

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭКЗИНЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *PROTOHAPLOXYPINUS* ИЗ ПЫЛЬЦЕВОГО ОРГАНА ПЕЛЬТАСПЕРМОВОГО СЕМЕННОГО ПАПОРОТНИКА (ПЕРМЬ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ)

Завьялова Н.Е., Карасев Е.В.

¹Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН, Москва,
e-mails: zavial@paleo.ru, berichtenvak@gmail.com

EXINE ULTRASTRUCTURE OF POLLEN GRAINS OF *PROTOHAPLOXYPINUS* FROM A PELTASPERM POLLEN ORGAN (PERMIAN OF THE RUSSIAN PLATFORM)

Zavialova N.E., Karasev E.V.

A.A.Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences (PIN RAS), Moscow

Пельтаспермовые семенные папоротники характеризуются исключительным (для голосеменных) разнообразием морфотипов пыльцевых зерен. Это и двумешковые ребристые пыльцевые зерна *Protohaploxypinus*, и двумешковые нерребристые *Vesicaspora* и *Falcisporites*, и безмешковые ребристые *Vittatina*, и безмешковые лодочковидные *Cycadopites*. Причем почти все эти морфотипы известны не только у пельтаспермовых. Из пермских отложений известны инситные находки *Protohaploxypinus*, *Vesicaspora*, *Vittatina*; из триасовых - *Falcisporites* и *Cycadopites* (Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert, 2011). В противоположность пыльцевым зернам, пыльцевые органы ранних и поздних пельтаспермовых весьма сходны между собой. В этой связи возникают следующие вопросы. Насколько близки были друг другу пельтаспермовые, производившие такие разные по морфологии пыльцевые зерна? Какие морфологические преобразования происходили в ходе эволюции пельтаспермовых? Как из преимущественно мешковых пыльцевых зерен ранних пельтаспермовых сформировались безмешковые однобороздные пыльцевые зерна поздних пельтаспермовых? Есть ли какие-либо различия (хотя бы на уровне ультраструктуры экзины) между пыльцевыми зернами пельтаспермовых и пыльцевыми зернами тех же морфотипов, но производившихся другими группами голосеменных растений?

Для разработки этих проблем необходима информация по морфологии и ультраструктуре инситных пыльцевых зерен пельтаспермовых. Поэтому мы изучили пыльцевые зерна из пыльцевого органа пельтаспермовых *Permotheca striatifera* Meyen et Gomankov, 1986 (Рис. 1), найденного в позднепермском местонахождении Исады (=Мутовино) (Zavialova, Karasev, in press), одном из самых богатых в Европейской России местонахождений наземных организмов (Aristov et al., 2013). Пыльцевые зерна были изучены с помощью просвечивающей световой микроскопии (СМ), сканирующей электронной (СЭМ) и трансмиссионной электронной (ТЭМ) микроскопии.

Пыльцевые зерна двумешковые, ребристые, имеют на проксимальной стороне до 10 ребер (Рис. 2, 3). Эктэксина и эндэксина различаются по ультраструктуре и электронной плотности. Эктэксина ячеистая; эндэксина более электронно-плотная и выглядит гомогенной, но при больших увеличениях на некоторых срезах заметны признаки слоистости. Мешки выглядят протосаккатными. Прилегающие к телу области выполнены ячеистой эктэксиной и напоминают мешки по ультраструктуре. Утончения между проксимальными ребрами образованы либо тонким гомогенным слоем эктэксины, располагающемся на эндэксине, либо только эндэксиной. В области дистальной апертуры присутствует только эндэксина.

Пыльцевые зерна *Protohaploxypinus* из пермских отложений были неоднократно изучены с помощью ТЭМ: дисперсные пыльцевые зерна, предположительно принадлежавшие глоссоптерисовым (Foster, 1979), и инситные глоссоптерисовых (Zavada, 1991) из Гондваны, дисперсные пыльцевые зерна, предположительно

принадлежавшие пельтаспермовым из Ангариды (Завьялова, 1998; Krassilov et al., 1999b; Zavialova et al., 2001). Данные по ультраструктуре инситных пыльцевых зерен *Protohaploxypinus* пельтаспермовых из пермских отложений нами получены впервые. Данные по ультраструктуре триасовых *Protohaploxypinus* отсутствуют.

Между всеми изученными группами пыльцевых зерен наблюдается значительное сходство по морфологии и ультраструктуре (хотя их производили растения двух неродственных групп голосеменных). Имеются также и различия, но их значение трудно оценить из-за различной степени сохранности материала, а также различий в методике, примененной исследователями. Не во всех исследованиях была изучена область мешка. В тех, где это было сделано, пыльцевые зерна на срезах выглядят протосаккатными. Однако нужно иметь в виду то обстоятельство, что все изученные пыльцевые зерна уплощены в процессе фоссилизации (и, действительно, толщина мешков на срезах очень небольшая), и остается вероятность, что мешки *Protohaploxypinus* могли быть и зусаккатными. Для окончательного решения необходим материал трехмерной сохранности.

Ультраструктура проксимальных областей более или менее сходна, но у одних групп в промежутках между проксимальными ребрами описан тонкий гомогенный слой эктэкины и эндэкина, у других - только эндэкина. Поскольку на нашем материале мы наблюдали оба варианта у пыльцевых зерен, извлеченных из одного и того же спорангия, мы полагаем, что это различие нельзя использовать в качестве таксономического, скорее оно является проявлением индивидуальной изменчивости или же эти различия связаны с сохранностью.

В ультраструктуре эндэкины описаны следующие варианты: толстая гомогенная; гомогенная с белыми линиями в наружной части; гомогенная с признаками слоистости; тонкая мелкозернистая; толстая гомогенная с отслаивающимися нитями, частично заходящими в область мешка. Эти варианты не позволяют разделить изученные пыльцевые зерна на две группы вероятного разного ботанического происхождения, т.к., например, чисто гомогенная эндэкина указана и у гондванских, и у ангарских пыльцевых зерен, как и гомогенная с белыми линиями. Здесь надо учитывать, как различия в примененных методиках (например, Foster (1979) исследовал срезы с увеличением не более $\times 8000$ и не мог наблюдать белых линий, даже если они в его материале были), так и влияние сохранности. На нашем материале мы выявили разную толщину эндэкины у пыльцевых зерен из одного спорангия. Завьялова (1998) у большинства из изученных дисперсных *Protohaploxypinus* наблюдала тонкую мелкозернистую эндэкину, но у нескольких экземпляров она была толстой. Таким образом, различия в ультраструктуре эндэкины пока что не удается использовать для разграничения между ангарскими и гондванскими *Protohaploxypinus*.

Возможно, пыльцевые зерна из Ангариды отличаются от гондванских большей степенью редукции эктэкины в дистальной области тела. К сожалению, дистальная область была изучена не во всех исследованиях, и окончательный вывод сделать нельзя.

Что касается других палинотипов, известных из спорангиев пельтаспермовых, ультраструктурная информация имеется по *Vittatina*, *Vesicaspora*, *Cycadopites*. Ультраструктура пыльцевых зерен *Vittatina* изучена в ряде исследований (например, Goman'kov, Tarasevich, 2014). Все изученные представители *Vittatina* демонстрируют гранулярную ультраструктуру, резко отличающуюся от ультраструктуры *Protohaploxypinus*. Необходимо отметить, что пока что изучены только дисперсные пыльцевые зерна, а *in situ* *Vittatina* была найдена лишь однажды в спорангиях, о принадлежности которых к роду пельтаспермовых *Permotheca* существуют некоторые сомнения. В ультраструктуре экины *Vesicaspora* (Завьялова, 1998; Krassilov et al. 1999a; Zavialova et al., 2001) и *Protohaploxypinus* имеется значительное сходство. Основное

отличие касается проксимальных ребер, присутствующих у *Protohaploxylinus* и отсутствующих у *Vesicaspora*.

Сравнивая морфологию и ультраструктуру пыльцевых зерен пермских и триасовых пельтаспермовых, Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert (2011) удалось предположить, как мог происходить переход от более ранних мешковых пыльцевых зерен к более поздним безмешковым пыльцевым зернам. При изучении пыльцевых зерен типа *Cycadopites* из пыльцевых органов триасовых пельтаспермовых было обнаружено, что участки эктэкины, обрамляющие борозду, несколько утолщены в сравнении с остальной эктэкины и обладают ультраструктурой, напоминающей таковую мешков. У неребристых мешковых пыльцевых зерен типа *Vesicaspora* мешки могли редуцироваться до такого небольшого обрамления дистальной борозды. Сходное морфологическое преобразование было ранее предложено для пыльцевых зерен *Ginkgo biloba* как переход от мешковых пыльцевых зерен гипотетического предка (Sahashi, Ueno, 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Zavialova H.E. Морфология и ультраструктура ископаемых пыльцевых зерен из верхнепермских отложений верховой р. Вятки и нижнеюрских отложений Западной Сибири. Автореф. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. 1998.

Aristov, D.S., Bashkuev, A.S., Golubev, V.K., et al. Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. *Paleontol.* . 2013J. 47(7), 641-832.

Foster, C.B. Permian plant microfossils of the Blair Athol coal measures, Baralaba coal measures, and basal Rewan Formation of Queensland. Geological Survey of Queensland, Publication 372, Paleontological paper 45. 1979. 244 pp.

Gomankov, A.V., Tarasevich, V.F. Ultrastructure of *Vittatina*-like pollen grains from the Permian of the Russian Platform. 9th European Palaeobotany - Palynology Conference, Padova, 26-31 August 2014, 2014. 82-83.

Krassilov, V.A., Afonin, S.A., Naugolnykh, S.V. *Permotheca* with in situ pollen grains from the Lower Permian of the Urals. *Palaeobotanist* 48, 1999a. 19-25.

Krassilov, V.A., Rasnitsyn, A.P., Afonin, S.A., Pollen morphotypes from the intestine of a Permian booklouse. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 106, 1999b. 89-96.

Sahashi, N. & Ueno, J. 1986. Pollen morphology of *Ginkgo biloba* and *Cycas revoluta*. *Canadian Journal of Botany*, 64: 3075-3078.

Zavada, M.S. The ultrastructure of pollen found in dispersed sporangia of *Arberiella* (Glossopteridaceae). *Bot. Gaz.* 152 (2), 1991. 248-255.

Zavialova N.E., Karasev E.V. Exine ultrastructure of in situ *Protohaploxylinus* from a Permian peltasperm pollen organ, Russian Platform // *Rev. Palaeobot. Palynol.*, in press. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2014.11.003.

Zavialova, N.E., Meyer-Melikian, N.R., Gomankov, A.V. Ultrastructure of some Permian pollen grains from the Russian Platform In: Goodman, D.K., Clarke, R.T. (Eds.) *AASP*: 99-114. 2001.

Zavialova, N., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. Exine ultrastructure of in situ peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 168: 2011. 7-20.



Рис. 1. Синангии *Permothea striatifera* Goman'kov et Meуen, 1986, местонахождение Исады (=Мутовино), Вологодская область, северодвинский ярус, татарский отдел пермской системы, СМ. Масштабный отрезок 2 мм.

P



Рис. 2. Группа пыльцевых зерен *Protohaploxurinus* (Samoilovich) Hart 1964, извлеченных из микроспорангия *P. striatifera*. СМ. Масштабный отрезок 20 мкм.

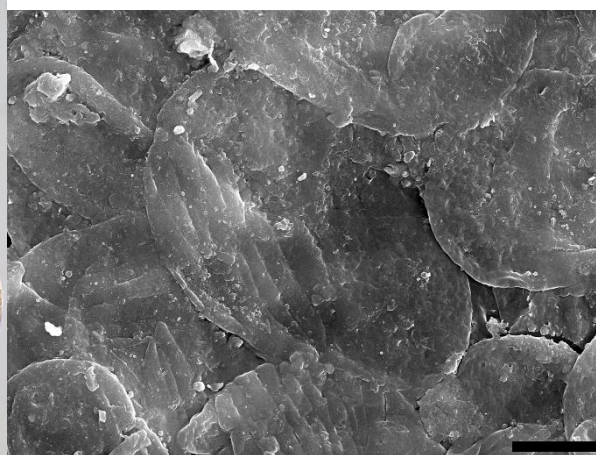


Рис. 3. Группа пыльцевых зерен *Protohaploxurinus* (Samoilovich) Hart 1964, извлеченных из микроспорангия *P. striatifera*. СЭМ. Масштабный отрезок 20 мкм.

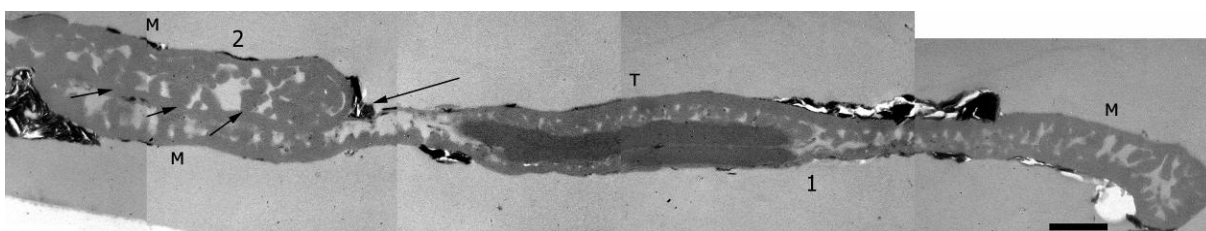


Рис. 4. Ультраструктура пыльцевых зерен *Protohaploxurinus* (Samoilovich) Hart 1964, извлеченных из микроспорангия *P. striatifera*. ТЭМ. Срез прошел через пыльцевое зерно 1, частично видно и пыльцевое зерно 2 (граница между ними обозначена стрелками). Пыльцевое зерно 2 срезано в области мешка (м), а пыльцевое зерно 1 - в периферической части тела (т): видна более электронно-плотная эндэксина. Эктэксина дистальной стороны образует апертуру. Масштабный отрезок 2 мкм.