

## Особенности эволюции основных типов стриатности миоспор в юрское и нижнемеловое время (Дагестан)

О.В. Пирбудагова  
ИГ ДНЦ РАН

Среди огромного разнообразия дисперсных миоспор, выделяемых из разновозрастных отложений мезозоя, обращает на себя внимание обширная группа стриатных миоспор.

Наиболее полное и обобщенное определение понятия стриатности миоспор принадлежит Г. Кремпу (1967). Стриатными он называл миоспоры с полосатой, желобчатой, гребенчатой, струйчатой, канальчатой, рубчатой, ребристой, морщинисто-полосатой, полосчато-морщинистой, штриховато-морщинистой скульптурой экзины. Рельефообразующие скульптурные элементы экзины у подобных миоспор представлены валиками, ребрами, гребнями, тяжами, желобками, струйками и ориентированы на поверхности миоспоры чаще всего однонаправлено. К стриатным могут быть отнесены, кроме того, складчатые и многоскладчатые миоспоры, у которых меридианальные бороздки и желобки образованы за счет снятия в определенном направлении всей экзины. К этой же группе миоспор относятся также внутрисполосчатые и внутриморщинистые зерна, у которых плосчатость образована не поверхностными скульптурными образованиями, а внутренними структурными элементами экзины.

Таким образом, Г. Кремп отметил рельефообразующие элементы стриатных конструкций экзины и почти не коснулся особенностей расположения стриатных скульптур на поверхности экзины. Работа С.В. Мейена (1987), также обобщает сведения о морфологической эволюции миоспор фанерозоя. В ней подробно описывается геохронологическая последовательность появления различных морфотипов миоспор, их апертур и рельефов экзины. Особенности морфогенеза стриатных скульптур рассмотрены вкратце лишь для нескольких родов (*Vittatina*, *Weylandites*, *Gnetaceaeepollenitis*, *Ephedripites*, *Classopollis*).

Первые стриатные миоспоры появились на рубеже силура и девона, одновременно с началом формирования наземной флоры высших растений. Стриатность миоспор является защитным адаптационным устройством и выполняет функцию гармомегата, регулирующего объем миоспор в условиях контрастных температур и степеней увлажненности, что позволяет сохранять репродуктивные клетки в крайне тяжелых, иногда близких к экстремальным условиям.

За весь период существования феномена стриатности эволюционировали два способа расположения скульптурных элементов – хаотическое и упорядоченное (радиальное, продольно-параллельное, треугольно-параллельное, концентрически-круговое, параллельно-струйчатое) (Подгайная, 2000).

Рекуррентность некоторых типов морфологического строения спородермы также связывается с повторяемостью сходных физико-географических обстановок. Материалом настоящего исследования послужила коллекция спор и пыльцы юры и нижнего мела, собранная на протяжении многих лет Пресняковой З.И., Каминской К.В., Пирбудаговой О.В. из зернового материала скважин и образцов естественных обнажений Складчатого Дагестана, а также многочисленные литературные данные феномена стриатности по Северному Кавказу, Нижнему Поволжью, Мангышлаку, Туркмении и др. Предлагаемую в статье классификацию типов стриатности (табл. № 1) следует считать рабочим вариантом, который в дальнейшем при получении новых данных может быть несколько изменен и дополнен. В Дагестане большинство морфотипов триаса унаследованы из палеозоя. В юре повторяются семь типов стриатности: радиальный, треугольно-параллельный, продольно-параллельный, концентрически-круговой, дистально-проксимальный, экваториально-концентрический, диагональный и образовался один новый мозговидный.

В ранней юре приобретает типичность и стратиграфическую значимость *Tripartina variabilis* Mal с радиальной стриатностью, а также из триаса в юру переходит следующий вид с радиальным типом стриатности – *Leiotriletes gradates* (Mal) Bolch. Юрский вид *Duplexisporites anagrammensis* K.-M с треугольно-параллельным расположением извилистых валиков на проксимальной стороне повторяет строение карбонового *Callisporites nux* Butt et Will или триасового *Onychium amplexiformis* K.-M., который продолжает встречаться и в нижнеюрских отложениях. Аналогичный тип строения наблюдается также у *Pteris multinoides* Bolch. При этом на дистальной стороне валики могут располагаться параллельно какой-либо стороне округло-треугольной споры. Таким образом, в строении одного вида спор объединяются два типа стриатности. Продольно-параллельная стриатность отмечается у билатеральных спор *Azonomonoletes* sp. у которых плоские широкие полоски иногда дихотомически разветвляются. Концентрически-круговые валики встречаются у двух видов *Cingulatisporites foveolatus* Coup. и *Stereisporites trizonatus* Schulz.

Дистально-проксимальная взаимноперпендикулярная ребристость просматривается у *Cicatricosisporites breviaesuratus* Couper. Стриатные миоспоры у большинства юрских голосеменных не обнаружены. Тонкая экваториально-концентрическая стриатность наблюдается только у *Classopollis classoides* Pflug, приобретающая типичность с поздней юры. Диагональное расположение валиков отмечается на дистальной стороне *Samptotriletes anagrammensis* K.-M и др. Новый тип стриатности (мозговидный) отмечается у *Rugulatisporites clivosus* (Bolch) Sem, у которой межлучевые сектора проксимальной поверхности покрыты извилистыми неширокими валиками.

В меловых палинофлорах встречается десять типов стриатности: радиальный, интрадиальный, струйчатый, треугольно-параллельный, продольно-параллельный, концентрически-круговой, веретеновидный, дистально-проксимальный, экваториально-концентрический, мозговидный.

Радиальный тип стриатности наблюдался в *Tripartina variabilis* Mal, такой же тип расположения морщинок на проксимальной стороне отмечается у *Selaginella* sp, *Rouseisporites triangularis* Pocock. Заметную роль начинает играть рекуррентный морфотип *Stenozonotriletes radiatus* Chlon, с интрадиальным расположением штрихов. Пыльца многих видов покрытосеменных снабжена стриатными защитными устройствами. Чаще всего это очень тонкая радиальная струйчатость впервые появившаяся у спорных в девоне и затем на протяжении многих веков не проявлявшаяся. Она наблюдается у *Tricolporites striatellus* Mtsch, *Cranwellia striata* (Coup.), *Acer tenez* Samoil и др. Многочисленны споры с треугольно-параллельной ребристостью. Она отмечается у видов несколько форма-родов: *Pelletieria striata* Bolch., *Ruffordia goepperti* Seward, *Anemia Swartz*.

Разнообразна пыльца с продольно-параллельной ребристостью: *Ephedripited* sp. и др. Концентрически-круговые валки наблюдаются у *Taurocusporites reduncus* (Bolch) Stover. Веретеновидный тип стриатности фиксируется у *Gnetaceaepollenites laevigataetaetormis* (Bolch) Verb. Дистально-проксимальная ребристость просматривается у *Cicatricosisporites australiensis* (Cook) Pot. Пыльца покрытосеменных, появившаяся в раннем мелу, зачастую встречается в совокупности с большим количеством пыльцы *Classopollis classoides* Pflug, сохраняющей экваториально-концентрическую ребристость.

Вероятно, с момента своего возникновения прекрасно приспособлены к засушливым местообитаниям продуценты ильмоподобной пыльцы *Ulmoideipites krempii* Anderson. Поверхность пыльцевых зерен этого вида покрыта короткими, мозговидно-извилистыми неширокими валками.

Изучение развития стриатности миоспор мезозоя позволило выявить особенности их морфологической эволюции.

Наиболее заметные эволюционные преобразования стриатности миоспор связаны с изменением способа расположения стриатности скульптурных элементов, их ориентации относительно осей симметрии и экваториального контура.

Таблица 1.

Классификация типов расположения стриатных элементов миоспор юры и нижнего мела Дагестана.

№/№	Тип стриатности		Основные морфотипы стриатных миоспор	
			юра	мел
1.	Радиальный		<i>Tripartina variabilis</i> Mal. <i>Leiotriletes gradates</i> (Mal) Bolch.	<i>Tripartina variabilis</i> Mal. <i>Selaginella</i> sp, <i>Rouseisporites triangularis</i> Pocock.
2.	Треугольно-параллельный		<i>Duplexisporites anagrammensis</i> K.-M <i>Onychium amplexiformis</i> K.-M <i>Pteris multinoides</i> Bolch.	<i>Pelletieria striata</i> Bolch., <i>Ruffordia goepperti</i> Seward, <i>Anemia Swartz</i> .
3.	Продольно-параллельный		<i>Azonomonoletes</i> sp.	<i>Ephedripited</i> sp. <i>Vittatina striata</i> Lub.
4.	Концентрически-круговой		<i>Cingulatisporites foveolatus</i> Coup. <i>Stereisporites trizonatus</i> Schulz.	<i>Taurocusporites reduncus</i> (Bolch) Stover.
5.	Дистально-проксимальный		<i>Cicatricosisporites brevilaesuratus</i> Couper	<i>Cicatricosisporites australiensis</i> (Cook) Pot.
6.	Экваториально-концентрический		<i>Classopollis classoides</i> Pflug	<i>Classopollis classoides</i> Pflug
7.	Диагональный		<i>Camptotriletes anagrammensis</i> K.-M и др.	
8.	Мозговидный		<i>Rugulatisporites clivus</i> (Bolch) Sem	<i>Ulmoideipites krempii</i> Anderson.

9.	Интра-радиальный			<i>Stenozonotriletes radiatus</i> Chlon.
10.	Струйчатый			<i>Tricolporites striatellus</i> Mtsch <i>Cranwellia striata</i> (Coup.), <i>Acer tenez</i> Samoil и др.
11.	Веретеновидный			<i>Gnetaceaepollenites laevigataetaetormis</i> (Bolch) Verb.

Если первые стриатные мiosпоры обладали наиболее простым-радиальным и радиально-лучистыми типами расположения стриатных конструкций, то в ходе геологического времени, наряду с сохранением простых конструкций, проявилась тенденция к усложнению скульптурных элементов, к слиянию в полосы различных выростов экзины и появились мiosпоры с интра-радиальным, хаотическим, треугольно-параллельным, струйчатым, клубкообразным, концентрически-круговым, экваториально-концентрическим, диагональным, дистально-проксимальным, стриатно-сетчатым, мозговидным и др. типами стриатности. Иногда в строении споры сочетаются два типа стриатности.

К наиболее плодотворным эпохам по формированию типов стриатности следует отнести девон и пермь. В остальные геологические периоды использовались уже известные способы расположения скульптурных элементов и темпы образования новых типов стриатности конструкций были замедлены: в триасе появилось всего два новых типа стриатности: радиально-параллельная, диагональная и соответственно: один в юре – мозговидный и три в мелу – интра-радиальный, струйчатый, веретеновидный. Тем не менее, каждый из геологических периодов является вполне определенным этапом в развитии феномена стриатности, со своими особенностями распространения разных типов стриатности.

В процессе эволюции наблюдается рекуррентность типов стриатности. Так, *Stereisporites radiatus* Schultg из триасовых отложений по своему морфологическому строению и радиально-лучистому расположению валиков на проксимальной стороне споры, близок девонскому *Emphanisporites robustus* M. Greg; *Onuchium amplexiformis* K.-M. из отложений позднего триаса, а также юрские виды *Duplexisporites anagrammensis* K.-M., *Pteris multinoides* Bolch. своим треугольно-параллельным расположением извиленных тяжей, повторяющих экваториальное очертание споры, близки карбоновому *Callisporites nux* Butt. Et Will., меловой вид *Stenozonotriletes radiatus* Chlon. со звездчатым интра-радиальным расположением штрихов, своим строением напоминает девонский вид *Emphanisporites Schultzei* Mc Greg.

Установлен переход некоторых уже известных типов стриатности к мiosпорам растений новых систематических групп. В ряду таких перемещений особенно впечатляет переход струйчатого типа стриатности от девонских споровых растений к мезозойско-кайнозойским покрытосеменным. При этом струйчатый тип стриатности более 200 млн. лет (4 геологических периода) находился в латентном состоянии. Тем самым подтверждается мысль Дарвина и других эволюционистов о том, что имеет место явление неограниченно долгого сохранения в ходе эволюции наследственных задатков в скрытом состоянии. По-видимому, природа тиражирует свои наиболее удачные находки, в сходных условиях обращаясь к уже испытанным средствам реагирования и защиты репродуктивных клеток растений.

Проанализировав историю преобразования типов стриатности и выявив рекуррентность целого ряда форм и типов стриатности, можно предположить, что в данном случае эволюция, идет путем итеративного (повторного) формообразования. Наблюдается персистирование некоторых типов стриатности (треугольно-параллельного, продольно-параллельного, струйчатого и др.). Персистировать не только отдельные морфотипы мiosпор, но и, в большей мере, некоторые конструктивные признаки рельефа экзины (полосы, ребра, валики, струйки. Это подтверждает учение Т. Гексли о персистентных (устойчивых) типах растений не обнаруживающих за длительный, даже в геологических масштабах, срок своего существования значительных признаков прогрессивного изменения.

В составе палинокомплексов в периоды трансгрессий увеличивается количество спор, размеры пыльцы, отмечается ослабление функции гармомегата у птеридоспермов со стриатной пыльцой, а также заметное утончение спородермы. В периоды регрессий, видимо, происходило усиление аридизации климата, что вызвало возрастание роли птеридоспермов со стриатной пыльцой, уменьшение размеров пыльцы, усиление функции гармомегата и утолщение спородермы.

Изучение условий произрастания продуцентов стриатных мiosпор показало, что многие из них, как, вероятно, и их далекие исторические предки, являются типичными ксерофитами или полуксерофитами. У некоторых из них стриатность связана с этномофилией, поскольку они опыляются насекомыми, хотя в ряде случаев не исключено и ветроопыление.

Продуценты стриатных мiosпор являлись раннесукцессионными организмами – основателями новых растительных сообществ. У воды, вероятно, размещались самые динамичные, легко изменяющие-

ся сообщества растений. Виды растений со стриатными миоспорами, очевидно, исторически выполняли тяжелейшую миссию первопроходцев, заполняя освободившиеся от вымирания предшественников экологические ниши (Подгайная, 2000).

Растения со стриатными миоспорами, вероятно, были высокопластичными видами со значительной биопродуктивностью и миграционной способностью. Они продуцировали огромное количество миоспор с чрезвычайно устойчивой спородермой, которая обеспечивала хорошую сохранность репродуктивных клеток при жизни в кризисных ситуациях.

Именно поэтому стриатные миоспоры довольно часто находятся в породах среднего-позднего фанерозоя, и могут использоваться в роли индикаторов состояний окружающей среды.

Строгая геохронологическая последовательность появления и, исчезновения миоспор с разными типами стриатности, приуроченность их к определенным стратиграфическим интервалам позволяют выявить диапазон вариаций тех или иных скульптурных конструкций экзины, степень их эволюционной пластичности и использовать эти наблюдения в качестве дополнительного инструмента в палинотриграфии. Глобальное распространение таксонов со стриатными миоспорами, знание стратиграфического диапазона того или иного типа стриатности позволяют осуществлять по этим признакам весьма удаленные и крупномасштабные корреляции.

#### Литература

1. Крамп Г.О.У. Палинологическая энциклопедия. М.: Мир, 1967, 411с.
2. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987, 403с.
3. Пирбудагова О.В. Раннемеловые спорово-пыльцевые комплексы Складчатого Дагестана//Геология и геохимия минерального сырья Дагестана. – Махачкала: Тр. ИГ Дагфиллиала АН, вып. 38, 1989, с. 97–100.
4. Пирбудагова О.В. Палинологические комплексы средней юры Дагестана//Геология, минерально-сырьевые и топливно-энергетические ресурсы Дагестана. – Махачкала: Тр. ДНЦ РАН, вып. 46, 1997, с. 60–64.
5. Подгайная Н.Н. Стриатные миоспоры фанерозоя как индикаторы биотических рубежей и этапности развития палеофлоры//Стратиграфия. Геол. Корреляция, 2000, Т. 8. № 3, с. 14–24.

### Сравнение состава и распространения сеноман-туронских планктонных фораминифер Северо-Восточного Кавказа и Крыма

Н.А. Исаева  
ИГ ДНЦ РАН

Среди ярусов верхнего мела сеноманский занимает третье место по своей абсолютной продолжительности – около 7 млн. лет. К началу сеноманского века геодинамические условия Земли благоприятствовали затоплению все более новых пространств континентов и расширению трансгрессии моря. В результате этого создавались благоприятные условия для сообщения между собой морских бассейнов, существовавших в альбское время. Все это должно было способствовать благоприятным условиям осадконакоплению.

Однако укоренившееся представление о том, что отсутствие явных признаков перерыва осадконакопления свидетельствует о полноте разрезов в течение последних лет пошатнулось. Более того, выяснилось, что непрерывных разрезов вообще не существует. Определение масштаба или продолжительности внутрiformационных перерывов стало возможным главным образом благодаря разработке детальных зональных схем, как в стратотипическом районе, так и в других регионах мира. (Атабекий А.А., 1994)

А. д`Орбиньи – впервые описавший яруса мезозоя (сеноман-турон) в своей классической работе подробно изложил принципиальные вопросы по выявлению критериев для проведения границ между ярусами, разделив их на биологические и физические. Из биологических критериев неперемное условие существенное обновление аммонитовой фауны, а из физических – наличие таких признаков, которые свидетельствуют о "катаклизме" земной коры и наступлении новой фазы. Этими признаками он считал наличие неровной поверхности в кровле предыдущего яруса, ожелезнение этих неровностей и скопление на них глауконитовых зерен, несогласное залегание более молодого яруса на все более древних вплоть до явных угловых несогласий между ними, присутствие переотложженной фауны в основании ярусов и мн.др.

Касаясь верхней границы сеномана А. д`Орбиньи подчеркнул, что в некоторых разрезах сеноманская аммонитовая фауна переотложена в основании туронского яруса. Этот факт подтверждается новейшими данными по событийной стратиграфии. Событие этого уровня – один из феноменов истории Земли по масштабу проявления. Это глобальное явление стагнации, создавшее бескислородные условия для отложения черных глин, а на периферии Англо-Парижского бассейна – самый значительный перерыв осадконакопления. Этот перерыв зафиксирован также в Крыму, на Мангышлаке и в Таджикской депрессии.

Верхнемеловые бассейны Крыма и Кавказа принадлежат к единой широтно-климатической зоне и являлись морьями северной окраины Тетиса, имевшими связь между собой. Осадконакопление в них было карбонатным, в различной степени глинистым.

Развитие бассейнов происходило на фоне постоянных вертикальных движений, определявших изменение глубин, их географию и соответственно особенности развития, обитавших в них фораминифер.