

## СТРОЕНИЕ АПЕРТУР У ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ ПЛАТАНОИДНЫХ РАСТЕНИЙ

Теклева М.В., Маслова Н.П.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), Москва, e-mail: [tekleva@mail.ru](mailto:tekleva@mail.ru), [paleobotany\\_ns@yahoo.com](mailto:paleobotany_ns@yahoo.com)

## APERTURE CONDITION IN FOSSIL AND MODERN POLLEN OF PLATANACEOUS PLANTS

Tekleva M.V., Maslova N.P.

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

Пыльцевые зерна современных платановых описывается как трехбороздные либо, реже, как трехборозднооровые или трехборозднооровидные. Среди ископаемых платановых есть представители с трехбороздными и трехборозднооровыми пыльцевыми зернами, а также с нечетко выраженной эндоапertureй. Если проанализировать возникновение апertureрных типов покрытосеменных (Traverse, 2007 и обзор там), то мы увидим, что трехбороздные сетчатые формы появляются сразу после (если не одновременно) с однобороздными в начале мела (баррем-апт), а трехборозднооровые (или трехборозднооровидные) – в позднем альбе. Естественно, что первое появление этих типов было зафиксировано на дисперсном материале. Зачастую мы можем соотнести эти дисперсные пыльцевые зерна с естественными ботаническими таксонами высокого таксономического ранга, при этом сомнение почти всегда присутствует при попытках более конкретной интерпретации столь широко распространенного палинотипа. Гораздо более надежно опираться на находки инситных пыльцевых зерен, но они не так многочисленны. Интересно посмотреть появление этих апertureрных типов внутри одной естественной группы (например, ранга семейства) на примере одной из ранних и наиболее хорошо документированных на настоящий момент покрытосеменных – платановых. В рамках данной работы мы проанализировали оригинальные и литературные данные по всем известным инситным пыльцевым зернам, относимых к семейству Platanaceae. Также привлечены данные по пыльцевым зернам, ассоциированным с макроостатками этого семейства.

Для удобства восприятия известные находки пыльцевых зерен из мужских репродуктивных органов и ассоциированные с женскими репродуктивными органами (виды *Friisicarpus*) платановых приведены в Таблице 1. Из неё видно, что подавляющее большинство известных видов ископаемых платановых характеризуется трехбороздными пыльцевыми зернами – это как самые ранние представители из альба, так и виды, описанные из позднего мела, палеогена и неогена. Трехборозднооровые пыльцевые зерна описаны для одного вида из альба, трех видов из сеноман-турона и одного вида из кампана.

Пыльцевые зерна платановых в целом имеют довольно сходную морфологию, хотя при детальном исследовании были выделены отдельные признаки, отличающие разных представителей этой группы (Tekleva, Maslova, 2011). Что касается внутреннего строения спородермы, то у ископаемых представителей наблюдается тенденция к уменьшению доли подстилающего слоя в эктэксине, в то время как строение эндэксин у ископаемых платановых довольно сходное. Она обычно двухслойная, наружный слой тонкий, менее электронно плотный, гомогенный в безапertureрной области и тонко-ламеллярный в апertureрной. Внутренний слой более электронно плотный, гомогенный, утолщающийся по направлению к апertureрам. У современных видов эндэксина зрелой спородермы выглядит однослойной (по структуре и электронной плотности), хотя в апertureрной области часто можно наблюдать тонко-ламеллярные структуры в наружной части эндэксин (рис. 1).

Возраст	Вид	Апертурный тип
Альб	<i>Aquia brookensis</i> Crane, Pedersen, Friis et Drinnan	трехбороздный
	<i>Platananthus potomacensis</i> Friis, Crane et Pedersen	трехбороздный
	<i>Hamatia elkneckensis</i> Pedersen, Friis, Crane et Drinnan	трехборозднооровый
Альб-сеноман	<i>Friisicarpus kubaensis</i> N. Maslova, Tekleva et Sokolova	трехбороздный
	<i>Friisicarpus</i> sp. 1 и sp. 3 (Wang, 2008)	трехбороздный
Сеноман-турон	<i>Sarbaya radiata</i> Krassilov et Shilin	трехборозднооровый
	<i>Krassilovianthus sarbaensis</i> N. Maslova, Tekleva et Remizowa	трехборозднооровый
	<i>Friisicarpus sarbaensis</i> N. Maslova et Tekleva	трехборозднооровый
Коньяк	<i>Ambiplatanus washingtonensis</i> Mindell, Karafit et Stockey	трехбороздный
Коньяк-сантон	<i>Quadriplatanus georgianus</i> Magallón-Puebla, Herendeen et Crane	трехбороздный
Сантон	<i>Platanus quedlinburgensis</i> Pacltová emend. Tschan, Denk & von Balthazar	трехбороздный
Сантон-кампан	<i>Platananthus hueberi</i> Friis, Crane et Pedersen	трехбороздный
	<i>Platananthus scanicus</i> Friis, Crane et Pedersen	трехбороздный
Кампан	<i>Kundurianthus mirabilis</i> Kodrul, N. Maslova et Tekleva	трехборозднооровидный
Маастрихт-палеоцен	<i>Archaranthus krassilovii</i> N. Maslova et Kodrul	трехбороздный
Палеоцен	<i>Tricolpopollianthus burejensis</i> Krassilov	трехбороздный
	<i>Platananthus speirsae</i> Pigg et Stockey	трехбороздный
	<i>Platanites hybridicus</i> Forbes	трехбороздный
Палеоцен-эоцен	<i>Chemurnautia staminosa</i> N. Maslova	трехбороздный
Эоцен	<i>Platananthus synandrus</i> Manchester	трехбороздный
	<i>Macginistemon mikaneides</i> (MacGinitie) Manchester	трехбороздный
	<i>Gynoplatananthus oysterbayensis</i> Mindell, Stockey et Beard	трехбороздный
Миоцен	<i>Platanus neptuni</i> (Ettings.) Bůžek, Holý et Kvaček	трехбороздный
Современные виды <i>Platanus</i> L.		трехбороздный, трехборозднооровидный

Таблица 1

Термин «эндоапертура» был введен Van Campo (1958) как «апертура в эндэксине». Не рассматривая здесь разнообразие эндоапертур вообще, а только случаи трехбороздного и трехборозднооровидного типов платановых, можно условно сказать, что оровидная структура – это нечетко выраженная или не всегда заметная эндоапертура. Это состояние апертурной области рассматривается как переходное от простой апертуры к сложной (или наоборот). Насколько расплывчато его определение, настолько плохо оно может быть и выражено. Хорошо выраженная эндоапертура, таким образом, это некое «отверстие» в эндэксине. Эта область также обычно подстигается утолщенной интиной. Таким образом, основное внимание при исследовании апертурного типа

следует обращать именно на строение эндэксины и интины. К сожалению, на ископаемом материале эндэксина может сохраняться лишь частично либо не сохраняется, интина не сохраняется. Аналогичную ситуацию мы наблюдаем у ацетоллизированных пыльцевых зерен, поэтому важно исследовать неацетоллизированный материал современных представителей.

Что же мы видим у ископаемых и современных платановых? У ископаемых и современных видов с трехборздными пыльцевыми зёрнами внутренний слой эндэксины постепенно и относительно резко утолщается по направлению к апертурам. У ископаемых видов с трехборзднооровыми пыльцевыми зёрнами мы действительно можем иногда наблюдать «отверстие» в эндэксине. Надо отметить, что при исследовании ультраструктуры в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) «попасть» именно в то место, где располагается эндоапертура сложно, т.к. это мало протяженный участок оболочки. Насколько можно судить по нашим данным, данное «отверстие», по-видимому, располагается именно во внутреннем, утолщенном слое эндэксины, в то время как наружный, тонко-ламеллярный слой эндэксины покрывает «отверстие» эндоапертуры сверху (рис. 2). До настоящего времени, подобных данных в литературе не было. У современных видов пыльцевые зёрна в основном трехборздные, однако, у некоторых видов, наблюдается некоторый процент трехборзднооровидных пыльцевых зерен (например, *P. orientalis* L., рис. 3). Оровидность у них заметна в основном в световом микроскопе (СМ), редко – в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). На срезах в ТЭМ оровидность не выражена (либо выражена так слабо, что заметить её сложно), хотя в редких случаях наблюдались определенные участки, которые можно было бы трактовать как выражение эндоапертуры (рис. 1). В литературе пыльцевые зёрна, для которых описан или предполагается трехборзднооровидный тип, иллюстрируются фото в СМ или, реже, в СЭМ. На уровне ультраструктуры спородермы это состояние апертуры пока не документировано. Данные по онтогенезу современного *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd. (Suarez-Cervera et al., 1995) также не вносят ясности в этот вопрос.

Furness с соавторами (2007), обсуждая эволюцию эндоапертур, подчеркивает, что зачастую наличие эндоапертур строго скоррелировано с наличием хорошо выраженной эндэксины, а также отмечает возможную связь эндоапертур (в том числе, оровидных структур) и присутствие так называемой эндоскульптуры. Действительно, это можно наблюдать у большинства видов дубов (Теклева, неопубликованные данные), для которых также, по-видимому, характерна оровидная структура апертур. У представителей платановых мы не наблюдаем эндоскульптуры эндэксины. Возможно, это связано со слабой степенью развития оровидности у платана. Другое объяснение может быть связано с тем, что виды платана произошли от предка с трехборзднооровыми пыльцевыми зёрнами и, таким образом, оровидность проявляется как следствие редукции, а не возникновения структуры.

С чем же может быть связана необходимость возникновения и исчезновения эндоапертур у пыльцевых зерен платановых? Эндоапертуры рассматриваются скорее как улучшение гармомегатной системы в рамках сложной апертуры, обеспечение дополнительных путей для транспорта воды и других веществ к цитоплазме при развитии пыльцевого зёрна, чем как непосредственное место выхода пыльцевой трубки (Blackmore, Barnes, 1986). Одно из наиболее логичных объяснений состоит в том, что раньше платановые были крупной разнообразной группой, из которой только представители одного рода представлены сегодня. Соответственно, и представители с трехборзднооровыми пыльцевыми зёрнами вымерли. Другое объяснение может быть связано с изменением типа опыления платановых. Ранние покрытосеменные считаются в большей степени энтомофильными, и платановые, вероятно, не исключение, что

подкрепляется отдельными признаками макроморфологии. Возможно, что внутри семейства были представлены как энтомофильные, так и анемофильные виды. Современные платановые – анемофильные растения, что может быть частично связано с тем, что среди них не наблюдается видов с трехбороздноорковыми пыльцевыми зёрнами. К сожалению, на настоящий момент, нет точных данных, подтверждающих корреляцию наличия сложных апертур с тем или иным типом опыления.

Работа поддержана грантом РФФИ 13-04-00624.

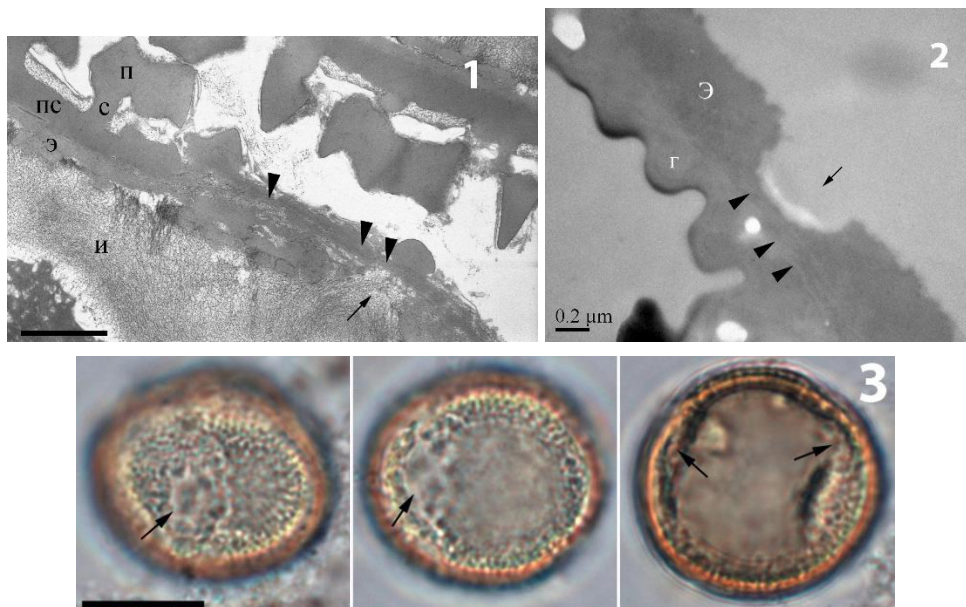


Рис. 1. ТЭМ, срез пыльцевого зерна с поверхности *Friisicarpus sarbaensis* N. Maslova et Tekleva (сеноман-турон, Казахстан), апертурная область. Стрелка указывает на отверстие эндоапертуры, головки стрелок указывают на тонколамеллярный наружный слой эндэксина.

Рис. 2. СМ, *Platanus orientalis* L., три фокуса одного и того же пыльцевого зерна, оvoidная структура (стрелки). Линейка 10 μm.

Рис. 3. ТЭМ, *Platanus racemosa* Nutt., возможно, оvoidная структура на срезе (стрелка). Головки стрелок указывают на тонколамеллярную наружную часть эндэксина. Сокращения: г – гранулы спорополленина в апертурной области, и – интина, п – покров, пс – подстилающий слой, с – столбики, э – эндэксина.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Blackmore S., Barnes S. H. Harmomegathic mechanisms in pollen grains // In: Blackmore S., Ferguson I. K. (eds) Pollen and spores: form and function. 1986. Academic Press, London. P. 137-149.
- Furness C.A., Magallon S., Rudall P. J. Evolution of endoapertures in early-divergent eudicots, with particular reference to pollen morphology in Sabiaceae // Pl. Syst. Evol. 2007. Vol. 263. P. 77-92.
- Suarez-Cervera M., Marquez J., Seoane-Camba J. A. Pollen grain and Ubisch body development in *Platanus acerifolia* // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995 Vol. 85. P. 63-84.
- Tekleva M. V., Maslova N. P. Pollen morphology and ultrastructure of fossil platanoids and modern *Platanus*: significance for systematics and phylogeny // In: Advances in Environmental Research. Volume 10. Ed.: J. A. Daniels NY: Nova Science Publishers. 2011. P. 121-142.
- Traverse A. Paleopalynology. Second edition. Springer. The Netherlands. 2007. 813 pp.
- Van Campo M. Palynologie Africaine II // Bull. Inst. fr. Afr. Noire, Ser. A. 1958. Vol. 20. P. 735-760.