

УДК 551:734(470.4+574.1)

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ДЕВОНСКИХ ПРАЗИНОФИТОВ (CHLOROPHYTA)

© 2012 г. О. П. Тельнова

Институт геологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар
e-mail: telnova@geo.komisc.ru

Поступила в редакцию 21.01.2011 г.
Принята к печати 21.09.2011 г.

Описано ультратонкое строение трех видов девонских прازیнофитов (зеленые водоросли): *Inderites reticulatus* (Naumova) Telnova, *I. devonicus* (Naumova) Telnova и *Tasmanites domanicus* (Naumova) Telnova. У представителей рода *Inderites* установлены двухслойные оболочки (верхний слой гомогенный, нижний – мелкопористый). Род *Tasmanites* характеризуется однослойными (гомогенными) оболочками. Все описанные палеозойские *Tasmanites* имеют сходное ультратонкое строение. Виды отличаются толщиной оболочки и характером распределения пор.

ВВЕДЕНИЕ

Празинофиты, в силу способности их оболочек к фоссилизации и чрезвычайно длительной геологической истории (с докембрия до современности), являются интереснейшим объектом изучения. Некоторыми исследователями эта группа водорослей выделялась в особый отдел *Prasinophyta* наряду с *Chlorophyta* и *Euglenophyta* (Tappan, 1980). Однако наличие у современных прازیнофитов фотосинтезирующих пигментов дает основание относить их к зеленым водорослям (*Chlorophyta*). Современные прازیнофиты имеют две стадии жизненного цикла: подвижную жгутиковую и неподвижную (фикома). Последняя является регулярной частью репродуктивного цикла (Parke, 1966; Martin, 1993; Hoek et al., 1995; Guy-Ohlson, 1996; Dutta et al., 2006).

Празинофиты *Tasmanites* Newton существовали, по-видимому, уже 2.7–2.8 млрд. лет назад и были широко распространены в нижнем рифее (Tappan, 1980; Hoek et al., 1995; Guy-Ohlson, 1996). Из нижнепротерозойских фосфоритов (2.04 млрд. лет) осадочной свиты Пилгуярви серии Печенга Кольского п-ова описаны *Pechengia melezhiki* Rozanov et Astafieva, предположительно также отнесенные к зеленым водорослям класса *Prasinophyceae* (Розанов, Астафьева, 2008). В настоящее время к прازیнофитам предлагается отнести многие таксоны, считавшиеся ранее акритархами – *Protoliosphaeridium*, *Protosphaeridia*, *Chuaria*, *Polyedryxium*, *Duvernaysphaera*, *Pterospermella* и др. (Guy-Ohlson, 1996).

Ископаемые прازیнофиты были, по-видимому, такими же космополитами, как и их современные аналоги. Современные прازیнофитовые водоросли в основном морские, хотя встречаются также в солоновато-водных и пресноводных водоемах.

Предполагается, что распространению этой группы водорослей благоприятствовали низкие температуры и пониженная соленость вод (Guy-Ohlson, 1996). Современные представители способны к вертикальной миграции на глубину до 2000 м, что дает им возможность занимать часть фотической зоны между мутными придонными и опресненными поверхностными потоками, уходить из-под влияния повышенной гидродинамической активности и резкой смены температур в прибрежно-морских обстановках. В тропических зонах Атлантического и Индийского океанов современные виды предпочтительно заселяют слой воды от 60 до 80 м (Яшнов, 1965).

Палеозойские прازیнофиты *Tasmanites* населяли преимущественно акватории морских бассейнов. В разрезах верхнего карбона и нижней перми Прикаспия установлена следующая закономерность: максимальное развитие трансгрессии сопровождается вспышкой биопродуктивности *Tasmanites* (Ефремова, 1990). В начале регрессивной фазы, с которой связано значительное сокращение привноса питательных веществ и увеличение солености прибрежных лагун, количество *Tasmanites* резко сокращается. В районе развития рифов тасманитесы встречены в небольшом количестве. Резкое увеличение их биопродуктивности установлено в районах проявления вулканической деятельности, в обстановках локального обогащения биогенными веществами пеплового материала (Ефремова, 1990).

На территории России тасманитесы отмечены в верхнем девоне и нижней перми Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции (ТПП), в среднем и верхнем карбоне – нижней перми Урала и Прикаспия, а также в верхней юре Западной Сибири (Тельнова, 2007). Все перечисленные отложе-

ния имеют промышленную нефтеносность. Глобальная приуроченность этих водорослей к нефтеносным комплексам может свидетельствовать об их причастности к процессу нефтеобразования. Изучение химизма стенки *Tasmanites* и ее ультраструктуры выявило наличие длинных алифатических насыщенных цепей (Dutta et al., 2006). Представители рода *Tasmanites* являются биологическими источниками трициклических терпеноидных биомаркеров.

Прогнозирование районов с развитием тасманитесовых водорослей в комплексе с традиционными методами может служить обоснованием при поисках нефтяных месторождений. Этим объясняется длительный повышенный интерес к обсуждаемым микрофоссилиям (Parke, 1966; Tappan, 1980; Guy-Ohlson, Boalch, 1992 и др.). Другой аспект исследований ископаемых прازیнофитов связан с изучением истории развития органического мира Земли (Розанов, Астафьева, 2008).

Систематика *Tasmanites* была предметом длительных дискуссий. На основании морфологического и ультраструктурного сходства с живыми прازیнофитовыми водорослями *Pachysphaera* (Tappan, 1980; Colbath, 1983; Boalch, Guy-Ohlson, 1992; Martin, 1993; Hoek et al., 1995; Dutta et al., 2006) *Tasmanites* отнесены к порядку *Pterospermatales*, семейству *Tasmanitaceae*.

В верхнедевонских отложениях Русской плиты они были первоначально описаны С.Н. Наумовой (1953) как пыльца хвойных растений “*Perisaccus*”. Позже (Тельнова, 1995) виды с “сетчатой” поверхностью переописаны как *Inderites reticulatus* (Naumova) Telnova и *Inderites devonicus* (Naumova) Telnova, с гладкой поверхностью – как *Tasmanites domanicus* (Naumova) Telnova.

Автор благодарен старшему научному сотруднику МГУ С.В. Полевой за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований. Работа выполнена при поддержке Программы Фундаментальных исследований РАН № 12-У-5-1043.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И МАТЕРИАЛ

Методика изучения и инструментарий детально описаны в предыдущих работах (Мейер-Меликян, Тельнова, 1990; Тельнова, Мейер-Меликян, 1993). Миоспоры исследовались на биологическом микроскопе “Биолам-И” в проходящем свете с увеличением $\times 400$, $\times 600$, $\times 1000$ (в качестве иммерсионной жидкости использовалось кедровое масло). Споры фотографировались на том же микроскопе с бинокулярной насадкой МФН-11 цифровым фотоаппаратом “Canon EOS 1000D”. Микроскульптура изучалась и фотографировалась в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Philips XL 30. Ультратонкие срезы оболочек

празинофитов (два–три экземпляра каждого вида) изучали на трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) JEOL-100. При описании использовалась терминология Н.Р. Мейер-Меликян (1987) и М.В. Ошурковой (2003).

Празинофиты были извлечены из керна скв. 1-Бальнеологическая, гл. 97.3–95.7 м, препарат № 795, Южный Тиман, Ухтинский район, доманиковский горизонт (Тельнова, 2007). В девонских отложениях ТПП прослеживается зависимость таксономического состава комплексов акритарх и фитопланктона от типа пород. Максимальное содержание тасманитесов характерно для отложений доманиковой свиты, сложенной карбонатно-кремнистыми породами: известняками кремнистыми, битуминозными с прослоями коричневатого-серых известковистых аргиллитов и голубоватого-серых глин. Эти породы содержат сходный органиномацерат: микрофитопланктон, акритархи, зеленовато-коричневое аморфное органическое вещество, фрагменты довольно крупных растительных фоссилий, единичные споры.

Мацерационные осадки пород доманиковой свиты, препараты и фотодокументация хранятся в лаборатории стратиграфии Института геологии Коми НЦ УрО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Представляемая работа является продолжением серии исследований, направленных на изучение морфологических и ультраструктурных признаков девонских растительных фоссилий с целью установления их таксономической значимости.

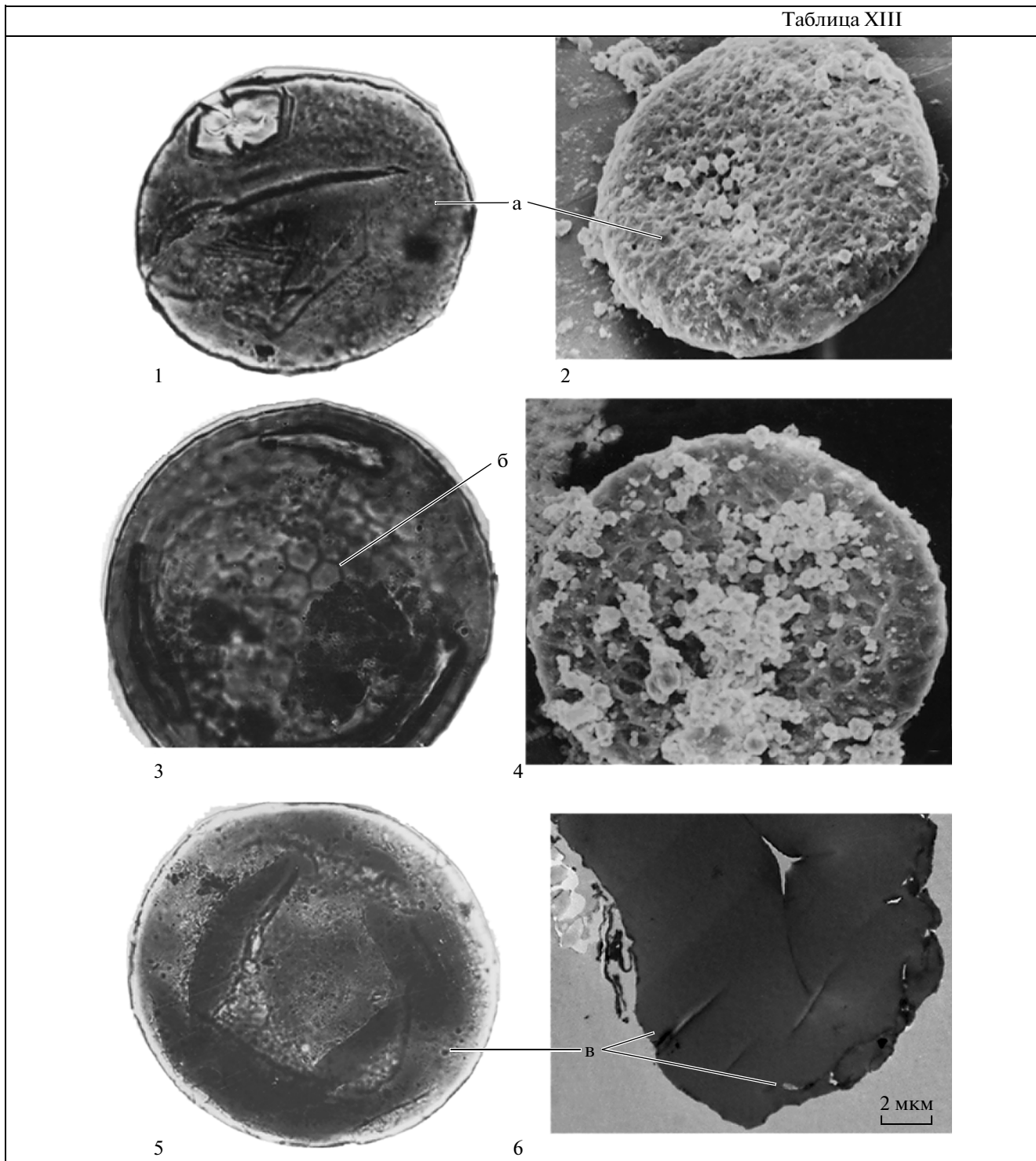
Девонские представители семейства *Tasmanitaceae* характеризуются следующими морфологическими признаками: дискообразная форма, отсутствие крупных скульптурных элементов (шипов, выростов и т.д.), наличие разнообразных пор, иногда различимое присутствие пилома, толстая оболочка, редко смятая в складки, поверхность гладкая или от крупно- до мелкосетчатой, цвет лимонно-желтый до красноватого.

Описания видов, ранее выполненные с учетом результатов исследований в световом и электронном сканирующем микроскопах (Тельнова, 1995), в настоящее время дополнены данными трансмиссионной электронной микроскопии.

***Inderites devonicus* (Naumova) Telnova** (табл. XIII, фиг. 1, 2; табл. XIV, фиг. 1; рис. 1)

Оболочка толстая, дисковидная, двояковыпуклая, с утолщением по экватору. Поверхность оболочки имеет мелкую сотовидную скульптуру, создаваемую толстыми гребневидными образованиями, внутри которых прослеживаются небольшие ямчатые углубления (табл. XIII, фиг. 1, 2, а). Диаметр оболочки 60–65 мкм. Величина ямчатых образований 0.1–0.2 мкм. Толщина экваториального

Таблица XIII



Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 2. *Inderites devonicus* (Naumova) Telnova: 1 – общий вид в световом микроскопе, $\times 400$; 2 – общий вид в сканирующем электронном микроскопе, $\times 400$; а – ямчатые углубления.

Фиг. 3, 4. *Inderites reticulatus* (Naumova) Telnova: 3 – общий вид в световом микроскопе, $\times 400$; 4 – общий вид в сканирующем электронном микроскопе, $\times 400$; б – сотовидные элементы скульптуры.

Фиг. 5, 6. *Tasmanites domanicus* (Naumova) Telnova: 5 – общий вид в световом микроскопе, $\times 400$; 6 – ультратонкий срез, ТЭМ; в – поры и поровые каналы.

Препарат № 795; Южный Тиман, Ухтинский район, скв. 1-Бальнеологическая, гл. 97.3–95.7 м; верхний девон, франский ярус, доманиковский горизонт.

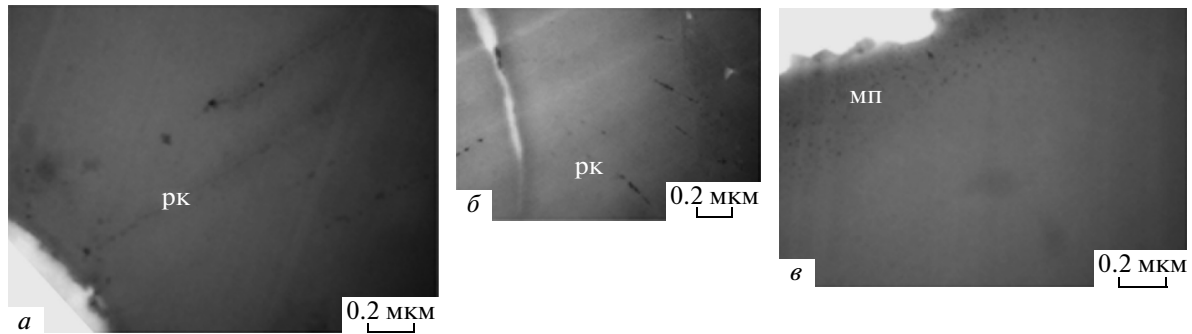


Рис. 1. Ультратонкие срезы (ТЭМ): *a* – *Inderites devonicus* (Naumova) Telnova, *б* – *Inderites reticulatus* (Naumova) Telnova; *в* – *Tasmanites domanicus* (Naumova) Telnova. Обозначения: рк – радиальные каналы, пронизывающие покровную часть оболочки; мп – микроперфорация поверхности оболочки.

утолщения 3–3.5 мкм. На ультратонких срезах наблюдается двухслойное строение оболочки. Верхний слой электронно-разреженный, гомогенный, тонкий (до 1 мкм), образует на поверхности оболочки относительно крупные гребнеобразные скульптурные элементы (табл. XIV, фиг. 1, а). Нижний слой (табл. XIV, фиг. 1, б) мелкопористый, толстый (до 2 мкм). При большом увеличении ($\times 100000$) видны тонкие радиальные каналы (рк), пронизывающие покровную часть оболочки (рис. 1, а).

***Inderites reticulatus* (Naumova) Telnova** (табл. XIII, фиг. 3–4; табл. XIV, фиг. 2; рис. 1)

Оболочка толстая, дисковидная, двояковыпуклая, с экваториальным утолщением. Поверхность оболочки имеет шестиугольную сотовидную скульптуру в виде крупной сетки (табл. XIII, фиг. 3, 4, б). Посередине сотовидного элемента просматривается небольшое углубление, возможно, являющееся редуцированным каналом (пора). У некоторых форм наблюдается отслоение экваториального утолщения. Диаметр оболочки – 87–95 мкм. Высота сотовидного утолщения 0.4–0.5 мкм. На ультратонких срезах наблюдается двухслойное строение оболочки. Верхний слой электронно-разреженный, гомогенный, тонкий (1–2 мкм), образует очень крупные гребнеобразные скульптурные элементы на поверхности оболочки (табл. XIV, фиг. 2, а). Нижний слой (табл. XIV, фиг. 2, б) мелкопористый, толстый (2–6 мкм). Покровная часть оболочки перфорирована тончайшими радиальными каналами (рк), наблюдаемыми на поверхности в виде микропор (рис. 1, б).

***Tasmanites domanicus* (Naumova) Telnova** (табл. XIII, фиг. 5, 6; рис. 1)

Оболочка сравнительно тонкая, иногда смятая в складки, перфорированная многочисленными порами, распределенными по всей поверхности равномерно без какой-либо закономерности (табл. XIII, фиг. 5, в). Расстояние между порами 3–5 мкм. Диаметр оболочки 80–110 мкм. На ультратонких срезах оболочки однослойные, электрон-

но-плотные, гомогенные, с радиальными каналами (табл. XIII, фиг. 6, в). Толщина слоя 6–8 мкм. На поверхности оболочки просматриваются очень мелкие скульптурные элементы – бугорки (рис. 1, в). На некоторых участках при большом увеличении ($\times 100000$) наблюдается перфорация (мп) поверхности оболочки.

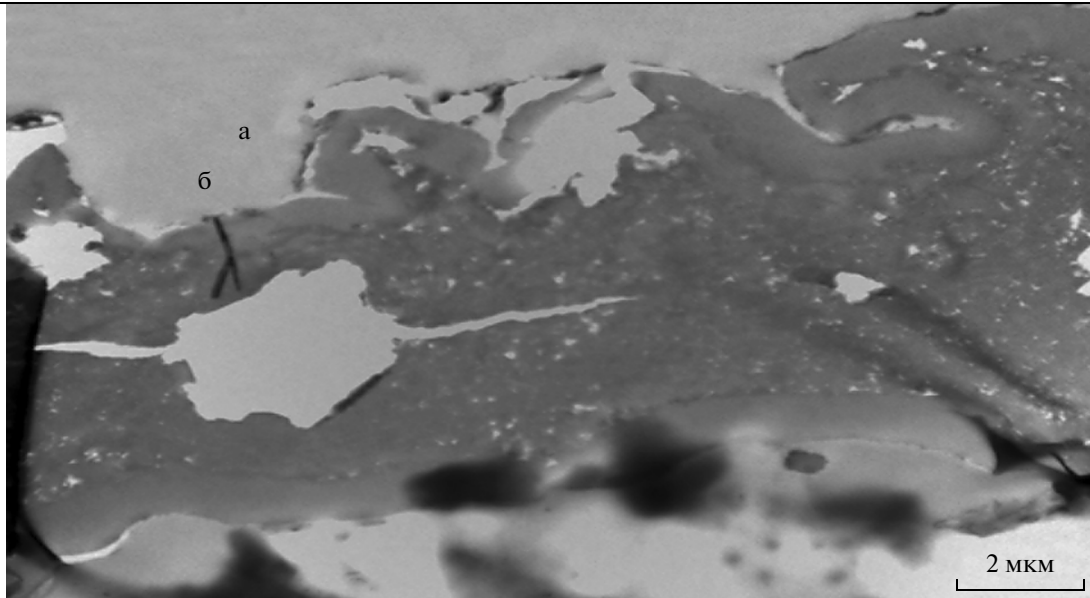
ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты изучения ультраструктуры девонских празинофитов подтвердили неоднородность группы микрофоссилий, ранее называемых “*Perisaccus*” (Наумова, 1953), а затем описанных в составе двух родов: *Inderites* и *Tasmanites* (Тельнова, 1995). Представители этих родов имеют отличия как в морфологии, так и в ультраструктуре оболочки. Нами были рассмотрены следующие признаки оболочек: число слоев, толщина слоев, электронная плотность, наличие перфораций. Исследованные морфологические признаки изученных групп таксонов отражены в особенностях структуры оболочек.

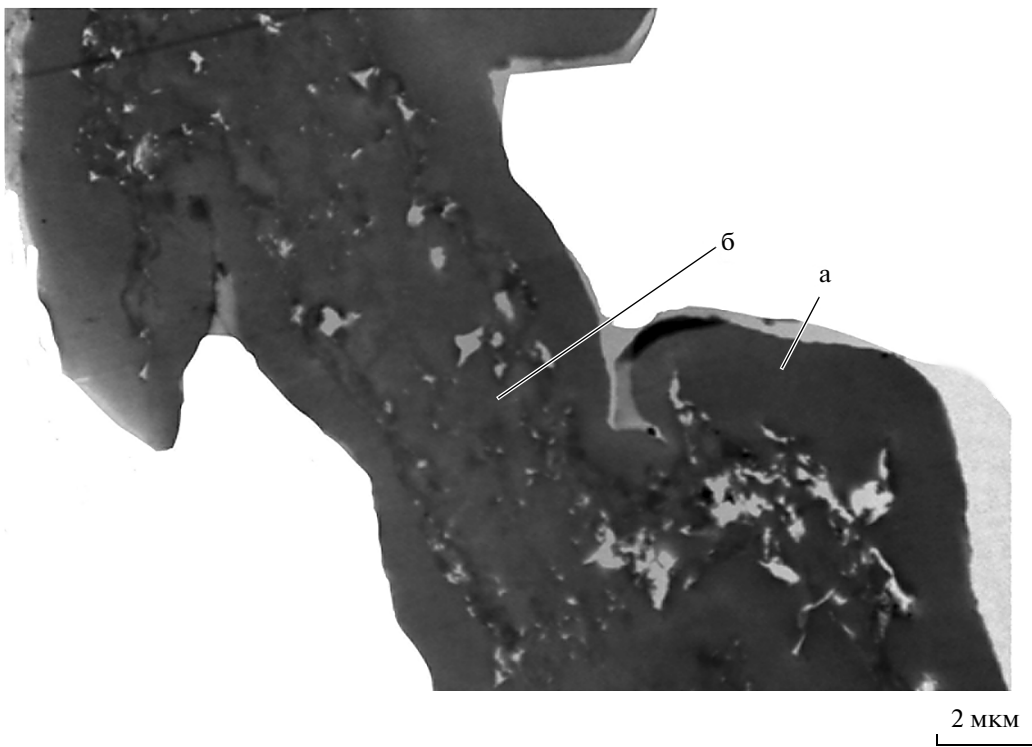
Известно ультратонкое строение некоторых палеозойских *Tasmanites* из пермских отложений Тасмании, силурийских и девонских Германии, США, Бразилии и кембрийских Эстонии (Kjellström, 1968; Jux, 1968, 1975, 1977; Talyzina, Moczydlowska, 2000; Moczydlowska, Willman, 2009). Изученные *Tasmanites* имеют однослойные гомогенные оболочки. Описаны радиально расположенные поры, проникающие через однородные стенки этих микрофоссилий, которые прежде наблюдались только в световом микроскопе. На срезах *T. punctatus* обнаружены микропоры, сходные с порами, но гораздо меньшего диаметра и различные только в ТЭМ (Kjellström, 1968). Ранее подобные образования в приповерхностных частях стенок рассматривали как артефакты или эффект биодеградации (Jux, 1977).

В наших исследованиях аналогичные образования описаны у представителей рода *Inderites*. По-

Таблица XIV



1



2

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1. *Inderites devonicus* (Naumova) Telnova, ультратонкий срез, ТЭМ, слои оболочки: а – внешний, б – внутренний.
 Фиг. 2. *Inderites reticulatus* (Naumova) Telnova, ультратонкий срез, ТЭМ.

Препарат № 795; Южный Тиман, Ухтинский район, скв. 1-Бальнеологическая, гл. 97.3–95.7 м; верхний девон, франский ярус, доманиковский горизонт.

кровная часть оболочки *I. reticulatus* перфорирована тончайшими радиальными каналами (рк), наблюдаемыми на поверхности в виде микропор (рис. 1, б). Подобные радиальные каналы обнаружены и у *I. devonicus* (рис. 1, а). Присутствие микропор в оболочках трех видов (*Tasmanites punctatus*, *Inderites reticulatus* и *I. devonicus*), вероятно, свидетельствует о постоянстве данного признака у прازیнофитных водорослей.

У ископаемых прازیнофит виды различаются толщиной оболочки и характером распределения пор. Так, раннекембрийский вид *Tasmanites tenellus* Volkova имеет тонкую стенку и, в сравнении с другими видами, нерегулярные небольшие поры (Talyzina, Moczydlowska, 2000; Moczydlowska, Willman, 2009). Ультратонкое строение оболочек девонских (*T. domanicus*) и кембрийских представителей рода *Tasmanites* имеет значительное сходство.

Ультраструктура *Inderites* существенным образом отличается от *Tasmanites*. Представители рода *Inderites* имеют двухслойные (верхний слой гомогенный, нижний — мелкопористый) оболочки, тонкие радиальные микроканалы, пронизывающие покровную часть. Эти каналы аналогичны микропорам, описанным в стенке *Tasmanites punctatus* (Kjellström, 1968). У *T. domanicus* даже при очень большом увеличении ($\times 100000$) подобные микроканалы не видны. Однако на некоторых участках наблюдается перфорация поверхности оболочки (рис. 1, в). Возможно, наличие микроканалов в покровной части оболочек зависит от ориентации микрофоссилий при ультрамикротомировании.

Таким образом, состав и структура стенок прازیнофит свидетельствуют о неоднородности группы зеленых водорослей. Установлено ультратонкое строение оболочек девонских *Inderites* (двухслойные) и *Tasmanites* (однослойные). Ультратонкое строение девонских и кембрийских *Tasmanites* имеет значительное сходство. Можно предположить, что эти разновозрастные прازیнофитные водоросли обитали в сходных экологических условиях, что не способствовало их быстрой эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ефремова Г.Д. Верхнепалеозойские прازیнофиты востока и юго-востока Русской плиты // Стратиграфия и палеонтология Прикаспийской впадины. М.: ВНИГНИ, 1990. С. 93–102.
- Мейер-Меликян Н.Р. Морфология спор и пыльцы // Методические аспекты палинологии. М.: Недра, 1987. С. 17–40.
- Мейер-Меликян Н.Р., Тельнова О.П. Методика электронно-микроскопических исследований ископаемых пыльцевых зерен и спор. Сыктывкар: Коми НЦ УрО АН СССР, 1990. 24 с. (Серия препринтов сообщений “Новые научные методики”. Вып. 36).
- 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. № 60. 199 с.
- Ошуркова М.В. Морфология, классификация и описание форма-родов миоспор позднего палеозоя. СПб.: ВСЕГЕИ, 2003. 377 с.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М. Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2008. № 4. С. 90–93.
- Тельнова О.П. Морской фитопланктон из девонских отложений Тимано-Печорской провинции // Эко-стратиграфия и ископаемые сообщества палеозоя и мезозоя Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1995. С. 21–40 (Тр. Ин-та геол. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 86).
- Тельнова О.П. Миоспоры из средне-верхнедевонских отложений Тимано-Печорской провинции. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 136 с.
- Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р. Споры пограничных отложений девона и карбона Тимано-Печорской провинции. Л.: Наука, 1993. 77 с.
- Яинов В.А. Водные массы и планктон. *Calanus glacialis* и *Calanus pacificus* как индикаторы определенных водных масс морей Тихого океана // Зоол. журн. 1965. Т. 42. С. 1005–1021.
- Boalch G.T., Guy-Ohlson D. *Tasmanites* Newton — the correct name for *Pachysphaera* Ostenfeld // Taxon. 1992. V. 41. P. 529–531.
- Colbath G.K. Fossil prasinophycean phycomata (Chlorophyta) from the Silurian Bainbridge Formation, Missouri, U.S.A. // Phycologia. 1983. V. 22. P. 249–265.
- Dutta S., Mann U., Greenwood P.F. et al. Molecular composition of Silurian/Devonian prasinophytes // Abstr. II Int. Paleontol. Congr. June 17–21, 2006. Beijing: Univ. Sci. Techn. China Press, 2006. P. 487–488.
- Guy-Ohlson D. Prasinophycean algae // Palynology: principles and applications / Eds. J. Jansonius, D.C. McGregor. Amer. Assoc. Stratigr. Palynol. Foundation. 1996. V. 1. P. 181–189.
- Guy-Ohlson D., Boalch G.T. Comparative morphology of the genus *Tasmanites* (Pterospermales, Chlorophyta) // Phycologia. 1992. V. 31. P. 523–528.
- Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. Algae. An introduction to phycology. Cambridge: Univ. Press, 1995. 623 p.
- Jux U. Über den Feinbau der Wandung bei *Tasmanites* Newton // Palaeontogr. Abt. B. 1968. Bd 124. S. 112–124.
- Jux U. Phytoplankton aus dem mittleren Oberdevon (Nehden-Stufe) des südwestlichen Bergischen Landes (Rheinisches Schiefergebirge) // Palaeontogr. Abt. B. 1975. Bd 149. S. 113–138.
- Jux U. Über die Wandstrukturen sphaeromorpher Acritarchen: *Tasmanites* Newton, *Tarapajonites* Sommer & Van Boekel, *Chuarina* Walcott // Palaeontogr. Abt. B. 1977. Bd 160. S. 1–16.
- Kjellström G. Remarks on the chemistry and ultrastructure of the cell wall of some Palaeozoic leiospheres // Geol. Fören. Stockholm Förhandl. 1968. V. 90. P. 221–228.
- Martin F. Acritarchs: a review // Biol. Rev. Camb. Phil. Soc. 1993. V. 68. № 4. P. 475–538.

Moczydlowska M., Willman S. Ultrastructure of cell walls in ancient microfossils as a proxy to their biological affinities // *Precambrian Res.* 2009. V. 173. P. 27–38.

Parke M. The genus *Pachysphaera* (Prasinophyceae) // *Some contemporary studies in marine science* / Ed. Barnes H. L.: George Allen and Unwin, Ltd., 1966. P. 555–563.

Talyzina N.M., Moczydlowska M. Morphological and ultrastructural studies of some acritarchs from the Lower Cambrian Lükati Formation, Estonia // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2000. V. 112. P. 1–21.

Tappan H. *The Paleobiology of Plant Protist.* San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1980. 1028 p.

Morphology and Ultrastructure of Devonian Prasinophycean Algae (Chlorophyta)

O. P. Telnova

The ultrastructure of three Devonian prasinophycean species (green algae): *Inderites reticulatus* (Naumova) Telnova, *I. devonicus* (Naumova) Telnova, and *Tasmanites domanicus* (Naumova) Telnova is described. Members of the genus *Inderites* are shown to have double-layer walls (outer homogeneous layer, and inner finely porous layer). The genus *Tasmanites* is characterized by single-layer (homogeneous) walls. All of the described Paleozoic *Tasmanites* have a similar ultrastructure. Species differ in shell thickness and distributional pattern of pores.

Keywords: Devonian prasinophyceans (green algal), morphology, ultrastructure.