

УДК 551:734 (470.4+574.1)

## МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ДЕВОНСКИХ *ANCYROSPORA MELVILLENSIS* OWENS

О.П. Тельнова<sup>1</sup>

Изучены споры *Ancyrospora melvillensis* Owens из девонских отложений Южного Тимана (северо-восток европейской части России). Эскина *A. melvillensis* состоит из двух слоев. Внутренний слой представлен непрерывными концентрическими ламеллами. Внешний слой толстый, состоит из петлеобразных структур (анастомозирующих ламелл). Ультратонкое строение спородермы *Ancyrospora melvillensis* имеет сходство со структурой эскины спор некоторых плауновидных.

**Ключевые слова:** Девон, морфология, ультраструктура эскины *Ancyrospora melvillensis* Owens.

Миоспоры рода *Ancyrospora* Richardson широко распространены в отложениях девонского возраста, что делает их важными для межрегиональных корреляций и в палеогеографических построениях. Несмотря на длительную историю изучения *Ancyrospora* (McGregor, 1960; McGregor, Camfield, 1976; McGregor, Owens, 1966; McGregor, Richardson, 1960; Allen, 1965; Owens, 1971; Playford, 1992 и др.), остается недостаточно полным знание морфологии, систематики, стратиграфического и географического распространения большинства видов. 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, детализировать биостратиграфические построения, уточнять палеогеографические ареалы.

В состав рода *Ancyrospora* входят трилетные радиальные акаватные псевдозонатные миоспоры, треугольно-округлого и округлого очертания. Щель разверзания губастая, лучи щели обычно прямые, длиной почти в радиус миоспоры. Скульптура на дистальной поверхности миоспоры в виде длинных шиповидных выростов с характерными якоревидными верхушками.

Очень важный морфологический признак рода *Ancyrospora* – крупные шиповидные выросты с якоревидными верхушками – широко распространен в разных таксонах миоспор. Впервые он появился у миоспор в конце раннего девона, в средне-позднедевонское время этот признак приобретают миоспоры не менее пятнадцати родов,

фактически исчезающие в раннем карбоне. В более молодых палинокомплексах споры с таким признаком встречаются редко, хотя продолжают существовать до настоящего времени. Они продуцируются некоторыми водными гетероспоровыми папоротниками (например, *Azolla*), у которых бифуркатные выросты способствуют плавучести спор. Функциональность столь длительно существовавшего морфологического признака в разных группах растений детально обсудил Ч. Вельман (Wellman, 2002). Он рассмотрел разнообразные гипотезы и пришел к заключению о мультифункциональности бифуркатных выростов в полифилитических группах девонских и более молодых растений.

Наиболее смелое и оригинальное предположение высказано А.П. Никитиным: «зацепки» (якоревидные верхушки) предохраняли девонские споры от возможной гибели: «При освоении новой для них среды, суши, выходцам из моря приходилось, между прочим, избегать заноса в места не возможные для жизни» (Никитин, 1934, с.1088). Здесь и далее в литературном анализе используется терминология авторов цитируемых публикаций.

Д. Ричардсон (Richardson, 1960) первоначально описал миоспоры данного рода как «одномешковые». Позже (Richardson, 1962), изучив поперечные срезы этих миоспор, он сделал вывод об отсутствии расслоения эскины и описал экваториальную структуру как толстую оторочку (flange).

Ч. Велман (Wellman, 2002) исследовал ультраструктуру *Ancyrospora grandispinosa* Richardson и *A. ancycra* (Eisenack) Richardson и отметил, что оба вида имеют сходное ультратонкое

<sup>1</sup> Тельнова Ольга Павловна – вед. науч. сотр. лаборатории стратиграфии Института геологии Коми НЦ УрО РАН, докт. геол.-мин. наук (telnova@geo.komisc.ru).

строение экзины. Она состоит из двух слоев: внутренний представлен концентрическими ламеллами. Внешний слой (экзоэксина) толстый, состоит из анастомозирующих ламелл. Экзоэксина в экваториальном плане образует псевдозону (pseudozonate, sensu Wellman, 2001), которая может иметь разную ширину. Выросты так же имеют экзоэксинальное строение. Ч. Велман (Wellman, 2002) детально анализирует возможные филогенетические связи изученных дисперсных спор со спорами фоссильных и современных растений. В настоящее время ультратонкое строение экзины установлено у дисперсных спор с крупными выростами *Nikitinsporites canadensis* Chaloner, выделенных Р. Чалонером (Chaloner, 1959) из девонских отложений арктических островов Канады. Экзина дисперсных спор двухслойная (Taylor et al., 1980): внутренний слой – толстый ламеллярный, внешний – такой же толстый, но рыхлый, губчатый. Отмечено, что подобное строение экзины сходно с ультраструктурой мегаспор *Isoetes u Selaginella* (Lugardon, 1990; Tryon, Lugardon, 1991).

Дисперсные споры *N. canadensis* сближаются с мегаспорами девонского растения *Kryshstofovichia africana* Nikitin, которое предположительно относится к плауновидным (Taylor et al., 1980). Однако неоспоримых фактов, подтверждающих это предположение, пока нет. *K. africana* представлен только мегаспорами, мега- и микроспорангиями (вегетативные части растения в местонахождении фоссильных отсутствуют) (Никитин, 1934). Ч. Велман (Wellman, 2002) в конце своего детального анализа морфологии, ультраструктуры изученных дисперсных спор приходит к выводу, что только изучение спор *in situ* позволит решить вопрос об их ботанической принадлежности.

Описана морфология и ультратонкое строение спородермы *Ancyrospora ampulla* Owens из средне-позднедевонских отложений Тимано-Печорской нефтегазонасной провинции. Изучение с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) показало, что экзина толстая, многоламеллярная, в ее внутреннем слое ламеллы плотно прилегают друг к другу. В направлении к внешней стороне спородермы ламеллы расслаиваются, образуя вначале незначительные полости, затем петлеобразные структуры. Сходная структура была ранее описана во внешнем слое спородермы микроспор позднедевонского плауновидного растения *Kossovella timanica* Petrosjan (Тельнова, 2007)

К настоящему времени детально изучены с применением световой и электронной сканирующей и трансмиссионной микроскопии четыре вида миоспор формального рода *Ancyrospora*: *A.*

*grandispinosa* и *A. ancurea* из среднедевонских отложений Шотландии (Wellman, 2002), а также *A. ampulla* (Telnova, 2007) и *A. melvillensis* Owens из средне-позднедевонских отложений Тимано-Печорской провинции.

### Методы исследований и материал

Методика исследований и инструментарий детально описаны в предыдущих работах (Мейер-Меликян, Тельнова, 1990; Тельнова, Мейер-Меликян, 1993).

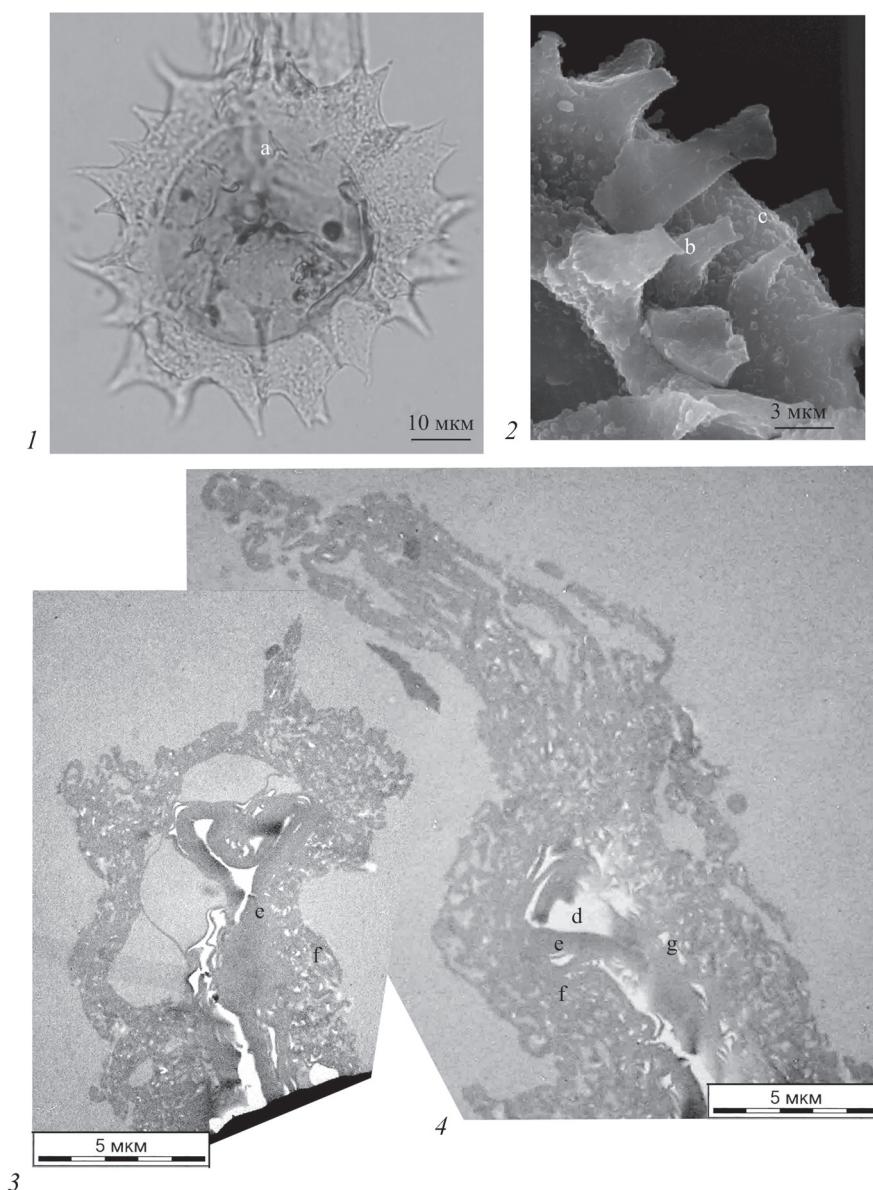
Миоспоры исследовали на биологическом микроскопе «Биолам И» в проходящем свете с увеличением  $\times 400$ ,  $\times 600$ ,  $\times 1000$  (в качестве иммерсионной жидкости использовали кедровое масло). Споры фотографировали на том же микроскопе с бинокулярной насадкой МФН цифровым фотоаппаратом «Canon EOS 1000D». Микроскульптуру изучали и фотографировали в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) «Philips XL 30». Ультратонкие срезы оболочек миоспор (три экземпляра) изучали на трансмиссионном электронном микроскопе «JEOL 100». Световую и сканирующую электронную микроскопию проводили в лабораториях Института геологии Коми НЦ УрО РАН, трансмиссионную – в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова. Автор благодарен ведущему научному сотруднику кафедры высших растений МГУ С.В. Полевой за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований.

В настоящей работе представлены результаты изучения дисперсных миоспор *A. melvillensis* из обн. 13, 14; франский ярус, верхняя часть тиманской – нижняя часть устьярегской свит (Telnova 2007), Южный Тиман (Ухтинский р-н, пос. Водный, правый берег р. Ухта).

Мацерационные осадки пород, препараты и фотодокументация хранятся в лаборатории стратиграфии и в Геологическом музее Института геологии Коми НЦ УрО РАН, Россия, Республика Коми, номер коллекции 471.

### Описание

*Ancyrospora melvillensis* (рисунок), радиальные трехлучевые акаватные миоспоры, округло-треугольного очертания, с широкой экваториальной псевдозоной. Щель разверзания губастая, лучи щели извилистые, длиной почти в радиус миоспоры. Проксимальная сторона экзины покрыта мелкими шипиками (основания шипиков 0,4–0,6 мкм; высота 0,5–0,9 мкм). На дистальной стороне экзины расположены крупные шиповидные выросты с якоревидными верхушками. Диаметр основания



*Ancyrospora melvillensis* Owens: 1 – общий вид в световом микроскопе, 2 – фрагмент дистальной поверхности в СЭМ, 3, 4 – ультратонкие срезы спородермы (поперечные срезы в области псевдозоны), ТЭМ; препарат № 2, обн. 14; поздний девон, франкий ярус, верхняя часть тиманской свиты, Южный Тиман (Ухтинский р-н, пос. Водный, правый берег р. Ухта). Условные обозначения: а – губастая щель; b – шиповидные выросты с якоревидными верхушками (бифуркирующие шипы); с – мелкие шипики; d – внутренняя часть споры; e – эндэкзина; f – эктэкзина, g – воздушные полости на стыке энд- и эктэкзины

конусовидных шипов 5–10 мкм, высота шипов 8–13 мкм. Размер миоспор 45–90 мкм.

На ультратонких срезах в ТЭМ (рисунок, 3, 4) наблюдается толстая экзина. В ее внутреннем слое (эндэкзина) ламеллы плотно прилегают друг к другу. В направлении к внешней стороне (эктэкзина) ламеллы расслаиваются, образуя вначале незначительные полости, затем петлеобразные структуры или анастомозирующие ламеллы (*sensu* Wellman, 2002). На ультратонких срезах эктэкзина выглядит крупноячеистой. В области щели она утолщается, а просветы ячеек в основ-

ном ориентируются параллельно щелевому отверстию. Эктэкзина в экваториальном плане образует псевдозону.

Дистальная и проксимальная стороны экзины отличаются по скульптуре поверхности. Проксимальная поверхность относительно ровная, покрыта мелкими шипиками. На дистальной стороне многочисленные выросты. Ультратонкое строение внешнего слоя с петлеобразными структурами аналогично эктэкзине микроспор позднедевонского плауновидного растения *Kossoviella timanica* Petrosjan (Telnova, 2007).



### Выводы

Результаты исследований ультраструктуры спородермы *A. melvillensis* и *A. ampulla* (Tel'nova, 2007) подтверждают выводы Велмана (Wellman, 2002) о том, что споры являются псевдозонатными. Это, вероятно, изоспоры, которые продуцировались гомоспоровыми растениями, так как внутренний слой их экзины значительно отличается от эндэкины микроспор гетероспорового позднедевонского плауновидного растения *Kossoviella timanica*. Они не могли быть мегаспорами, от которых так же существенно отличаются ультратонким строением спородермы (у девонских мегаспор, изученных *in situ*, губчатая эктэкина, в том числе и у *K. timanica*) (Тельнова, Мейер-Меликян, 1993; Тельнова, 2007).

Анализ ультраструктуры спородермы четырех видов миоспор рода *Ancyrospora* показал, что большое сходство имеется у одновозрастных видов и значительное различие между парами видов среднедевонского (*A. grandispinosa* и *A. ancurea*) и средне-позднедевонского возраста (*A. ampulla* и *A. melvillensis*). Можно предположить, что продуценты этих пар миоспор имели таксономическое раз-

личие на родовом или еще более высоком иерархическом уровне, однако, все они принадлежали, судя по общей схеме ультратонкого строения спородермы, к одной филогенетической линии растений (Тельнова, 2005; Wellman, 2002).

В изменении ультраструктуры спородермы спор рода *Ancyrospora* от более древних (среднедевонских) к более молодым (позднедевонским) наблюдается эволюционный тренд.

1. Эндэкина меняется от плотной многоламеллярной к более рыхлой (с увеличением количества и размеров воздушных полостей между ламеллами), с образованием «петлеобразных» структур (Тельнова, 2007) или анастомозирующих ламелл (*sensu* Wellman, 2002);

2. Происходит формирование у позднедевонских видов спор *Ancyrospora* крупных воздушных полостей на стыке энд- и эктэкины. Происходит также четкое разграничение слоев экзины.

Анализ морфологии и ультраструктуры спородермы изученных представителей рода *Ancyrospora* позволяет уточнить диагностические признаки и выявить эволюционный тренд в развитии спородермы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- 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. [Meier-Melikyán N.R., Tel'nova O.P. Metodika elektronno-mikroskopicheskikh issledovaniy iskopaemykh pyl'tsevykh zeren i spor // Novye nauchnye metodiki. Syktyvkar. Geoprint. 1990. Вып. 36. 24 s.]
- Никитин А.П. Ископаемые растения петинского горизонта девона Воронежской области // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1934. № 7. С. 1079–1090 [Nikitin A.P. Iskopaemye rasteniya petinskogo gorizonta devona Voronezhskoi oblasti // Izv. AN SSSR. Ser. geol. 1934. № 7. S. 1079-1090].
- Тельнова О.П. Эволюционные тренды спор древнейших наземных растений // Докл. АН. 2005. Т. 401. № 3. С. 1–5 [Tel'nova O.P. Evolyutsionnye trendy spor drevneishikh nazemnykh rastenii // Dokl. AN. 2005. T. 401. № 3. S. 1–5].
- Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р. Споры пограничных отложений девона и карбона Тимано-Печорской провинции. Л., 1993. 77 с. [Tel'nova O.P., Meier-Melikyán N.R. Spory pogranichnykh otlozhenii devona i karbona Timano-Pechorskoi provintsii. L., 1993. 77 s.]
- Тельнова О.П. Миоспоры из средне-верхнедевонских отложений Тимано-Печорской нефтегазонасной провинции. Екатеринбург, 2007. 136 с. [Tel'nova O.P. Miospory iz sredne-verkhnedevonskikh otlozhenii Timano-Pechorskoi neftegazonosnoi provintsii. Ekaterinburg, 2007. 136 s.]
- Allen K.C. Lower and Middle Devonian spores from North and Central Vestspitsbergen // Palaeontology. 1965. Vol. 8. P. 687–748.
- Chaloner W.G. Devonian megaspores from Arctic Canada // Paleontology. 1959. Vol. 1. P. 321–332.
- Lugardon B. Pteridophyte sporogenesis: a survey of spores wall ontogeny and fine structure in a polyphyletic plant group / Microspores: evolution and ontogeny. L., 1990. P. 95–120.
- McGregor D.C. Devonian spores from Melville Island, Canadian Arctic Archipelago // Palaeontology. 1960. Vol. 3. P. 26–44.
- McGregor D.C., Camfield M. Upper Silurian? to Middle Devonian spores from the Moose River Basin, Ontario // Bull. Geol. Surv. Canada. 1976. Vol. 263. P. 1–63.
- McGregor D.C., Owens B. Illustrations of Canadian fossils: Devonian spores of eastern and northern Canada // Geol. Surv. Canada. Paper 66–30. 1966. P. 1–66.
- McGregor D.C., Playford G. Canadian and Australian Devonian spores: zonation and correlation // Bull. Geol. Surv. Canada. 1992. Vol. 438. P. 1–125.
- Owens B. Miospores from the Middle and early Upper Devonian rocks of the Western Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago // Geol. Surv. Canada. Paper. 1971. Vol. 70. N 38. 157 p.
- Richardson J.B. Spores from the Middle Old Red Sandstone of Cromarty, Scotland // Palaeontology. 1960. Vol. 3. P. 45–63.

- Richardson J.B. Spores with bifurcate processes from the Middle Old Red Sandstone of Scotland // *Palaeontology*. 1962. Vol. 5. P. 171–194.
- Taylor T.N., Maihle H.J., Hills L.V. Morphological and ultrastructural features of *Nikitinospores canadensis* Chaloner, a Devonian megaspore from the Frasnian of Canada // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1980. Vol. 30. N 1–2. P. 89–99.
- Tryon A.F., Lugardon B. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. N.Y., 1991. 648 p.
- Wellman C.H. Morphology and ultrastructure of Devonian spores: *Samarisporites (Cristatisporites) orcadensis* (Richardson) Richardson 1965 // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2001. Vol. 116. P. 87–107.
- Wellman C.H. Morphology and wall ultrastructure in Devonian spores with bifurcate tipped processes // *Int. Journ. of Plant Sci.* 2002. Vol. 163/ P. 451–474.

Поступила в редакцию / Received 14.01.2017  
Принята к публикации / Accepted 18.06.2017

## THE MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF DEVONIAN *ANCYROSPORA MELVILLENSIS* OWENS

O.P. Telnova<sup>1</sup>

The ultrathin structure of exine of *Ancyrospora melvillensis* Owens was determined. It consists of two layers. The inner layer is formed by continuous concentric lamellae. The outer layer is thick and composed by loop-like structures (anastomosing lamellae). The structure of sporoderm of *Ancyrospora melvillensis* has similarities with exine of recent and ancient lycopsids.

**Key words:** Devon, morphology, ultrastructure and phylogeny of *Ancyrospora melvillensis* Owens.

<sup>1</sup> Telnova Olga Pavlovna, stratigraphic laboratory, Institute of Geology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences.