

УДК: 581.33 : 561.5(477)

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПАЛЕОПАЛИНОЛОГИИ

Н.Е. Завьялова

Появление электронных микроскопов и применение их в процессе палинологических исследований (Ehrlich, Hall, 1959) открыло новый этап в палеопалинологии, так как они позволяют различать тончайшие детали строения спородермы, не видимые в световой микроскоп. Исследования, выполненные с помощью электронных микроскопов, как правило, выявляют значительное разнообразие в морфологии оболочек пыльцевых зерен. Информация, получаемая электронно-микроскопическими методами, является богатым источником для сравнительно-морфологического анализа и дальнейших построений в филогении и систематике.

Однако в силу ряда причин сведения по ультраструктуре пыльцевых зерен в настоящее время не применяются в полной мере, как это можно было бы ожидать исходя из их потенциала. Что же препятствует их максимальному использованию? Рассмотрим эту проблему, используя в качестве примеров некоторые публикации, посвященные морфологии оболочек пыльцевых зерен ископаемых голосеменных растений.

Первое неприятное обстоятельство, с которым сталкивается исследователь в процессе поиска в литературе данных по ультраструктуре оболочек ископаемых пыльцевых зерен, — это **неизученность** многих важных групп растений. Согласно последним обзорам (Kedves, 1994; Osborn, Taylor, 1994; Valme, 1995), с помощью ТЭМ не изучалась экзина пыльцевых зерен представителей порядков *Calamopityales*, *Ginkgoales*, *Czekanowskiales*.

Отсутствие информации по ультраструктуре экзины многих таксонов вынуждает сравнивать ультраструктуру экзины только что изученного объекта (данные ТЭМ) не с ультраструктурой экзины филогенетически близких растений, а только с общей морфологией пыльцы этих растений (данные СМ). Никто не отрицает необходимости и важности светового микроскопа и уместности сравнения морфологических особенностей пыльцы одного таксона, выявленных с помощью СМ, с морфологической характеристикой пыльцы другого таксона, также полученной с помощью СМ. Однако использование данных СМ вместо ТЭМ при сравнительно-морфологическом анализе может приводить к упрощениям и ошибочным выводам. Например, при изучении с помощью светового микроскопа сложно отличить элементы, располагающиеся на по-

верхности пыльцевого зерна, от деталей внутреннего строения (Zavada, 1984). Точечная текстура, описанная под световым микроскопом, может соответствовать как орбикулам на поверхности пыльцевого зерна, производным тапетума (Taylor, 1990), так и гранулярному внутреннему строению. Столбиковая текстура, описанная под СМ, при изучении под ТЭМ часто оказывается ячеистой. Между тем столбиковая экзина традиционно считается отличительным признаком покрытосеменных, а ячеистая — голосеменных растений (Doyle et al., 1975). Если при изучении в световом микроскопе экзина выглядит гомогенной, она совсем не обязательно оказывается гомогенной при больших увеличениях трансмиссионного микроскопа, однако характер строения внутреннего слоя спородермы также является важным диагностическим признаком.

Таким образом, если мы возьмем для сравнения только морфологические описания, не придавая значения тому, каким методом (световой или электронной микроскопии) они были получены, ошибки будут неизбежны.

Рассмотрим теперь более благополучный вариант, когда информация по ультраструктуре спородермы имеется. Очень часто оказывается, что она основана на единичных срезах какого-нибудь одного представителя таксона. Например, вся информация по ультратонкому строению ископаемых цикадовых заключена в единственной фотографии среза *Androstrobus balmei* Hill, причем срез не затронул района апертуры (Hill, 1990). Из порядка *Pentoxylales* изучена пыльца рода *Cycadopites*, извлеченная из спорангия *Sahnia laxiphora* Drinnan et Chambers (Osborn et al., 1991). Из порядка *Glossopteridales* изучена пыльца рода *Protohaploxylinus*, извлеченная из дисперсных спорангиев рода *Arberriella* (Zavada, 1991). Для порядка *Ginkgoales* приходится использовать информацию по современному *Ginkgo biloba* (Ueno, 1960; Audran, Masure, 1978; Xi Yi-Zhen, Wang Fu-Hsiung, 1989; Xi Yi-Zhen, 1990; и др.). Опубликована единственная статья C.J. Phipps et al. (1995) по ультраструктуре экзины пыльцевых зерен, извлеченных из репродуктивных структур ископаемой сосны.

Не следует забывать, что внутри каждого таксона существует значительное морфологическое разнообразие. Успешное определение современных растений до рода и вида только по пыльце это под-

тверждает. Кроме того, эволюция таксона во времени закономерно отражалась и на ультраструктуре экзины его представителей, например изменение морфологии пыльцы хейролепидиевых разного возраста (Alvin, 1982), изменение морфологии мешковой пыльцы кордаитовых и хвойных (Millay, Taylor, 1976). Вынужденно экстраполируя данные по одному представителю на весь таксон, мы принимаем случайно выбранного представителя таксона за самого типичного, лишаясь возможности как оценить изменчивость современных друг другу представителей, так и проследить их морфологическую эволюцию во времени.

Даже в тех группах ископаемых растений, где ситуация сравнительно благополучная, т.е. изучено несколько представителей и имеется какая-то повторность, остаются проблемы, препятствующие сравнению. Публикуются срезы, прошедшие в какой-либо одной части пыльцевого зерна и не затрагивающие всех его деталей строения (e.g., Medus, 1977). При попытке сравнить результаты оказывается, что не всегда имеется информация о строении апертуры (e.g., Hill, 1990). Или бывает, что в одном случае срез продольный, в другом поперечный. И хотя оба представителя таксона были охвачены электронно-микроскопическими исследованиями, сравнить их между собой сложно.

Препятствуют сравнению также и различия в методике, применяемой исследователями при электронной микроскопии. Например, рядом палинологов (Millay et al., 1980; Clement-Westerhof, 1986; Meyer-Berthaud, 1986; Meyer-Berthaud, Galtier, 1986; Drinnan, Crane, 1994; и др.) используется следующий метод:готавливаются толстые срезы пыльцевых зерен, которые затем изучаются с помощью СЭМ. По сравнению с трансмиссионной электронной микроскопией этот метод подкупает своей простотой и возможностью не заниматься реконструкцией по серии ультратонких срезов, а непосредственно увидеть трехмерное строение экзины. К сожалению, с помощью этого метода мы не можем точно указать, где находится граница между эктэксиной и эндэксиной, существует ли эндэксина у изучаемого объекта, так как эти слои различаются только под ТЭМ по электронной плотности после проведенного контрастирования (Blackmore et al., 1992). Более того, изучая срезы с помощью СЭМ, нельзя сказать, каково строение внутреннего слоя спородермы (см. Meyer-Berthaud, Galtier, 1986, pl. III, fig. 6—7), а именно: гомогенный ли он (каким выглядит на фотографии) или в нем присутствуют ламеллы. В данном случае модификация методики препятствует сравнению получаемых результатов с уже имеющимися в литературе. В Meyer-Berthaud и J. Galtier получены материалы по внутреннему строению предпыльцы *Lyginopteridales*, которые свидетельствуют о том, что, несмотря на примитивное внешнее строение, предпыльца *Lyginopteridales*

проявляет определенное сходство по внутреннему строению с предпыльцой *Medullosales*. Однако этот вопрос не может быть решен окончательно, пока пыльца первого порядка не изучена с помощью ТЭМ.

Одним из наиболее частых приемов, используемых в палинологии, является сравнение морфологических особенностей дисперсной пыльцы с таковыми инситной пыльцы с целью выявления таксономической принадлежности дисперсной пыльцы. Здесь незаменима информация по ультратонкому строению экзины. Скрытое морфологическое разнообразие, выявляемое СЭМ и ТЭМ, позволяет с большой долей уверенности соотносить дисперсную и инситную пыльцу.

Дополнительную сложность (кроме уже рассмотренных) представляет разная степень сохранности пыльцевых зерен. Дисперсные пыльцевые зерна обычно сохраняются хуже, чем таковые, извлеченные из микроспорангиев или пыльцевых камер. Дистальная и проксимальная стороны дисперсного пыльцевого зерна бывают так сильно прижаты друг к другу из-за смятия пыльцевого зерна, что полость пыльцевого зерна практически неразличима (Zavialova et al., 2001, pl. 2, 5, 6). Инситные пыльцевые зерна (в некоторых случаях) могут предохраняться от смятия стенками спорангия, и в таком случае по их срезам легче представить себе, как выглядела неповрежденная спородерма (e.g., Taylor, Daghlian, 1980, pl. III, fig. 1).

Проблема смятия пыльцевых зерен особенно актуальна, когда мы имеем дело с мешковой пыльцой. Наличие протосаккуса или эусаккуса часто придает эволюционное значение, во всяком случае это важный морфологический признак. Между тем мешки сильно сдавленных пыльцевых зерен часто выглядят протосаккатными, хотя в действительности могут являться эусаккатными.

Так, по данным М.А. Millay и Т.Н. Taylor (1976), пыльца формального рода *Vesicaspora* имеет эусаккус. На большинстве полученных нами срезов дисперсных пыльцевых зерен *Vesicaspora* (из пермских отложений р. Вятка) полость мешка целиком заполнена сетью из перегородок эктэксины. Мешок выглядит протосаккатным, но на нескольких срезах в области мешка была замечена небольшая полость (Zavialova et al., 2001).

Можно представить себе несколько объяснений несовпадению наших результатов с результатами М.А. Millay и Т.Н. Taylor. Во-первых, мешок может выглядеть как протосаккус вследствие сильной уплощенности пылинки и сжатия его стенок, тогда небольшие замеченные нами полости подтверждают существование эусаккуса. Не исключено, что существует тип мешка, промежуточный между эусаккусом и протосаккусом: внутренние перегородки такого мешка разрываются, образуя небольшую полость. Такой тип строения мешка можно

сопоставить с типом "subsaccate pollen", предложенным С.В. Мейеном (Me yen, 1997) для мешковой пыльцы пермских хвойных Западной Ангариды. И наконец, возможно, что обсуждаемая пыльца продуцировалась разными растениями, что и отразилось на ее морфологии.

Еще одна особенность, вероятно связанная с худшими условиями фоссилизации, — это то, что у дисперсной пыльцы часто плохо выражена (или, возможно, слабо контрастируется) эндэкина (Zavada, 1990; Zavada, Dilcher, 1988; Zavalova et al., 2001).

Таким образом, оболочки пыльцевых зерен, которые продуцировались одним и тем же растением, сохраненные в разных условиях: *in situ* и дисперсно, могут достаточно значительно отличаться на срезах. Это обстоятельство следует особенно иметь в виду при рассмотрении ультраструктуры мешковой пыльцы.

На использование электронно-микроскопических данных влияет также **несовершенство терминологии** при описании ультраструктуры ископаемой пыльцы. Очень часто одним и тем же термином обозначают отличающиеся друг от друга структуры и, наоборот, разными терминами называют сходные структуры (термины выражают не реально существующие отличия, а, скорее, пристрастия исследователя). Когда исследователь пытается найти аналогию своим результатам в работах других авторов, сгруппировать морфологически близкую пыльцу, часто ему приходится оперировать уже не микрографиями, а описаниями, которые в отрыве от изображения могут дать неадекватную картину и привести к ошибочным выводам.

Для **решения** перечисленных выше проблем можно предложить следующее. Во-первых, **максимально широкое применение электронных микроскопов** при описании как пыльцевых зерен из микроспорангиев, так и дисперсной пыльцы. Часто, описывая морфологию микроспорангиев, палеоботаники ограничиваются лаконичным описанием пыльцы и фотографиями, выполненными при небольшом увеличении на световом микроскопе. Происходит совершенно неоправданное разбазаривание материала, в котором остро нуждается палиноморфология.

При описании новых родов и видов дисперсной пыльцы применение электронных микроскопов также нужно сделать обычной практикой (объединяя усилия палинологов, работающих разными методами). Если нет возможности сразу же провести электронно-микроскопическое исследование, необходимо оставлять материал для такового (по мнению Л.В. Ровниной, следует даже создать коллекцию инситу спор и пыльцы для дальнейшего углубленного изучения их ультраструктуры методами электронной микроскопии, а также базу данных по литературе, посвященной этому вопросу).

Голотипов дисперсной пыльцы, представленных только постоянными препаратами, недостаточно. Мы возвращаемся к первоописаниям родов и видов на самых разных этапах анализа. И если не будет возможности сравнивать только что полученные данные электронной микроскопии с ультраструктурой голотипа, мы опять вынуждены будем сравнивать срез только с данными световой микроскопии, и достоверность результатов такого сравнения всегда будет сомнительна.

Получение новой информации по ультраструктуре экины ископаемых растений позволит **отказаться от неоправданной экстраполяции данных по одному представителю таксона на весь таксон**. Морфология оболочек пыльцы ископаемых растений, как и пыльцы современных видов (см. выше), очень разнообразна. Например, пыльца представителя беннеттитовых *Cycadeoidea dactotensis* (McBride) Ward характеризуется гомогенным тектумом, зернистым инфратектумом и гомогенной эндэкиной (Osborn, Taylor, 1995), а пыльца другого представителя того же таксона, *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Krausel et Schaarschmidt, отличается гранулярным инфратектумом, гомогенным подстилающим слоем и слаболамеллярной эндэкиной (Ward et al., 1989). Как мы видим, два изученных представителя одного таксона различаются значительно, поэтому, чтобы выявить диагностические признаки какого-либо таксона, которыми можно будет пользоваться для сравнения с дисперсной пыльцой, нужно изучать возможно большее число его представителей.

Пыльца рода *Classopollis* (*Cheirolepidiaceae*) — объект многочисленных исследований с применением ТЭМ (Pettitt, Chaloner, 1964; Medus, 1977; Taylor, Alvin, 1984; Rowley, Srivastava, 1986; и др.). Выявлена главная отличительная особенность ультраструктуры *Classopollis*: "столбиковая" эктэкина. Эта черта позволяет уверенно определять пыльцу хейролепидиевых, основываясь на данных ТЭМ (например, в случае плохой сохранности пыльцы). Наряду с характерным общим признаком представителя рода имеют значительные различия в скульптуре поверхности (Pocock et al., 1990): отмечена многоламеллярная (Pettitt, Chaloner, 1964; Taylor, Alvin, 1984), одноламеллярная (Rowley, Srivastava, 1986), гомогенная (Zavalova, 2003) эндэкина. Каждый новый срез отличается от уже описанных, что важно при определении изменчивости пыльцевых зерен внутри семейства. Надежда определить изменчивость внутри материнского таксона делает многообещающими исследования и таких достаточно проработанных объектов.

При изучении родов дисперсной пыльцы нужно не забывать, что это всего лишь формальные роды. Сходное внешнее строение может объединять представителей очень далеких в систематическом отношении групп. Поэтому исследования дисперсной пыльцы нужно проводить **с большой повтор-**

ностью для выявления изменчивости внутри одного какого-нибудь географического пункта, географической изменчивости и изменчивости во времени. Такой анализ позволит определить диапазон изменчивости и сгруппировать родственную пыльцу внутри формальных таксонов.

Сравнение морфологии дисперсной пыльцы с таковой *in situ* остается незаменимым и недостаточно используемым приемом по определению таксономической принадлежности пыльцы. Например, пыльцу формального рода *Cycadopites* находили в генеративных структурах *Bennettitales*, *Cycadales*, *Ginkgoales*, *Czekanowskiales*, *Pentoxylales*, *Gnetales*, *Peltaspermales* (Balme, 1995). Только у отдельных представителей некоторых из этих таксонов изучена ультраструктура экзины. Пыльцевые зерна *Cycadopites*, встречающиеся в дисперсном состоянии, значительно варьируют и по строению экзины и эндэзины, и по структуре борозд (Мейер-Меликян, Завьялова, 1996). Только при получении информации по пыльце *Cycadopites in situ* информация по дисперсной пыльце сможет прояснить наши представления о растительности прошлого.

Сложность с различной степенью сохранности инситных и дисперсных пыльцевых зерен в какой-то мере можно преодолеть, изучая пыльцу одного и того же морфологического типа, извлеченную из генеративных структур и захороненную дисперсно из того же самого образца. Можно надеяться, что такое сравнение позволит определить, с какой поправкой нужно подходить к дисперсной пыльце при сравнении ее с инситной. Кроме того, для решения этой проблемы многообещающей представляется методика электронно-микроскопического изучения пыльцы из янтаря, предложенная

недавно французскими исследователями (De Franceschi et al., 2000; Dejax et al., 2001). Пыльца, оказавшаяся в янтаре, полностью сохраняет трехмерное строение, что может дать однозначное решение вопроса о типе мешка (в случае с мешковой пыльцой). Кроме того, сохраняются более внутренние слои оболочки (даже интина) и частично клеточное содержимое, что открывает совершенно новые перспективы для палеоботаники.

Для облегчения сравнения получаемых результатов и повышения достоверности этого сравнения необходимо последовательное изучение одного и того же пыльцевого зерна с применением и светового и электронных микроскопов (Rowley, Jarai-Komlodi, 1976; Pacini et al., 1980; Daghlian, 1982; Мейер-Меликян, Тельнова, 1991; и др.), использование всех методов электронной микроскопии, а также изучение серии срезов через все пыльцевое зерно, включая все его морфологически отличные участки.

Для преодоления терминологической путаницы и корректного сопоставления различных пыльцевых зерен полезно выделить определенные структурные типы строения спородермы и пытаться следовать этим типам при описаниях (Zavialova, 2000).

Электронная микроскопия — это метод, имеющий большое будущее в палинологии. При широком использовании всех возможностей электронного микроскопа в комплексе с традиционными методами можно выявить все скрытое разнообразие экзины и использовать полученные данные в филогении и систематике.

Я благодарна Н.Р. Мейер-Меликян и Л.В. Ровниной за ценные замечания в процессе написания статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (Грант № 03-04-49611).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мейер-Меликян Н.Р., Завьялова Н.Е. Дисперсные диссертально-бороздчатые пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири // Бот. журн. 1996. Вып. 81. № 6. С. 10—22.
- Мейер-Меликян Н.Р., Тельнова О.П. О методе изучения ископаемых спор и пыльцы с помощью светового, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов // Палинологические таксоны в биостратиграфии. Материалы 5-й Всес. палинол. конф. М., 1991. С. 8—9.
- Alvin K.A. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 37. P. 71—98.
- Audran J.C., Masure E. La sculpture et l'infrastructure du sporoderme de *Ginkgo biloba* comparees a celles des enveloppes polliniques des Cycadales // Rev. Palaeobot. Palynol. 1978. Vol. 26. P. 363—387.
- Balme B.E. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 87, N 2—4. P. 81—323.
- Blackmore S., Le Thomas A., Nilsson S., Punt W. Pollen and spore terminology. Onderwijs Media Instituut. University of Utrecht. The Netherlands. 1992.
- Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VI. The conifer *Ortiseia* Florin from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Goppert) Schimper // Rev. Palaeobot. Palynol. 1984. Vol. 41. P. 51—166.
- Daghlian C.P. A simple method for combined light, scanning and transmission electron microscope observation of single pollen grains from dispersed pollen samples // Pollen et Spores. 1982. Vol. 24, N 3—4. P. 537—545.
- De Franceschi D., Dejax J., De Ploëg G. Extraction du pollen inclus dans l'ambre [Sparnacien du Quesnoy (Oise), bassin de Paris]: vers une nouvelle spécialité de la paleopalynologie // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planetes. 2000. Vol. 330. P. 227—233.
- Dejax J., De Franceschi D., Lugardon B., Ploëg G., Arnold V. Le contenu cellulaire du pollen fossilisé dans l'amb-

- re, préservé a l'état organique // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planetes. 2001. Vol. 332. P. 339—344.
- Doyle J.A., Campo M. van, Lugardon B. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen // Pollen et Spores. 1975. Vol. 17, N 3. P. 429—486.
- Drinnan A.N., Crane P. A synopsis of medullosan pollen organs from the Middle Pennsylvanian Mazon Creek flora of Northeastern Illinois, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 80. N 3—4. P. 235—257.
- Ehrlich H.G., Hall J.W. The ultrastructure of Eocene pollen // Grana Palynol. 1959. Vol. 2. P. 32—35.
- Hill C.R. Ultrastructure of *in situ* fossil cycad pollen from the English Jurassic, with a description of the male cone *Androstrobus balmei* sp. nov. // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 65. P. 165—173.
- Kedves M. Transmission electron microscopy of the fossil gymnosperm exines. Szeged. 1994. 125 p.
- Medus J. The ultrastructure of some *Circumpolles* // Grana. 1977. Vol. 16, N 1. P. 23—28.
- Meyen S.V. Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 96. P. 351—447.
- Meyer-Berthaud B. *Melissiotheca*: a new pteridosperm pollen organ from the Lower Carboniferous of Scotland // Bot. J. Linn. Soc. 1986. Vol. 93. P. 277—290.
- Meyer-Berthaud B., Galtier J. Studies on a Lower Carboniferous flora from Kingswood near Pettycur, Scotland. II. *Phacelotheca*, a new synangiate fructification of pteridospermous affinities // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 48. P. 181—198.
- Millay M.A., Rothwell G.W., Eggert D.A. Ultrastructure of *Stewartiotheca* (Medullosaceae) prepollen // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 2. P. 223—227.
- Millay M.A., Taylor T.N. Evolutionary trends in fossil gymnosperm pollen // Rev. Palaeobot. Palynol. // 1976. Vol. 21. P. 65—91.
- Osborn J.M., Taylor T.N. Comparative ultrastructure of fossil gymnosperm pollen and its phylogenetic implications // Ultrastructure of fossil spores and pollen. Royal Botanic Garden / Eds. M.H. Kurmann, J.A. Doyle. Kew, 1994. P. 99—121.
- Osborn J.M., Taylor T.N. Pollen morphology and ultrastructure of the Bennettitales: *in situ* pollen of *Cycadeoidea* // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82, N 8. P. 1074—1081.
- Osborn J.M., Taylor T.N., Crane P.R. The ultrastructure of *Sahnia* pollen (Pentoxylales) // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78, N 11. P. 1560—1569.
- Pacini E., Ciampolini F., Cresti M. A technique for observing the same anther or pollen grain both by TEM and SEM // Grana. 1980. Vol. 19. P. 193—195.
- Pettitt J.M., Chaloner W.G. The ultrastructure of the Mesozoic pollen *Classopollis* // Pollen et Spores. 1964. Vol. 6. P. 611—620.
- Phipps C.J., Osborn J.M., Stockey R.A. *Pinus* pollen cones from the Middle Eocene Princeton Chert (Allenby Formation) of British Columbia, Canada // Int. J. Pl. Sci. 1995. Vol. 156, N 1. P. 117—124.
- Pocock S.A.J., Vasanthy G., Venkatachala B.S. Pollen of *Circumpolles* — an enigma or morphotrends showing evolutionary adaptation // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 65. P. 179—183.
- Rowley J.R., Jarai-Komlodi M. Observation of one pollen grain by SEM, TEM and light microscopy // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 1976. Vol. 22. P. 449—461.
- Rowley J.R., Srivastava S.K. Fine structure of *Classopollis* exines // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 3059—3074.
- Taylor T.N., Alvin K.L. Ultrastructure and development of Mesozoic pollen: *Classopollis* // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71, N 4. P. 575—587.
- Taylor T.N., Daghlian C.P. The morphology and ultrastructure of *Gothania* (Cordaitales) pollen // Rev. Palaeobot. Palynol. 1980. Vol. 29. P. 1—14.
- Ueno J. Studies of pollen grains of Gymnospermae. Concluding remarks to the relationships between Coniferae // J. Inst. Poly. Osaka City Univ. 1960. Vol. 11. P. 109—136.
- Ward J.V., Doyle J.A., Hotton C.L. Probable granular angiosperm magnoliid pollen from the Early Cretaceous // Pollen et Spores. 1989. Vol. 31. P. 113—132.
- Xi Yi-Zhen. Ultrastructure of exine of *Cycas panzhihuensis* and *Ginkgo biloba* // Yushania. 1990. Vol. 7. P. 81—90.
- Xi Yi-Zhen, Wang Fu-Hsiung. Pollen exine ultrastructure of extant Chinese gymnosperms // Cathaya. 1989. Vol. 1. P. 119—142.
- Zavada M.S. Angiosperm origins and evolution based on dispersed fossil gymnosperm pollen ultrastructure // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 444—463.
- Zavada M.S. The ultrastructure of three monosulcate pollen grains from the Triassic Chinle Formation, Western United States // Palynol. 1990. Vol. 14. P. 41—51.
- Zavada M.S. The ultrastructure of pollen found in the dispersed sporangia of *Arberiella* (Glossopteridales) // Bot. Gaz. 1991. Vol. 152, N 2. P. 248—255.
- Zavada M.S., Dilcher D.L. Pollen wall ultrastructure of selected dispersed monosulcate pollen from the Cenomanian, Dakota Formation, of central USA // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 669—679.
- Zavialova N.E. On the ultrastructure of *Classopollis* exine: a tetrad from the Jurassic of Siberia. Proceedings of the X Intern. Palynol. Congr., Acta Paleontologica Sinica. 2003, 42(1): 1—7.
- Zavialova N.E. Diversity of exine types of fossil gymnospermous pollen // 10th Intern. Palynol. Congr. Abstracts. Nanjing, China, 2000. P. 199.
- Zavialova N.E., Meyer-Melikian N.R., Gomankov A.V. Ultrastructure of Some Permian Pollen Grains from the Russian Platform // D.K. Goodman, R.T. Clarke (Eds.). Proceedings of the IX Intern. Palynol. Congr., Houston, Texas, USA, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 2001. P. 99—114.

**PROBLEMS AND PROSPECTS
OF ELECTRON MICROSCOPY IN PALEOPALYNOLOGY**

N.E. Zavalova

Summary

Electron-microscopical data extend our knowledge of morphological variety of fossil pollen considerably and, thus, represent a rich source for further reconstructions. However, a range of factors makes difficult the comparison between ultrastructural data as well as their valuable application. These are (1) the absence or insufficiency of information regarding many taxa of fossil plants, (2) differences of methods used by palynologists, (3) worse preservation of dispersed pollen comparing that *in situ*, (4) imperfection of descriptive terminology. The possible solutions of these problems are discussed.