

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт наук о Земле  
Кафедра осадочной геологии  
Образовательная программа «Геология»

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

На тему «Девонские древесины Северного Тимана и полуострова Канин»

Автор работы: студентка 4-го курса  
Сивкова Анна Павловна

Научный руководитель:  
канд. г.-м. н., доцент каф. осадочной геологии  
Снигиревский Сергей Михайлович

Дата защиты:

Оценка:

Санкт-Петербург  
2019 г

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ИСТОРИЯ ВОПРОСА .....	5
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	9
ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕВЕРНОГО ТИМАНА И ПОЛУОСТРОВА КАНИН .....	13
ОПИСАНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ.....	25
ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА.....	32
ОБСУЖДЕНИЕ.....	60
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	62
БЛАГОДАРНОСТИ.....	63
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	64

## ВВЕДЕНИЕ

Местонахождения растительных остатков Северного Тимана и полуострова Канин (Республика Коми и Ненецкий автономный округ, Россия) до сих пор остаются слабоизученными, вследствие своей труднодоступности. В настоящее время доцентом СПбГУ С.М. Снигиревским и научным сотрудником Института геологии Коми НЦ УрО РАН П.А. Безносковым проводятся палеонтологические исследования данного региона с целью изучения закономерностей формирования первых наземных лесных биоценозов и предпосылок выхода позвоночных на сушу. Автор присоединилась к работам по этим исследованиям, основной упор был сделан на анатомическое изучение растительных остатков. Изучение древесин ископаемых растений позволит установить таксономический состав и дать представление о характере жизнедеятельности лесообразующих растений позднего девона. Став главными продуцентами, в последующие геологические периоды, эти растения создали необыкновенно высокий прирост биомассы, что послужило причиной изменения состава атмосферы, способствовало возникновению почвообразовательных процессов, преобразованию ландшафтов и, как следствие, заложило основу для заселения суши позвоночными.

**Объектом исследования** являются ископаемые остатки древесин позднедевонского возраста. **Предмет исследования** – особенности видового состава, распространения и экологического значения девонских древесных растений.

В связи с этим, **актуальность работы** заключается в большой значимости палеоботанических исследований девонских отложений Северного Тимана и полуострова Канин для познания истории земной растительности эпохи среднего палеозоя.

**Целью работы** является изучение ископаемых древесин из верхнедевонских отложений Северного Тимана и полуострова Канин. Были поставлены следующие **задачи**:

- 1) Изучение стратифицированных отложений верхнего девона на Северном Тимане и полуострове Канин; их палеоботаническая характеристика.
- 2) Изучение и описание анатомического строения нескольких ископаемых древесин, определение их таксономической принадлежности.
- 3) Использование полученных данных для палеогеографических и палеоэкологических реконструкций.

При выполнении настоящей работы использовались материалы, собранные автором во время полевых работ 2017 и 2018 года, а также материалы из коллекций С.М. Снигиревского, хранящихся в монографическом отделе Палеонтологического музея СПбГУ (ПМ СПбГУ). В связи с малочисленностью специалистов по палеозойским древесинам и временным кризисом в этой области, все методы работы с ископаемым материалом приходилось отрабатывать практически с «чистого листа».

# 1 ИСТОРИЯ ВОПРОСА

## 1.1 Палеоботанические исследования Северного Тимана

История палеоботанических исследований Северного Тимана была подробно рассмотрена С.М. Снигиревским (1997). Здесь приводится краткий исторический обзор с использованием данных из цитируемой работы.

Первые упоминания об ископаемых растениях Северного Тимана относятся к XIX веку, времени крупных географо-геологических экспедиций А. Шренка, А. Кейзерлинга и А. Штукенберга.

Подробные сведения были получены геолого-геодезической экспедицией Ф.Н. Чернышева в 1889—1890 годах, работами которой было охвачено свыше 120 тыс. км<sup>2</sup>. Впервые было составлено достаточно полное научное представление о всех осадках, слагающих Северный Тиман, начиная с протерозойских сланцев и кончая четвертичными отложениями, составлена 10-верстная карта Тиманского кряжа от 61° с. ш. до Баренцева моря к востоку от Чешской губы и собраны богатые коллекции ископаемых остатков организмов (Чернышев, 1915).

Огромный вклад в исследования геологического строения Северного Тимана был сделан А.А. Черновым, В.А. Варсанюфьевой, Г.А. Черновым.

В целом, к концу 1920-х годов сведения о девонских растительных остатках данного региона носили эпизодический и случайный характер. В последующий этап развития исследований в данном регионе было собрано большое количество фактического материала, но при этом количество публикаций и монографий по собранным коллекциям не соответствовало обилию и качеству имеющихся материалов. Большинство изученных материалов остались неопубликованными.

Наиболее богатая коллекция растительных остатков из девонских отложений Северного Тимана была собрана геологом Л.С. Коссовым, с 1957 по 1964 г. производившим здесь съемку геологической карты СССР масштаба 1:200 000 (Геологическая..., 1959-1969). Им же был написан неопубликованный отчет по стратиграфии, где были перечислены обширные списки растительных остатков, определявшихся Н.М. Петросян.

В разные годы описанием ископаемых растений Северного Тимана занимались: М.Д. Залесский (1937, 1948 гг.), А.Н. Криштофович (1939, 1958 гг.), Г.П. Радченко (1958 гг.), Н.М. Петросян (Яковлева) (1958, 1967, 1968, 1984, 1988, 1991 гг.), В.Г. Лепехина (1968 г.), А.Л. Юрина (1979, 1981, 1988 гг.), Н.С. Снигиревская (1988 г.).

С.М. Снигиревским на основе имеющихся коллекций и собственных сборов 1993 года, было проведено монографическое описание позднедевонской флоры Северного Тимана, выделены зональные комплексы по флоре, характеризующие континентальные и прибрежно-морские отложения этого региона, а также проведена ревизия рода *Archaeopteris* (Снигиревский, 1997).

## 1.2 Изучение палеозойских древесин Северного Тимана

Остатки ископаемых древесин являются одними из самых распространенных типов фоссилий в континентальных отложениях, их исследованию были посвящены работы отечественных и зарубежных авторов с начала XX века. Однако, к настоящему моменту из местонахождений Северного Тимана описано только два вида ископаемых древесин.

В.Г. Лепёхина выделила вид *Pietzschia timanica* Lerekhina, 1968 из алевролитов франского яруса безмошицкой свиты верховьев р. Сулы (сборы Л.С. Коссового, 1957 г.). Растение рода *Pietzschia* Gothan впервые было описано из позднедевонских отложений Саксонии и отнесено к прапапоротникам. Для этого растения характерно радиальное расположение перифирических меристел и отсутствие вторичного роста (Лепехина, 1968).

В ходе работы по ревизии рода *Callixylon* (Lemoigne et al., 1983) С.В. Мейеном по просьбе Н.С. Снигиревской в коллекции М.Д. Залесского в Геологическом Институте АН СССР в Москве было обнаружено 3 шлифа со сделанной тушью надписью на предметных стёклах - *Dadoxylon timanicum* Zalessky, р. Белая 25, Г.А. Чернов. На основании записей и воспоминаний Г.А. Чернова было подтверждено, что найденная им обуглившаяся древесина действительно относится к девонским отложениям Северного Тимана. Описание данного вида впервые появляется в качестве синонима *Callixylon trifilievii* Zalessky (Lemoigne et al., 1983).

Позже Н. С. Снигиревская (1988) приводит изображение поперечного среза пиритизированной ветви, определенной как *Callixylon timanicum* Zalessky. Этот образец был отобран в 1979 г. А. Л. Юриной из отложений покаямской свиты (левый берег р. Волонги, фамен).

На данный момент, можно говорить о недостаточности сборов древесины вида *Callixylon timanicum*. На шлифах, сделанных из образца сборов А.Л. Юриной, все структуры уничтожены процессами пиритизации. Среди немногочисленных упоминаний данного вида в литературе обнаружено несоответствие установленных за ним признаков.

Находки древесины известны также в верхнедевонских отложениях Среднего Тимана. В ходе полевых работ 2007 года И.Х. Шумиловым был найден экземпляр древесины, определенной как *Callixylon trifilievii* Zalessky (Орлова и др., 2011).

### 1.3 Изучение ископаемого рода *Callixylon*

К настоящему времени род *Callixylon* считается определяющим компонентом лесов позднего девона (Beck, 1964; DiMichele & Hook, 1992; Meyer-Berthaud et al., 2010).

Находки древесины этого рода известны в верхнедевонских отложениях Китая (Cai, 1989), Урала, Тимано-Печорской провинции, Донецкого бассейна (Украина) (Zalessky, 1911; Lepekhina, 1963; Iurina & Lemoigne, 1979; Lemoigne et al., 1983; Snigirevskaya & Lemoigne, 1990; Snigirevskaya & Snigirevsky, 2001; Orlova & Jurina, 2011; Orlova et al., 2011), Западной Европы (Kräusel & Weyland, 1937; Marcelle, 1951; Cornet et al., 2012), Африки (Galtier et al., 1996; Meyer-Berthaud et al., 1997, 2000, 2013; Tanrattana et al., 2018), Северной Америки (Beck, 1953, 1960, 1962; Beck et al., 1982, Scheckler, 1986; Chitaley, 1988) и Канады (Andrews et al., 1965; Chitaley & Cai, 2001).

Первое краткое описание структуры новой формы древесины с пучками первичной ксилемы вокруг сердцевины из верхнедевонских осадков было дано М.Д. Залесским в 1909 году. Остатки неизвестной древесины были отнесены им к роду *Dadoxylon* Endlicher и выделены в новый вид *Dadoxylon Trifilievii* (Zalessky, 1909).

Типовой вид рода *C. trifilievii* Zal., был выделен в 1911 г. М.Д. Залесским по материалу из фаменских отложений Украины (Донбасс, с. Раздольное, правый берег р. Мокрая Волноваха) (Залесский, 1911).

Большое значение для исследования рода имеют работы американского палеоботаника Ч.Б. Бека (Ch. Beck), установившего органическую связь между ветвями *Archaeopteris cf. macilenta* Lesquereux и стволами *Callixylon zalesskyi* Arnold и выделил их в новый класс Progymnospermopsida. Различные исследователи расходятся во

мнении относительно вопроса ранга этой группы растений. Одни вслед за Ч. Бэком (Beck, 1960) рассматривают их в ранге порядка Archaeopteridales в составе класса Progymnospermopsida (Мейен, 1987), другие — выделяют их в самостоятельный отдел Archaeopteridophyta (Снигиревская, 2000), третьи относят к отделу Progymnospermophyta (Taylor et al., 2009).

Стоит отметить, что, несмотря на органическую связь *Callixylon* с *Archaeopteris*, установленную Ч.Б. Беком, эти два рода рассматривают как два отдельных морфотаксона, поскольку связь всех видов рода *Archaeopteris* с древесиной разных видов рода *Callixylon* пока что не доказана.

В ходе полевых работ в окрестностях пос. Раздольного Донецкой области (с 1974 по 1981 г.) Н.С. Снигиревской при участии С.М. Снигиревского было найдено много олиственных побегов и спороношений *Archaeopteris archetypus*, а также крупных стволов в органической связи с корнями (Снигиревская, 1984, 1988).

На севере европейской части России в верхнедевонских отложениях на данный момент известно 6 местонахождений (в Ленинградской, Мурманской, Вологодской, Архангельской областях, на Среднем и Северном Тимане) петрифицированных стволов археоптерисовых рода *Callixylon* или листьев рода *Archaeopteris* (Snigirevskaya, Snigirevsky, 2001; Орлова и др., 2011).

Последняя ревизия рода *Callixylon* была проведена отечественными палеоботаниками с учетом большого количества новых данных об этом роде, накопившихся к настоящему времени (Орлова, Юрина, 2011).

## 2 Материалы и методы

Представленный в работе материал был собран в ходе полевых работ совместной экспедиции ИГ Коми НЦ УрО РАН и Санкт-Петербургского государственного университета, а также в процессе прохождения производственной практики в составе Микулкинского отряда Канинской партии Отдела Региональной Геологии и Полезных Ископаемых Полярных Приполярных Территорий от ФГБУ ВСЕГЕИ (2016-2018 гг.).

В ходе маршрутов было проведено описание вмещающих пород, отобраны образцы ископаемых древесин, осуществлены соответствующие стратиграфические привязки, проведена нумерация и тщательная упаковка материалов во избежание технических затруднений при их дальнейшей транспортировке.

Иногда, чтобы оценить наличие анатомической сохранности древесины достаточно семикратного увеличения лупы, при котором хорошо просматривается ориентация проводящих тканей (Рис. 1). Окончательную оценку наличия всех необходимых признаков для таксономического определения можно проводить только в камеральных условиях. Материал, лишенный анатомического строения, был оставлен для дальнейшего проведения углепетрографических исследований, направленных на изучение первых этапов угленакопления, закономерностей образования и эволюции залежей горючих ископаемых. Также часть образцов была передана для мацерирования и последующего палинологического изучения, выполняемого студенткой IV курса М.А. Павловой.

### Первичный анализ материала и световая микроскопия

На первом этапе камеральной обработки образцы были изучены с помощью стереомикроскопа Leica M205 C (рис.1).

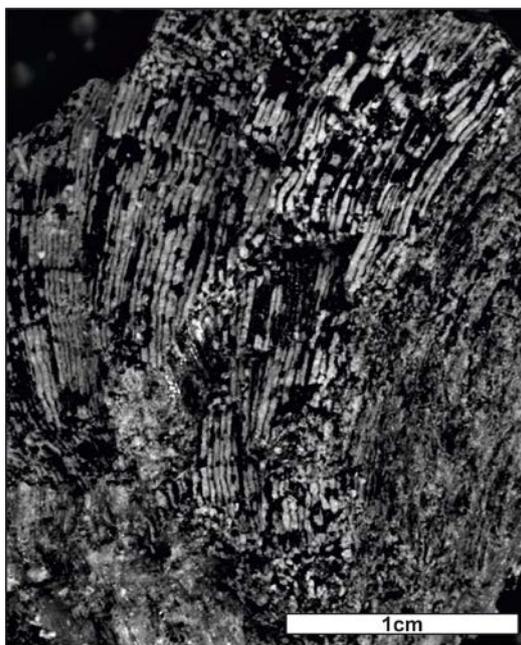


Рис. 1. Структура проводящих тканей древесины. По направлению волокон, заметному при относительно небольшом увеличении, определяется направление срезов при изготовлении шлифов (фотография сделана при помощи Leica M205 C в отраженном свете, РЦ «Микротомографии и микроскопии» СПбГУ).

Важным условием для проведения анатомического описания древесин является правильная ориентировка срезов: строго в поперечном, радиальном и тангентальном направлениях (рис. 2).

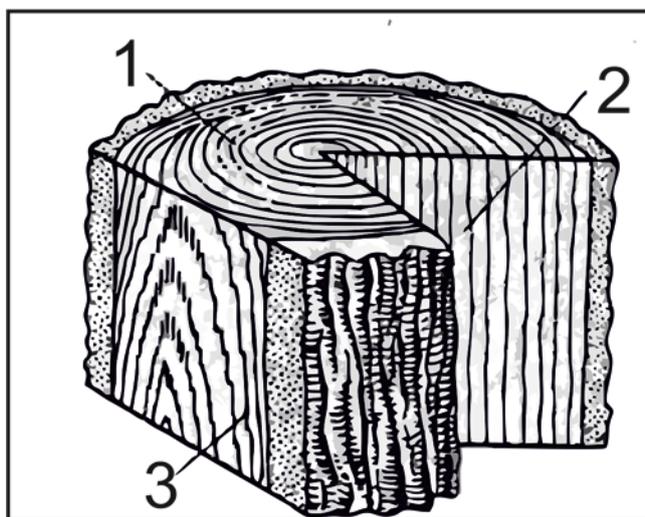


Рис.2 Три основных разреза ствола дерева. 1-поперечный, 2-радиальный (продольный), 3-тангентальный.

Именно посредством изучения этих трёх сечений в проходящем свете были описаны все ныне известные виды ископаемых древесин. Но методика изготовления палеоботанических шлифов существенно отличается от минералогических. Производство шлифов из хрупких обугленных, окремненных, пиритизированных фрагментов растений требует особого подхода при фиксации материала на предметном стекле, заливки его в различные среды и постоянного контроля сохранности органогенных структур. К счастью, с проведением такой тонкой работы нам помогли обладающие высокой квалификацией сотрудницы Лаборатории пробоподготовки и пробообработки ИТСОП СПбГУ М.В. Никитина и Т.О. Красюкова.

Описание анатомического строения древесины проводилось с использованием терминологии, приведенной в работах А.А. Яценко-Хмелевского (1954) и Е.С. Чавчавадзе (1979).

#### Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ)

При помощи настольного растрового электронного микроскопа-микроанализатора Hitachi TM3000 (РЦ Микроскопии и микроанализа, СПбГУ) были получены изображения клеточных структур ископаемых растений с высоким разрешением. Применение СЭМ при исследовании ископаемых древесин позволяет даже на сильно фрагментированном материале заметить необходимые признаки (структуры первичных и вторичных проводящих тканей, характер пор на полях перекреста, наличие утолщений на стенках трахеид, высота лучей и др.). Встроенная приставка энергодисперсионного микроанализатора дает возможность определять элементный анализ образцов.

#### Конфокальная микроскопия

Нами была совершена попытка исследования древесин на конфокальном лазерном микроскопе Leica TCS SPE, но положительных результатов получено не было вследствие отсутствия сохранившегося органического вещества. Хотя метод конфокальной микроскопии может быть успешно применен в палеоботанике для исследования ультраструктуры таких микрообъектов, как пыльца, споры и фитолеймы (Гаврилова и др., 2015).

#### Микротомография и ФИП

Попытки применения метода микротомографии были осуществлены в РЦ «Рентгенодифракционные методы исследования» СПбГУ на микротомографе Skyscan Bruker 1172 (Бельгия); метода ФИП в РЦ «Микроскопии и микроанализа» СПбГУ на микроскопе Quanta 3D DualBeam.

Метод рентгеновской томографии широко применяется при исследовании палеонтологических объектов. Суть его заключается в получении множества рентгеновских теневых изображений объекта с различных углов, обеспеченное положением прецизионного предметного столика. Далее происходит создание трехмерной модели образца, с возможностью просмотра любых его сечений. Метод дает возможность конструировать пустотное пространство, произвести подсчет пористости, исследовать внутреннюю структуру породы без разрушения объекта, обнаруживать различные скрытые включения. Применение данного метода не дало результатов ввиду невысокой разрешающей способности имеющегося в наличии прибора.

Метод фокусированного ионного пучка (ФИП) даёт способность быстро и прецизионно удалить слой материала образца, обнажить структуры под поверхностным слоем, создать сечение, изображение с высоким разрешением. Но у данного метода есть существенные недостатки: трудоемкость, обусловленная продолжительной подготовкой объекта для исследования; опасность утраты части образцов в процессе подготовки; разрушающий эффект метода, вследствие чего дальнейшее их изучение оказывается невозможным.

Таким образом, на данный момент стоит вопрос необходимости корректировки ряда старых методик, ставших основой классических работ по палеоботанике.

Всего, по итогам исследования материалов 2017-2018 года, было проведено около 30 сеансов на сканирующем электронном микроскопе, конфокальном микроскопе и томографе, изготовлены шлифы фитофоссилий, углей, вмещающих пород, проведена мацерация материнского вещества углей.

Изученные образцы находятся в коллекциях № ПМ СПбГУ-88, № ПМ СПбГУ-89 и № ПМ СПбГУ-96 в монографическом отделе Палеонтологического музея СПбГУ. В качестве дополнительного материала были просмотрены материалы из типового местонахождения рода *Callixylon* из коллекций Ботанического Института им. В.Л. Комарова (№ 55 БИН РАН) и ЦНИГР-музея (№ 1415).

### 3 ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОГО ТИМАНА И ПОЛУОСТРОВА КАНИН

Геологические структуры Северного Тимана и полуострова Канин входят в состав Тимано-Печорско-Баренцевоморской эпибайкальской плиты, в пределах которой на метаморфизованных толщах верхнего протерозоя залегает фанерозойский осадочный чехол.

Геологическое строение девонской системы в пределах Северного Тимана приведено по данным С.М. Снигиревского (1997), П.А. Безносова (2011, неопубликованные данные), по материалам геологической съёмки Тиманской серии листов Государственной Геологической карты СССР масштаба 1:200000 Л.С. Коссового за 1959-1969 гг., по данным объяснительной записки к листу карты Q-39-VII, VIII масштаба 1:200000 (Коссовой, 1969; Государственная..., 2002), по данным В.Вл. Меннера, З.И. Цзю, А.Е. Цаплина, Ю.Ю. Валюквичюса, с учетом решений Межведомственного регионального стратиграфического совещания по палеозою Русской платформы 1988 г.

Геологическое строение девонских отложений полуострова Канин наиболее полно приведено в неопубликованных отчетах В.М. Пачуковского и др. (1968), Б.А. Горностай и др. (1984) и Г.М. Черемхиной и др. (1996). Описание опорных разрезов таяокуяхинской свиты верхнего девона было составлено в ходе экспедиции 2018 года ФГБУ ВСЕГЕИ при участии автора.

#### 3.1 Северный Тиман

Отложения девонской системы широко распространены на территории данного региона и представлены породами всех трёх отделов.

##### Нижний отдел

В его составе выделяется только лохковский ярус, к которому отнесена хариусовская свита, согласно залегающая на ептарминской свите верхнего силура и перекрывающаяся со стратиграфическим несогласием породами среднего девона. Для неё характерно преобладание песчаников в основании разреза и заметное увеличение алевролитов и аргиллитов в верхней части. Мощность свиты 67 м. Пражскому и

эмсскому ярусам соответствует региональный перерыв в осадконакоплении (Государственная..., 2002).

### Средний отдел

В составе среднего отдела участвуют две свиты: травянская и надеждинская, относящиеся к живетскому ярусу.

### Живетский ярус

#### Травянская свита (D<sub>2tr</sub>)

В северо-западной части Северного Тимана свита со стратиграфическим несогласием залегает на нижнесилурийских породах, а на остальной территории несогласно перекрывает отложения хариусовской свиты нижнего девона. Породы свиты представлены кварцевыми песчаниками белыми и светло-серыми, мелкозернистыми, местами переходящими в гравелиты или же фациально замещающимися конгломерат-песчаниками и мелкогалечными конгломератами. Кварцевые песчаники обладают псаммитовой, реже алевро-псаммитовой структурой и очень характерной косой, местами горизонтальной слоистостью, напоминающей слоистость подводных частей дельт (Коссовой, 1963). По всему разрезу встречаются слои алевролитов и аргиллитов мощностью от 1 до 5 м. Среди песчаников иногда прослеживаются пачки углефицированных пластичных глин и алевролитов, содержащих маломощные (3-17 см) прослойки и линзы серых листоватых углей («сапромикситов» по М.Д. Залесскому и А.А. Чернову (Чернов, 1947)). Мощность травянской свиты изменяется в широких пределах - от 50 до 250-300 м.

#### Надеждинская свита.

Отложения надеждинской свиты залегают с разрывом на кварцевых песчаниках травянской свиты и со стратиграфическим несогласием перекрыты кумушкинской и реже, выучейской свитами верхнего девона.

Свита представлена конгломератами и грубозернистыми песчаниками, содержащими гальку и гравий в количестве 25-30%. Во всех разрезах, где вскрыт контакт надеждинской свиты с перекрывающими базальтами кумушкинской свиты, наблюдаются контактово-изменённые породы, представленные крепко сцементированными гравийными песчаниками и мелкогалечниковыми конгломератами

розоватого и желтоватого цветов. Мощность контактово-изменённых пород составляет первые десятки сантиметров (Черепанов и др., 2001).

Полная мощность надеждинской свиты - 140-150 м.

#### Верхний отдел.

Верхний девон представлен отложениями франского и фаменского ярусов. Первый расчленён на шесть свит: кумушкинскую, выучейскую, груборучейскую, рассохинскую, устьбезмошицкую и каменскую. Фаменскому ярусу отвечает покаямская свита.

#### Франский ярус.

#### Нижнефранский подъярус.

#### Кумушкинская свита.

Свита трансгрессивно залегает на размытой поверхности отложений живетского яруса, перекрывая в северной части района отложения надеждинской, южнее – травянской свит. Представлена, по разным оценкам, тремя - восемью базальтовыми покровами.

По данным разных авторов (Коссовой, 1966, Стратиграфический..., 1975, Решение..., 1990, Меннер и др., 1986 и др.) мощность кумушкинской свиты колеблется в пределах от 100 до 250 метров.

В основании разреза свиты залегает пачка базальных слоев, начинающаяся в Волонгской зоне зелеными пластичными глинами, мощность которых не превышает 5 см, выше них следует толща переслаивания серых аргиллитов и желтовато-серых полимиктовых песчаников, общей мощностью 10-12 м. В юго-восточном направлении состав пород существенно меняется, фациально изменяясь до туфопесчаников и туфоконгломератов (мощностью 13-14 м). В направлении к востоку базальная пачка также изменяет свой состав, будучи представлена в осевой части Северного Тимана фиолетово-красными глинами, по-видимому, континентального происхождения (Коссовой, 1966).

Выше пачки базальных слоев на различных ее горизонтах залегает первый (нижний) горизонт базальтов, мощность которого непостоянна - от 30 до 90 м.

Над ним расположена первая межбазальтовая пачка, начинающаяся в стратотипическом разрезе (на р. Кумушка-Волонга) крупногалечными туфоконгломератами с редкими крупными обломками обуглившихся стволов растений. Остальной разрез пачки представлен чередованием мощных пластов косослоистых полимиктовых песчаников с туфопесчаниками. Полная мощность первой межбазальтовой пачки, по данным Л.С. Коссового (1966) составляет 142 м; в северном направлении, вплоть до бассейна р. Малой Черной, мощность ее уменьшается до 1,5-4,5 м. Следует отметить, что первая межбазальтовая пачка характеризуется чрезвычайной пестротой состава и частыми и резкими сменами фациального состава как по вертикали, так и по латерали. В ряде случаев (долины рек Белой, Сулы, Нижней Каменки) в песчаниках и алевролитах встречаются обугленные растительные остатки.

Выше залегающая нижняя межбазальтовая пачка представлена плотными кварцевыми песчаниками мелко- и среднезернистыми, реже с гравийными зёрнами, местами косослоистыми. Они окрашены в вишнёвые, розовато-коричневые, кирпично-красные и жёлто-коричневые тона. Второй горизонт базальтов, мощностью от 13 до 80 м; его перекрывает вторая межбазальтовая пачка, в стратотипическом разрезе сложенная полимиктовыми песчаниками с маломощными линзами углей и обуглившимися растительными остатками. В восточной части Северного Тимана (пос. Выучейский, по данным бурения (Коссовой, 1966)) преимущественное распространение имеют темно-серые алевролиты, содержащие большое количество фрагментарных углефицированных остатков растений. Мощность второй межбазальтовой пачки, также характеризующейся пестротой состава и большими изменениями мощностей, колеблется в пределах 2,5-50 м.

Верхняя межбазальтовая пачка, сложенная кварцевыми песчаниками зеленовато-жёлтой, серо-жёлтой и охристо-жёлтой окраски, местами с кремнистой и песчановой галькой, окатышами аргиллита. Нередко наблюдается косая слоистость и прослойки с обильными растительными остатками и линзами каменного угля мощностью до 0,1 м.

Верхний базальтовый покров состоит из двух разновидностей. Базальты первой разновидности наблюдаются в нижней части потока и имеют столбчатую, веерообразно-столбчатую, подушечную и скорлуповато-шаровую отдельность. Иногда они содержат многочисленные секрции халцедона, нередко с кварцем и кальцитом. Выше залегают миндалекаменные базальты, в которых иногда наблюдается скорлуповато-шаровая отдельность. Миндалины заполнены хлоритом, кальцитом и

халцедоном, реже альбитом, цеолитом, пренитом. В кровле потока базальты пористые, здесь же присутствуют линзы туфов, окрашенных в вишнёвые и зеленовато-серые тона. Мощность верхнего потока базальтов уменьшается с севера на юг. По р. Белой она составляет 170-180 м, по р. Суле - 50-60 м.

Базальты, слагающие вышеуказанные потоки, тёмно-серого и зеленовато-серого до чёрного цветов с долеритовой, интерсертальной, толеитовой структурами (Шляхова, Шляхов, 1974).

### Нижне- и среднефранский подъярус.

#### Выучейская свита.

Отложения выучейской свиты вскрыты выучейской скважиной. В этой скважине отложения с размывом залегают на базальтах и представлены толщей чередования красноцветных песчаников, алевролитов и аргиллитов общей мощностью 90 м. Залегая с размывом на разных горизонтах кумушкинской и надеждинской свит, отложения выучейской свиты трансгрессивно перекрываются породами груборучейской свиты.

В типовом разрезе, составленном по материалам бурения Выучейской скважины (близ пос. Выучейский, 1958 г.), Л.С. Коссовым были выделены три литологически различные пачки пород (снизу вверх):

1) бурые мелкогалечные конгломераты, выше по разрезу сменяющиеся горизонтальнослоистыми алевролитами, аргиллитами и иногда известковистыми песчаниками; породы местами содержат мельчайший растительный детрит и мелкие обломки рыбных пластинок. Мощность пачки 32 м.

2) в средней пачке преобладают красновато-бурые мелкозернистые полимиктовые песчаники; реже встречаются аргиллиты и алевролиты; обломки зубов и рыбных пластинок редки. Мощность - 33 м.

3) верхняя пачка начинается красновато-бурыми пиритизированными конгломерат-песчаниками, перекрытыми вулканомиктовыми песчаниками; выше залегает толща переслаивания аргиллитов, алевролитов и (реже) полимиктовых песчаников; в песчаниках и алевролитах встречаются обломки зубов и пластинок панцирных рыб. Мощность пачки - 25 м.

В юго-восточном направлении литологический состав и мощность выучейской свиты существенно меняются, и вблизи Сульского водопада средняя пачка представлена зеленовато-серыми псаммитовыми туффитами, а верхняя и нижняя

сложены в основном красновато-коричневыми алевролитами при мощности всей свиты не более 18 м (Коссовой, 1966).

### Среднефранский подъярус.

#### Безмошицкая серия

Описание большинства местных стратиграфических подразделений верхнего девона Северного Тимана, выделенных Л. С. Коссовым, были им опубликованы (см. список литературы). Неопубликованными остались материалы по двум свитам средневерхнефранского возраста - «рассохинской» и устьбезмошицкой. Эти две свиты, наряду с груборучейской, первоначально входили в качестве самостоятельных пачек в состав «безмошицкой свиты», рассматриваемой в настоящее время в качестве безмошицкой серии. Впервые Л. С. Коссовой (1966) разделял безмошицкую серию на три свиты в 1-м томе сводного отчета. Позже этот же автор (Коссовой, 1971) лишь вскользь коснулся разделения безмошицкой серии на три свиты, уделив основное внимание описанию груборучейской свиты и не указав стратиграфического объема и характеристики стратотипических разрезов «рассохинской» и устьбезмошицкой свит. Также лишь упомянутыми остаются названия этих двух свит и их положение в составе безмошицкой серии в Стратиграфическом словаре СССР 1975 года; среди новых стратиграфических подразделений палеозоя (Стратиграфический..., 1991) ни одна из трех свит не указана. В "Решениях..." (1990, с. 52) записано следующее: "Рассохинская свита. Л.С. Коссовой. Стратотип - р. Рассоха-Безмошица, Северный Тиман. Соответствует доманиковому и ветласянскому субрегиональным горизонтам"... "Устьбезмошицкая свита. Л.С. Коссовой. Стратотип - тот же. Условно сопоставляется с сирачойским горизонтом" (Снигиревский, 1997).

Первоначально Л.С. Коссовым была выделена безмошицкая свита, разделявшаяся на три подсвиты - нижнюю, среднюю и верхнюю. Позднее (Коссовой, 1966) этот же автор выделял в составе безмошицкой серии (Коссовой, 1971, Стратиграфический..., 1975) три свиты - груборучейскую (соответствующую нижней пачке нижней "подсвиты" бывшей безмошицкой свиты); рассохинскую (средняя и верхняя пачки пород нижней "подсвиты" и средняя "подсвита") и устьбезмошицкую (верхняя "подсвита"). Это подразделение безмошицкой серии сохранилось до сих пор.

#### Груборучейская свита.

Груборучейская свита распространена на западном и восточном склонах Северного Тимана; в его водораздельной части (в Чайцынской зоне) она отсутствует (Коссовой, 1966, 1971). Породы свиты с размывом перекрывают выучейские отложения; граница с залегающей выше рассохинской свитой также несет следы размыва.

В восточных выходах она согласно залегает на выучейской свите, а в верховьях р. Сулы – трансгрессивно на базальтах кумушкинской свиты. Свита представлена аргиллитами, алевролитами и песчаниками. Аргиллиты тонкоплитчатые, комковатые, окрашены в красно-коричневые, тёмно-коричневые, серо-зелёные цвета. Иногда они содержат обуглившиеся растительные остатки и линзы каменного угля мощностью от 0,15 до 0,65 м. Алевролиты тёмно-коричневые, светло-серые, комковатые. Они находятся в подчинённом количестве, располагаясь, как правило, над прослоями песчаников. Песчаники разнозернистые, полимиктовые, зеленовато-серые, буровато-серые. Они косо- и горизонтальнослоистые, местами по плоскостям напластования содержат обильный растительный детрит, часто обугленный. Иногда в песчаниках наблюдается окатанная галька кварца размером до 2 см и прослойки гравелита. На размывтой поверхности базальтов залегает толща полимиктовых песчаников зеленовато-серого цвета, в основании которой иногда встречаются конгломераты. Галька в них хорошо окатана и состоит из кварца, кварцевых песчаников и базальтов. Размер гальки от 1 до 5 см, редко встречаются валуны размером до 40 см. Мощность конгломератов от 0,5 до 2,5 м. Мощность свиты от 130 до 550 м (Государственная..., 2001).

#### Средне-верхнефранский подъярус.

#### Устьбезмошицкая свита

Свита была выделена Л.С. Коссовым. Её основные выходы расположены на восточном побережье Чёшской губы и по рекам Рассоха Безмошицы, Сула, Волонга, Травянка, Песчанка и Великая. Разрез свиты сложен терригенными породами – аргиллитами, алевролитами и песчаниками, среди которых встречаются редкие прослои углей. Полная мощность свиты достигает 315 м.

#### Каменская свита

Для свиты характерно преобладание красноцветных пород и полное отсутствие признаков угленосности. Её выходы крайне фрагментарны и приурочены к среднему

течению р. Волонги и приустьевым участкам рр. Сувойной и Рассохи Безмошицы. Наибольшая мощность свиты 240 м. Информация о строении и объеме свиты основывается главным образом на данных бурения в районе Волонгского угольного месторождения.

Фаменский ярус.

Нижне- и среднефаменский подъярусы.

Покаямская свита.

Покаямская свита венчает разрез верхнедевонских отложений на Северном Тимане. Свита была выделена Г.И. Егоровым в 1957 г. Фрагментарные выходы её пород известны в нижнем течении р. Волонги и на побережье Чёшской губы к северу и югу от мыса Сувойного. Для свиты характерно преобладание сероцветных терригенных пород и присутствие редких карбонатных и угольных прослоев. Полная её мощность не превышает 250 м.

Девонские отложения трансгрессивно перекрываются породами каменноугольной, пермской, триасовой, юрской и меловой систем, а также четвертичными отложениями различного генезиса.

### 3.2 Полуостров Канин

В ходе полевых работ Канинской партии по оценке изученности и геологического обоснования проведения ГДП-200 автором были изучены выходы девонских отложений в восточной части п-ова Канин (Безносков и др., 2019а). Степень обнажённости пород на исследованном участке низкая, они почти повсеместно скрыты под мощным чехлом четвертичных отложений. Естественные выходы были описаны и опробованы по рр. Талянаяхе, Немазямаяхе, левому безымянному притоку Большой Ойвы, Таврояхе, Мурсейяхе, Рыбной, а также на побережье Чёшской губы и Баренцева моря (Рис.3).



Рис. 3. Реки, в пределах которых проводились работы. Символами отмечены органогенные остатки девонской флоры и ихтиофауны.

Девонские отложения на п-ове Канин развиты преимущественно в его восточной части. В соответствии с Решениями МСК (1990), по результатам геологосъемочных работ он был расчленен на четыре свиты: таврояхинскую (D<sub>3tv</sub>), таяокуяхинскую (D<sub>3tk</sub>), немозягуяхинскую (D<sub>3nm</sub>), нехайтеяхинскую (D<sub>3nh</sub>) и рыбнорецкую (D<sub>3rb</sub>). Были выделены два местных стратиграфических подразделения в ранге толщ - мурсейяхинская (D<sub>3ms</sub>) и прирыбнинская (D<sub>2pr</sub>), не вошедшие в легенду Мезенской серии листов ГГК РФ.

На исследованной территории девонские отложения с размывом залегают на различных горизонтах рифея и силура. По рр. Талянаяха и Немазямаяха, а также на берегу бухты Красной была вскрыта граница рифея с девоном, представляющая собой межформационный контакт (Павлова и др., 2018).

Осадочные образования девона с угловым несогласием залегают на сильно выветрелых, местами до состояния дресвы, метасланцах и метапесчаниках. Кровля рифейских пород представляет собой латеритную кору выветривания, образованную сильно слюдистыми жирными (талькоподобными) пластичными размокающими глинами от кирпично-красного до почти алого цвета с зеленоватыми и кремовыми пятнами и прожилками. В нижнем течении р. Талянаяха межформационный контакт был вскрыт расчистками. Здесь на размывтой поверхности сильно дислоцированных метаморфизованных рифейских кристаллосланцев с резким угловым несогласием

субвертикально залегают девонские терригенные отложения таяокуяхинской свиты, представляющие собой переслаивание маломощных (до 3 м) прослоев конгломератов, песчаников и алевролитов.

Граница девона и силура прослеживается в единственном обнажении на р. Рыбной выше устья р. Нехайтеяхи. На глинисто-карбонатных породах большенадтейской свиты венлокского яруса также залегают базальты. Непосредственно на контакте с ними силурийские известняки имеют слабо выраженную красноцветную окраску, также, очевидно, вызванную воздействием высоких температур.

В восточной части Ойвинской губы на приустьевых участках рр. Талянаяхи, Немазямаяхи и впадающего между ними безымянного ручья прослежен наиболее полный и практически непрерывный разрез девонских отложений. Это связано с крутым залеганием пластов (их угол падения составляет 50-80°) и хорошей обнаженностью береговых склонов, регулярно подмываемых морскими приливами. Данный разрез является стратотипическим для двух свит – таяокуяхинской, залегающей на рифее, и согласно перекрывающей ее немозягуяхинской. В строении разреза принимают участие конгломераты, гравелиты, песчаники, алевролиты, туфоалевролиты, аргиллиты и глины. При этом в нижней и средней части разреза (таяокуяхинская свита), преобладают конгломераты и песчаники, а в верхней (немозягуяхинская свита) возрастает доля тонкозернистых пород.

В разрезе по Ойвинской губе среди песчаников слюдисто-кварцевые разности преобладают над олигомиктовыми. Слоистость часто хорошо выражена, преобладает пологая косая, иногда – горизонтальная. Местами в разрезе присутствуют тайдалиты и небольшие конседиментационные подводно-оползневые складки, указывающие на приливно-отливные обстановки. Местами в алевролитах хорошо выражена проработка осадка корнями растений, реже присутствуют сохранившиеся корневые ходы, что позволяет рассматривать данные слои в качестве палеопочвенных профилей.

В ходе экспедиции впервые была дана палеонтологическая характеристика девонских отложений территории (Безносков и др., 2019):

«Вскрывающийся здесь разрез таяокуяхинской свиты охарактеризован остатками позвоночных и фитофоссилиями. Комплекс позвоночных представлен

*Bothriolepis obrutschewi* Gross, *B. sp.*, *Laccognathus sp.*, *Glyptolepis sp.*, *Holoptychius sp.*, *Dipnoi gen. indet.* и *Sarcopterygii gen. indet.* По встречаемости среди них резко преобладают пластины панциря антиарха *Bothriolepis*. В скоплениях их доля порой превышает 90%. Обнаружение в нижней части типового разреза таяокуяхинской свиты остатков *Bothriolepis obrutschewi* – индекс-вида ихтиозоны *prima-obrutschewi* – позволяет сопоставлять ее с верхнетиманским подгоризонтом Региональной стратиграфической шкалы.

Макроостатки растений в отложениях таяокуяхинской свиты представлены отпечатками археоптерисового *Svalbardia fissilis* (Schmalhausen) Jurina (= *Archaeopteris fissilis*), *Archaeopteris macilenta* Lesquereux, *A. archetypus* Schmalhausen, *Eddyia cf. sullivanensis* Beck. Также в низах разреза по р. Талянаяхе были обнаружены остатки, близкие по морфологии к *Varinophyton sp.* и редкие плауновидные *Cyclostigma sp.* В целом, перечисленный комплекс растительных остатков свидетельствует о вехнедевонском и, скорее – франском возрасте вмещающих их отложений.

Выходы девонских отложений, развитых в северо-восточной части полуострова, разобщены и представлены единичными, либо небольшими сериями обнажений по долинам рек. Наиболее протяженные из них расположены в нижнем течении р. Таврояхи и среднем течении р. Мурсейяхи. Эти разрезы имеют схожее строение: внизу залегает красноцветная толща с конгломератами, над ней – сероцветная с туфопесчаниками. Эти толщи, по всей видимости, соответствуют интервалу нижней-средней части разреза Ойвинской губы и, таким образом, принадлежат к таяокуяхинской свите. От типового разреза они отличаются большими мощностями пластов конгломератов (до 3 м и более) и количеством галек в них, обилием пирокластического материала в осадках (туфоалевролиты и туфопесчаники), наличием внутрипластовых брекчий, в целом большей красноцветностью нижней части и почти полным отсутствием остатков позвоночных. Из последних здесь отмечены только редкие чешуи и фрагменты пластин гетерострака cf. *Placosteus undulatus* (Ag.), также указывающие на раннефранский возраст вмещающих пород.

Самая верхняя часть девонских отложений сложена фрагментарными маломощными (0.5-2 м) выходами пород рыбнорецкой свиты, расположенными в приливной зоне р. Рыбной и нижней части ее правого (выше устья р. Мурсейяхи) безымянного притока. Здесь вскрывается толща переслаивания красноцветных алевролитов и песчаников, представляющая собой серию палеопочвенных профилей.

Среди алевролитов часто встречаются средне-крупноплитчатые плотные разности с очень характерной «кремово-чернично-свекольной» окраской, цветовыми разводами и полосчато-червеобразным рисунком (подобно акварели). В тонкоплитчатых, также пестро окрашенных алевролитах присутствуют редкие остатки растений, замещенные глинистыми минералами и сильно измененные. Тем не менее, общий облик встречающихся растительных остатков позволяет определить многие из них как *Archaeopteris* sp.

Возраст верхней пачки рыбнорецкой свиты, вскрывающейся в низовье р. Рыбной, определялся ранее как верхнефранский только на основании положения в разрезе (выше отложений воронежского горизонта), т.к. палеонтологически до сих пор она не была охарактеризована. В то же время, породы, макроскопически идентичные встреченным здесь и содержащие фитофоссилии аналогичной сохранности, слагают самую верхнюю часть разреза покаямской свиты Северного Тимана, имеющую средне-верхнефаменский возраст».

## 4 ОПИСАНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

### 4.1 Р. Волонга, Северный Тиман. Покаямская свита.

Обнажение #4 находится в нижнем течении р. Волонга ( $67^{\circ}06'28''N$ ;  $48^{\circ}11'20''E$ ), на правом ее берегу, примерно в 5 км ниже по течению от устья р. Санарки (Рис.4).

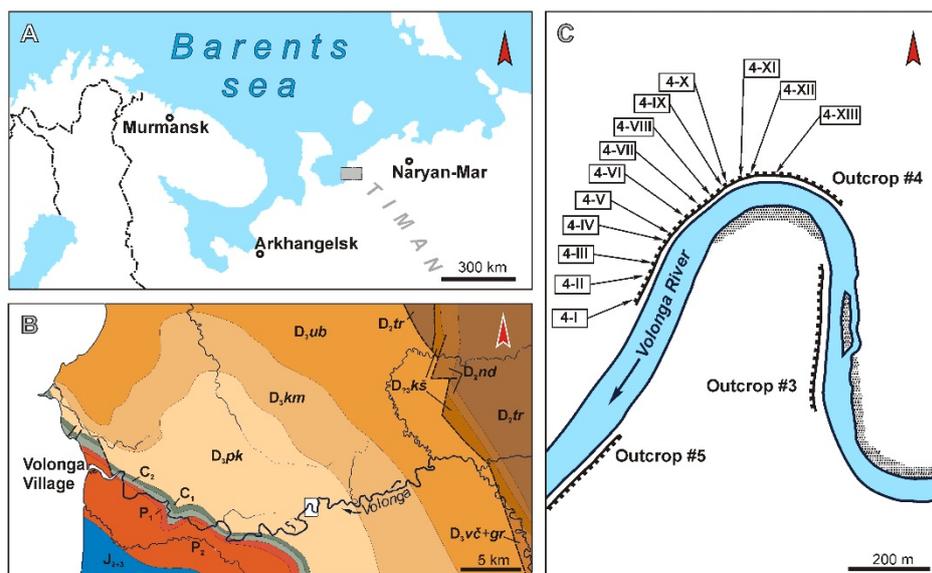


Рис.4. Положение местонахождений #3 и #4 на карте

В нижней части берега почти на всем его протяжении наблюдаются коренные выходы аргиллитов и алевролитов. Их красноцветные разности выше по разрезу сменяются зелеными, зеленовато-голубыми. Уровню их границы соответствует палеопочвенный профиль. В некоторых местах встречаются ризокреты, пронизывающие нижележащие красные алевролиты. Место каждого проникновения корневой системы растений в осадок имеет светло-серую, светло-голубую окраску, контрастирующую с основной породой. Отмечаются древесины, либо находящиеся *in situ* (субвертикально), либо лежащие горизонтально.

В точке 4-XII от уреза воды на высоту до 1 м выходят алевролиты комковатые буровато-серые, в которых заключены древесины, захороненные *in situ*. Эта часть «палеопочвенного бугра», который располагался также на самом берегу старицы, сложена голубовато-серыми и красноватыми глинистыми алевролитами. Стволы

расположены субвертикально. Положение этих фитофоссилий в субстрате позволяет считать, что это корни растений (Algeo et Scheckler, 1998).

В плане корневые структуры расположены двумя субпараллельными рядами, расстояние между которыми составляет около метра. В каждом ряду расстояние между вертикально уходящими в породу отдельными «пнями» составляет от 30 до 60 см.

В палеорусловом врезе на левом берегу р. Волонга (обн. #3) в линзах голубовато-серых горизонтально-слоистых алевролитов встречаются обильные терминальные части стерильных и фертильных побегов *Rhacophyton sp.*, тонкие веточки (до 1 мм) и растительный детрит, образованный также в основном остатками ракофитонов. Более крупные части этих растений здесь не встречаются, иные виды в этих отложениях также отсутствуют.

Немного ниже по течению р. Волонги, в тонкоплитчатых горизонтально-слоистых розоватых алевролитах, встречены обильные остатки более крупных частей тех же растений - оси шириной 3-5 мм, с основаниями боковых веточек, редкими спорангиями, приуроченными к узлам осей предпоследнего порядка.

Чуть выше (несколько сантиметров) по разрезу в серых плитчатых горизонтально-слоистых слабослюдистых алевролитах встречены моновидовые захоронения *Archaeopteris macilenta* Lesquereux, 1884. Кроме этой точки, археоптерисы в этом разрезе более нигде не встречаются.

К прослоям углей и углисто-глинистых пород, встреченных в этой же части разреза, приурочены исключительно моновидовые остатки антракофильных сообществ растений: плауновидных (*Cyclostigma (Jurinodendron) kiltorkense*) и, возможно, членистостебельных.

#### 4.2 Р. Сула, Северный Тиман. Кумушкинская, выучейская и груборучейская свиты.

Местонахождения расположены в Заполярном районе Ненецкого автономного округа, вдоль береговых обрывов р. Сулы (66°53'43"с.ш., 49°32'21"в.д.).

Вмещающие породы представлены верхнедевонскими терригенными и вулканогенно-осадочными отложениями. В соответствии со стратиграфическим

делением верхнедевонских отложений, разработанным Л.С. Коссовым (Рис. 5) и с учетом более поздних данных (Решение..., 1990) в данном разрезе можно по литологическим признакам выделить несколько свит, описания составлены с учетом данных полевых наблюдений 2017 года.

В основании разреза по левому берегу в 100 м ниже Сульского водопада залегает верхний покров базальтов кумушкинской свиты. В верхней части толщи, состоящей из базальтов с шаровой отдельностью, была обнаружена линза тонкогоризонтально-слоистых осадочных пород. В её основании присутствует отчетливая граница базальтов и перекрывающих их углистых сланцев. В кровле базальтового покрова прослеживаются следы палеовыветривания. Породы верхней части линзы термически изменены, хлоритизированы и плотно «спаяны» с перекрывающими их базальтами. Протяженность линзы по простиранию составляет около 50 м, мощность местами достигает 0.8 м, но на большей части не превышает 0.3 м. Породы представлены углистыми алевролитами с прослоями бурых углей (более 60% объема), песчаниками (около 30%) и аргиллитами (Безносов и др., 2018а).

В межбазальтовом прослое были определены растительные остатки *Callixylon* sp., древесин плауновидных невыясненного систематического происхождения, а также остатки плауновидных *Cyclostigma kiltorkense* Haughton ex Heer. С.М. Снигиревский (устное сообщение) отмечает, что остатки данного вида, представляющие собой моновидовые захоронения, также были встречены им в бурых углях верхней части покаямской свиты в урочище Покаяма на р. Волонге. В тонкогоризонтально-слоистых сероцветных и розовато-серых алевролитах встречены обильные захоронения осей, филлоидов и, возможно, ризоидов этого растения.

В породах межбазальтовой линзы также были найдены остатки ихтиофауны, неравномерно распространенные, образующие несколько локальных скоплений. По определениям П.А. Безносова, в средней части линзы встречены саркоптеригии *Laccognathus* sp., *Glyptolepis* sp., cf. *Eustenopteron* sp., *Osteolepiformes* gen. indet., *Dipnoi* gen. indet., “акантоды” *Devononchus* sp. и *Haplacanthus* sp. Также найдены копролиты вытянуто-сфероидной формы длиной до ~2 см, очевидно, принадлежащие рыбам. Найденные в кровле фрагменты пластин отнесены к “Placodermi” gen. indet. (Безносов и др., 2018а).



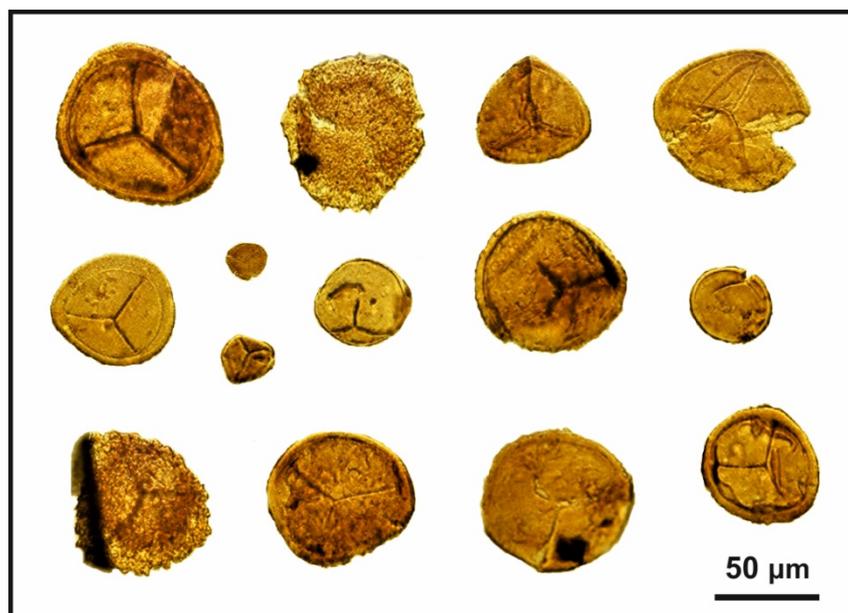


Рис. 6. Комплекс спор межбазальтового прослоя кумушкинской свиты.

На отложениях кумушкинской свиты с размывом залегают породы выучейской свиты, представленные глинами и алевролитами, с развитыми в них стяжениями зелёного цвета.

Выше согласно залегают груборучейская свита. В нижней части она представлена глинами голубовато-серыми, красными, с псевдошаровой отдельностью, пиритизированными древесными остатками. Её перекрывают песчаники мелкозернистые, тонкоплитчатые, с мелкими знаками течения, слюдистыми, светло-зеленовато-коричневыми, органическими остатками (в том числе с большим количеством неопределимых веток и стеблей). Песчаники образуют 1-2 уступа, сформировавшихся, возможно, в результате оползневых процессов. Под этими песчаниками встречены линзы слабоглинистых алевролитов, слюдистых, с редкими неопределимыми растительными остатками. Мощностью от 0 до 20 см. В низах свиты встречены прослои аморфных черных бесструктурных углей и тонкослоистых углистых аргиллитов.

Разрез по правому берегу в целом повторяет разрез левого берега. В трёх местах, примерно равноудаленных друг от друга, скорее всего, имеются разрывные нарушения, преимущественно, горстового характера (взбросов).

Кроме того, в ряде мест наблюдаются осыпи. Указанные признаки, в совокупности, объясняют некоторую повторяемость разрезов в разных местах, где в коренном берегу вскрываются породы груборучейской свиты. В целом, на правом берегу было встречено больше древесин анатомической сохранности, а также более цельные блоки бурых углей (сапромикситов) с хорошо сохранившимися стеблями

плауновидного *Cyclostigma (Jurinodendron) kiltorkense*, порою в изобилии встречающегося на плитках сапромикситов.

#### 4.3 Р. Мурсейяха, полуостров Канин. Таяокуяхинская свита.

В нижней части обнажения (т.н.3521: 68°02'15,5"N; 46°18'41.5"E) выходят песчаники зеленовато-серые плотные, неслоистые; в верхней части - серые тонкослоистые с косослоистыми сериями. Песчаники от косослоистых до неясногоризонтальнослоистых. Между зеленовато-серыми и серыми песчаниками обнажается и вскрыта расчисткой линза плотных ожелезнённых песчаников с многочисленными остатками древесин анатомической сохранности, но очень хрупкими и трудно препарлируемыми. Расчисткой (160x120 см) вскрыто 8 стволов (по крайней мере), а также девятый – в 50 см от расчистки в оползне склона.

Породы в линзе практически не несут следов слоистости, вероятно, в период формирования между стволами происходили движения водных потоков. В разрезе хорошо заметно прилегание слойков песчаников к стволам и облекание этих стволов.

Семь фрагментов древесин ориентированы в целом длинной стороной по азимуту 35°, скорее всего параллельно движению воды в этой части палеобассейна. Очевидно, древесины накопились в небольшом локальном понижении на дне водоема.

При зачистке поверхности голубовато-серых песчаников обнаружались также уходящие в породу стбельки без анатомической сохранности, с углефицированной корочкой и заполненные песчаным материалом. Форма и расположение некоторых фрагментов в породе может свидетельствовать о корневой природе некоторых из древесин.

Т.н. 3523 (68°02'13,3"N; 46°18'6.6"E) расположена на правом берегу р. Мурсейяхи, примерно в 1 км ниже по течению от т.н. 3521. Здесь от уреза воды обнажаются песчаники плитчатые, серовато-коричневые, неясногоризонтальнослоистые, со знаками ряби на некоторых плоскостях напластования. На поверхностях некоторых плиток – обильный растительный детрит, редкие обломки обугленных древесин (фрагменты). В одном месте, в 5 см выше уреза воды в межень, обнаружен фрагмент углефицированного ствола, сильно сплющенного, растресканного. Порода на контакте с углефицированной древесиной гладкая, не несёт

никаких видов рельефа, соответствующего поверхности фрагмента растения при захоронении.

У уреза воды на высоту 80 см обнажаются алевролиты буровато-серые, слюдистые, тонко-среднеплитчатые, горизонтальнослоистые. Местами с обильными растительными остатками и единичными углефицированными ветвями растений шириной до 10 см. В 30 м вверх по реке разрез наращивается пачкой комковатых туфоалевролитов, рыжевато-бурых, местами неясногоризонтальнослоистых, среднеоскольчатых, ожелезненных, местами с четко выраженным крапчатым рисунком на свежих сколах.

## 5 ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Большинство определений было проведено по изображениям, полученным на электронном микроскопе. Видовые определения были даны после изготовления шлифов трёх сечений. Полное палеоботаническое описание было проведено для образцов 89-1, 88-13, 88-33. Сохранность древесин, собранных на п-ве Канин позволяет определить их только до рода. Также автором был просмотрен типовой материал рода *Callixylon* из коллекций ЦНИГР-музея и БИН РАН.

Номер в коллекции ПМ СПбГУ	Определение или краткое описание
88-12, 88-14, 88-15, 88-17, 88-18, 88-19, 88-21, 88-31, 88-32, 88-34, 88-35, 88-36, 88-37, 88-38, 88-39, 89-2, 89-3, 89-6	<i>Callixylon sp.</i>
88-27	<i>Callixylon sp. 1</i>
96-1, 96-86	<i>Callixylon sp. 2</i>
89-1	<i>Callixylon trifilievii</i>
88-33	<i>Callixylon newberryi</i>
88-13, 88-20	<i>Rhacophyton sp.</i>
88-16, 96-1	Древесина праголосоменного типа

Табл.1. Изученные образцы древесин.

Отдел Archaeopteridophyta Snigirevskaya, 2000

Класс Archaeopteridopsida Snigirevskaya, 1978

Порядок Archaeopteridales W. Zimmermann, 1930

Семейство Archaeopteridaceae Schmalhausen, 1894

Род *Callixylon* Zalessky, 1911

Диагноз рода (по Орлова, Юрина, 2011, с. 103). Крупные и средние стволы и корни древовидных растений с моноподиальным ветвлением ствола. Проводящая система в стволах представлена эвстелой, в корнях – эктофлойной протостелой. В конечных ветках сердцевина также отсутствует. Мезархные первичные проводящие пучки расположены вокруг сердцевины, представленной различными по размеру и неправильными по форме паренхимными клетками. Вторичная ксилема пикноксилического типа. Трахеиды вторичной ксилемы не превышают в диаметре 60 мкм, в среднем 30–40 мкм. На радиальных стенках трахеид наблюдается когортонидная поровость. Поры округло-шестиугольные, обычно с узкими и косыми апертурами, располагаются в 1–5 рядов. На тангентальных стенках трахеид поры редки. Сердцевинные лучи обильные, различной высоты (1–97 клеток), одно- и многорядные, простые и сложные – с лучевыми трахеидами. Поры в полях перекреста небольшие, сближенные, округлые по форме, от 2 до 12 пор в одном поле, в среднем – 4–6.

Вид *Callixylon trifilievii* Zalessky, 1911

Табл. I, фиг. 1-6, табл. II, фиг. 1-5, табл. III, фиг. 1-6

1909. *Dadoxylon trifilievi*: Zalessky, с.1176, фиг.1-5.

1911. *Callixylon trifilievii*: Zalessky

1984. *Callixylon trifilievii*: Снигиревская, с. 40, табл. II, фиг. 1 а-в, с.41, табл. III

2001. *Callixylon trifilievii*: Snigirevskaya, Snigirevsky, p. 105, pl. I, fig. 1-3a

2010. *Callixylon trifilievii*: Орлова и др., с. 345, фиг.3

Типовой вид – *C. trifilievii* Zalessky (1909) 1911; раздольненская свита («серый девон») - верхний девон, фаменский ярус Донецкого бассейна, Украина.

Материал: Обр. ПМ СПбГУ-89-1 представлен углефицированным фрагментом ствола или ветви длиной около 7 см.

Описание: сохранилась только вторичная древесина. Образец рассечен многочисленными трещинами, образовавшимися, возможно, в процессе изготовления среза. На образце отсутствуют какие-либо признаки колец прироста. Возможно, что из-

за небольшого размера фрагмента древесины не просматривается концентрическое расположение рядов клеток относительно сердцевины, характерное для поперечных срезов современных и ископаемых древесин.

На поперечном сечении ясно видны клетки лучей и трахеид (Табл. I, фиг. 1). По форме трахеиды слегка округлые, многоугольные, местами вытянутые. На ненарушенном участке прослеживается их упорядоченное расположение. Размеры клеток трахеид от 10 до 400  $\mu\text{m}$ . Образец достаточно сильно деформирован. Интересно, что при деформации места соединения (посредством пор) соседние трахеиды не деформируются, сохраняя взаимное расположение, в то время как «свободные» от соединения стенки деформированы сильно (Табл. I, фиг. 2). Также наблюдается участок скопления искаженных, неоднородных в размерах, клеток лучей и трахеид (Табл. I, фиг. 3). Степень их деформированности увеличивается от периферии к центру участка. На увеличенном изображении того же фрагмента видно, что клетки лишены отчетливой ориентировки (Табл. I, фиг. 4). Это может быть результатом сжатия в процессе фоссилизации, либо местом образования побега. Клетки трахеид - округлой формы, расположены плотно, врезаясь и местами прорывая лучевые клетки (Табл. I, фиг. 5). На образце ясно просматриваются границы (стенки) лучевых клеток (Табл. I, фиг. 6).

Продольное (радиальное) сечение. На радиальных стенках трахеид хорошо заметны многочисленные поры, расположенные группами от 5 до 20 штук. Именно такой тип расположения пор именуется «когортонидным». Когортонидная поровость двурядная, иногда трехрядная, реже однорядная (Табл. II, фиг. 1). Диаметр трахеид вторичной ксилемы варьирует от 15 до 40  $\mu\text{m}$ . Расстояние между соседними группами изменяется в пределах 10-50  $\mu\text{m}$  (в среднем 19-20  $\mu\text{m}$ ). Но также обнаружены скопления численностью до 40 пор, что не типично для данного вида, но подобные участки немногочисленны и, возможно, это внутривидовые изменения, связанные со стадией развития растения (Табл. II, фиг. 2; Табл. III, фиг. 3). Высота сердцевинных лучей варьирует от 1 до 9 клеток в высоту (Табл. III, фиг. 1). Клетки лучей прямоугольные, занимают в длину 1,5-2 ширины одной трахеиды. Лучевые трахеиды отсутствуют (Табл. II, фиг. 3). Поры округло-шестиугольные, их диаметр 7-12  $\mu\text{m}$  с эллипсообразными косыми щелями, перекрещивающимися в паре. Средние размеры апертур пор — 7×2  $\mu\text{m}$ . (Табл. II, фиг. 4). Наблюдается многопорово-очередный и многопорово-супротивный тип поровости полей перекреста (Табл. III, фиг. 2). В одном

поле перекреста встречается от 3 до 6 купрессоидных пор с щелевидными апертурами (Табл. II, фиг. 5). Диаметр пор полей перекреста разнится от 7 до 10  $\mu\text{m}$ . Размеры апертур пор полей перекреста совпадают с размерами апертур пор трахеид –  $7 \times 2 \mu\text{m}$ . В местах с сохранившимися лучевыми клетками, на их поверхности заметен рельеф, повторяющий строение пор на полях перекреста (Табл. II, фиг. 6).

На тангентальном сечении видны невысокие лучи от 1 до 6 клеток высотой (Табл. III, фиг. 5, 6). Клетки лучей прямоугольно-округлой формы, поры на тангентальных стенках отсутствуют. Трахеиды сильно сужаются к окончанию, по их краям заметно наличие радиальных пор, в местах соединения друг с другом (Табл. III, фиг. 4).

Сравнение: для сравнения тиманских материалов с типовым видом *C. trifilievii* были просмотрены шлифы образца из коллекции М. Д. Залесского (Обр. ЦНИГР-1415-45 (а)) из типовой коллекции. Он представлен окремненным темноокрашенным фрагментом ствола древесины.

На поперечном срезе строение фрагмента пикноксилитическое – имеет место мощное развитие вторичной ксилемы при незначительном объеме паренхимных тканей, в том числе сердцевины. Сердцевина состоит из паренхимных полиэдрических клеток с тонкими стенками, размер которых увеличивается и становится более изометричным при движении от периферии к центру. Их размеры от 100 до 250  $\mu\text{m}$ . Рядом с границами первичной древесины клетки более вытянутые и имеют лучистое расположение (Табл. IV, фиг. 1). В поперечном срезе пучки первичной ксилемы мезархны. Они находятся в прямом контакте с вторичной древесиной, местами они рассечены трещинами (Табл. IV, фиг. 2).

Наблюдаются широкие зоны прироста по 10-15 слоев клеток. Кольца прироста выражены не отчетливо, они представлены более толстостенными клетками трахеид. По общему (внешнему) диаметру размер толстостенных трахеид не отличается от обычных и составляет также от 100 до 250  $\mu\text{m}$  (Табл. IV, фиг. 3, 5). Но утверждать в данном случае о наличии ранней и поздней древесины нельзя, так как подобные изменения в деятельности камбия наблюдаются на ограниченных участках, а не по всей окружности ствола, возможно, ввиду фрагментарности материала.

Трахеиды вторичной ксилемы ствола различаются по форме поперечного сечения: округлые, квадратные, многоугольные с большим диаметром на радиальном срезе, многоугольные, а также варьируют по величине диаметра как радиального, так и тангентального срезов от 10 до 50  $\mu\text{m}$ . У части трахеид внутреннее пространство заполнено темноватым веществом (Табл.IV, фиг.3,4,5).

Радиальная поровость трахеид типичного когортного типа (Табл.IV, фиг.7). В каждой группе от 10 до 21 пор, расположенных в 2-3 ряда в зависимости от ширины трахеиды. В пределах группы поры располагаются сомкнуто-очередно, сближенно-очередно, сомкнуто-супротивно. Форма у окаймленных пор округлая, иногда эллиптическая, чаще с косыми щелями, перекрещивающимися в паре пор, иногда наблюдаются горизонтальные щели. Поля перекреста многопорово-очередного типа, поры купрессоидные (Табл.IV, фиг.2).

На тангентальном срезе древесины ствола видны лучи от 1 до 7 клеток высотой. Пory на тангентальных стенках не встречаются (Табл.IV, фиг.6).

Признаками, выбранными для сравнения с другими видами рода, исходя из степени сохранности, являются высота и частота лучей, присутствие/отсутствие трахеид в сердцевинных лучах, наличие окаймленных пор на радиальных стенках трахеид, количество пор в группе, форма поровых отверстий, характер пор на полях перекреста.

Изученный образец – фрагмент вторичной древесины, по многочисленным признакам, без сомнения может быть отнесен к роду *Callixylon*. Сравнения были сделаны с учетом валидных видов, выявленных по результатам ревизии, проведенной О.А. Орловой и А.Л. Юриной (2011). Учитывая критерии, определенные в ходе вышеупомянутого исследования, можно также уверенно отнести рассматриваемый образец к группе *trifilievii*, выделяемой по наличию узких (в основном однорядных, реже двурядных) сердцевинных лучей и отсутствию лучевых трахеид. По причине отсутствия сохранившейся первичной ксилемы невозможно рассматривать вопрос принадлежности наших материалов к видам *C. brownii* и *C. whiteanum*, идентичными по признакам вторичной ксилемы с *C. trifilievii*.

Древесину (обр. 89-1) нельзя отнести к *C. arnoldii* Beck, 1962, для которого характерны такие яркие признаки, как исключительно двурядные сердцевинные лучи и

круглые апертуры крупных пор трахеид. Он отличается от *C. newberryi* (Dawson) Elkins and Weiland, 1914 и *C. kazakhstanicum* отсутствием широких сердцевинных лучей. От вида *C. newberryi* описанная древесина отличается более низкими и узкими сердцевинными лучами. От видов *C. erianum*, *C. zaleskyi* и *C. petryi* наш материал отличается отсутствием лучевых трахеид в сердцевинных лучах.

Замечания: нетипично многочисленные группы пор можно воспринимать как изменчивую и неустойчивую особенность (Орлова, Юрина, 2011). Так, вариации в количестве пор на радиальных стенках трахеид наблюдаются в связи с образованием колец прироста у современных хвойных. При этом происходит дифференциация ранних трахеид, несущих обильные поры и в основном приспособленных к проведению воды, и поздних трахеид, почти лишенных пор и выполняющих главным образом механические функции. Это объясняется тем, что у хвойных объем древесины значительно превышает объем коры, и если у кордаитовых механическая функция ствола все еще в некоторой мере выполнялась корой, то у хвойных эта функция уже исключительно падает на долю древесины. Эти различия не у всех современных и ископаемых хвойных выражены с одинаковой отчетливостью, но, в общем, они всегда имеют место у древесин с кольцами прироста (Яценко-Хмелевский, 1954).

Однако присутствие на материале из типового местонахождения ясно различимого чередования полос широких зон крупных трахеид и узких зон маленьких не дает достаточно оснований для того, чтобы назвать данную структуру настоящими кольцами прироста или «годовыми кольцами» (Табл. IV, фиг. 3, 5). J. Creber and W.G. Chaloner (1984) отмечали, что во многих случаях эти «полосы» из узких трахеид не замыкаются в полную окружность ствола и являются нерегулярными. Важно отметить, что в таких случаях нельзя употреблять словосочетание «годовые кольца», максимально корректным будет наименование «кольца прироста».

Геологическое и географическое распространение: Верхний девон, франкий и фаменский яруса: Украина – Донбасс (бассейн р. Мокрая Волноваха); Россия – Ленинградская область (правый берег р. Сясь у дер. Яхново), Вологодская область (Андома гора), Средний и Сев. Тиман, Хакасия; США; Бельгия.

### *Callixylon sp. 1*

(Табл.V, фиг.1-5; Табл.VI, фиг.1-6)

Материал: Образец 88-27. Отобран в обнажении #3, левый берег р. Волонги (покаямская свита, верхний девон, фаменский ярус). Фрагмент древесины размерами 14×3 мм, частично пиритизирован и углефицирован (Табл.V, фиг.1).

На поперечном срезе сохранен фрагмент сердцевины и несколько мезархных пучков первичной ксилемы, постепенно дифференцирующихся во вторичную ксилему (Табл.VI, фиг.1). Диаметр паренхимных клеток сердцевины изменяется от 50 до 100 мкм. По мере мезархной дифференциации вторичной ксилемы из пучков размер клеток увеличивается от 20 до 40 мкм (Табл.VI, фиг.4). Клетки трахеид округлые, клеточная стенка либо отсутствует, либо находится в разрушенном состоянии (Табл.V, фиг.3; Табл.VI, фиг.6). Толщина клеточной стенки составляет около 2-2,5 мкм. Кольца прироста отсутствуют. Лучи однорядные. Между ними расположено от 4 до 12 рядов клеток (Табл.V, фиг.2).

В радиальном сечении анатомическое строение сердцевины отсутствует, её место занимают образования кристаллов кварца (Табл. V, фиг. 4). На радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы заметна когортонидная поровость. В группах от 4 до 12 пор, расположенных в 2-3 ряда. Диаметр трахеид вторичной ксилемы составляет 25-50 мкм (Табл. VI, фиг. 5). Для сохранившихся трахеид метаксилемы характерны лестничные утолщения. Можно наблюдать постепенную смену ранней древесины - поздней, выраженную в переходе от плоских лестничных пор к округлым окаймленным. Диаметр трахеид переходного типа 15-30 мкм. Протоксилема отсутствует (Табл. VI, фиг. 1, табл. V, фиг. 3, 4, 5). Отсутствие тангентального среза не позволяет определить данный образец до вида, и я определяю его как *Callixylon sp.*

### *Callixylon sp. 2*

(Табл.XI, фиг.1-6)

Материал: Образцы ПМ-СПбГУ-96-1 и ПМ-СПбГУ-96-86, отобраны в тн. 3521 и тн 3523 соответственно, правый берег р. Мурсейяхи, таяокуяхинская свита.

Описание: Для образца 96-1 свойственна очень слабая сохранность пор при общей ясноразличимой структуре отдельных трахеид и лучей, тем не менее, местами встречаются щелевидные косые апертуры пор, расположенные группами по 6-10 штук на радиальных стенках трахеид (Табл. XI, фиг. 1). Диаметр трахеид составляет 10-30  $\mu\text{m}$ . В образце 96-86 когортонидная поровость выражена более ярко. На продольном срезе заметны однорядные группы пор. Вероятно, данный срез является косым и основная часть пор скрыта. Местами на стенках встречаются поперечные линии, возможно, являющиеся вторичными утолщениями клеточной оболочки трахеид (Табл. XI, фиг. 3). Наличие типичных для *Callixylon sp.* перекрещенных апертур пор стало определяющим признаком для отнесения образцов к данному роду (Табл. XI, фиг. 5). Местами, лучевые клетки заполнены глобулярными образованиями, являющимися, предположительно, результатом пиритизации (Табл. XI, фиг. 2, 4).

*Callixylon newberryii* (Dawson) Elkins and Weiland, 1914

(Табл. VII, фиг. 1-6; табл. VIII, фиг. 1-6)

1871 *Dadoxylon newberryii* Dawson plate I, fig. 7-9

1914 *Callixylon newberryii* Elkins and Weiland plate I-II

1931 *Callixylon newberryi* Arnold, plate I-VII

1940 *Callixylon newberryii* Hoskins and Blicke, pp. 476-480

1972 *Callixylon newberryii* Matten, plate 1

Диагноз рода (По Arnold, 1931): древовидная форма, стволы прямые, вероятно достигавшие 40 футов (12, 192 м) или более в высоту, ветви маленькие и прямые. Наружная поверхность орнаментирована поперечными и продольными грядами различной длины и на разном расстоянии друг от друга. Вторичная древесина голосеменного типа, состоящая из лучей и трахеид. Трахеиды варьируют по размеру от 25 до 75  $\mu\text{m}$  в диаметре. Пространство между стенками трахеид около 10-15  $\mu\text{m}$  в диаметре. Окаймленные поры на радиальных стенках собраны в группы переменных размеров, обычно в количестве от 6 до 15 штук. Тангентальные поры меньше радиальных, не сгруппированы, присутствуют не во всех трахеидах. Лучи изменяются по высоте и ширине, иногда двурядные, но чаще трёх- и многорядные. Лучевые клетки

чистые или полностью либо частично заполнены чёрным или пенистым веществом, суженные на концах. Лучевые трахеиды рассеянные, часто изолированные. Присутствуют кольца прироста, но развиты несильно, прерываются и расположены неравномерно. Первичная ксилема мезархна, находится в контакте с вторичной ксилемой или отделена от неё узкой зоной. Сердцевина основного ствола диаметром от 1 до 3 см, уменьшается в боковых ветвях. Её клетки тонкостенные, радиально вытянутые, примыкающие к первичной древесине. Трахеиды сердцевины изолированы и разбросаны.

Материал: Образец 88-33 Отобран в обнажении #4, покаямская свита, левый берег р. Волонги. Представлен углефицированным фрагментом древесины, отобранной, вероятно, из прикорневой части растения.

Описание: на поперечном сечении заметно сравнительно частое чередование лучей и рядов трахеид, кольца прироста отсутствуют (Табл. VIII, фиг. 1), а также небольшие фрагменты лучевых трахеид. Между однорядными лучами расположено от 2 до 10 рядов клеток, в среднем 2-5. Диаметр клеток трахеид составляет 10-30  $\mu\text{m}$  (Табл. VIII, фиг. 2).

Несколько шлифов были получены в косом сечении, но тем не менее на них отчетливо видны однорядные лучи высотой в 3-9 клетки (Табл. VIII, фиг. 3). По краю лучевых клеток заметна волнистая кайма, которая, вероятно, является остатком клеточной структуры, существовавшей до минерализации (Табл. VIII, фиг. 3, 4). Здесь также заметен характер соединения отдельных трахеид через радиальные поры (Табл. VIII, фиг. 5, 6).

Радиальное сечение. Округлые окаймленные поры расположены когортно в 2-3 ряда, по 5-12 пор в группе (Табл. VII, фиг. 1, 2). Расстояние между соседними группами меняется от 25 до 50  $\mu\text{m}$ . Диаметр трахеид варьирует от 30 до 50  $\mu\text{m}$ . Местами встречаются лучевые трахеиды, иногда по 2-4 ряда. Их стенки толще, чем у других клеток (Табл. VII, фиг. 3).

Тангентальное сечение. Обнаружены поры на тангентальных стенках трахеид (Табл. VII, фиг. 4). Тангентальные поры маленькие и имеют диаметр 2-3  $\mu\text{m}$ . Они округлые, располагаются на расстоянии 40-50  $\mu\text{m}$  друг от друга и не сгруппированы. В пределах одного образца заметна сильная изменчивость в размерах групп лучевых

клеток, хаотичное расположение многочисленных однорядных и многорядных лучей (Табл. VII, фиг. 5). Характерно, что внутренняя полость особо крупных, многорядных лучей заполнена сплошным веществом. На месте некоторых лучей, разрушившихся в процессе фоссилизации, осталось полое пространство (Табл. VII, фиг. 6).

Сравнение: Принимая во внимание такие признаки, как присутствие по крайней мере двурядных (достаточно широких) сердцевинных лучей и наличие лучевых трахеид, образец следует отнести к виду *C. newberryi* (Орлова, Юрина, 2011). Отсутствие колец прироста по мнению Elkins and Weiland (1914) является основной отличительной особенностью *C. newberryi* от *C. oweni*, в котором известно шесть колец прироста до 15 мм в ширину. Позже Arnold (1931) говорит об идентичности этих двух видов, утверждая, что такие признаки как наличие или отсутствие колец прироста, содержимое лучевых клеток и количество пор в группах не являются диагностическими.

Замечания: для древесин *Callixylon sp.* (Обр. 88-15, 88-32, 88-33, 88-34, 88-35, 88-36, 88-37, 88-38) характерна пиритизация, с обрастанием клеток кристаллами FeS<sub>2</sub> или пятнышками того же состава (Табл. VIII, фиг. 1, 2). На образце 88-36 также обнаружены лучевые трахеиды (Табл. VIII, фиг. 3, 4). В этом же образце можно наблюдать различные варианты сохранности пор (Табл. VIII, фиг. 5, 6). В процессе углефикации поры могут заметно изменяться в форме и размерах (Gerards et al., 2007). Следовательно, характер строения отдельных пор не может являться определяющим признаком, а только в совокупности с другими, более приоритетными, может играть некоторую роль.

Геологическое и географическое распространение: D3fr Германии, D3fm Канады, Казахстана, России (Хакасия).

*Rhacophyton sp.*

(Табл. X, фиг. 1-6)

Систематическое положение по А.Л. Тахтаджяну (1986).

Отдел Polypodiophyta

Класс Protopteridiopsida (Aneurophytopsida)

Порядок Rhacophytales

Семейство Rhacophytaceae

Род *Rhacophyton*

*R. ceratangium* Andrews & Phillips, 1968. Plates I-XI

*R. ceratangium* Cornet, Phillips & Andrews, 1976. Plates I-VII

*R. ceratangium* Dittrich, Matten & Phillips, 1983. Plates I-V

Диагноз семейства Rhacophytaceae (из: Мейен, 1987)

«Главная ось диаметром до 2 см и длиной более 1,5 м. Её стела, возможно, была звёздчатой в сечении. По неправильной спирали сидели парные ветви, сопровождаемые парой афлебиев и воздушными корнями. Каждая ветвь в нижней части делилась перисто в одной плоскости. Конечные ответвления в разной степени уплощенные и приближающиеся к сильно расчлененным перышкам. В рахисах по крайней мере двух порядков первичная древесина клепсидроидная, с крупными периферическими петлями. От узких концов первичного пучка отходят дочерние пучки, сначала С-образные, но вскоре делящиеся надвое. С широких сторон первичного пучка откладывается вторичная древесина (трахеиды с лестничными окаймленными порами) с узкими лучами. В более толстых рахисах вторичная древесина окружает первичную со всех сторон. Фертильные перья сопровождают стерильные и делятся дихотомически. Спорангии сидят на ветвящихся спорангиефорах, веретеновидные, с сильно оттянутыми верхушками».

Материал: Образец ПМ СПбГУ-88-13 и ПМ СПбГУ-88-20, р. Волонга покаямская свита.

Описание. В изученных образцах сохранены только фрагменты вторичной древесины. На продольном сечении стенки трахеид обладают лестнично окаймленной поровостью, поры часто занимают полный диаметр клеточной полости (Табл. X, фиг. 1, 5, 6). Ширина трахеид 50-70  $\mu\text{m}$ . Поры уплощенные, клеточные стенки разрушены (Табл. X, фиг. 2, 4). Трахеиды, предположительно, достаточно длинные, клиновидно

сужаются к своему окончанию. Между трахеидами расположены, соединяющие их, непрерывные ряды сдвоенных пор (Табл. X, фиг. 3).

Сравнение. На данный момент информация об анатомическом строении первичной и вторичной ксилемы вида *Rhacophyton ceratangium* известно по материалам из Западной Вирджинии (США) (Andrews & Phillips, 1968; Cornet et al., 1976; Dittrich et al., 1983). На данном этапе работы были получены только изображения продольного сечения. Лестничная структура вторичной ксилемы, вытянутые уплощенные поры на радиальных стенках трахеид, сдвоенные поры в межклеточном пространстве сходны с описанными в ранних работах. Однако в *R. ceratangium* (Dittrich et al., 1983), трахеиды обладают меньшей шириной, около 10-30  $\mu\text{m}$ .

Замечания. Исследования пиритизированных растительных остатков под сканирующим электронным микроскопом показывают необходимость проведения тщательной интерпретации изображений, так как в зависимости от степени сохранности и плоскостей объектов в кадре могут получаться абсолютно разные изображения одного и того же объекта (Grierson, 1976; Beck et al., 1982). На изученных образцах *Rhacophyton sp.* можно наблюдать подобные различия в сохранности, когда остались либо слепки пустотных пространств, заполненные веществом (Табл. X, фиг. 1, 2, 3, 4), либо клеточные стенки с полыми порами (Табл. X, фиг. 5, 6).

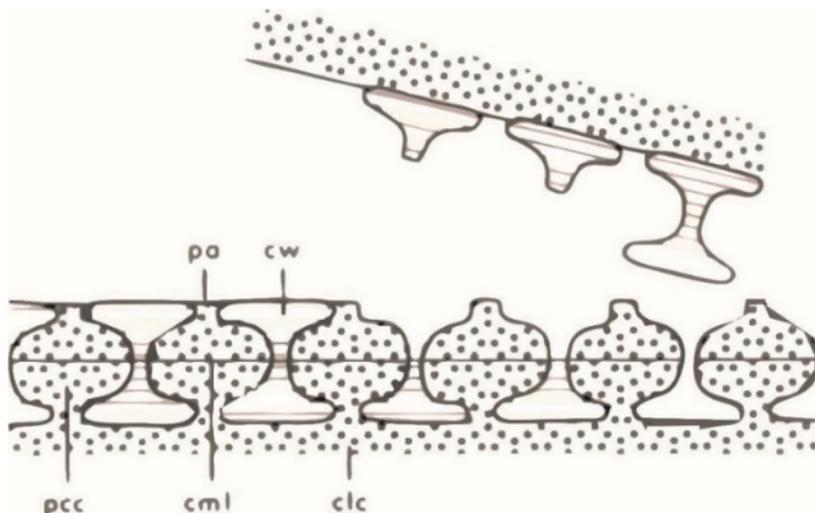


Рис.7. Вероятные плоскости разрушения стенок окаменевших трахеид с окаймленными порами. cw = клеточная стенка, pa = апертура поры, pcc = слепок камеры клетки, cml = сложная срединная пластинка, clc = слепок клеточной полости (Dittrich et al., 1983).

Геологическое и географическое распространение: Dзfm России, Бельгии и США

### Свидетельства постмортальных вторичных изменений растительного материала

В изученных образцах *Callixylon sp.* обнаружены скопления фрамбоидального пирита. Фрамбоиды представлены сферическими агрегатами размером от 5 до 15 мкм (Табл. IV, фиг. 1). Они сложены плотно упакованными микрокристаллами пирита размером 0,5-2,5 мкм. Форма микрокристаллов в основном кубическая и октаэдрическая. Фрамбоиды встречаются как группами, так и одиночно, рассеянно, располагаясь во внутреннем пространстве трахеид, на поверхности лучевых клеток, группами и одиночно (табл. V, фиг. 1, 2).

Фрамбоидный пирит часто встречается в осадочных породах различного возраста, образовавшихся в восстановительных условиях, и является индикатором приповерхностного низкотемпературного сульфидообразования в анаэробной обстановке. В природе очень часто пирит (в том числе и фрамбоидный) образуется в местах разложения органики вследствие бактериальной сульфатредукции. Фрамбоиды пирита образуются на стадии диагенеза или ранее, во время осадконакопления (Астафьева и др., 2005).

Также в образцах *Callixylon sp.* (Обр. ПМ-СПбГУ-96-1 и ПМ-СПбГУ-96-86) встречены глобулярные образования в лучевых клетках, представляющие собой модификацию кристаллов пирита диаметром 1-7 мкм (Табл. XI, фиг. 2, 4).

### Мицелиальные образования в древесинах

Ископаемые грибы и следы их жизнедеятельности были впервые обнаружены в тканях девонских растений из окаменевшего болота в окрестностях Райни, Шотландия (Kidston, Lang, 1921). С тех пор накопился обширный палеомикологический материал, в том числе и по палеозойским древесинам (Stubblefield et al., 1985; Stubblefield and Taylor, 1986; Taylor and Taylor, 1997; Krings et al., 2011).

Необходимо отметить, что на данном этапе изучения были обнаружены только вегетативные структуры грибов (мицелий или хламидоспоры), недостаточные для точных определений. Таксономическую принадлежность микофоссилий можно определить только по половым структурам грибов, как правило, небольших и эфемерных по сравнению с вегетативными структурами (Каратыгин, Снигиревская, 2004).

В образце древесины *Callixylon sp.* (Обр. 88-33) встречаются нитевидные образования, проникающие в трахеиды и заполняющие межклеточное пространство (Табл. XIII, фиг. 1). Из-за фрагментарности материала, истинные масштабы грибного заражения не могут быть определены. Гифы грибов обильны как в трахеидах, так и в лучевых клетках. Часто они ориентированы параллельно длинной оси инфицированной клетки. Гифы колеблются от 1-5 мкм ( $\mu\text{m}$ ) в диаметре. Часто встречаются разветвленные гифы, иногда переплетающиеся внутри инфицированных клеток.

Некоторые клеточные стенки полностью разрушены или эродированы (Табл. XIII, фиг. 2). При сильном увеличении заметно, что нити плотно прилегают к плоскости стенки и, местами эродированы в той же степени, что и древесина (Табл. XIII, фиг. 3). Такое тесное расположение дает повод предполагать, что мицелий мог развиваться ещё в живой древесине или образоваться непосредственно после гибели растения. Однако, следует принять во внимание существование карботрофных грибов, развивающихся на субстратах из смеси минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины (Бурова, 1986), а также способных к адаптации на угольных отвалах (Wendy et al., 2010). Исходя из этого, нельзя точно установить возраст образования грибов до установления их таксономической принадлежности.

На образцах были обнаружены ультрамикроскопические элементы, образующие структуры, сходные с бактериальными цепочками (Табл. XIII, фиг. 4).

Местами, встречаются гифы с четко различимыми хламидоспорами (Табл. XIII, фиг. 5) а также с образованиями, схожими с перегородками, или пряжками (Табл. XIII, фиг. 6), свойственными для группы Basidiomycota. Подобные перегородки известны из мицелия в древесине археоптерисового растения *Callixylon* (Stubblefield et al., 1985).

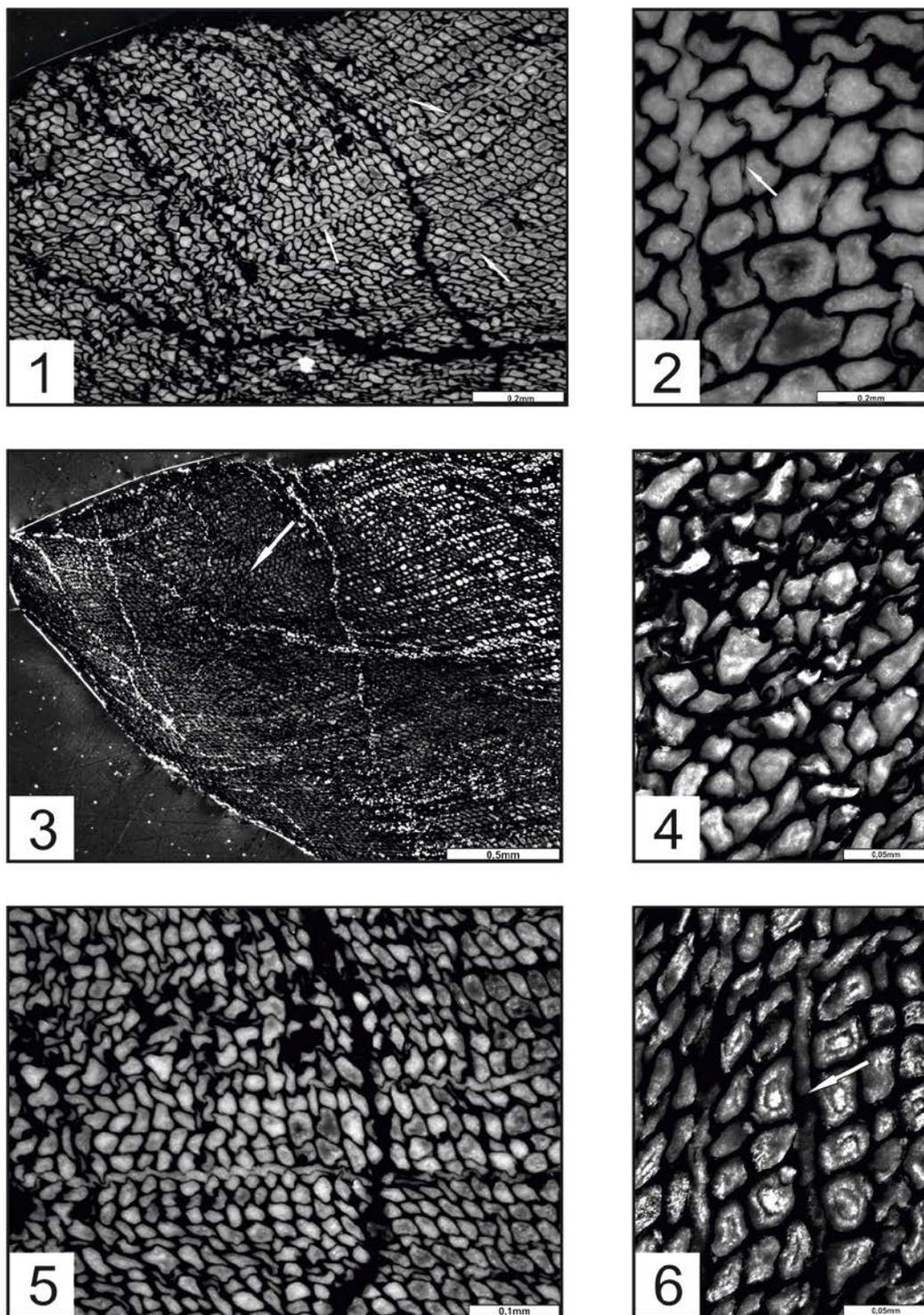
Обнаруженные в нашем материале с Северного Тимана признаки гниения древесины, свойственны деятельности современных базидомицетов – возбудителей гнили (Stubblefield, Taylor, 1986). Учитывая положение древесин в разрезе и их морфологию, нельзя исключать микоризную природу грибов.

В древесинах с р. Мурсейяха также присутствуют разветвленные гифы, но в данном случае они развиты исключительно по поверхности клеток (Табл. XI, фиг. 6).

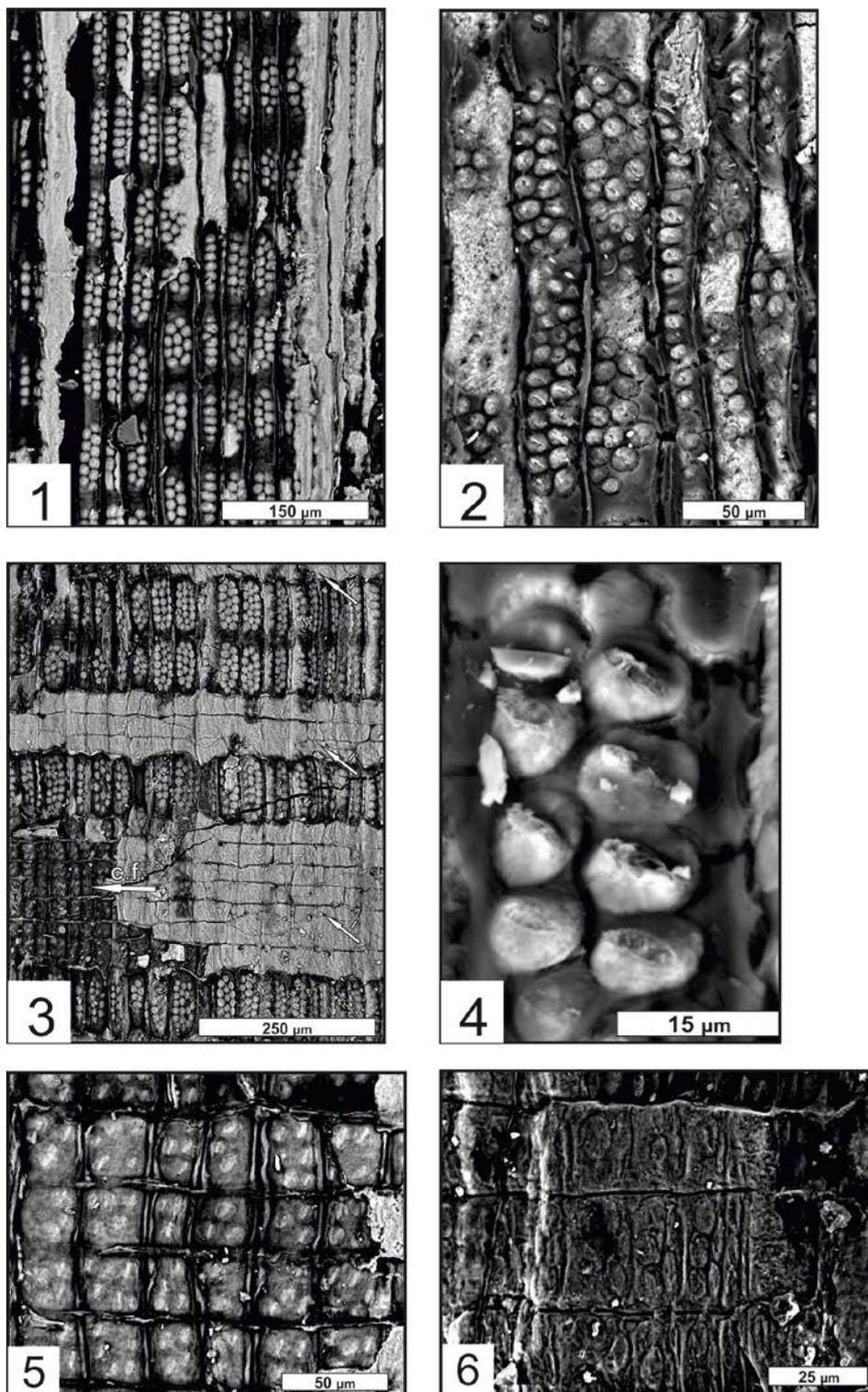
В образце 89-1 (*Callixylon trifilievii*, правый берег р. Сула) на поперечном сечении обнаруживаются также сферические образования (Табл. XII, фиг. 3), сходные с остатками ископаемых грибов, изученных из кремневых тканей аксиальных органов некоторых образцов из раннедевонских чертов Райни (Шотландия). Подобные образования больше всего сходны с представителями рода *Glomites*, являющимися симбионтами везикулярно-арбускулярной микоризы (Табл. XII, фиг. 5) (Каратыгин и др., 2006).

Также на образцах были обнаружены разрушающиеся участки трахеид (Табл. XII, фиг. 4). Трахеиды вторичной ксилемы, разлагаясь в разной степени, образуют эрозионные желоба и полости. Подобный процесс может быть связан с явлением экстенсивного лизиса стенок трахеид вследствие грибного заражения (Табл. XIII, фиг. 2, табл. XII, фиг. 6) (Stubblefield et al., 1985).

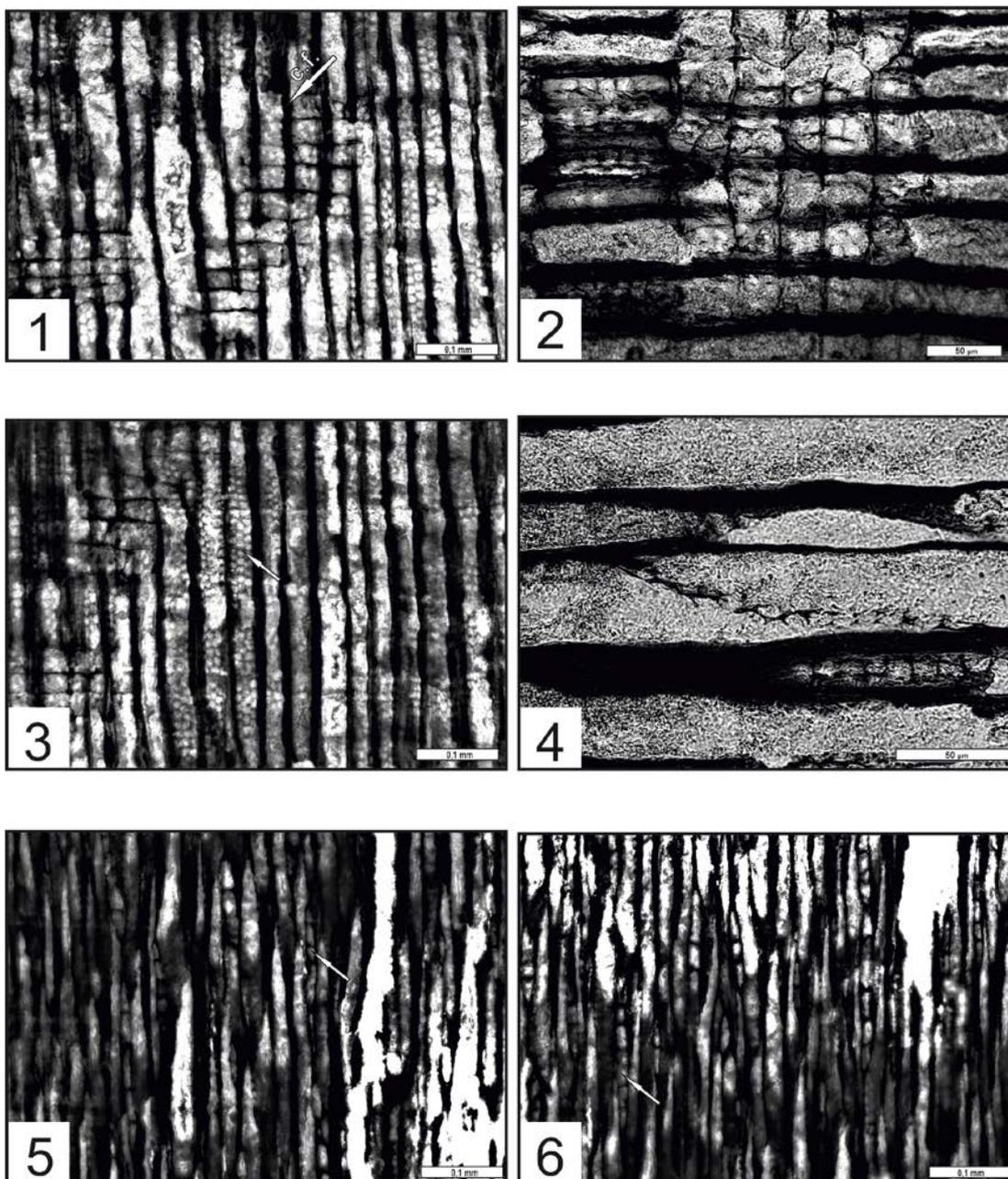
Арбускулярная микориза (АМ) - наиболее широко распространенный тип микориз в растительном мире. Микобионт присутствует в межклетниках растения-хозяина, образуя внутри клеток арбускулы и везикулы. АМ преобладают в ценозах с преимущественно травянистой формой растений (луга, степи, саванны, полупустыни). Но в тропических лесах, для которых характерно отсутствие сезонности и низкое содержание органических веществ в почвах, АМ образуют также деревья и кустарники (Воронина, 2006).



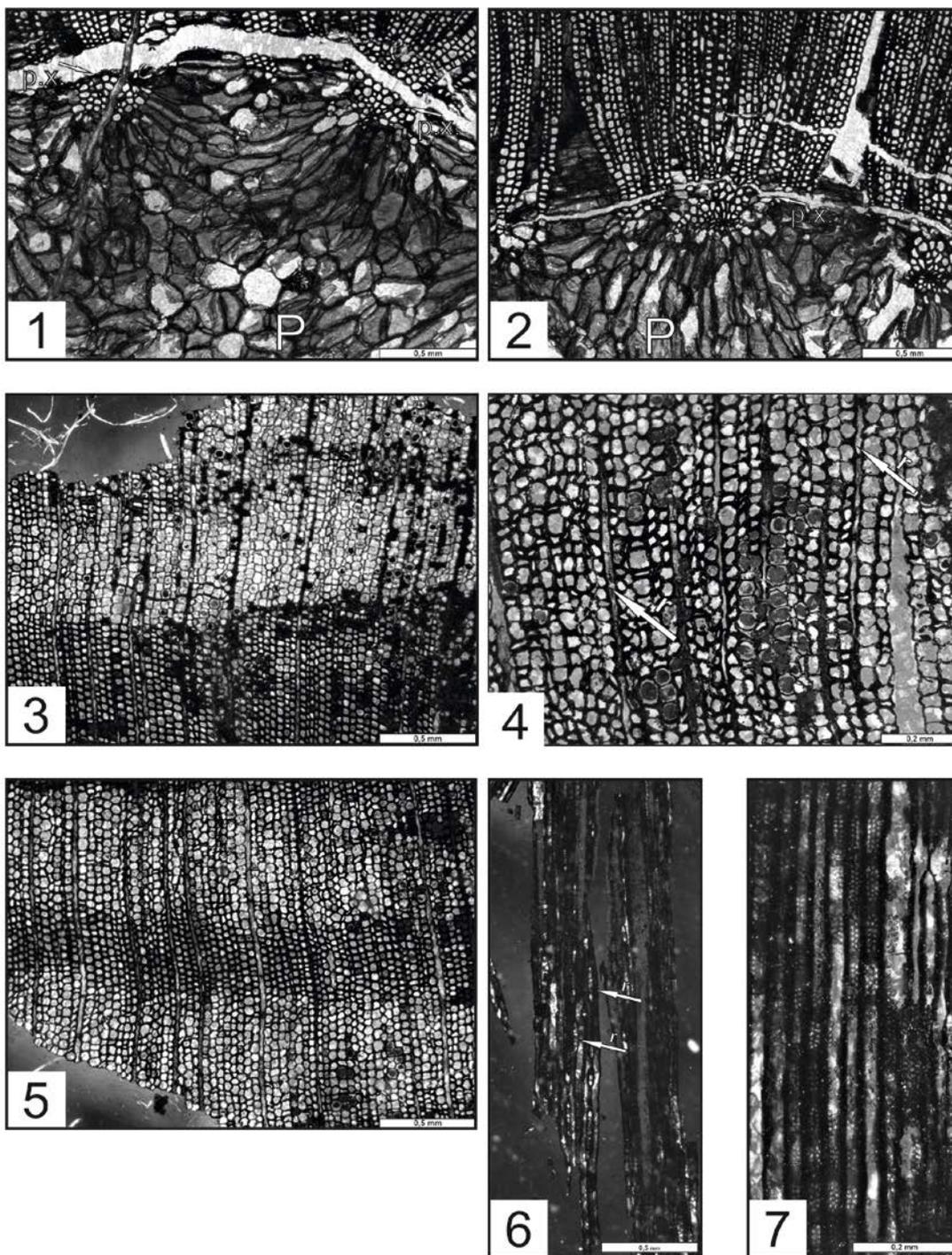
*Callixylon trifilievii* Zalessky, поперечное сечение. Обр.89-1. Фиг. 1. Чередование рядов клеток трахеид и лучей. Стрелки указывают на лучевые клетки. Фиг. 2. Деформированные клетки трахеид. Стрелкой показаны поры. Фиг. 3. Общий вид. Стрелка указывает на скопление деформированных клеток. Фиг. 4. Предполагаемая зона смятия. Фиг. 5. Характерные однорядные срединные лучи, прорываемые трещиной. Фиг. 6. Однорядный луч, в окружении ориентированных клеток трахеид, стрелка указывает на окончание одного луча и начало другого. (Изображения получены на Keuepce VHX 1000, PЦ. «Рентгенодифракционные методы исследования»).



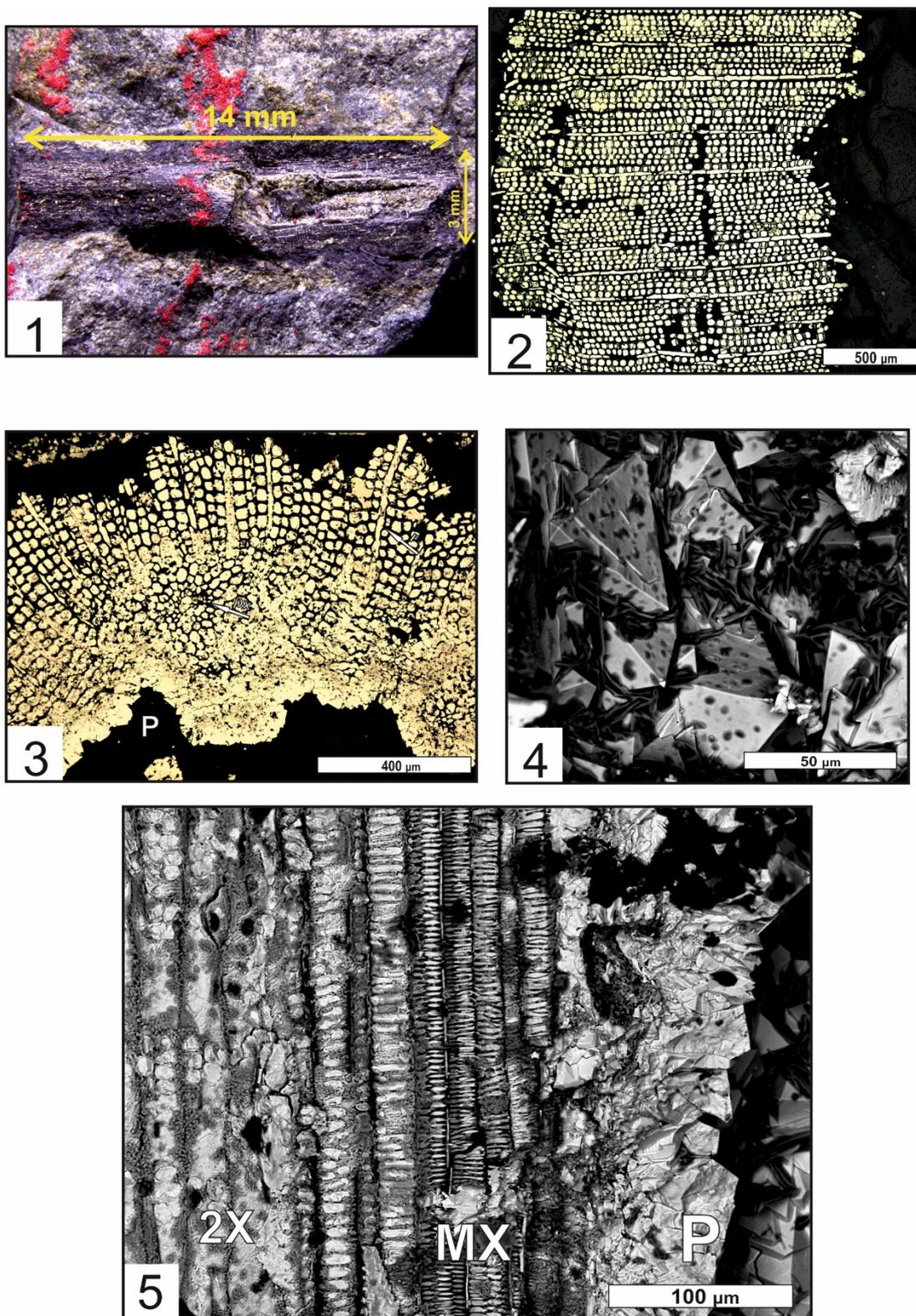
*Callixylon trifilievii* Zalessky, радиальное сечение. Фиг.1. Обр. ПМ-СПбГУ-89-1. Когортоидная поровость на радиальных стенках трахеид. Фиг.2. Обр. ПМ-СПбГУ-89-2. Участок нетипично многочисленной группы пор (на крайней левой трахеиде видны следы разрушения грибами). Фиг.3. Обр. ПМ-СПбГУ-89-1. Радиальный срез стенок трахеид и сердцевинных лучей вторичной ксилемы. c.f.-поля перекреста; r-сердцевинный луч. Фиг.4. Обр. ПМ-СПбГУ-89-2. Косые щелевидные апертуры на порах. Фиг.5. Обр. ПМ-СПбГУ-89-1. Купрессоидная поровость полей перекреста вторичной ксилемы. Фиг.6. Обр. ПМ-СПбГУ-89-4. Лучевые клетки, скрывающие поля перекреста. (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»).



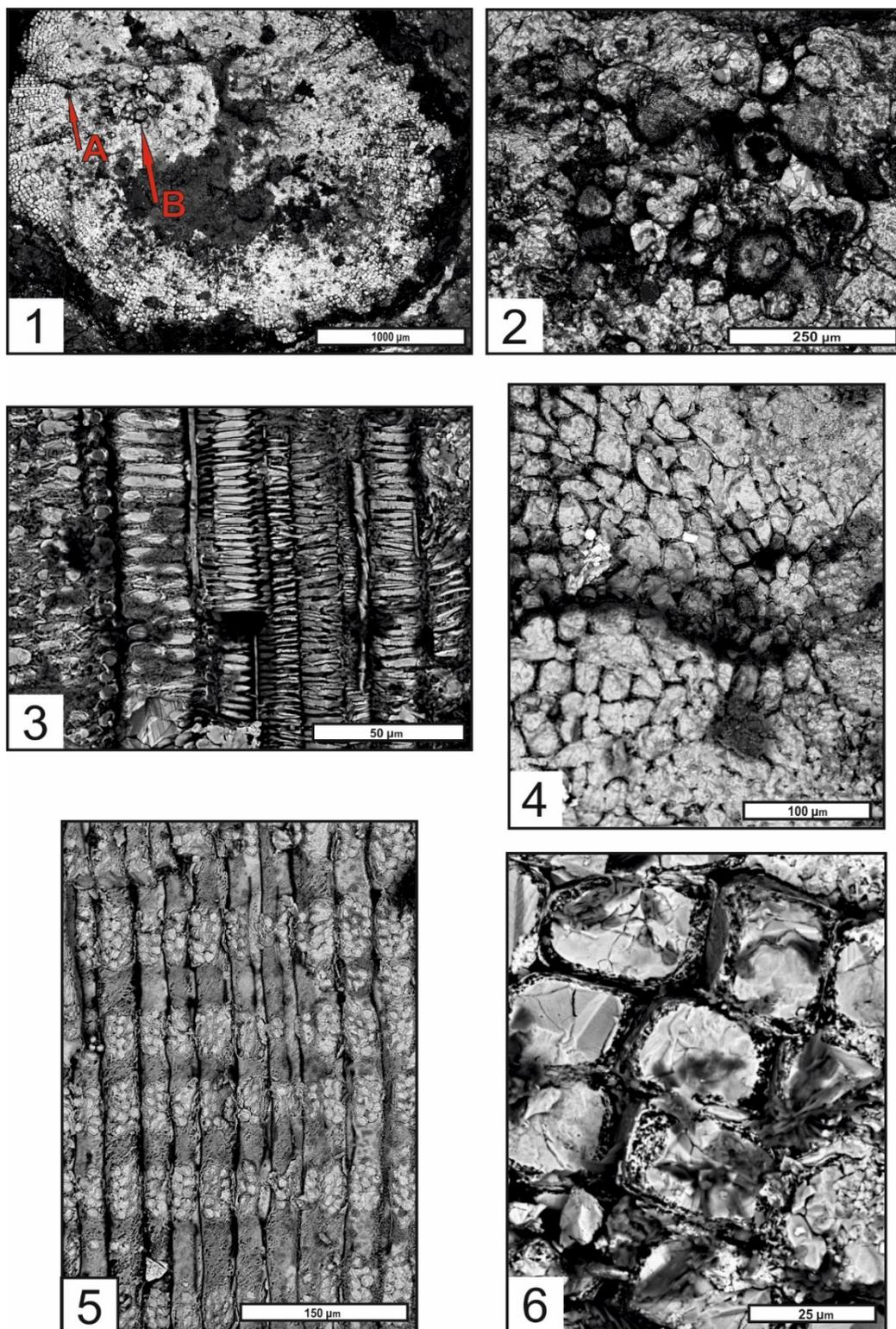
*Callixylon trifilievii* Zalessky, Обр. ПМ-СПбГУ-89-1. Фиг.1.Радиальное сечение. Пересечение клеток трахеид и лучей. *c.f.*-поля перекреста. Фиг.2. Поры на полях перекреста с косыми щелевидными апертурами. Фиг.3. Нетипично крупные группы пор на радиальной стенке трахеиды. Фиг.4.Место соединения трахеид. Фиг.5,6. Тангентальное сечение (слегка косое). На фотографиях видны низкие однорядные лучи, высотой от 1 до 7 клеток. (Изображения получены на Keupse VHX 1000, РЦ. «Рентгенодифракционные методы исследования»).



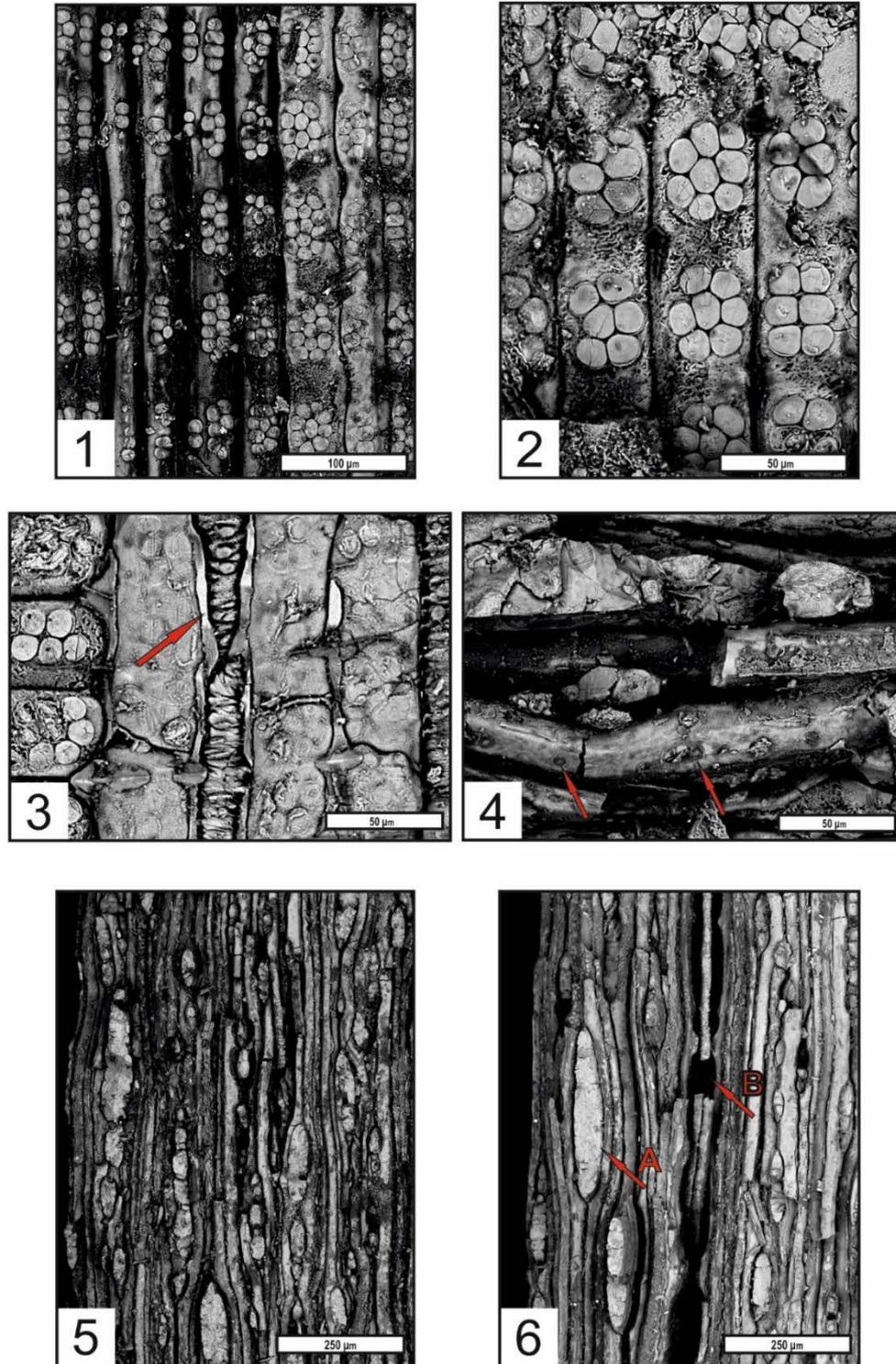
*Callixylon trifilievii* Zalessky, поперечное сечение. Обр. ЦНИГР-1415-45 (а). Фиг.1. Часть стелы с сердцевинной (Р), двумя тяжами мезархной первичной ксилемы (р.х.), переходящими во вторичную ксилему (сверху). Фиг.2. Типичный мезархный тяж первичной ксилемы (Р – сердцевина); Фиг.3. Резкая граница зоны роста, изменения характера трахеид; часть трахеид заполнена темным веществом). Фиг. 4. Увеличенное изображение шлифа, помещенного на фиг. 3, с сердцевинными лучами и клетками, заполненными темноокрашенным веществом. Фиг.5. Неотчетливо выраженная зона роста. Фиг.6. Тангентальное сечение. Фиг.7.Радиальное сечение. Р – сердцевина, с.ф.- поля перекреста, г-лучевые клетки. (Изображения получены на Keyence VHX 1000, РЦ. «Рентгенодифракционные методы исследования»).



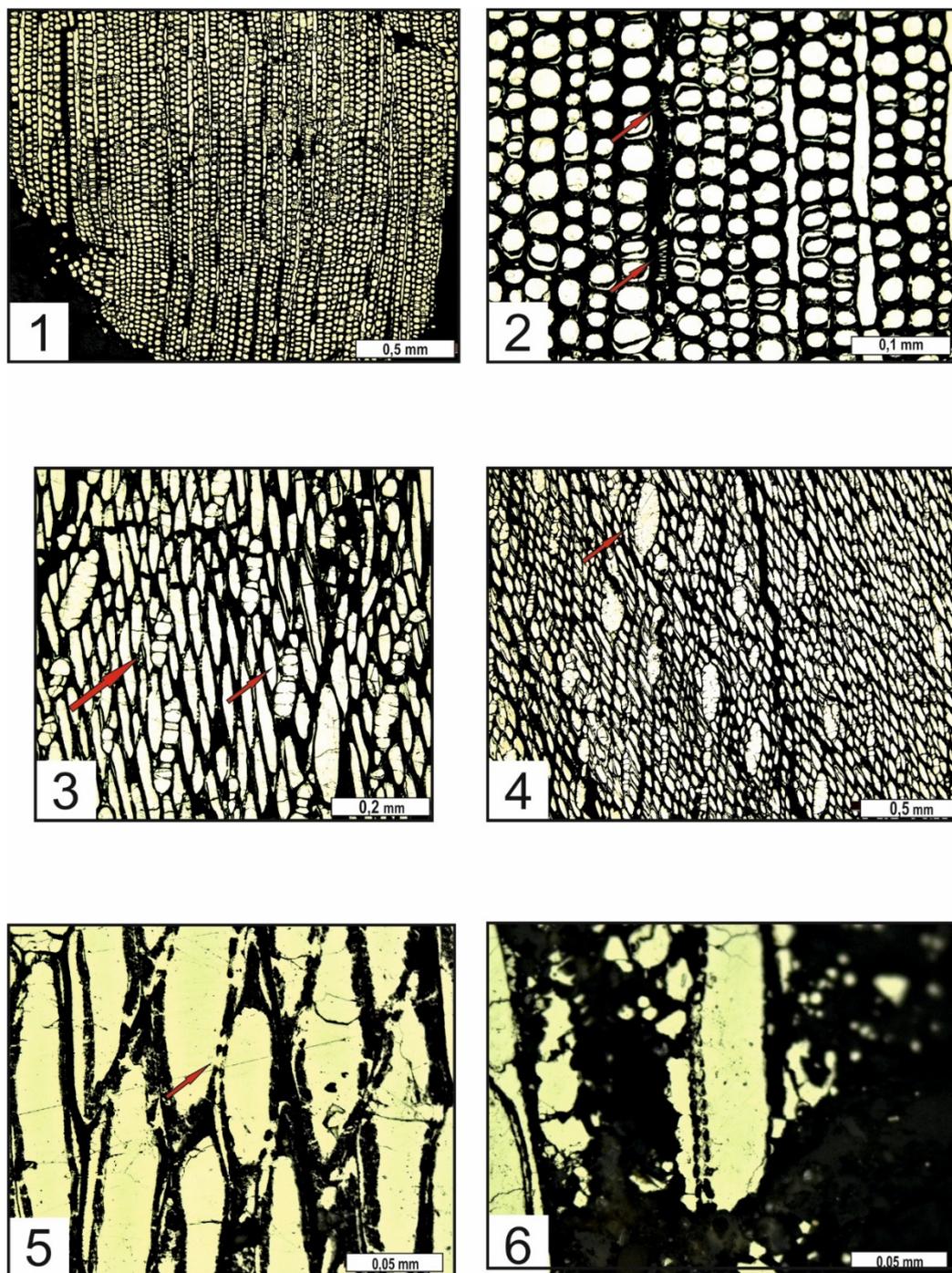
*Callixylon sp.*, Обр. ПМ-СПбГУ-88-27. Фиг.1. Фрагмент древесины в породе Фиг.2. Поперечное сечение, чередование рядов клеток трахеид и лучевых клеток. Фиг.3. Поперечное сечение. P-сердцевина, рх-первичная ксилема, г-клетки лучей. (Изображения получены на Keence VHX 1000, РЦ «Рентгенодифракционные методы исследования»). Фиг.4. Кристаллы кварца и пирита. Фиг.5. Продольное сечение. P-сердцевина, MX-метаксилема, 2X-вторичная ксилема. (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»)



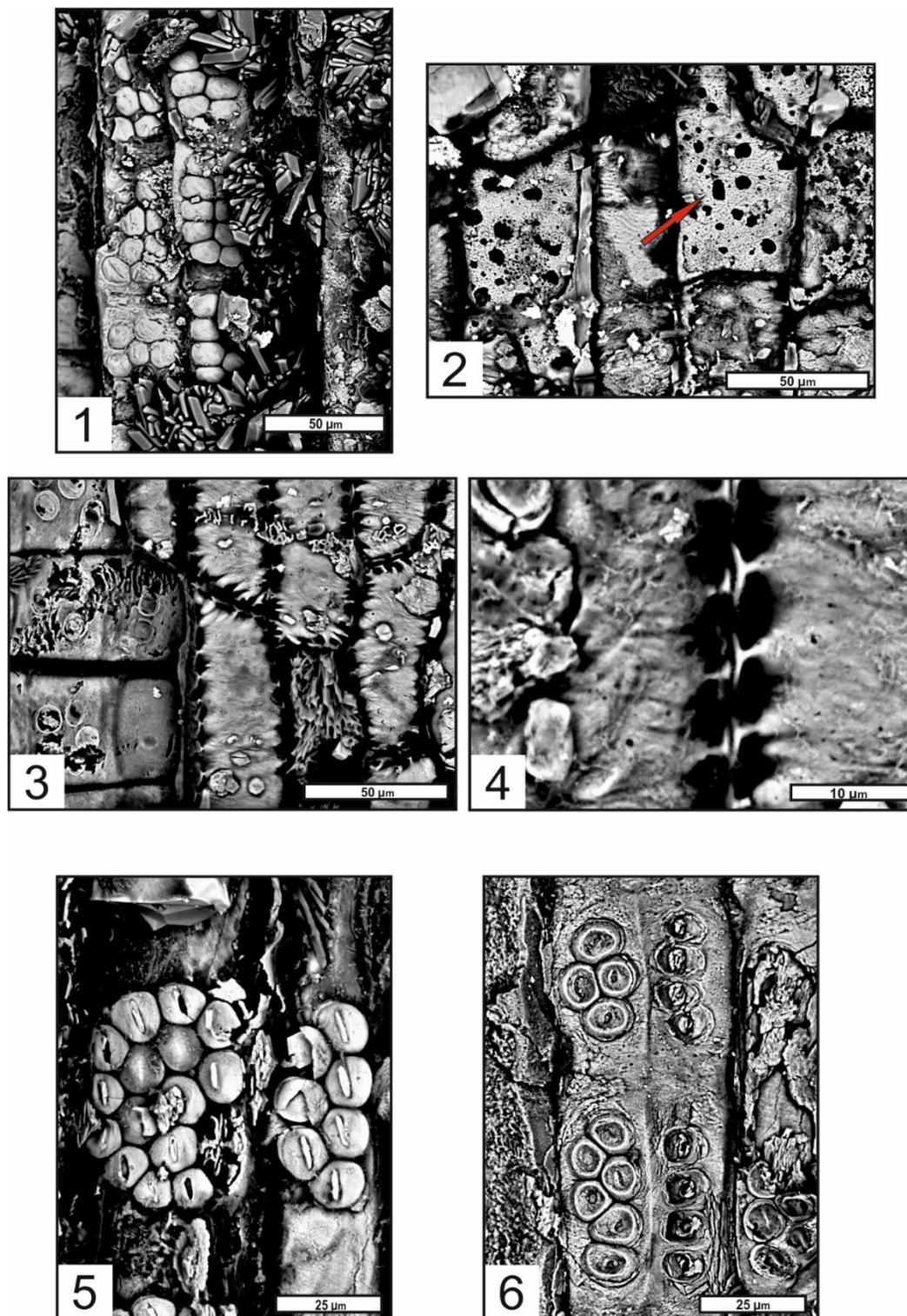
*Callixylon sp.*, Обр. ПМ-СПбГУ-88-27 Фиг.1. Поперечное сечение. А-фрагмент сердцевины, В-пучок первичной ксилемы. Фиг.2. Поперечное сечение. Паренхимные тонкостенные клетки сердцевины. Фиг.3. Поперечное сечение. Зона перехода от первичной ксилемы к вторичной. Фиг.4. Поперечное сечение. Пучок мезархной первичной ксилемы. Фиг.5. Радиальное сечение. Когортоидная поровость на радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы. Фиг.6. Поперечное сечение. Разрушающиеся стенки трахеид (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»).



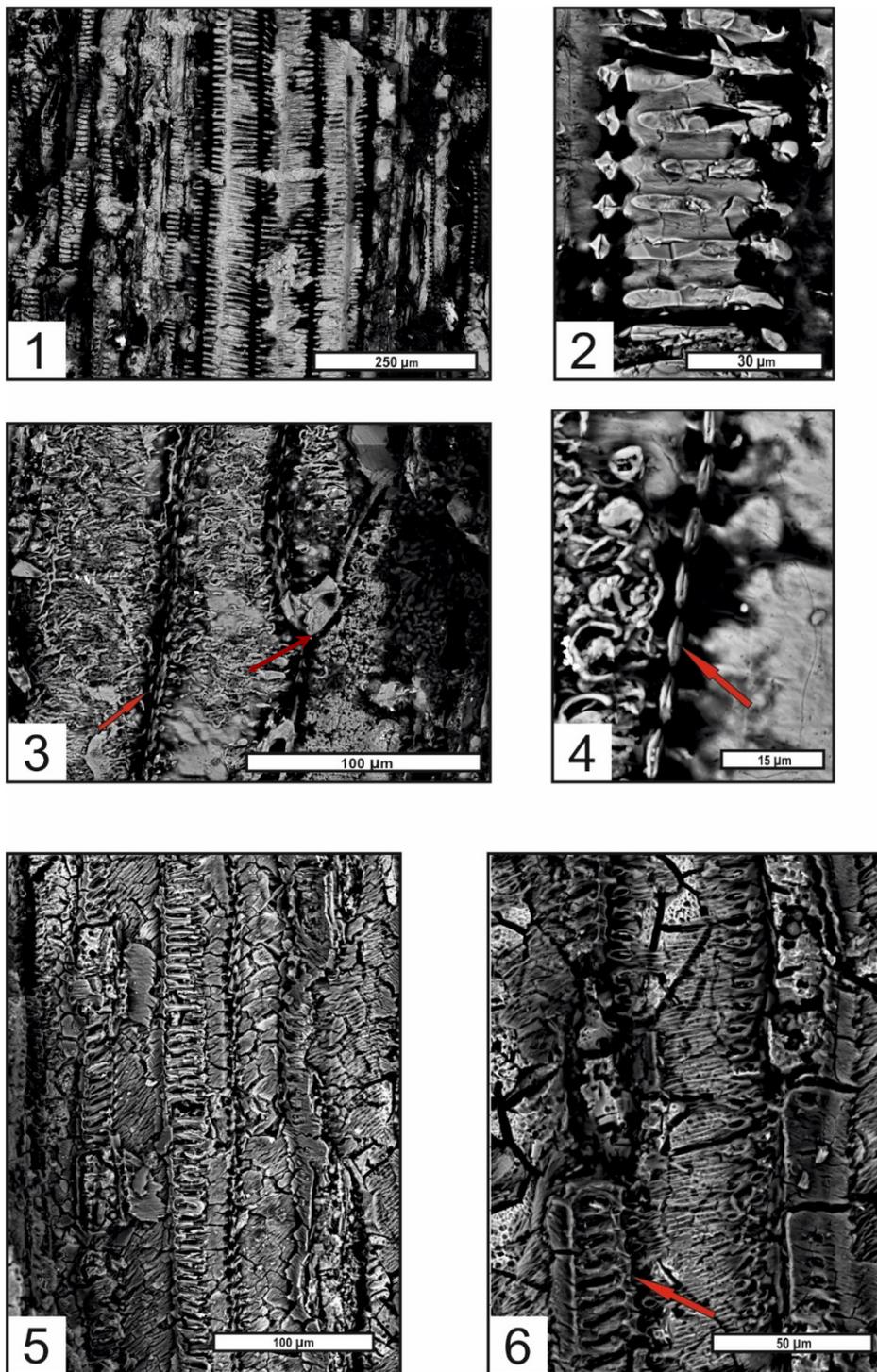
*Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins and Weiland, Обр. ПМ-СПбГУ-88-33 Фиг.1,2. Продольное сечение. Когортоидная поровость радиальных стенках трахеид. Фиг.3. Продольное сечение. Лучевая трахеида. Фиг.4. Тангентальное сечение. Поры на тангентальной стенке трахеиды. Фиг.5. Тангентальное сечение. Крупные лучевые клетки. Фиг.6. А-лучевые клетки, заполненные веществом. В-полость, образовавшаяся после разрушения лучевых клеток (посмертно). (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»)



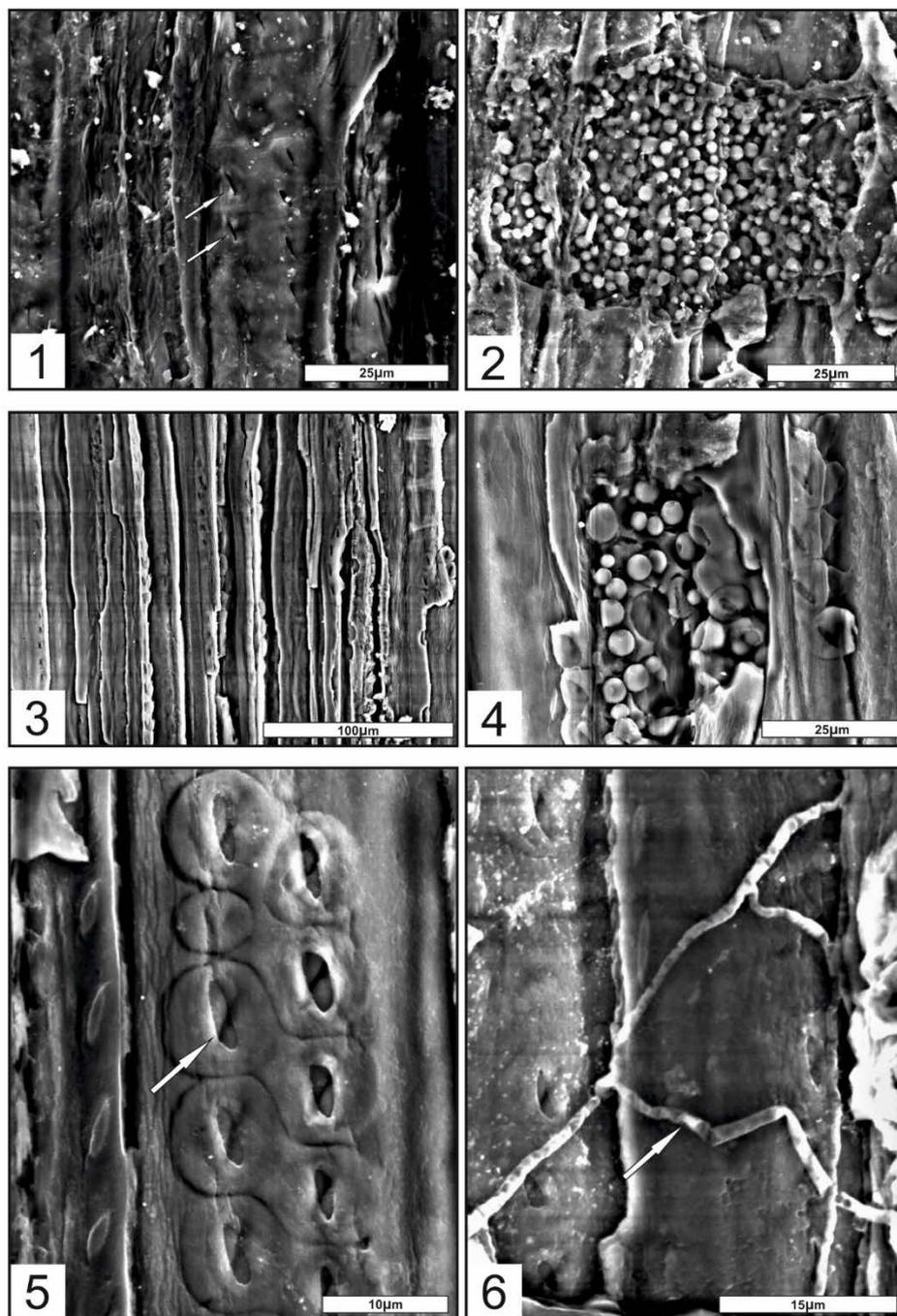
*Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins and Weiland, Обр. ПМ-СПбГУ-88-33 Фиг.1. Продольное сечение, частое чередование лучей и трахеид. Фиг.2. Продольное сечение. Стрелки - лучевые трахеиды. Фиг.3. Косое сечение. Однорядные группы лучевых клеток. Фиг.4. Косое сечение. Стрелка - деформированные лучевые клетки. Фиг.5,6. Косое сечение. Места соединения отдельных трахеид. (Изображения получены на Keence VHX 1000, РЦ. «Рентгенодифракционные методы исследования»).



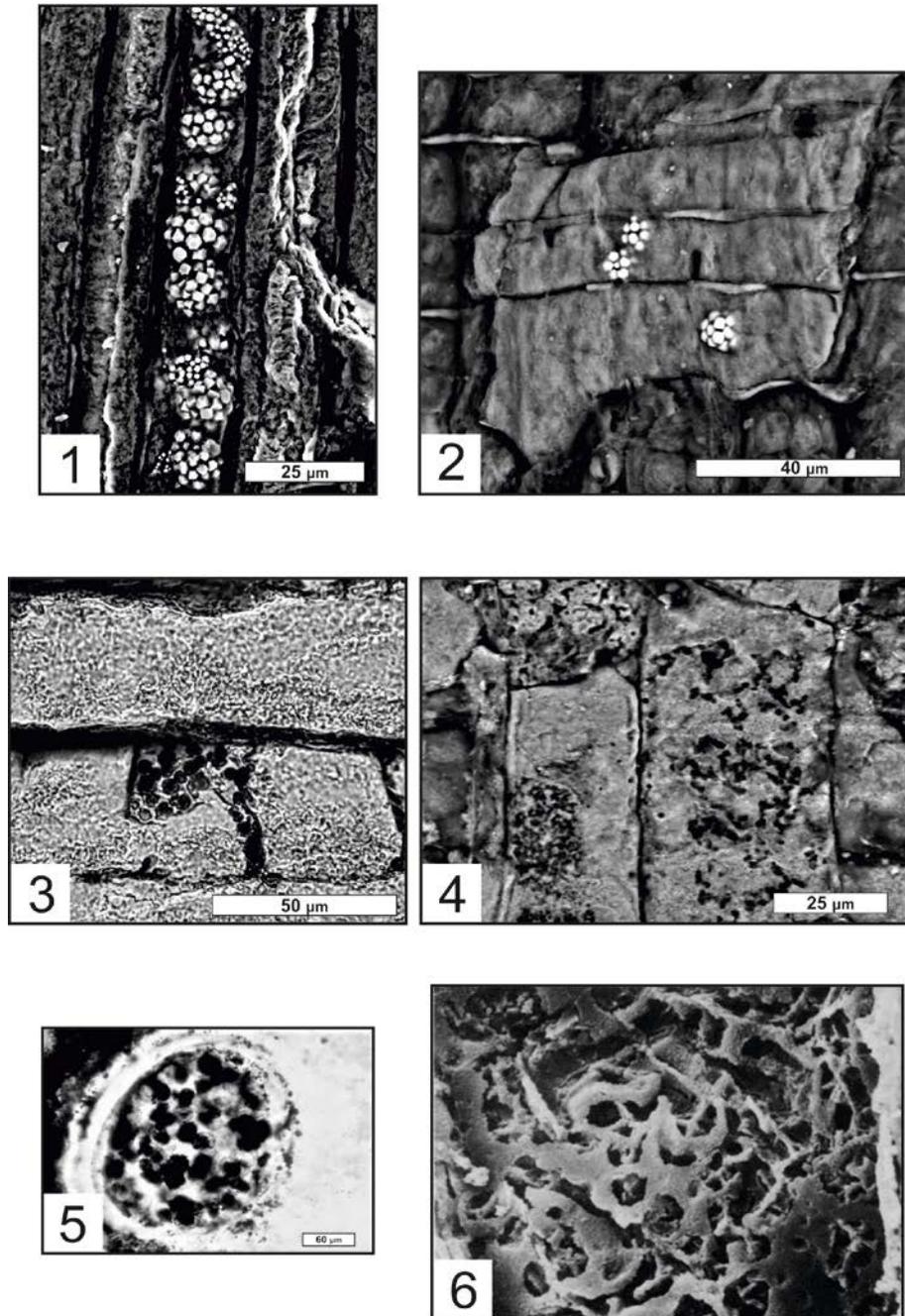
*Callixylon* sp. Фиг.1. Обр. ПМ-СПбГУ-88-35. Обрастание клеток кристаллами пирита. Фиг.2. Обр. ПМ-СПбГУ-88-36. Фиг.3. Лучевые трахеиды. Обр. ПМ-СПбГУ-88-36. Соединение между соседними лучевыми трахеидами. Фиг.4. Обр. ПМ-СПбГУ-88-36. Скопление окаймленных пор с характерными косыми апертурами. Фиг.5. Обр. ПМ-СПбГУ-88-36. Фиг.6. Обр. ПМ-СПбГУ-88-36. Измененные в процессе фоссилизации окаймленные поры. (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»).



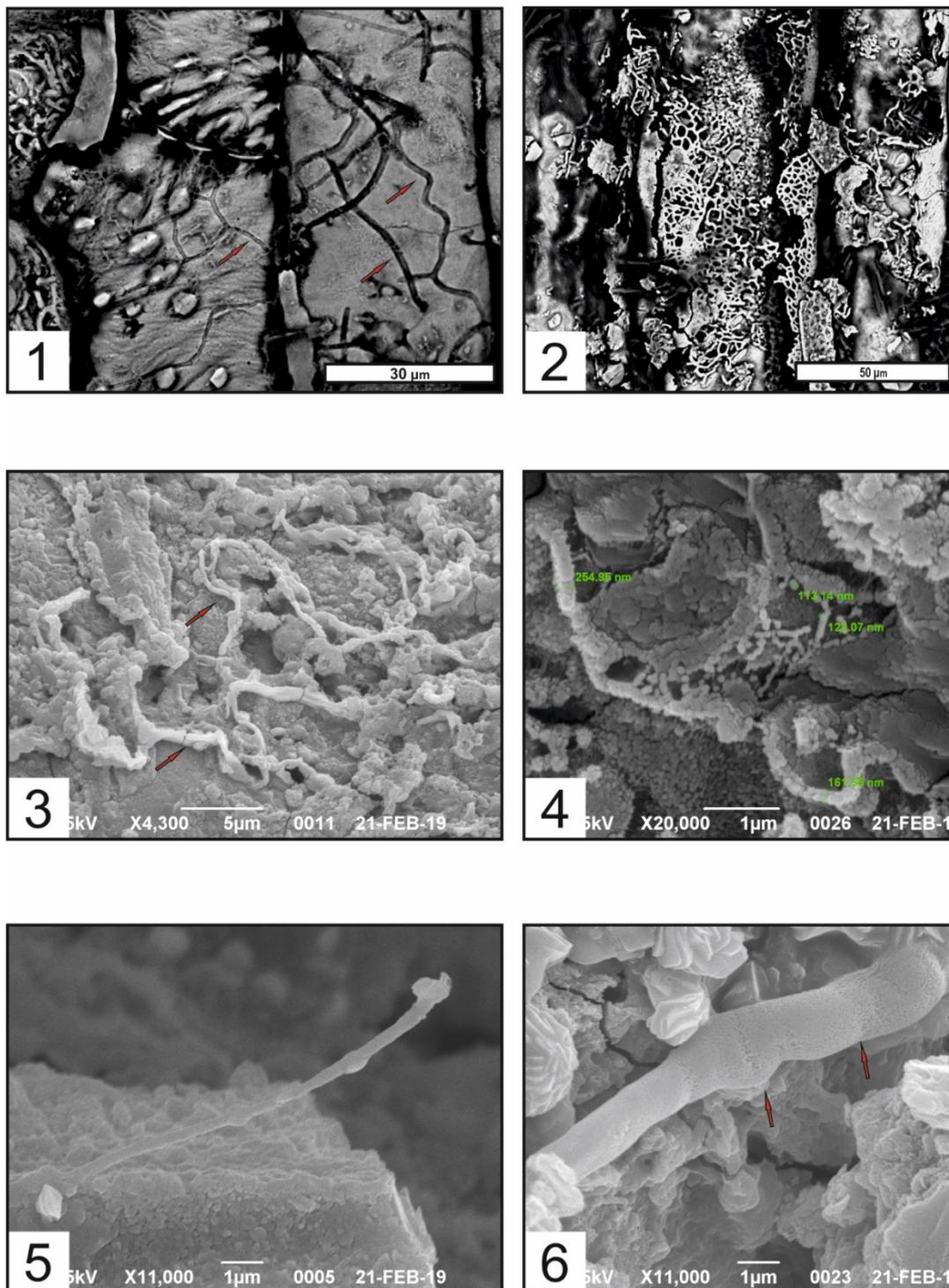
*Rhacophyton sp.* Продольное сечение. Фиг.1,2. Обр. ПМ-СПбГУ-88-13. Лестничная структура трахеид. Фиг.3. Зоны соединения между трахеидами. А- поры на боковых стенках. В-сужающийся конец трахеиды. Обр. ПМ-СПбГУ-88-13. Соединение между соседними лучевыми трахеидами. Фиг.4. Обр. ПМ-СПбГУ-88-13. Увеличенный фрагмент соединения стенок трахеид. Фиг.5. Обр. ПМ-СПбГУ-88-20. Лестничная структура трахеид. Фиг.6. Обр. ПМ-СПбГУ-88-20. Стрелка-фрагмент трахеиды с уплощенными порами. (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»).



1. Обр. ПМ-СПбГУ-96-01. Щелевидные косые поры на радиальной стенке трахеиды. 2. Обр. ПМ-СПбГУ-96-01. Глобулярные образования в клетке луча. 3. Обр. ПМ-СПбГУ-96-86. Однорядные группы пор вторичной древесины. 4. Обр. ПМ-СПбГУ-96-86. Глобулы в полости клетки. 5. Обр. ПМ-СПбГУ-96-86. Перекрещивание апертур наружной и внутренней стенок трахеиды. 6. Обр. ПМ-СПбГУ-96-86. Гифы, развившиеся по поверхности клеток. (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»).



Фиг.1. Обр. ПМ-СПбГУ-89-4. Образования фрамбоидального пирита на радиальных стенках трахеид. Фиг.2. Обр. ПМ-СПбГУ-89-1. Рассеянные по лучевым клеткам фрамбоиды пирита. Фиг.3. Обр. ПМ-СПбГУ-89-1. Образования, сходные с грибами рода *Glomites* на поверхности клеточной стенки. Фиг.4. Обр. ПМ-СПбГУ-89-1. Деформированная поверхность клеточной стенки трахеиды. (Изображения получены на Keueuse VHX 1000, РЦ. «Рентгенодифракционные методы исследования»). Фиг.5. Зрелые спорокарпы *Glomites* в ткани коры (из: Karatygin et al., 2006, fig. 2). Фиг.6. Стенка трахеиды, разрушенная вследствие грибного заражения. X2000 (из: Stubblefield et al., 1985, fig. 13).



1. ПМ-СПБГУ-88-33. Нити мицелия в инфицированных клетках и межклеточном пространстве. 2. ПМ-СПБГУ-88-33. Разрушенная клеточная стенка. (Изображения получены на SEM Hitachi TM 3000, РЦ «Микроскопии и микроанализа»). 3. ПМ-СПБГУ-88-33. Образования мицелия, плотно прилегающие к плоскости древесины (стрелки). 4. ПМ-СПБГУ-88-15. Образования, бактериального происхождения (цифрами показан размер в нанометрах). 5. ПМ-СПБГУ-88-15. Гифа с хламидоспорами (стрелка). 6. ПМ-СПБГУ-88-15. Структуры, сходные с прясками (перегородками) на гифе. (Изображения получены на трансмиссионном электронном микроскопе Libra 120, БИН РАН).

## 6 ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что ископаемые древесины не позволяют детально расчленять включающие их разрезы, с их помощью можно устанавливать возраст вмещающих отложений, при отсутствии других ископаемых остатков, таксономический состав флор изучаемого периода, дополнять палеоклиматические построения.

В позднедевонское время древесный габитус археоптерисовых обеспечивал накопление обильной фитомассы, вступавшей в круговорот веществ и послужившей основой для установления новых трофических связей в лесных экосистемах позднего девона. Веткопадность данной группы растений была установлена в ходе изучения анатомических срезов стволов археоптерисовых и обнаружения свидетельства наличия боковых ветвей, сбрасываемых и выраставших снова (Trivett, 1993; Meyer-Berthaud et al, 1999, 2000).

Корневая система древесных археоптерисовых существенно преобразовывала первичный субстрат, разрушая его и вынося на поверхность богатый комплекс минеральных солей и воду, создавая благоприятные условия для поселения под пологом леса травянистых и кустарниковых растений, а также наземных животных (Снигиревская, 1987). Приток растительной биомассы в водную среду стал следствием крупных изменений в мелководных экосистемах, изменив условия жизни обитавших там организмов. Могла возникнуть необходимость развития иного типа конечностей у животных для передвижения через новые типы субстратов. Приток органического материала не только стал причиной появления и развития разнообразных новых водных экосистем, но также создавал условия для аноксии (Algeo & Scheckler, 1998). Доступ к местообитаниям на мелководье мог обеспечить убежище от хищников для самых ранних тетраподоморфов (Cressler et al., 2010).

Широкое распространение лесных сообществ (Рис.8) не могло не снизить поверхностный сток вод, а также скорость и масштабы процессов эрозии. Таким образом, при реконструкции ландшафтов, климата, состава атмосферы, а также анализе динамики накопления органического углерода суши необходимо принимать во внимание факт возникновения в позднем девоне первых настоящих лесных ландшафтов (Снигиревская, 1987).

Late Devonian  
early Famennian  
370.3 Ma

Map 66

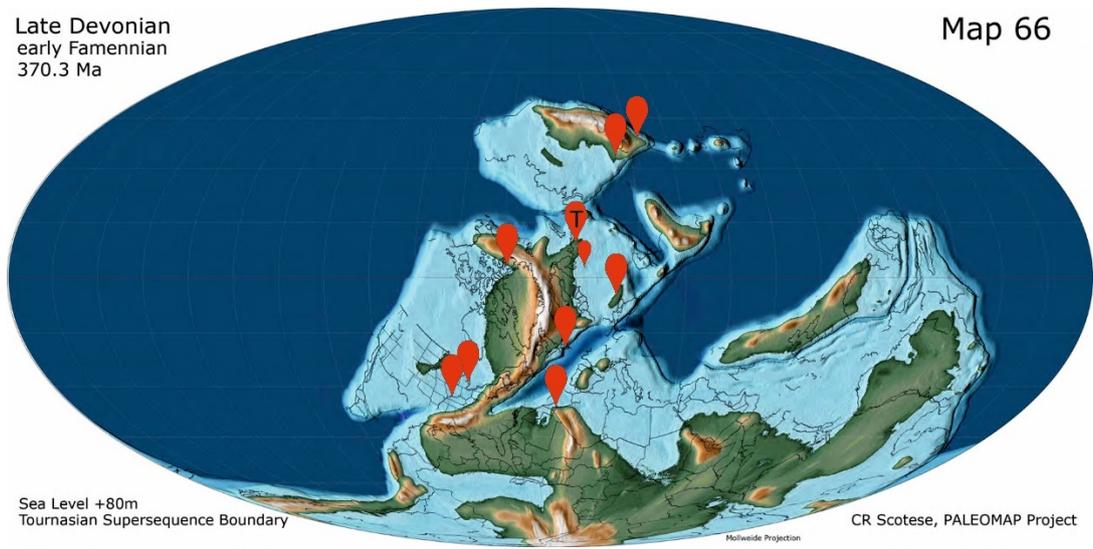


Рис.8. Расположение находок *Callixylon* sp. на палеографической карте. Т- Северный Тиман.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе изучения верхнедевонских отложений Северного Тимана и полуострова Канин, были впервые проведены определения и описания 26 образцов древесин с р. Сула, р. Волонга и р. Мурсейяха. Были опробованы различные методики работы с ископаемыми древесиными, включая применение сканирующей электронной микроскопии, конфокальной микроскопии, томографии, метода ФИП. Впервые с территории Северного Тимана были описаны древесины рода *Rhacophyton sp.* и видов *Callixylon trifilievii* и *Callixylon newberryi*.

Находки в данном регионе представителей группы археоптерисовых, являющейся эдификатором лесной растительности позднего девона, расширит границы ареала данного вида и будет полезна для будущих палеогеографических реконструкций девонского периода.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признательна всем, кто помогал и содействовал в выполнении этой работы:

Научному руководителю, С.М. Снигиревскому; П.А. Безносому, Л.С. Кочевой, Д.А. Лютоеву, А.А. Соболевой, О.П. Тельновой, В.С. Чупрову, А.М. Шмаковой (Сыктывкар); А.С. Николаеву и Н.М. Николаевой (Нарьян-Мар), А. Голобородову (Архангельск); К.Ю. Васильевой, В.Н. Глинскому, Д.В. Громько, Д.В. Збуковой, Т.О. Красюковой, Б.В. Неупокоеву, М.В. Никитиной, Н.В. Носовой, М.В. Ошурковой, М.А. Павловой, Я.О. Пагода, А.И. Попову, С.С. Поповой, П.В. Фёдорову, всему отделу ПОЛЯРГЕО ВСЕГЕИ, сотрудникам РЦ «Микроскопии и микроанализа» и «Рентгенодифракционные методы исследования» Санкт-Петербург); А.В. Баженову (Броушкину) и Н.В. Баженовой (Горденко) (ПИН, Москва); Brigitte Meyer-Berthaud (Монпелье, Франция) и Philippe Gerienne (Льеж, Бельгия); Christopher Berry (Cardiff, Wales); Жителям пос. Харьяга, Коткино и оленеводческой бригаде №4 СПК «Восход».

## Список литературы

1. Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Хувер Р. Фрамбоиды: их структура и происхождение // Палеонтологический журнал. – 2005. – № 5. – С. 1-7.
2. Безносков П.А., Снигиревский С.М., Наугольных С.В., Лукшевич Э.В. Верхнедевонский комплекс дельтовых отложений на Северном Тимане // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. – 2018. – № 1. – С. 25-44.
3. Безносков П.А., Снигиревский С.М., Сивкова А.П. Новое уникальное местонахождение остатков девонских позвоночных и растений на Северном Тимане // Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН. Санкт-Петербург. – 2018а. – С. 23-25.
4. Безносков П.А., Снигиревский С.М., Сивкова А.П. Палеонтологическая характеристика таяокуяхинской свиты (верхний девон, фран) полуострова Канин// Материалы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН. Санкт-Петербург. – 2019. – С. 14-15.
5. Безносков П.А., Снигиревский С.М., Сивкова А.П., Павлова М.А., Зархидзе Д.В. Осадочный комплекс девонских отложений восточной части полуострова Канин// Материалы XVI Геологического съезда Республики Коми. Т. I. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар. –2019а.
6. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. – М.: Наука. – 1986. – 223 с.
7. Воронина Е. Ю. Микоризы и их роль в формировании сообществ // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. – 2006. – № 4. – С. 17-26.
8. Гаврилова О.А., Завьялова Н.Е., Теклева М.В., Носова Н.В., Горденко Н.В., Карасев Е.В., Маркевич В.С., Бугдаева Е.В. Морфологические и анатомические исследования остатков ископаемых высших растений с помощью конфокального микроскопа// Материалы международной конференции «XIII Московское совещание по филогении растений: филогения и морфологическая эволюция. 50 лет без К.И. Мейера». – 2015. – С. 89-93.
9. Геологическая карта СССР масштаба 1:200 000. Тиманская серия, лист Q-39-VIII. Составители Шляхова Х.Т., Шляхов В.И., редактор Бархатова В.П. М. – 1974.
10. Геологическая карта СССР. Масштаб 1:200.000. Серия Тиманская, сост. Коссовой Л.С., ред. Горский И.И. Лист Q-38- VI, 1967; Объяснительная записка, М. – 1969. – 82 с. Лист Q-38- XII. – 1967; Объяснительная записка, М. – 1969. – 74 с. Лист Q-

39-I. –1966; Объяснительная записка, М. – 1969, – 98 с. Лист Q-39-VII. – 1959; Объяснительная записка, М., – 1960. – 66 с.

11. Горностай Б. А. и др. Отчет о ГГС м-ба 1:50000 и поисках проведенных на территории листов R-38-111-Г, 123Б, 124АБВГ, 125АВГ, 126Ввг, Гвг, 137Аб, Баб, 138АБ, Гб, 139АБ, Ваб, Габг, 140Авг, Бвг, В, Г, 141ВГ, 142В; Q-388-Баб, 9АВГ, 10АВ на п-ве Канин. Архангельское ПГО, Тиманская ГРЭ. – Нарьян-Мар. – 1984. – 1571 с.

12. Государственная геологическая карта РФ. Масштаб 1:200.000. Серия Тиманская, сост. Черепанов А.А., Затульская Т.Ю., ред. Якобсон К.Э. Лист Q-39-VII, VIII. – 2002; Объяснительная записка. – 115 с. Лист Q-39-VII, VIII. – 2001.

13. Залесский М. Д. Изучение анатомии *Dadoxylon Tchihatcheffi* Göppert sp. // Тр. Геолкома, нов. сер., – 1911. – Вып. 68. – С. 1-29.

14. Каратыгин И. В., Снигиревская Н. С. Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микология и фитопатология. – 2004. – Т.38, – Вып. 5. – С. 15-31.

15. Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Викулин С.В. *Winfrenatia reticulata* – древнейший наземный лишайник из нижнего девона; новая находка, новая интерпретация // Палеонт. журн. – 2009. – № 1. – С. 100–106.

16. Коссовой Л.С. Девонская система: Северный Тиман // Геология СССР. Т. II. – 1963. — Ч. 1. – С. 290-300.

17. Коссовой Л.С. Геологическое строение Северного Тимана // Стратиграфия. т. I. Отчет 5-го геол. управления, партия 1819, Л. – 1966. – 437 с.

18. Коссовой Л.С. Некоторые вопросы стратиграфии и структурно-фациальной зональности девона Северного Тимана// Геология и полезные ископаемые северо-востока Европейской части СССР и севера Урала. Тр. VII геол. конференции Коми АС. – 1971.

19. Лепёхина В.Г., Новый позднедевонский прапапоротник // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М., вып. II. часть I. – 1968. – С. 37-40.

20. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

21. Меннер В.Вл., Лярская Л.А., Петросян Н.М., Раскатова Л.Г., Сорокин В.С., Цаплин А.Е. Среднедевонские и нижнефранские отложения Северного Тимана//Изв. АН СССР, сер. геологич. – № 9. –1986. – С. 49-54.

22. Орлова О.А., Юрина А.Л. Род *Callixylon* Zalessky (Archaeopteridophyta): основные критерии выделения видов и ревизия его видового состава // Палеонтол. журн. – 2011. – №5. – С. 102–109.

23. Орлова О.А., Юрина А.Л., Горденко Н.В. О первой находке древесины археоптерисовых в верхнедевонских отложениях Среднего Тимана // Вестн. Моск. Унта. Сер. 4. Геология. – 2011. – №5. – С. 42–47.
24. Павлова М. А., Д. В. Зархидзе, Л. И. Богатырев, А. Е. Цыбульская. Межформационный контакт рифеских и верхнедевонских пород полуострова Канин// Материалы 27-й научной конференции Института геологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар. – 2018. – С. 166-171.
25. Пачуковский В. М. и др. Геологическое строение территории листов R-38-XXXIV, R-38-XXXV, Q-38-IV, Q-38-V (Отчет о производстве ГПС работ Канинской ГПСП на территории листов R-38-XXXIV, R-38-XXXV, Q-38-IV, Q-38-V в 1965—1967 гг.). ЛГГУ, УГРЭ, Ухта. – 1968. – 420 с.
26. Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Девонская система. Л. – 1990. – 60 с. + 9 схем.
27. Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Девонская система. Л. – 1990. – 60 с. + 9 схем.
28. Снигиревская Н.С. К методике коллекционирования ископаемых древесин в связи с проблемой реконструкции Археоптерисовых // Бот. журн. – 1984. – Т. 69. – №5. – С. 705–710.
29. Снигиревская Н.С. Новые отделы *Archaeopteridophyta* и *Archaeospermatophyta* и их отношения с некоторыми другими группами девонских растений // – 2000. – Т. 85, – № 7. – С. 134–144.
30. Снигиревская, Н.С. Поздний девон - время появления лесов как природного явления.//Становление и эволюция континентальных биот. Тр. XXXI сессии ВПО, Л. – 1988. – С. 115-124.
31. Снигиревский С. М. Древнейшие лесообразующие растения Земли и проблема критического пересмотра состава рода *Archaeopteris* // Топорковские чтения. Вып. IV, Рудный. – 1999. – С. 454-458.
32. Снигиревский С. М. История палеоботанических исследований Северного Тимана // Вестник СПбГУ, сер. 7, геология, география. – 1997. – Вып. 2. – № 14. – С. 78-83.
33. Снигиревский С. М. Позднедевонская флора Северного Тимана. Диссертация на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук.

СПбГУ. – 1997. Основная часть – 163 с. Приложение: Описание растительных остатков, ревизия рода *Archaeopteris*, палеонтологические таблицы – 155 с., XIX табл.

34. Стратиграфический словарь СССР. Кембрий, ордовик, силур, девон. Л. – 1975. – 624 с.

35. Тахтаджян А.Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые. // Проблемы палеоботаники. – Л.: Наука. – 1986. – С. 135-143.

36. Топографическая карта масштаба 1:200.000. РФ. Архангельская область. Ненецкий АО. Листы Q-39- VII, VIII; Q-39- IX, X. ГГЦ. – 2001.

37. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. – Л.: «Наука». – 1979. – 192 с.

38. Черемхина Г. М. и др. Геологическое строение и полезные ископаемые полуострова Канин // Отчет Несской геолого-съёмочной партии о результатах ГГС и ГДП ранее заснятых площадей м-ба 1:200000, проведенных в 1988—1996 гг. на п-ве Канин. Листы R-38-XXXII, XXXIII, XXXIV, XXXV; Q-38-II, III, IV, V, VIII, IX, XV, XVI, Новодвинск. – 1996. – 428 с.

39. Черепанов А. А., Ерюхина Н. А., Затульская Т. Ю. Государственная геологическая карта масштаба 1:200000 (новое поколение). Лист Q-39-VIII. Архангельскгеолразведка. – 2002. (<http://webmapget.vsegei.ru/index.html>)

40. Чернов А.А. Геологические исследования Северного Тимана // Материалы к познанию геологического строения СССР. – Вып. 6(10), МОИП. – 1947. – 96 с.

41. Чернышев Ф. Н. Орографический очерк Тимана // Тр. Геолкома. – Т. XII. – № 1. – 1915. – 137 с.

42. Шляхова Х. Т., Шляхов В. И. Объяснительная записка к листу Q-39-VIII Тиманской серии Геологической карты СССР масштаба 1:200 000. М. – 1974. – 80 с.

43. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1954. – 337 с.

44. Algeo T.J., Scheckler S.E. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: Links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events // *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B.* – 1988. – Vol. 353. – P. 113-28.

45. Andrews & Phillips, 1968. *Rhacophyton* from the Upper Devonian of West Virginia // *Botanical Journal of the Linnean Society.* – V. 61. – 1968. – P. 37-64.

46. Andrews H. N., Phillips T. L. & Radforth N. W. Paleobotanical studies in Arctic Canada. I. *Archaeopteris* from Ellesmere Island // *Canadian Journal of Botany.* – V. 43. – 1965. – P. 545–556.

47. Beck C. B. Predominance of *Archaeopteris* in Upper Devonian flora of Western Catskill and adjacent Pennsylvania // *Botanical Gazette*. – Vol. 125. – № 2. – 1964. – P. 126-128.
48. Beck C.B. Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon* // *Science*. – 1960a. – Vol. 131(3412). – P. 1524-1525.
49. Beck C.B. The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon* // *Brittonia*. – 1960b. – Vol 12(4). – P. 351-368.
50. Beck C. B. A new root species of *Callixylon* // *American Journal of Botany*. – V. 40. – 1953. – P. 226–233.
51. Beck C. B. Reconstruction of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position // *American Journal of Botany*. – V. 49. – 1962. – P. 373–382.
52. Beck C. B., Coy K., Schmid R. Observation on the fine structure of *Callixylon* wood // *American Journal of Botany*. – V. 69. – № 1. – 1982.
53. Cai C.-Y. Two *Callixylon* species from Upper Devonian of Junggar Basin, Xinjiang // *Acta Palaeontologica Sinica*. – V. 28. – 1989. – P. 571–578.
54. Chaloner W.G. and Creber G.T. Do fossil plants give a climatic signal? // *J. Geol. Soc. London*. – 1989. – V. 147. – P. 343-350.
55. Chitaley S. & Cai C. Permineralized *Callixylon* woods from the Late Devonian Cleveland Shale of Ohio, USA and that of Kettle Point, Ontario, Canada // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – V. 114. – 2001. – P.127–144.
56. Chitaley S. The wood *Callixylon* from the Late Devonian of Ohio, USA // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – V. 53. – 1988. – P. 349–357.
57. Cornet L., Gerrienne P., Meyer-Berthaud B. & Prestianni C. A Middle Devonian *Callixylon* (Archaeopteridales) from Ronquieres, Belgium // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – V. 183. – 2012. – P. 1–8.
58. Cornet B., Phillips T.L. & Andrews H.N. The morphology and variation in *Rhacophyton ceratangium* from the Upper Devonian and its bearing on frond evolution. *Palaeontographica*. – V. 158B. – 1976. – P.129-150.
59. Creber G.T. and Chaloner W.G. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees // *Botanical Review*. – 1984. – Vol. 50. – P. 357-448.
60. Cressler W.L., Daeschler E.B., Slingerland R., and Peterson D.A. Terrestrialization in the Late Devonian: A palaeoecological overview of the Red Hill site, Pennsylvania, USA // Gaël Clement and Marco Vecoli [eds.], *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. – 2010. – P. 111-128.

61. DiMichele W. A. & Hook R. W. 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems // Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary palaeoecology of terrestrial plants and animals. – 1992. – P. 205–325.
62. Dittrich H.S., Matten L.C., Phillips T.L. Anatomy of *Rhacophyton ceratangium* from upper Devonian (Famennian) of West Virginia // Review of Palaeobotany & Palynology. – V.40. – 1983. – P. 127-147.
63. Galtier J., Paris F. & El Aouad-Debbaj Z. La presence de *Callixylon* dans le Devonien superieur du Maroc et sa signification paleogeographique // Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Paris. – Serie IIa. –V. 322. – 1996. – P. 893–900.
64. Gerards T., Damblon F., Wauthoz B., Gerrienne., P. Comparison of cross-field pitting in fresh, dried and charcoalfied softwoods // IAWA Journal. – Vol. 28(1). – 2007. – P. 49-60.
65. Grierson J. D. *Leclercqia complexa* (Lycopsida, Middle Devonian): its anatomy, and the interpretation of pyrite petrifications // American Journal of Botany. – Vol. 63. –№ 9. – 1976. – P. 1181-1202.
66. Iurina A. & Lemoigne Y. Sur la presence du *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland 1814, en Kazakhstan (URSS) au Devonien superieur // Palaeontographica. – V. 170. – 1979. – P. 1–9.
67. Kidston R. & Lang W.H. On old red sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. – V.52. – 1921. – P. 855- 902.
68. Kräusel R. & Weyland H. Pflanzenreste aus dem Devon. X. Zwei Pflanzenfunde im Oberdevon der Eifel. Senckenbergiana. – V. 19. – 1937. – P. 338–355.
69. Krings M. Taylor T.N. Taylor E.L. Dotzler N. Walker C. Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids // New Phytologist. – V. 191. – 2011. – P. 311–314
70. Lemoigne Y., Iurina A. and Snigirevskaya N. Revision du genre *Callixylon* Zalesky 1911 (Archaeopteris) du Devonian // Paleontographica Abt. – V. 186. – 1983. – P. 81-120.
71. Lepekhina V. G. New finds of cordaitan woods from upper Palaeozoic of Kazakhstan // Journal of Palaeontology. – V. 4. – 1963. – P. 101–09.
72. Lowman M.D. & Rinker H.B. Forest canopies. 2nd edition. Elsevier Academic Press. – 2004. – 517 p.

73. Marcelle H. *Callixylon velinense* nov. sp. Un bois a structure conservee du Devonien de Belgique // Bulletin de l'Academie Royale de Belgique, Sciences. – V. 37. – 1951. – P. 908–919.
74. Meyer-Berthaud B., Decombeix A.-L. & Ermacora X. Archaeopterid root anatomy and architecture: New information from permineralized specimens of Famennian age from Anti-Atlas (Morocco) // International Journal of Plant Sciences. – V. 174. – 2013. –364–381.
75. Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., and Bousquet J.-L. The development of *Archaeopteris*: New evolutionary characters from the structural analysis of an Early Famennian trunk from southeast Morocco // American Journal of Botany. – V. 87. – 2000. – P. 456–468.
76. Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., and Wendt J. *Archaeopteris* is the earliest known modern tree // Nature. – V. 398. – 1999. – P. 700–701.
77. Meyer-Berthaud B., Soria A. & Decombeix A.-L. The land plant cover in the Devonian: a reassessment of the evolution of the tree habit // The terrestrialization process: modelling complex interactions at the biosphere-geosphere interface. Geological Society, London, Special Publications 339. – 2010. – P. 59–70.
78. Meyer-Berthaud B., Wendt J. & Galtier J. First record of a large *Callixylon* trunk from the Late Devonian of Gondwana // Geological Magazine. – V. 134. – 1997. – P. 847–853.
79. Orlova O. A. & Jurina A. Genus *Callixylon* Zalessky (Archaeopteridophyta): main criteria for distinguishing its species and revision of its species composition // Paleontological Journal. – V. 45. – 2011. – P. 580–589.
80. Scheckler S. E. Geology, floristics and paleoecology of Late Devonian coal swamps from Appalachian Laurentia (U.S.A.) // Annales de la Societe Geologique de Belgique. – V. 109. – 1986. – P. 209–222.
81. Snigirevskaya N.S., Snigirevsky S.M. New locality of *Callixylon* (Archaeopteridaceae) in the Late Devonian of Andoma Mountain (Vologda Region, north-west Russia) and its importance for the reconstruction of archaeopterids distribution // Acta Paleobot. Vol. 41., No 2., –2011. – P. 97–105.
82. Snigirevskaya N. S. & Lemoigne Y. Nouveau gisement Devonien a *Callixylon* dans le centre de la Sibirie: consequences pour la phytogeographie, la climatologie et les relations continentales au Devonien Superieur // Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Paris, Serie II. – V. 311 –1990. – P. 1557–1562.

83. Stubblefield S. P. & Taylor T. N. Wood decay in silicified gymnosperms from Antarctica // *Botanical Gazette*. – V.147. – 1986. – P. 116–125.
84. Tanrattana M., Meyer-Berthaud B., Decombeix A-L. *Callixylon wendtii* nov., a new species of archaeopteridalean progymnosperm from the Late Devonian of Anti-Atlas, Morocco // *Earth and Environmental Science Transactions, Royal Society of Edinburgh*. – V. 108. – 2019. – P. 373-385.
85. Taylor T.N. and Taylor E.L. The distribution and interactions of some 670 Paleozoic fungi // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – V. 95. – 1997. – P. 83-94.
86. Taylor T.N., Taylor E.L., Krings, M. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. Amsterdam: Elsevier. – 2009. – 1230 p.
87. Trivett M. L. An architectural analysis of *Archaeopteris*, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth // *Bot. J. Linn. Soc. Lond.* – V. 111. – 1993. – P. 301-329.
88. Taheri W.I., Bever J.D. Adaptation of plants and arbuscular mycorrhizal fungi to coal tailings in Indiana // *Applied Soil Ecology*. – V. 45. – Issue 3. – 2010. – P. 138-143.
89. Zalessky M.D. Communication preliminaire sur un nouveau *Dadoxylon* faisceaux de bois primaire autour de la moell provenant du Devonian Superieur du basin du Donetz // *Bull. Acad. Sci. St. Petersburg*. – Ser. VI. – V.18. – 1909. – P. 1175-1178.