

УДК [561.31+581.33]:551.734.5(470.111)

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ СО СПОРАМИ В СПОРАНГИЯХ ИЗ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ (ФРАНСКИХ) ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОГО ТИМАНА

© 2007 г. С. М. Снигиревский¹, Е. В. Чибрикова², В. А. Олли²

¹Санкт-Петербургский государственный университет

e-mail: s.snig@mail.ru

²Институт геологии УНЦ РАН, Уфа

Поступила в редакцию 22.04.2005 г.

Принята к печати 21.11.2006 г.

Изучены ископаемые растения из верхнедевонских (франских) отложений Северного Тимана с находящимися в спорангиях спорами, сохранность которых позволила произвести их изучение под световым и сканирующим электронным микроскопами. Выделен род *Gutzeitia* S. Snigirevsky, gen. nov. Произведено описание растительных макроостатков и спор, находящихся *in situ* в спорангиях двух видов растений – *G. timanica* (Petros.) S. Snig., comb. nov. и ?*Cephalopteris mirabilis* (Nath.) Nath. Впервые установлены микроспоры у *Dimeripteris gracilis* Schmalh., для ?*Cephalopteris mirabilis* микро- и мегаспоры изучены впервые.

К настоящему времени в девонских отложениях Земного шара установлено большое количество видов спор, смена комплексов которых в разрезе отражает эволюцию растений (Edwards, Richardson, 1996; Манцурова, 2001; Тельнова, 2005 и др.). Находки же макромерных остатков последних малочисленны по сравнению с миоспорами, и совсем редко встречаются растения со спорангиями, заполненными спорами, сохранившимися *in situ*.

Рассеянные в породе споры, для которых разработаны искусственные классификации по морфологическим элементам, широко используются в биостратиграфии, тогда как споры из спорангиев (так называемые “инситные” споры) имеют важное значение для филогении высших растений. Вместе с тем, некоторые исследователи считают, что изучение “инситных” спор может привести со временем к созданию естественной классификации рассеянных форм. Это справедливо лишь отчасти, так как в спорангиях возможно встретить либо незрелые споры, либо abortивные, морфологически отличные от зрелых, рассеянных в породе. Тем не менее, каждая новая находка спор, прижизненно захороненных вместе с вмещающими их спорангиями, прикрепленными в свою очередь к осевым частям морфологически определимых растений, представляет значительный интерес как для палеоботаников, так и для палинологов-биостратиграфов.

Микроспоры из спорангиев сопоставляются обычно с одним-тремя видами рассеянных форм, а мегаспоры идентифицируются на родовом уровне. Большинство данных о находках инситных спор

девонских растений, имеющиеся у ряда авторов, были сведены Д. Эдвардс и Г.Б. Ричардсоном (Edwards, Richardson, 1996). О. П. Тельнова (Тельнова, Мейер-Меликян, 2002) составила подробный обзор инситных спор силурийских и девонских растений, в котором можно найти данные отечественных авторов, не учтенные Эдвардс и Ричардсоном, но не включающий новые результаты, полученные в последнее десятилетие.

Тельнова и Н.Р. Мейер-Меликян (2002) провели детальное исследование спор из репродуктивных органов верхнедевонских растений с Северного Тимана – *Kossoviella timanica* Petrosjan и *Dimeripteris gracilis* Schmalhausen. У *D. gracilis* им удалось выделить только округлые дискообразные споры 80–90 мкм в диаметре. При наших исследованиях, помимо таких же спор (табл. XV, фиг. 1, см. вклейку), были обнаружены морфологически отличные более мелкие формы (табл. XV, фиг. 2, 3). Это позволило сделать вывод о том, что первые из упомянутых спор являлись мегаспорами (Tschibrikova et al., 1999), хотя при рассмотрении рассеянных форм по размерам они должны были бы попасть в разряд микроспор. Микроспоры *D. gracilis* достигают 30–50 мкм в диаметре. Одни из них без орнамента типа *Leiotriletes Naumova* emend. Oshurkova сходны с *L. microgogus Naumova*. Цвет их светло-желтый, желтый, эскина тонкая. На поверхности имеются складки смятия (табл. XV, фиг. 2, 3). Другие формы – с шагреневой поверхностью, желтого цвета (типа *Cyclogranisporites Potonie et Kremp*), несколько различающиеся между собой. Эскина более крупных из них (оболочки размерами 40–50 мкм) со

складками смятия, их можно сравнить с “*C. solidus* (Naumova) Vyvscheva” (= *Trachytriletes solidus* Naumova emend. Oshurkova) (Ошуркова, 2003). Экзина форм меньших размеров (30–40 мкм) более плотная, и складок смятия на ее поверхности меньше. Они близки к *Cyclogranisporites medius* (Naumova) (см. также Tschibrikova et al., 1998; 1999, с. 67, табл. I, фиг. 5–8).

Авторы искренне признательны Н.В. Горденко (ПИН РАН) и Н.С. Снигиревской (БИН РАН) за помощь в изготовлении препаратов и ценные консультации. Работа поддержана грантом РФФИ № 03-04-49351.

МАТЕРИАЛ

Позднедевонские растения, собранные в девонских отложениях Северного Тимана, зачастую содержат в спорангиях инситные споры (Снигиревский, 1997; Юрина и др., 2002). Предварительные результаты их изучения были обнародованы нами в краткой форме (Tschibrikova et al., 1998, 1999). В процессе исследования мы отмечивали инситные споры у целого ряда верхнедевонских растений с Северного Тимана. Они происходят в основном из устьеземощицкой свиты позднефранского возраста и по комплексам микроспор относятся к зоне *Archaeoperisaccus ovalis* – *Verucosporites grumosus* (Avkhimovitch et al., 1993).

Коллекции изученных и описанных в статье ископаемых растений хранятся: макроостатки – в монографическом отделе Палеонтологического музея Санкт-Петербургского государственного университета (ПМ СПбГУ; колл. № 21); препараты спор – в коллекции Института геологии УНЦ РАН (ИГ УНЦ РАН).

При описании остатков высших растений применялась система таксонов сосудистых растений, разработанная А.Л. Тахтаджяном (1986).

ОТДЕЛ RHYNIOPHYTA (“PSILOPHYTA”)

КЛАСС ZOSTEROPHYLLOPSIDA

ПОРЯДОК ZOSTEROPHYLLALES

СЕМЕЙСТВО ZOSTEROPHYLLACEAE KRÄUSEL, 1938

Род *Gutzeitia* S. Snigirevsky, gen. nov.

Название рода в честь мецената Сергея Эдидовича Гутцайта, основателя школы им. А.М. Горчакова в г. Павловске.

Типовой вид – *Gutzeitia timanica* (Petrosjan) S. Snigirevsky, comb. nov.

D i a g n o s i s. Stems with rough surface, dichotomously divided, 2–2.5 cm wide. In the middle of stems – traces of vascular bundle. Dichotomy of the stems occurs on various intervals decreasing to the apical part of plant. Terminal parts of each branch are fertile. Strobili 1.5–4.5 cm in length, 3–4 mm in width. Sporangia spi-

rally arranged by a short stalks, sub-square to flattened-oval in shape, 1.5–2 mm in diameter. Plant heterosporous. Sporangia contain micro- (65–85 µm in diameter) and megaspores (200–300 µm). Exina of megaspores with cingulum (6–8 µm width), rough-grained, sometimes with large crumpled folds. A laesurae trilete, length of rays equal to half of spore radius. A surface of microspore exine with scabrate ornamentation. Cingulum narrow, 4–5 µm in width.

Д и а г н о з. Гетероспоровое растение с дихотомизирующими стеблями шириной 2–2.5 мм. Посередине стеблей видны следы проводящего пучка. Дихотомическое разделение происходит на различных интервалах, уменьшающихся в сторону апикальной части растения. Окончание каждого побега фертильно. Спороношения от 1.5 до 4.5 см длиной при ширине 3–4 мм. Спорангии расположены спирально; их форма от почти квадратной до приплюснуто-овальной. Спорангии прикреплялись короткими ножками к стеблю, их размеры 1.5–2 мм в поперечнике. Мегаспоры 200–300 мкм, цингулятные (ширина цингулюма 6–8 мкм), экзина грубозернистая, иногда с крупными складками смятия. Трещина прорастания трехлучевая, длина лучей равна половине радиуса споры. Микроспоры 65–85 мкм. Поверхность экзины с шагреневой орнаментацией. Цингулюм узкий, шириной 4–5 мкм.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Тип строения описываемого растения наряду с его гетероспоровостью заставляет выделить его в новый род. Достаточно близкий род *Protobarinophyton*, к которому первоначально были отнесены описываемые остатки Н.М. Петросян (1968), отличается, помимо гораздо более крупных размеров, формой (овальные спорангии прикреплены перпендикулярно к оси спороношения) и двурядным расположением спорангиев, обращенных в одну сторону. При первоначальном описании вида *P. timanicum* Петросян (1968) из спорангиев этого растения удалось выделить только микроспоры, что позволило заключить о гомоспории этих растений. Нами выделены идентичные микроспоры. Из рассеянных спор с ними сходны *Stenozonotriletes formosus* Naumova и *S. recognitus* Naumova. Аналоги описанных в настоящей статье мегаспор среди рассеянных форм неизвестны. Интересно, что микроспоры *Gutzeitia timanica* по размерам и морфологии очень близки (те и другие типа *Stenozonotriletes* (Naumova) Hacquebard) к мегаспорам *Dimeripteris gracilis*, но у микроспор *Gutzeitia timanica* в апикальной части отчетливо просматриваются контуры центрального тела споры, не наблюдающиеся у *Dimeripteris gracilis* (ср. фиг. 2 и 9 на табл. XV).

Целый ряд раннедевонских родов из провинции Юннань Китая имеет некоторые признаки, позволяющие сравнивать их с новым родом. Это –

Demersathesa с четырьмя рядами латерально расположенных спорангиев, споры из которых неизвестны; Catenalis с веерообразными пучками терминальных фертильных побегов; Discalis, обладающий почковидными спорангиями; Gumuia и ряд других родов. Последний из перечисленных родов близок тениокрадовым, остальные рассматриваются в составе зостерофилловых. Для большинства перечисленных родов инситные споры неизвестны, морфологические отличия от нового рода налицо. Кроме того, необходимо принимать во внимание существенную разницу в возрасте: растения из Китая имеют раннедевонский возраст (свита Посоньчонь сопоставляется с пражским ярусом нижнего девона).

Род *Distichophytum* из верхов нижнего девона Германии также близок к роду *Gutzeitia*, однако одностороннее расположение двух рядов спорангиев у *Distichophytum* позволяет четко отделять германский вид от северотиманского.

З а м е ч а н и я. Существенное морфологическое сходство наблюдается у описываемого растения с представителями рода *Zosterophyllum*, и ранее мы рассматривали северотиманский вид в составе этого рода (Tschibrikova et al., 1998, 1999). Однако существенным отличием нового рода является гетероспоровость, тогда как растения *Zosterophyllum* гомоспоровые.

***Gutzeitia timanica* (Petrosjan) S. Snigirevsky, comb. nov.**

Табл. XV, фиг. 4–10

Protobarinophyton timanicum: Петросян, 1968, с. 5–6, табл. 1, фиг. 1–5.

Zosterophyllum timanianum nom. non rite public.: Tschibrikova et al., 1999, с. 67, табл. 1, фиг. 1–4.

Г о л о т и п – ЦНИГРмузей, № 1/8271 (Петросян, 1968, табл. 1, фиг. 1); Россия, Северный Тиман, восточное побережье Чешской губы, в 500 м к северу от устья р. Сувойной; верхний девон, франский ярус, устьбездмошицкая свита.

Б а з и о н и м – *Protobarinophyton timanicum* Petrosjan (Петросян, 1968, с. 5–6, табл. 1, фиг. 1–5).

О п и с а н и е. Стебли растения достигают ширины 2–2.5 мм и дихотомируют по крайней мере трижды в пределах одного фрагмента (табл. XV, фиг. 4). Длина наиболее крупной целиком сохранившейся части фоссилии достигает 10 см. Поверхность стеблей слегка шероховатая, ребристости не несет. В центральной части стеблей видны следы проводящего пучка, выраженные возвышением или понижением, в зависимости от экспозиции образца на породе. Длина междоузлий у растения уменьшается снизу вверх. На наиболее полном фрагменте (табл. XV, фиг. 4) она составляет 4.3 и 2.8 см (первое междоузлие), 1.7, 1.2 и 1.7 см (второе междоузлие).

Окончание каждого побега фертильно. Спороношения различной длины, они начинаются в

0.5–1 см выше последней дихотомии. Наименьшее из них около 1.5 см; наибольшее и при этом неполное превышает 4.5 см (табл. XV, фиг. 4). Ширина спороношений варьирует в пределах 3–4 мм. Верхушки неясно выражены, по всей видимости, вследствие сохранности (табл. XV, фиг. 5). Спорангии на фертильных органах расположены по плотной спирали (табл. XV, фиг. 7), хотя при первом взгляде на образцы создается впечатление об их двухрядном поочередном расположении. Однако при более внимательном рассмотрении некоторых фрагментов становятся заметными также и отпечатки спорангиев, расположенных по спирали. Форма спорангиев на отпечатках – от почти квадратной (при виде сбоку) до приплюснуто-овальной (табл. XV, фиг. 5). Они прикреплялись к стеблям короткими ножками, как правило плохо заметными (табл. XV, фиг. 5). Размеры отдельных спорангиев 1.5–2 мм в поперечнике.

Несомненный интерес представляет единственный молодой фертильный орган, еще закрученный и развивший лишь примерно нижнюю свою треть, в то время как апикальная часть его осталась завернутой и не показывает сколько-нибудь различимых деталей строения. Размер закрученного фрагмента 1.3 см в поперечнике (ширина – 2 мм; длина по полуокружности – около 2 см) (табл. XV, фиг. 6).

Из спорангиев были выделены многочисленные микроспоры и единичные мегаспоры. Первые представлены округлыми и овальными оболочками размером 65–85 мкм. Цвет их темно-желтый, светло-коричневый. Поверхность экзины с шагреневой орнаментацией. Цингулюм узкий, шириной 4–5 мкм. У некоторых форм имеются складки смятия. На апикальной части экзины – затемненный треугольник, вершины которого совпадают с концами лучей трещины прорастания (табл. XV, фиг. 8, 9). Длина лучей равна или немного меньше половины радиуса споры.

Размеры мегаспор 200–300 мкм (табл. XV, фиг. 10). Цвет их от светло- до темно-коричневого. Экзина с цингулюмом шириной 6–8 мкм, грубозернистая, у некоторых форм на ней имеются крупные складки смятия. Трещина прорастания трехлучевая, лучи ее прямые или слегка извилистые. Длина их равна половине радиуса споры либо немного меньше. На апикальной части проксимальной поверхности вокруг трещины прорастания виден темный треугольный контур (возможно, центрального тела споры), варьирующей ширины с нечеткими внешним и внутренним краями. Стороны его слегка вогнутые.

З а м е ч а н и я. Можно сравнивать *Gutzeitia timanica* со следующими видами рода *Zosterophyllum*: *Z. minor* Ananiev – имеет чрезвычайно мелкие размеры дихотомирующих на расстоянии около 0.5 см под прямым углом побегов; *Z. ghenanum*

Kräusel et Weyland проявляет наибольшее сходство с описываемым растением, однако большая удаленность спороносных органов от мест последней дихотомии (10–20 см против 0.5–1 см у *Gutzeitia timanica*) и наличие стерильных окончаний побегов, примерно равное количеству фертильных, отличает эти виды; *Z. fertile* Leclercq отличается нерегулярным и более рыхлым расположением спорангиев на спороносных органах.

Распространение. Россия, Архангельская обл., Северный Тиман; франкий ярус верхнего девона.

Материал. 24 образца с фрагментами фертильных участков растения (обр. ПМ СПбГУ-21-362/1-6, ПМ СПбГУ-21-363, сборы Л.С. Коссового, 1957–1959 гг.; обр. ПМ СПбГУ-21-361/1-17, сборы Снигиревского, 1993 г.); Северный Тиман, восточное побережье Чешской губы, близ мысов Крестовый и Восточный Лудоватый Нос – усть-безмошицкая свита; р. Малая Черная – кумуштинская свита; франкий ярус, верхний девон.

О Т Д Е Л POLYPODIOPHYTA
К Л А С С PROTOPTERIDIOPSISIDA
(ANEUROPHYTOPSIDA)
П О Р Я Д О К RHACOPHYTALES
СЕМЕЙСТВО RHACOPHYTACEAE
KRÄUSEL ET WEYLAND, 1941

Род *Cephalopteris* Nathorst

? *Cephalopteris mirabilis* (Nathorst) Nathorst, 1910

Табл. XV, фиг. 11–13; табл. XVI, фиг. 1–10 (см. вклейку)

Cephalotheca mirabilis: Nathorst, 1902, с. 15–17, табл. 1, фиг. 25–31, рис. 5; Hirmer, 1927, с. 516–517, фиг. 623, 624; Криштофович, 1955, с. 52–53.

Cephalopteris mirabilis: Nathorst, 1910, с. 278; Zalessky, 1937, с. 23–24; Schweitzer, 1990, с. 60–65, рис. 71, 72, 74–76; Tschibrikova et al., 1999, с. 67, табл. 1, фиг. 10; табл. 2, фиг. 1–5.

Rhacophyton (= *Cephalopteris*) *mirabilis*: Leclercq, 1951, с. 21–23; Andrews, Phillips, 1968, с. 57; Boureau, 1970, с. 92.

Описание. Форма изолированных спороношений различна и зависит от положения в породе и направления ее раскалывания. Форма спороношений изменяется от округло-звездообразной (при поперечном сколе, табл. XV, фиг. 12) примерно с 14 расположенными по радиусам спорангиями до продолговатой (при продольном сколе, табл. XV, фиг. 11) с тем же количеством спорангиев, прикрепленных к оси под углом 70–50°, причем угол прикрепления уменьшается по направлению к верхней части спороношения, где спорангии прикрепляются почти параллельно оси, занимая терминальное положение. Размеры спорангиев (табл. XV, фиг. 11, 12) от 3–4 мм в длину до 1–1.5 мм в ширину. По форме они удлинненно-овальные с узким основанием, расширяющиеся кверху и примерно в верхней трети достигающие максимальной ширины. Верхушки тупые, округленные. Спорангии тесно прикреплены к коротким

тонким осям, достигающим ширины 1.5 мм при длине, не превышающей длину всего собрания спорангиев. Таким образом, размеры изолированных спороношений 8–9 мм в диаметре и 1 см шириной и 1.5 см длиной. Поверхность спорангиев неровная, бугристая, шиповатая, местами заметны взаимно пересекающиеся морщинки.

При мацерации из спорангиев растения были выделены скопления тетрад спор (табл. XVI, фиг. 1). Они подвергаются дезинтеграции лишь механическим путем. Н.В. Горденко были выделены микро- и мегаспоры, благодаря чему удалось установить, что в пределах одного скопления спорангиев встречаются как мега-, так и микроспорангии. Диаметр микроспор 60–75 мкм. Они имеют желтую и коричневатую окраску, экзина с оторочкой шириной 4–6 мкм, покрыта многочисленными шипиками (табл. XVI, фиг. 1–3, 6). Мегаспоры имеют диаметр 160–180 мкм, их поверхность покрыта более крупными шипиками такого же облика, как у микроспор (табл. XVI, фиг. 4, 5).

Изучение спор при помощи сканирующего электронного микроскопа (JSM-35) позволило составить представление о поверхности спор и ультраструктуре их спородермы. Поверхность спор несет многочисленные шипики. Они, сливаясь друг с другом своими расширенными основаниями, расположены нечеткими рядами (табл. XVI, фиг. 2, 5). Шипики достигают в высоту 4–6 мкм, имеют заостренные концы, загибающиеся вбок (как правило, в одну сторону).

В некоторых случаях микроспоры оказались расколотыми (табл. XVI, фиг. 7, 8) и обнажилась сохранившаяся их ультраструктура: под экзиной, состоящей из плотно прилегающих чешуй (табл. XVI, фиг. 9), хорошо заметен гранулярный слой, состоящий из многочисленных извилистых гранул, а также внутренняя полость споры (табл. XVI, фиг. 9, 10).

Об идентификации этих спор с рассеянными миоспорами судить трудно. Большой интерес представляет нахождение микроспор в тетрадах *in situ* в спорангиях. Скорее всего, рассеивание микроспор этого растения происходило непосредственно в виде целых тетрад, в противоположность мегаспорам, тетрады которых распались при созревании.

Сравнение. Описываемые остатки характеризуются разобщенностью гроздьев спорангиев и стеблей и необыкновенной правильностью их строения. В работах А.Г. Натхорста и Х.-И. Швайцера (Nathorst, 1902; Schweitzer, 1990, 2003, 2006), которые располагали более представительным материалом, такая упорядоченность не отмечается. Тем не менее, отнесение этих остатков к *C. mirabilis* представляется наиболее вероятным. Из осторожности мы относим описываемые собрания спорангиев к данному виду с вопросительным знаком.

“*Cephalotheca*” *affinis* Nathorst (Nathorst, 1902, с. 17, табл. 1, фиг. 33–36 = *Cephalopteris keilhau* (Nathorst) Schweitzer) имеет хорошую сохранность

и четкие диагностические признаки. Спорангии этого растения отличаются от *C. mirabilis* формой (у первого вида они расширяющиеся к апикальной части (Nathorst, 1902, табл. 1, фиг. 38), очень плотно расположенные друг относительно друга в центральной части скопления, так что трудно различить отдельные спорангии; у второго – удлинено-овальные), а также способом прикрепления к осям, имеющим несколько отличающуюся структуру поверхности. Последний признак не может служить основанием для сравнения этих двух видов, так как оси, к которым крепились описываемые группы спорангиев, достоверно не установлены.

Другие виды рода *Cephalopteris* – *C. miserymonitis* Schweitzer, *C. squarrosa* Schweitzer, *C. tunheimensis* Schweitzer – описаны исключительно по стерильным фрагментам (Schweitzer, 1990, 2003, 2006).

З а м е ч а н и я. Не исключено, что встреченные изолированные собрания спорангиев могли быть прикреплены к стеблям, которые в изобилии находятся поблизости от них. Наименее вероятно связь их с тоненькими стебельками, относящимися, очевидно, к *Dimeripteris gracilis*. Последние слишком тонки и изящны, чтобы нести на себе довольно крупные спороношения; к тому же ширина их не превышает 1 мм, в то время как оси, несущие спорангии, на 0.5 мм шире, и даже предполагаемого места их прикрепления к стебелькам отыскать не удастся. Более редкими, но более вероятными в качестве материнского растения, являются стебли совершенно иного облика, чрезвычайно сходные с побегами *Cephalopteris mirabilis*. Стебли эти представлены фрагментами шириной 1.5–2 мм. От основного побега через различные промежутки отходят супротивно расположенные веточки второго порядка (табл. XV, фиг. 11, 13); в одном месте создается впечатление о соединении их расширенных оснований на стебле (подобно описанным у Натхорста). Эти веточки в ширину не превышают 0.75 мм и образуют друг с другом угол от 120 до 180°. Вблизи места прикрепления к главному стеблю, на нижней стороне веточек, заметны тонкие ответвления, уходящие в пору или обломанные. Подобные образования Натхорст обнаружил в непосредственной связи с *Cephalopteris mirabilis*.

Родовое название *Cephalopteris* было предложено Натхорстом (Nathorst, 1910, с. 278) вместо *Cephalothesa* как заменяющее, поскольку была установлена омонимия названия *Cephalothesa* с названием рода современных грибов. Поэтому в работах, вышедших после 1910 г., употребление родового названия “*Cephalothesa*” применительно к девонским растениям следует признать ошибочным (Hirmer, 1927; Криштофович, 1955).

Описанные Натхорстом (Nathorst, 1902) на фрагментарном материале *Cephalothesa affinis* Nathorst и *C. ? major* Nathorst должны быть пересмотрены. *C. ? major*, как нам кажется, вообще не может рассматриваться как самостоятельный

вид, так как диагностические признаки этого вида не были указаны автором, а изображение весьма схематично. *C. ? major* представляет собой плохо сохранившиеся изолированные скопления спорангиев, и должен рассматриваться как *Cephalopteris ? sp.* (ср. Nathorst, 1902, с. 17, табл. 2, фиг. 23).

Среди близких девонских форм следует отметить: *Carpolithes compactus* Dawson (=Protopteridium (Rellimia) rossicum Tschirkova-Zalesskaya (Чиркова-Залеская, 1957, фиг. 57 в тексте) отличается от наших образцов размерами спорангиев и менее упорядоченной их ориентировкой; его спорангии “сидят на коротких ножках, числом около 10”, расположение их более рыхлое, чем у *Cephalopteris mirabilis*. У *Dawsonites arcuatus* Halle var. *asteriscus* Tschirkova-Zalesskaya (Чиркова-Залеская, 1957, фиг. 81 в тексте, табл. XXIV, фиг. 122) “веточка на конце несет группу из 12 мешочков овально-удлиненной формы, собранных звездобразно... Распределение спорангиев кольцевое, с двусторонней симметрией” (Чиркова-Залеская, 1957, с. 89). Последний признак позволяет обнаружить отличие: северотиманский вид имеет осевую симметрию; кроме того, верхушки спорангиев *D. arcuatus* var. *asteriscus* сильно заострены, чем также отличаются от *Cephalopteris mirabilis*.

Необходимо остановиться на правомерности объединения *Rhacophyton*, *Dimeripteris* и *Cephalopteris* в один род. Такие попытки предпринимались некоторыми авторами (Gilkinet, 1922; Kräusel, Weyland, 1941; Leclercq, 1951). Основываясь на мнении А. Жилькина (Gilkinet, 1922), Р. Кройзель и Х. Вейланд (Kräusel, Weyland, 1941) говорили о возможности объединения фертильных побегов *Dimeripteris gracilis* и листочков (перышек?) *Sphenopteris lebedevii* Schmalhausen (Шмальгаузен, 1894) в один вид *Rhacophyton gracilis*. Оспаривая это решение, присоединяемся к уже высказанному С. Леклерк (Leclercq, 1951) и Петросян (Петросян, Коссовой, 1984) мнению: принцип устройства побега и репродуктивных органов *Dimeripteris gracilis* совершенно не вписывается в рамки такого рода *Rhacophyton*. Естественную принадлежность листочков *Sphenopteris lebedevii* до сих пор не удается установить, и решение вопроса приходится откладывать до момента их совместного нахождения со стеблями. Сложность заключается в том, что Кройзель и Вейланд (Kräusel, Weyland, 1941) основывали свои рассуждения на изучении типового вида рода *Dimeripteris* – *D. fasciculata* Schmalhausen. При ознакомлении с коллекцией И.Ф. Шмальгаузена в ЦНИГРмузее (Санкт-Петербург) нами также была установлена правомочность отнесения этими авторами вида *D. fasciculata* к роду *Rhacophyton* на основании сходства в строении фертильных органов, по которым и был описан этот вид. Однако, резкие различия в принципе устройства репродуктивных органов (гроздь спорангиев на латеральных побегах у *Rhacophyton* и терминально расположенные по 1–2 на концах дихотомически разветвляющихся

веточек у *Dimeripteris gracilis*), заставляют рассматривать в качестве типового вида рода *Dimeripteris* не *D. fasciculata* (справедливо перенесенный в род *Rhacophyton*), а вид *Dimeripteris gracilis*, описанный Шмальгаузенем в той же работе (1894, с. 13–14, табл. II, фиг. 23).

И, наконец, о связях *Sephalopteris* и *Rhacophyton*. Жилькинэ (Gilkinet, 1922) считал, что *Sephalopteris mirabilis* и *Sphenopteris* (ныне *Rhacophyton condrusorum* (Crepin) Gilkinet) идентичны; последнее утверждение оспаривали Кройзель и Вейланд (Kräusel, Weyland, 1941) и Леклерк (Leclercq, 1951). При этом первые два автора отмечали, что “едва ли будет правильным оба растения ставить в один род, нам все же кажется более правдоподобным близкое родство их” (Kräusel, Weyland, 1941, с. 37–38). Леклерк, рассматривая некоторые образцы *Sephalopteris mirabilis*, описанные Натхорстом и выбрав, в частности, явно ошибочно отнесенный к этому виду образец, изображенный на фиг. 35, табл. 1 (Nathorst, 1902), образовала новую комбинацию *Rhacophyton mirabilis* (Nathorst) Leclercq. Необходимо заметить, что указанный образец (фиг. 35 на табл. 1 (Nathorst, 1902) = фиг. 14 на табл. V (Leclercq, 1951)) определенно принадлежит роду *Rhacophyton* и не обладает признаками, характерными для *Sephalopteris mirabilis*. Среди образцов фертильных частей побегов, изображенных Натхорстом (Nathorst, 1902) на табл. 1 можно с уверенностью считать отвечающими описанным признакам фиг. 25–31. Очевидность выпадения из этого ряда фиг. 35 не вызывает сомнений. Учитывая вышеприведенные соображения, есть смысл сохранить отдельно от *Rhacophyton* род *Sephalopteris* с типовым видом *S. mirabilis* Nathorst.

Таким образом, можно говорить все же о близком родстве трех указанных родов. Вполне возможно, что эти растения могут действительно представлять один биологический род, что косвенно подразумевают указанные выше авторы. Северотиманские материалы также не дают свидетельств против этого положения. Но все же объединение трех этих родов в один нам кажется преждевременным.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний девон Шпицбергена (о. Медвежий), Франции (д’Ансени), России (Архангельская обл., Северный Тиман; восточный склон Урала; Минусинская котловина).

М а т е р и а л. 17 образцов (обр. ПМ СПбГУ-21-357, сборы Коссового, 1959 г.; ПМ СПбГУ-21-358/1-16, сборы Снигиревского, 1993 г.); Северный Тиман, восточное побережье Чешской губы, от устья р. Сувойной до устья р. Песчанки – устьеземощицкая свита; франкий ярус, верхний девон.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Криштофович А.Н. Девонская флора Минусинской котловины // Полевой атлас фауны и флоры девон-

ских отложений Минусинской котловины. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 47–55.

Манцурова В.Н. Этапность и основные рубежи в развитии девонских миоспор // Эволюция жизни на Земле. Матер. II Междунар. симп., 12–15 ноября 2001 г. Томск: Изд-во науч.-техн. лит.-ры, 2001. С. 367–369.

Ошуркова М.В. Морфология, классификация и описания форма-родов миоспор позднего палеозоя. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. 377 с.

Петросян Н.М. Новый протобариофитон Тимана // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Недра, 1968. Вып. II. Ч. I. С. 5–6.

Петросян Н.М., Коссовой Л.С. Некоторые материалы изучения девонской флоры Северного Тимана // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. 1984. Т. 27. С. 42–54.

Снигиревский С.М. История палеоботанических исследований Северного Тимана // Вестн. СПб. гос. унта. Сер. 7, геол., геогр. 1997. Вып. 2. № 14. С. 78–83.

Тахтаджян А.Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 135–142.

Тельнова О.П. Эволюционные тренды спор древнейших наземных растений // Докл. РАН. 2005. Т. 401. № 3. С. 373–377.

Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р. Споры в репродуктивных органах девонских растений. СПб.: Наука, 2002. 78 с.

Чиркова-Залесская Е.Ф. Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 140 с.

Шмальгаузен И.Ф. О девонских растениях Донецкого каменноугольного бассейна // Тр. Геол. ком-та. 1894. Т. 8. № 3. С. 1–36.

Юрина А.Л., Мейер-Меликян Н.Р., Снигиревская Н.С., Снигиревский С.М. Морфология и ультраструктура спор из спорангиев нового позднедевонского растения *Ludovatia* неясного систематического положения // Методические аспекты палинологии. Матер. X Всерос. палинол. конф. М.: ИГиРГИ, 2002. С. 296–297.

Andrews H.N., Phillips T.L. *Rhacophyton* from the Upper Devonian of West Virginia // J. Linn. Soc. (Bot.). 1968. V. 61. № 384. P. 37–64.

Avkhimovitch V.L., Tschibrikova E.V. et al. Middle and Upper Devonian miospore zonation of Eastern Europe // Bull. Centr. Rech. Explor. Prod. elf. Aquitaine. 1993. T. 17. Fasc. 1. P. 79–147.

Boureau E. (ed.). *Traité de paléobotanique*. T. IV. Filicophyta. Fasc. 1. P.: Masson et C^{ie}, 1970. 520 p.

Edwards D., Richardson G.B. Review of in situ spores in early land plants // *Palynology: principles and applications* / Eds. G. Jansonius, L.C. McGregor. Amer. Assoc. Stratigr. Palynol. Foundation. 1996. V. 1. Ch. 14. P. 391–407.

Gilkinet A. Flore fossile des psammites du Condroz (Devonien supérieur) // Ann. Soc. Géol. Belg. 1922. T. 2. P. 1–21.

Hirmer M. *Handbuch der Paläobotanik*. Bd 1. Thallophyta – Bryophyta – Pteridophyta. München, Berlin: Druck und Verl. R. Oldenbourg, 1927. 708 s.

Kräusel R., Weyland H. Pflanzenreste aus dem Devon von Nordamerika // *Palaeontogr. Abt. B*. 1941. Bd 86. Lfg. 1/3. S. 1–78.

Leclercq S. Etude morphologique et anatomique d'une fougere du Dévonien supérieur. Le Rhacophyton zygopteroides nov. sp. // Ann. Soc. Géol. Belg. 1951. T. 9. P. 1–62.

Nathorst A.G. Zur oberdevonische Flora der Bären-Insel // Zur fossile Flora der Polarländer. 1902. Bd 1. H. 3. S. 1–60.

Nathorst A.G. Beiträge zur Geologie der Bären-Insel, Spitzbergens und des König-Karl-Landes // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1910. Bd 10. S. 261–416.

Schweitzer H.-J. Pflanzen erobern das Land // Kleine Senckenb.-Reihe. 1990. № 18. 76 s.

Schweitzer H.-J. Die Landnahme der Pflanzen // Decheniana (Bonn). 2003. № 156. S. 177–215.

Schweitzer H.-J. Die Oberdevon-Flora der Bären-Insel. 5. Gesamtübersicht // Palaeontogr. Abt. B. 2006. Bd 274. Lfg. 1–6. S. 1–191.

Tschibrikova E.V., Snigirevsky S.M., Ollly V.A. In situ spores of some Frasnian fossil plants from the Northern Timan (Russia) // 5th Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. Cracow, June 26–30, 1998. Cracow: Inst. Botany, 1998. Abstr. V. P. 181.

Tschibrikova E.V., Snigirevsky S.M., Ollly V.A. In situ spores of some Frasnian fossil plants from the Northern Timan (Russia) // Acta Palaeobot. Proc. 5th European Palaeobot. Palynol. Conf. 1999. Suppl. 2. P. 67–71.

Zalesky M.D. Sur les végétaux dévoniens du versant oriental de l'Oural et du Bassin du Kousnetz // Palaeophytographica. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 5–42.

Объяснение к таблице XV

Фиг. 1–3. *Dimeripteris gracilis* Schmalhausen: 1 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 3-б, мегаспора из спорангия (×740); 2, 3 – микроспоры из спорангиев, хорошо заметны складки смятия: 2 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 3-а (×1300); 3 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 3(м)-б (×1000); Архангельская обл., Северный Тиман, восточное побережье Чешской губы между устьями рек Сувойной и Малой Крестовой; верхний девон, франский ярус, устьбезмошицкая свита.

Фиг. 4–10. *Gutzeitia timanica* (Petrosjan) S. Snigirevsky, comb. nov.: 4 – экз. № ПМ СПбГУ-21-361-2, стебель, трижды дихотомирующий в пределах фрагмента; отчетливо видны терминально расположенные спороношения (×1); 5 – экз. № ПМ СПбГУ-21-361-7, изолированные спорангии почти квадратной до приплюснуто-овальной формы, справа сверху – апикальная часть фертильного окончания побега (×1.4); 6 – экз. № ПМ СПбГУ-21-361-8, молодой наполовину закрученный фертильный орган (×2); 7 – экз. № ПМ СПбГУ-21-361-3, отдельное спороношение, показывающее спиральное расположение спорангиев (×2); 8, 9 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 2(м)-а, микроспоры со складками смятия, трехлучевой щелью и хорошо заметным треугольным затемнением в апикальной части: 8 – ×400; 9 – ×450; 10 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 2(м)-б, мегаспора с крупными складками смятия и трехлучевым рубцом (×275). Архангельская обл., Северный Тиман, восточное побережье Чешской губы близ мысов Крестовый и Восточный Лудоватый Нос; верхний девон, франский ярус, устьбезмошицкая свита.

Фиг. 11–13. *?Cephalopteris mirabilis* Nathorst: 11 – экз. № ПМ СПбГУ-21-358-9, продольный скол скопления спорангиев; снизу видны оси, к которым предположительно могли крепиться группы спорангиев (×1.3); 12 – экз. № ПМ СПбГУ-21-358-6, поперечный скол скопления спорангиев (×2.8); 13 – экз. № ПМ СПбГУ-21-358-10, скопления спорангиев и длинные тонкие оси, к которым предположительно могли крепиться группы спорангиев (×0.7); Архангельская обл., Северный Тиман, восточное побережье Чешской губы в 1.5 км севернее м. Восточный Лудоватый Нос (67°17' с.ш., 47°46' в.д.); верхний девон, франский ярус, устьбезмошицкая свита.

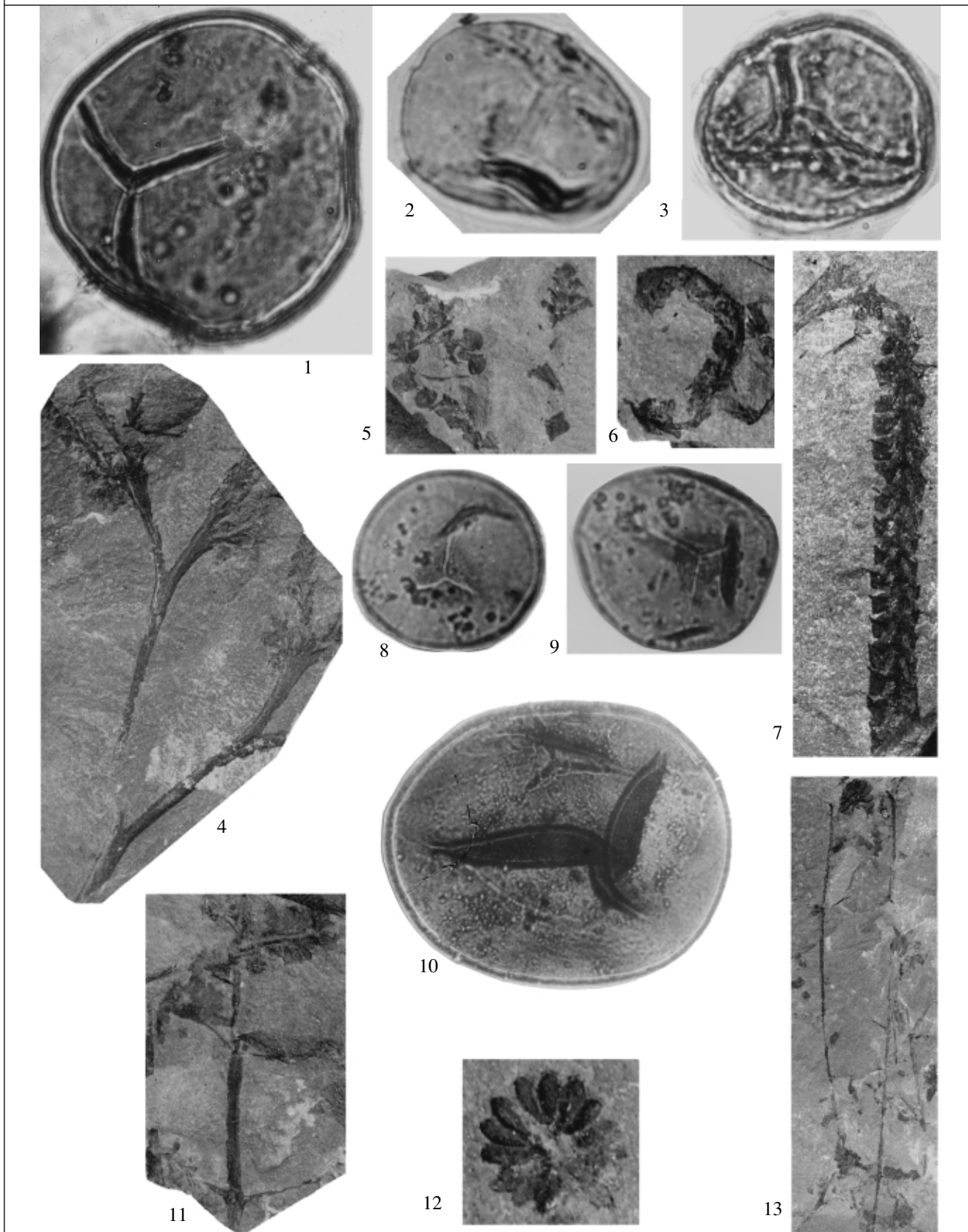
Объяснение к таблице XVI

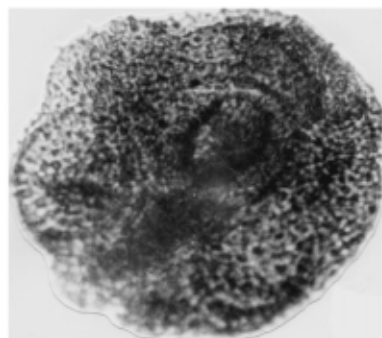
Фиг. 1–10. *?Cephalopteris mirabilis* Nathorst: 1 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 5(м)-б, скопления тетрад микроспор, выделенные из спорангиев растения; просматриваются отдельные микроспоры (×95); 2 – экз. № ПМ СПбГУ-21-358-6, шиповатая поверхность микроспоры; хорошо заметны неправильные ряды расширяющихся к основанию шипиков с изогнутыми острыми концами (×2500); 3 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 5(м)-а, микроспора (×350); 4, 5 – ИГ УНЦ РАН, препарат № 6(м)-б: 4 – мегаспора, нижний фокус, виден отчетливый тетрадный рубец (×206); 5 – мегаспора, верхний фокус, видна шиповатая скульптура проксимальной стороны (×206); 6–10 – экз. № ПМ СПбГУ-21-358-6: 6 – шиповатая поверхность микроспоры (×3900); 7 – фрагмент расколотой группы спор; в центре – вид тела микроспоры “изнутри” (×900); 8 – фрагмент спорангия с расколотыми тетрадами микроспор (слева) и округлыми скоплениями тетрад (справа) (×285); 9 – расколотая микроспора; сверху видна состоящая из плотно прилегающих чешуй спородерма, под ней – гранулярно-ячеистая эктэкина (×22500); 10 – ультраструктура микроспоры: сверху – стенка споры, в середине – извилистые гранулы гранулярно-ячеистого слоя, внизу – внутренняя полость споры (×6950); Архангельская обл., Северный Тиман, восточное побережье Чешской губы в 1.5 км севернее м. Восточный Лудоватый Нос (67°17' с.ш., 47°46' в.д.); верхний девон, франский ярус, устьбезмошицкая свита.

Fossil Plants with Spores in the Sporangia from the Upper Devonian (Frasnian) Deposits of Northern Timan

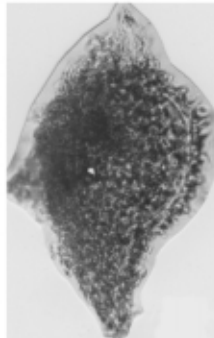
S. M. Snigirevsky, E. V. Tschibrikova, and V. A. Olli

Fossil plants from the Upper Devonian (Frasnian) of northern Timan are studied. The sporangia contain well-preserved spores, which were studied in transmitted light using a scanning electron microscope. The genus *Gutzeitia* S. Snigirevsky, gen. nov. is established. Macroremains and in situ spores of *G. timanica* (Petros.) S. Snig., comb. nov. and *?Cephalopteris mirabilis* (Nath.) Nath. are described. Microspores in *Dimeripteris gracilis* Schmalh. are identified, and microspores and megaspores in *?Cephalopteris mirabilis* are studied for the first time.





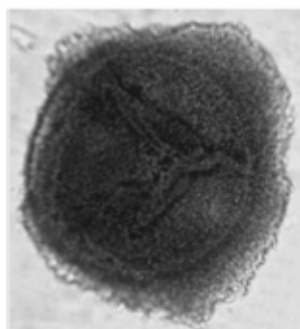
1



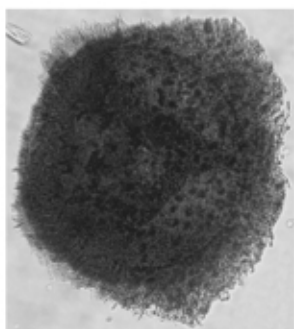
3



2



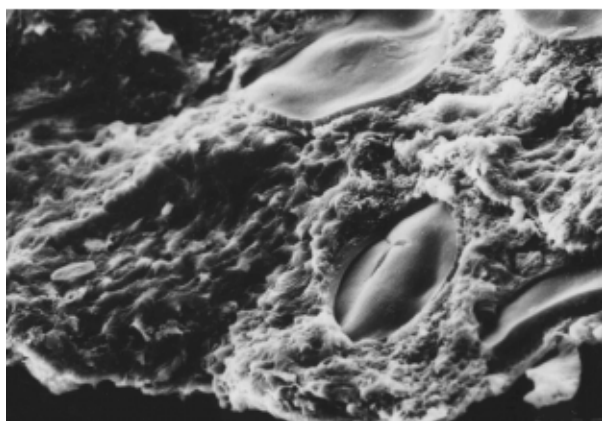
4



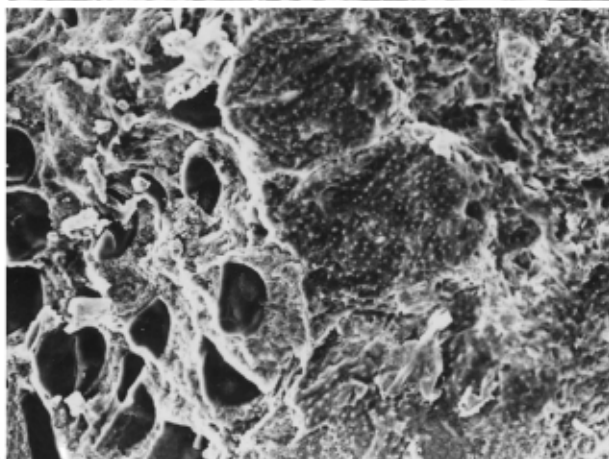
5



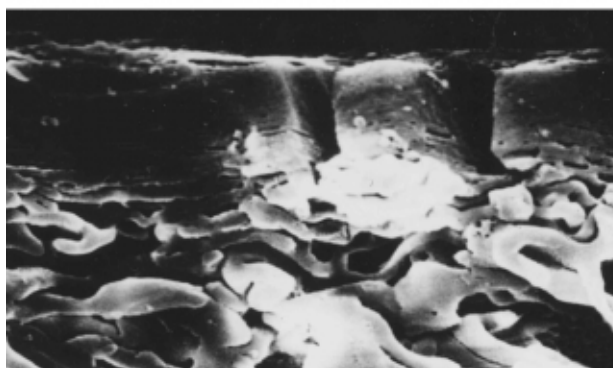
6



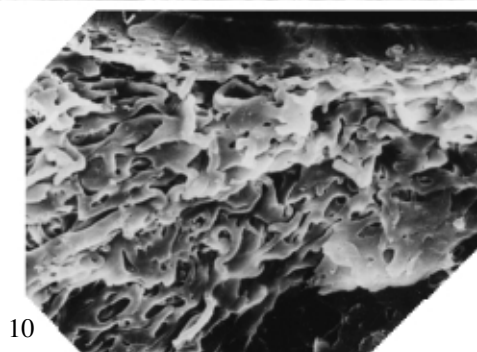
7



8



9



10