.В. Данилова*

Техническое редактирование: *О.Ф. Дзюба, Е.Ю. Симонова, А.В. Данилова*

**Палинология: стратиграфия и геоэкология.** Сборник научных трудов XII Всероссийской Палинологической конференции (29 сентября — 4 октября 2008 г., Санкт-Петербург) : В 3 т. / отв. ред. О.М. Прищепа, Д.А. Субетто, О.Ф. Дзюба. — СПб.: ВНИГРИ, 2008. — Т. I. — 324 с. : ил.

ISBN 978-5-88953-122-7

ISBN 978-5-88953-123-4 (Том I)

В сборник вошли статьи палинологов из России, ближнего и дальнего зарубежья. Все работы содержат новые оригинальные палинологические материалы. В данном томе всесторонне освещены следующие проблемы: история палинологии; морфология и биология развития пыльцевого зерна; аэропалинология; прикладная палинология; микроальгофлора, в том числе и диатомовая; а также некоторые методические вопросы.

*Материалы публикуются в авторской редакции.*

**Palynology: stratigraphy and geoecology.** Collection of the Scientific Works of XII All-Russian Palynological conference (29 of September — 4 of October 2008, Saint-Petersburg) in 3 volumes. — Saint-Petersburg: VNIGRI, 2008. — Vol. I. — 324 p.

ISBN 978-5-88953-122-7

ISBN 978-5-88953-123-4 (Volume I)

Articles of palynologists from Russia, near and far abroad entered in the collection. All works include new original palynological materials. At this volume all-round lit the next problems: history of palynology; morphology, biology and development of pollen grain; aeropalynology; applied palynology; microalgoflora and diatomic flora and also some methodic questions.

*The following abstracts are printed as written by the authors.*