ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2015, № 1, с. 95–106

УДК 561.43:551.762

НОВАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СЕМЯН GRENANA SAMYLINA (GYMNOSPERMAE) ИЗ СРЕДНЕЙ ЮРЫ АНГРЕНА, УЗБЕКИСТАН

© 2015 г. Н. В. Горденко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: gordynat@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2013 г.
Принята к печати 24.03.2014 г.

Проведена ревизия семян из средней юры Ангрена (Узбекистан), описанных В.А. Самылиной (1990) как Grenana angrenica Samylina. Под этим названием из данного местонахождения Самылиной были описаны семена, листья и овулифоры, найденные в ассоциации; в качестве голотипа был выбран лист. В этой же работе G. angrenica была интерпретирована как своеобразный семенной папоротник. В результате ревизии установлено, что данные семена имеют строение, характерное для представителей порядка гинкговых. Семена, листья и овулифоры не были найдены в органической связи и, следовательно, не могут быть описаны под одним названием, несмотря на существенное сходство эпидермально-кутикулярных признаков. Дисперсные семена гинкговых принято относить к роду Allicospermum Harris. На основе изучения материала из Ангрена выделен новый вид Allicospermum budantsevii sp. nov.

DOI: 10.7868/S0031031X15010055

ВВЕДЕНИЕ

Род Grenana был установлен В.А. Самылиной (1990) на основании изучения фрагментов узкоклиновидных дихотомически рассеченных листьев, овулифоров и семян, найденных в ассоциации в одном штуфе кутикулярных углей, происходящем из среднеюрского местонахождения Ангрен, Узбекистан. Исходя из существенного сходства эпидермального строения листьев, овулифоров и семян, Самылина описала их под общим родовым и видовым названием, указав в качестве голотипа фрагмент листа. При этом была предложена реконструкция растения, на которой конечные сегменты листьев несли терминальные односемянные купулы. Основываясь на данной реконструкции, Самылина отнесла Grenana к птеридоспермам. Последующие авторы неоднократно указывали на принадлежность Grenana гинкговым (Zhou, 1997, 2009; Kvaček et al., 2005; Naugolnykh, 2007), поскольку овулифоры из Ангрена имеют воротнички, что характерно для гинкговых. Ревизия данного материала, однако, не была проведена.

Автором данной статьи из среднеюрского местонахождения Михайловский рудник ранее были описаны семенные органы птериодосперма Vladimaria octopartita Gordenko, внешне напоминающие семенные органы Ginkgo L., но имеющие принципиально иное строение (Gordenko, 2010). Ножка у V. octopartita расширяется в воротничок и по морфологии практически неотличима от воротничка Ginkgo. Поскольку наличие воротничка перестало быть уникальной особенностью рода Ginkgo и было установлено у представителя другого порядка голосеменных, возникла необходимость ревизии материала из Ангрена.

Ранее было проведено предварительное исследование, подтвердившее принадлежность листьев, овулифоров и семян гинкговым (Nosova, Gordenko, 2012). Ревизия листьев и ассоциирующих с ними овулифоров произведена Н.В. Носовой (Nosova, 2013). Предварительные данные по морфологии и ультраструктура пыльцевых зерен, обнаруженных в пыльцевой камере узбекского гинкгового, приведены в отдельной публикации (Zavialova et al., 2013). Данная статья посвящена ревизии семян, найденных в ассоциации с листьями и овулифорами и отнесенных Самылиной к Grenana angrenica.

Автор признателен А.В. Броушкину (ПИН РАН) за помощь при работе с материалом и научную дискуссию, М.В. Теклевой (ПИН РАН) за обсуждение вопросов, касающихся ультраструктуры спородермы, и Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь при фотографировании в режиме низкого вакуума. Автор также выражает благодарность Н.В. Носовой (БИН РАН) за предоставленную возможность изучения материала Самылиной.

МАТЕРИАЛ

Изученный материал происходит из штуфа кутикулярных углей, который был взят Л.Ю. Буданцевым в 1976 г. из отвалов угольного пласта среднеюрских (аален-байосских) отложений ангренской свиты (угольное месторождение Ангрен, Узбекистан) и передан для изучения Самылиной. Самылина извлекла семена из штуфа, где, кроме них, были обнаружены многочисленные фрагменты листьев и овулифоры. На основе данной ассоциации установлен новый род и вид Grenana angrenica (Самылина, 1990). Часть представленного в настоящей статье материала по семенам была опубликована, но его детальное изучение не проводилось. Была изучена только внешняя кутикула интегумента семян и дано указание на наличие у них каменистого слоя (Самылина, 1990). Недавно Носова извлекла из этого же штуфа дополнительный материал, часть которого вошла в данную статью.

Изученные семена сначала очищались в концентрированной плавиковой кислоте, затем изучались при помощи электронного сканирующего микроскопа Tescan без напыления золотом в режиме низкого вакуума, с использованием BSE детектора, после чего некоторые из них были подвергнуты мацерации по стандартной методике. Они помещались в смесь Шульце на 3 часа, после чего промывались водой и обрабатывались раствором КОН.

У большей части семян сохранилась только внешняя кутикула интегумента. Только у одного семени были получены кутикула интегумента, кутикула верхней трети нуцеллуса и фрагмент мегаспоровой мембраны; в пыльцевой камере были обнаружены одноборозднные пыльцевые зерна. Световые фотографии общего вида семян, фрагмента нуцеллуса и смоляных ходов были сделаны под бинокулярным микроскопом Leica M165C цифровой камерой DFC 420C, фотографии пыльцевой камеры и наружной кутикулы интегумента – под микроскопом Axioplan-2 цифровой камерой DFC 420.

Часть полученных препаратов наружной кутикулы интегумента, смоляных ходов и кутикулы нуцеллуса были смонтированы на столики, напылены золотом и изучены под электронными сканирующими микроскопами Camscan и Tescan в режиме высокого вакуума с использованием BSE детектора; в этом же режиме под микроскопом Tescan была изучена ультраструктура мегаспоровой мембраны.

При описании ультраструктуры мегаспоровой мембраны используется терминология, принятая в работах (Zhou, 1993; Yang et al., 2008).

Коллекция № 813 хранится в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (БИН).

GYMNOSPERMAE

Род Allicospermum Harris, 1935

Allicospermum budantsevii Gordenko, sp. nov.

Grenana angrenica Samylina: Самылина, 1990, с. 848, табл. II, фиг. 4–6; табл. III, фиг. 13–16.

Вид назван в честь палеоботаника Льва Юстиниановича Буданцева.

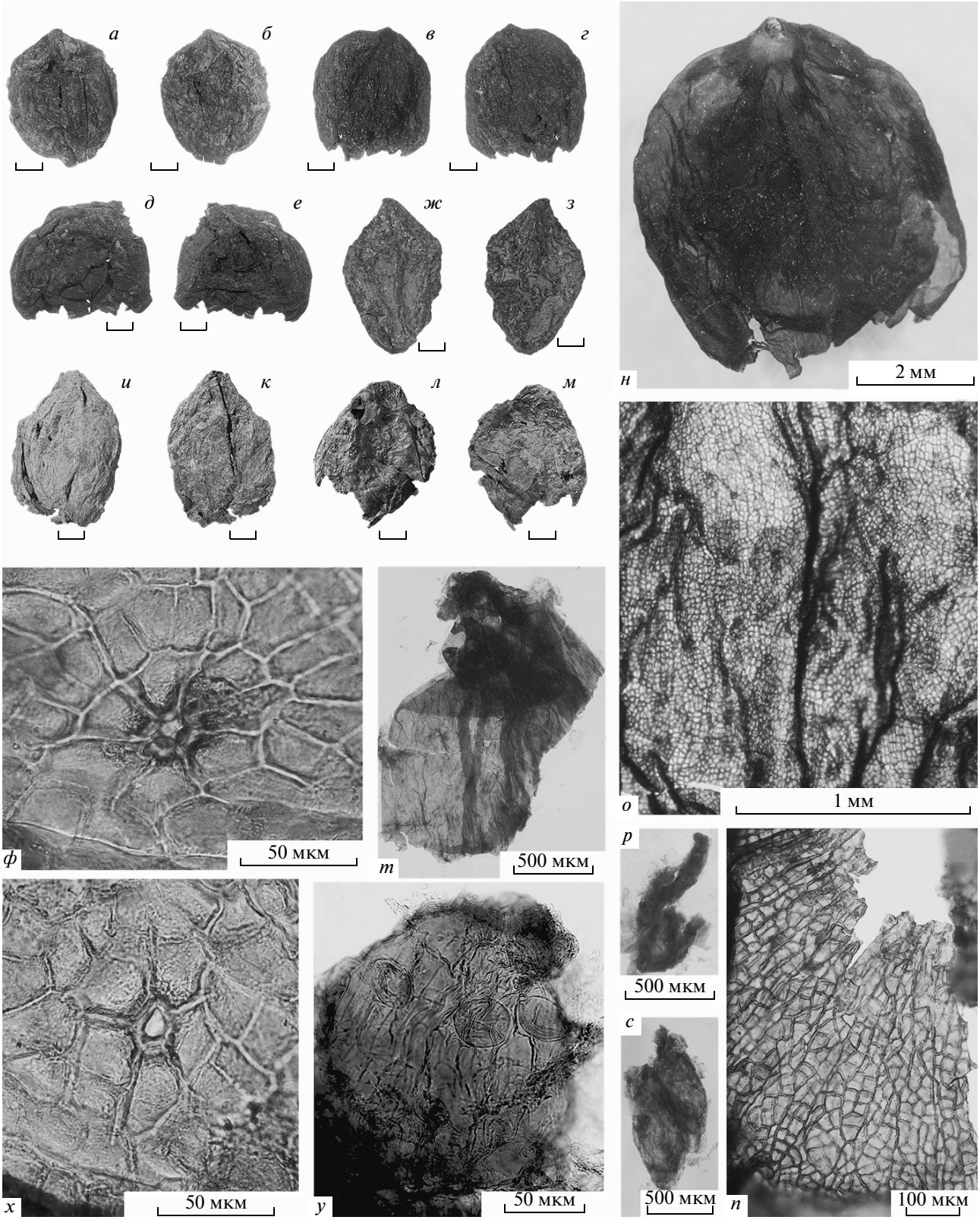
Голотип – БИН, № 813/1N 48, семя; Узбекистан, угольное месторождение Ангрен; ангренская свита, средняя юра; рис. 1, *а*, *б*; 2, *а* – *в*, *е* (Самылина, 1990, с. 848, табл. III, фиг. 13, 14); выделен здесь.

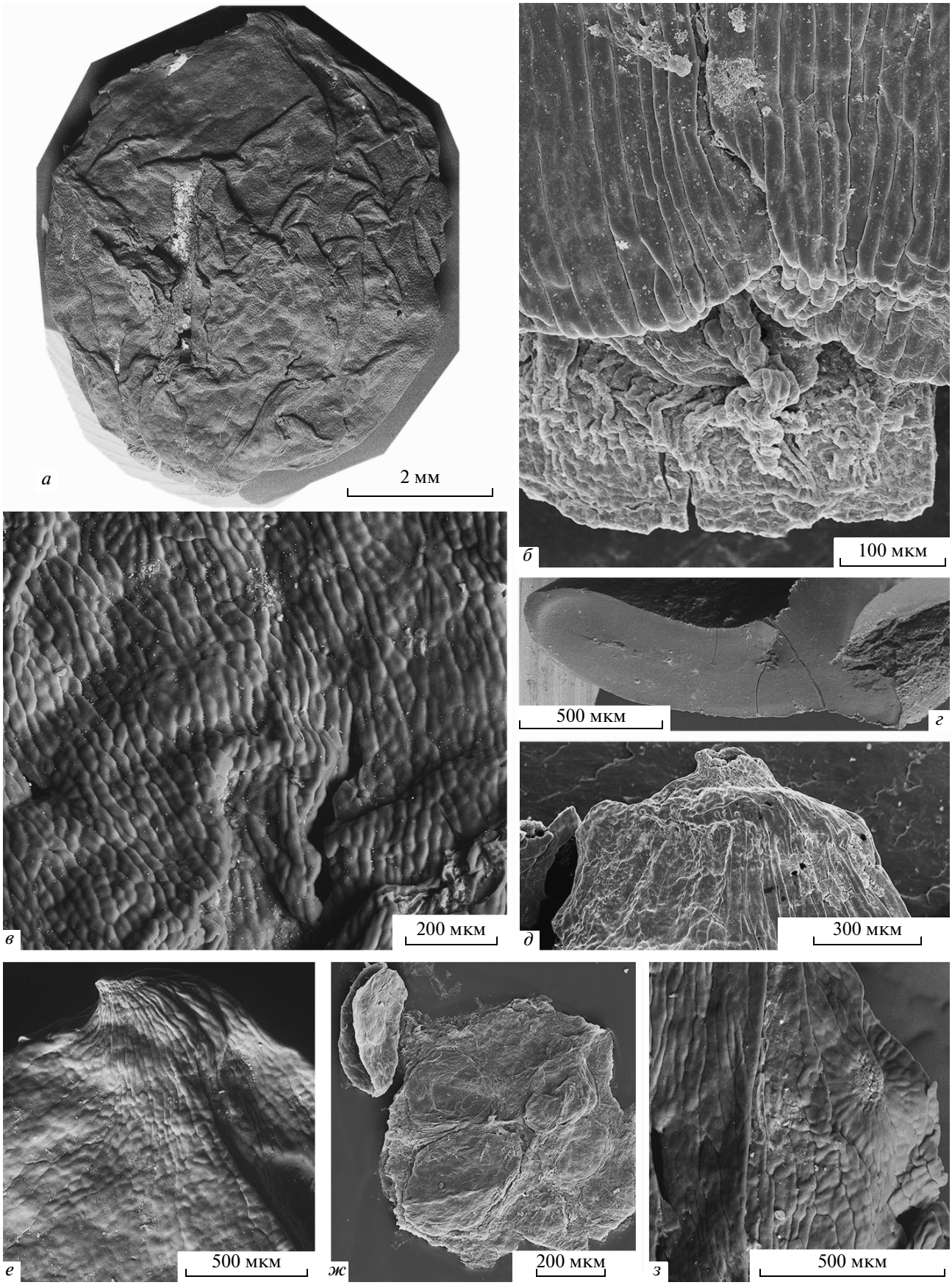
Diagnosis. Seeds bilateral, ellipsoidal, rounded or pointed in their apical part, rarely abruptly narrowed near chalaza, 5–10.7 mm long, 3.9–9.8 mm wide. Micropyle protruding, mucronate.

Integument consists of sarcotesta, containing numerous resin bodies, and sclerotesta. The outer integument cuticle thick, with numerous scattered, randomly orientated stomata. Stomata monocyclic or very rarely incompletely amphicyclic, with 5–8 (usually 7–8) subsidiary cells. In the middle part of seed, subsidiary cells often bear variously developed proximal papillae, near seed base and micropyle predominantly without papillae. Subsidiary cells of the same size as ordinary epidermal cells. At base and in apical part of seed, ordinary epidermal cells form longitudinal chains, prominent in outer surface relief; in the middle part of seed, ordinary cells form cell packets. Anticlinal cell walls straight or slightly curved, cell corners rounded. Periclinal cell walls dome-shaped, thickened.

Nucellus free from integument on at least one third, with well distinguished pollen chamber, con-

Рис. 1. Allicospermum budantsevii sp. nov.: *а*, *б* – голотип БИН, № 813/1N 48: *а* – семя, вид сбоку; *б* – то же, вид с другой стороны; *в*, *г*, *н*–*у* – паратип БИН, № 813/88: *в* – семя, вид сбоку; *г* – то же, вид с другой стороны; *н* – наружная кутикула интегумента; *о* – топография наружной кутикулы интегумента в средней части семени, видны клеточные пакеты, СМ; *п* – топография наружной кутикулы интегумента у верхушки семени, видны клеточные пакеты, СМ; *р* – слепок слизевых ходов; *с* – смоляные тельца; *т* – фрагмент нуцеллуса с мегаспоровой мембраной, стрелкой отмечена пыльцевая камера; *у* – одноборозднные пыльцевые зерна внутри пыльцевой камеры, фрагмент рис. 1, *т*, СМ; *д*, *е* – паратип БИН, № 813/89: *д* – семя, вид сбоку; *е* – то же, вид с другой стороны; *ж*, *з*, *ф*, *х* – паратип БИН, № 813/63: *ж* – семя, вид сбоку; *з* – то же, вид с другой стороны; *ф* – устьичный аппарат с проксимальными папиллами на побочных клетках, СМ; *х* – устьичный аппарат без папилл, СМ; *и*, *к* – паратип БИН, № 813/1N49: *и* – семя, вид сбоку; *к* – то же, вид с другой стороны; *л*, *м* – паратип БИН, 813/№ 90: *л* – паратип БИН, № 813/91, фрагмент семени, вид сбоку; *м* – то же, вид с другой стороны. Длина масштабной линейки *а*–*м* – 1 мм.


а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л
м
н
2 мм
о
1 мм
ф
50 мкм
т
500 мкм
р
500 мкм
с
500 мкм
х
50 мкм
у
50 мкм
п
100 мкм


а
2 мм
б
100 мкм
в
200 мкм
г
500 мкм
д
300 мкм
е
500 мкм
ж
200 мкм
з
500 мкм

taining monosulcate pollen grains. Nucellus cuticle thin, consists of longitudinally elongated tetragonal, less common pentagonal cells. Cell corners slightly rounded. Periclinal cell walls flat.

Megaspore membrane up to 3 μm thick, consists of alveolar and foot layers. Foot layer finely granular, 0.3 μm thick. Alveolar layer consists of irregularly branched and coalescent bacula, 0.3–1.5 μm long, about 0.2–0.3 μm thick, orientated obliquely relative to foot layer.

Описание (рис. 1, *а–х*; 2, *а–з*; 3, *а–л*, 4, *а–ж*; 5). В коллекции имеются отделившиеся предположительно практически зрелые семена (рис. 1, *а–м*) и их фрагменты. Семена билатеральные. Они различным образом смяты, сильно уплощены и, как правило, имеют неполную сохранность. Основание и микропиле часто разрушены. Наиболее полно сохранившиеся экземпляры имеют эллипсоидальные либо широко-веретеновидные очертания; они суживаются у халазы и имеют выступ, напоминающий ножку (рис. 1 *а*, *б*, *л*, *м*), у микропилярного полюса они закругленные, либо слегка заостренные, с коротко оттянутым микропилярным концом и выступающим микропиле (рис. 2, *д*, *е*). Длина семян 5.00–10.70 мм, ширина 3.90–9.80 мм. Длина выступающей части микропилярного конца 0.10–0.15 мм. Рельеф поверхности семян произвольно складчатый (рис. 2, *а*), что обусловлено изменениями в процессе фоссилизации. Интегумент состоит из саркотесты и склеротесты (рис. 2, *г*). Толщина саркотесты 0.2–0.5 мм, склеротесты 0.2–0.5 мм. Косточка у всех экземпляров сильно деформирована, средние размеры 4.5 × 3.5 мм. При мацерации семян обнаруживаются толстая наружная кутикула интегумента (рис. 1, *н*), тонкая кутикула нуцеллуса и мегаспоровая мембрана (рис. 1, *т*).

На поверхности некоторых семян имеются единичные округлые образования диаметром 200–600 мкм – выходы секреторных каналов (рис. 2, *з*).

Наружная кутикула интегумента относительно толстая, толщиной 3–6 мкм, к основанию семени и в области микропиле утончается. Основные клетки эпидермиса четырех – пятиугольные (изредка треугольные либо шестиугольные), часто образуют короткие продольные цепочки (рис. 2, *в*; 3, *б*). Антиклинальные стенки основных клеток прямые либо слегка изогнутые, хорошо кутинизированные, углы клеток, как правило, закругленные. Ближе к микропиле основные клетки слабо продольно вытянутые, образующие более или менее отчетливые ряды (рис. 1, *п*). В рельефе внешней поверхности кутикулы верхушки семени цепочкам основных клеток соответствуют продольные валики соответствующей длины (рис. 2, *д*, *е*). В средней части семени основные клетки преимущественно более или менее изодиаметрические, с выпуклыми утолщенными периклинальными стенками (рис. 1, *о*; 2, *в*; 3, *а, б*). Кроме того, они собраны в достаточно хорошо очерченные скопления – клеточные пакеты (packets) по терминологии Т. Гарриса (Harris, 1935); число клеток в таких скоплениях варьирует от четырех до сорока (рис. 1, *о*). Клеточные пакеты могут прослеживаться и в верхней трети семени; в этом случае они продольно вытянутые, шириной в две–три клетки (рис. 1, *п*). Ближе к основанию семени клетки снова группируются в протяженные цепочки; в рельефе наружной поверхности им соответствуют продольные валики (рис. 2, *б*). Длина основных клеток 10–40 мкм, ширина – 10–36 мкм.

Наружная кутикула интегумента обнаруживает более или менее равномерно рассредоточенные и беспорядочно ориентированные устьица (рис. 1, *о*; 2, *в*; 3, *а*). Плотность распределения устьичных аппаратов сильно варьирует, может достигать 29 на 1 мм^2. Часто встречаются абортивные устьица (рис. 3, *з*). Устьичные аппараты моноциклические, очень редко неполно амфициклические, актиноцитные (рис. 1, *ф*, *х*; 3, *ж–л*), встречаются смежные устьичные аппараты с общими побочными клетками (рис. 3, *з*). Побочных клеток пять–восемь, как правило, семь–восемь. Последние не отличаются размерами от основных клеток. Иногда побочные клетки кутинизированы сильнее основных клеток (рис. 3, *к*). В средней части семени они часто несут небольшие проксимальные папиллы длиной около 5 мкм, нависающие над апертурой (рис. 1, *ф*; 3, *б–г*), также встречаются устьичные аппараты, лишенные папилл (рис. 1, *х*; 3, *д*). Ближе к верхушке и основанию семени папиллы на побочных клетках, как правило, не развиты, либо развиты только на некоторых клетках устьичного аппарата (рис. 3, *е*). Исключительно редко встречаются побочные клетки с центральными папиллами (рис. 3, *г*). Длина устьичной апертуры 7–20 мкм. Замыкающие клетки погруженные, при этом, как правило, сильно кутинизированы только их апертурные стенки (рис. 3, *ж–и, л*). В случае если кутинизация наружных периклинальных стенок замыкающих клеток сохраняется, они имеют крыловидные очертания (рис. 3, *к*). Длина кутинизирован-

Рис. 2. Allicospermum budantsevii sp. nov., СЭМ: *а–в*, *е* – голотип БИН, 813/1N 48: *а* – семя, вид сбоку; *б* – основание семени, видны продольные валики; *в* – поверхность средней части семени; *е* – верхушка семени, экз. БИН, 813/89; *г* – склеротеста на поперечном сколе, экз. БИН, 813/90; *д* – верхушка семени с микропиле; *з* – поверхность семени ближе к верхушке, видны клеточные пакеты и выход секреторного канала; *ж* – паратип БИН, 813/63, фрагмент саркотесты со смоляными тельцами.

ных частей замыкающих клеток, в зависимости от степени кутинизации наружных периклинальных стенок, варьирует от 20 до 44 мкм, ширина устьица от 20 до 38 мкм. Кутинизация полярных окончаний сохраняется не всегда. Длина полярных окончаний до 21 мкм.

Саркотеста содержит многочисленные смоляные тельца эллипсоидальных, реже округлых очертаний с отпечатками клеток секреторных каналов на их поверхности (рис. 1, *р, с*; 2, *ж*); размеры смоляных телец достигают 1000 мкм, но в среднем составляют 100–500 мкм.

Нуцеллус более чем на треть свободен от интегумента, с хорошо различимой пыльцевой камерой (рис. 1, *т*, *у*). В пыльцевой камере обнаружены однобороздные пыльцевые зерна (рис. 1, *у*).

Кутикула нуцеллуса относительно тонкая, толщиной около 1.5 мкм. Клетки преимущественно четырехугольные, реже пятиугольные, продольно вытянутые, шириной 15.0–35.0 мкм, длиной до 30.0–80.0 мкм (рис. 4, *е*, *ж*). Антиклинальные клеточные стенки тонко кутинизированные, более или менее ровные, углы клеток слегка закругленные. Периклинальные клеточные стенки плоские.

Ширина мегаспоровой мембраны примерно 2.0 мм, длина более 2.5 мм. Мегаспоровая мембрана толщиной до 3 мкм. Внешняя поверхность мембраны несет отпечатки клеток нуцеллуса (рис. 4, *а*). Хорошо различимы тонкогранулярный подстилающий слой толщиной до 0.3 мкм и альвеолярный слой толщиной до 2.7 мкм (рис. 4, *б–д*). Альвеолярный слой образован неравномерно ветвящимися и сливающимися столбиками, длина столбиков 0.3–1.5 мкм, толщина в среднем 0.2–0.3 мкм. Ширина альвеол в среднем составляет 0.7–1.5 мкм, но в отдельных случаях достигает 3.0 мкм. Зональность альвеолярного слоя не выражена. Столбики в основании альвеолярного слоя по отношению к подстилающему слою ориентированы косо (рис. 4, *г*).

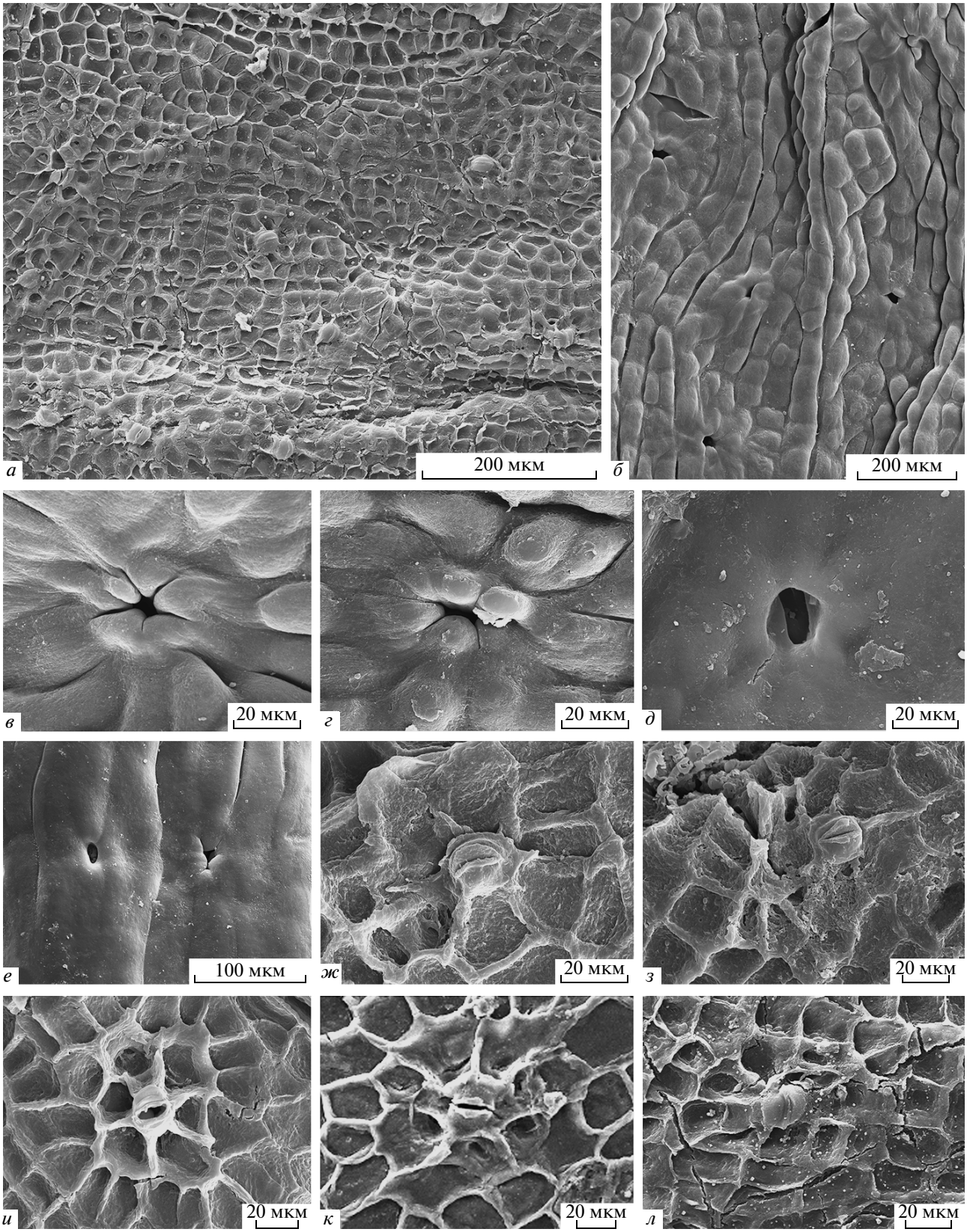
Сравнение и замечания. Изученные семена обнаруживают строение, в целом характерное для гинкговых (рис. 5). Они билатеральные, обладают интегументом, состоящим из саркотесты со слизевыми вместилищами и склеротесты, толстой наружной кутикулой интегумента и тонко кутинизированным нуцеллусом, более чем на треть сросшимся с интегументом. В пыльцевой камере обнаружены однобороздные пыльцевые зерна. Данные семена рассматриваются в рамках рода Allicospermum, поскольку они не были найдены в органической связи с овулифорами. Allicospermum – сборный род, включающий семена различных групп растений, в том числе и ископаемых гинкговых. В сравнении рассматриваются только виды Allicospermum, для которых предполагается принадлежность гинкговым.

Наибольшее сходство изученные семена обнаруживают с семенами Allicospermum xistum Harris из нижнеюрских отложений Гренландии (Harris, 1935). У данного вида семена имеют сходные размеры (длина до 11 мм), покровные клетки интегумента образуют клеточные пакеты, а устьица также достаточно многочисленные. Новый вид отличается от A. xistum большим числом побочных клеток (у A. xistum их четыре–шесть, а у A. budantsevii sp. nov. – пять–восемь) и наличием папилл на побочных клетках устьичных аппаратов. Гаррис отмечал, что у A. xistum микропиле не выступающее (Harris, 1935), но не исключена вероятность того, что микропилярные концы у изученных им экземпляров были частично разрушены. Ультраструктура мегаспоровой мембраны у A. xistum не была изучена, что не позволяет провести более полное сопоставление этих двух видов.

Определенное сходство с семенами нового вида обнаруживают семена, извлеченные из того же штуфа и определенные как Allicospermum sp. В работе Носовой (Nosova, 2013) под этим названием изображено два экземпляра неполной сохранности, у которых сохранилась только кутикула интегумента. Приведено также несколько фотографий наружной кутикулы интегумента этих семян. Строение устьичных аппаратов и рельеф наружной поверхности интегумента Allicospermum sp. сходны с таковым у A. budantsevii sp. nov. Вероятно, данные семена могут быть отнесены к A. budantsevii sp. nov., но приведенных изображений не достаточно для того, чтобы можно было прийти к определенному заключению по поводу их видовой принадлежности. В частности, для Allicospermum sp. не приведены изображения клеточных пакетов, кутикулы нуцеллуса и мегаспоровой мембраны.

Семя A. adnicanicum Krassilov из нижнемеловых отложений Приморья (Красилов, 1972) имеет

Рис. 3. Allicospermum budantsevii sp. nov., СЭМ: *а*, *д*, *е*, *л* – паратип БИН, 813/88: *а* – внутренняя поверхность наружной кутикулы интегумента, топография; *д* – устьичный аппарат без папилл, вид снаружи; *е* – устьичные аппараты в нижней трети семени, вид снаружи; *л* – неполно амфициклический устьичный аппарат, вид с внутренней стороны; *б–г*, *ж–к* – паратип БИН, 813/63: *б* – наружная поверхность семени в средней части, видны устьичные аппараты с папиллами, развитыми в различной степени; *в* – устьичный аппарат с проксимальными папиллами; *г* – устьичный аппарат с проксимальными и центральными папиллами; *ж* – устьичный аппарат, вид с внутренней стороны; *з* – смежные устьичные аппараты с общими побочными клетками (один из них абортивный); *и* – устьичный аппарат с сильной кутинизацией побочных клеток, вид с внутренней стороны; *к* – устьичный аппарат с крыловидной кутинизацией замыкающих клеток.


а
200 мкм
б
200 мкм
в
20 мкм
г
20 мкм
д
20 мкм
е
100 мкм
ж
20 мкм
з
20 мкм
и
20 мкм
к
20 мкм
л
20 мкм

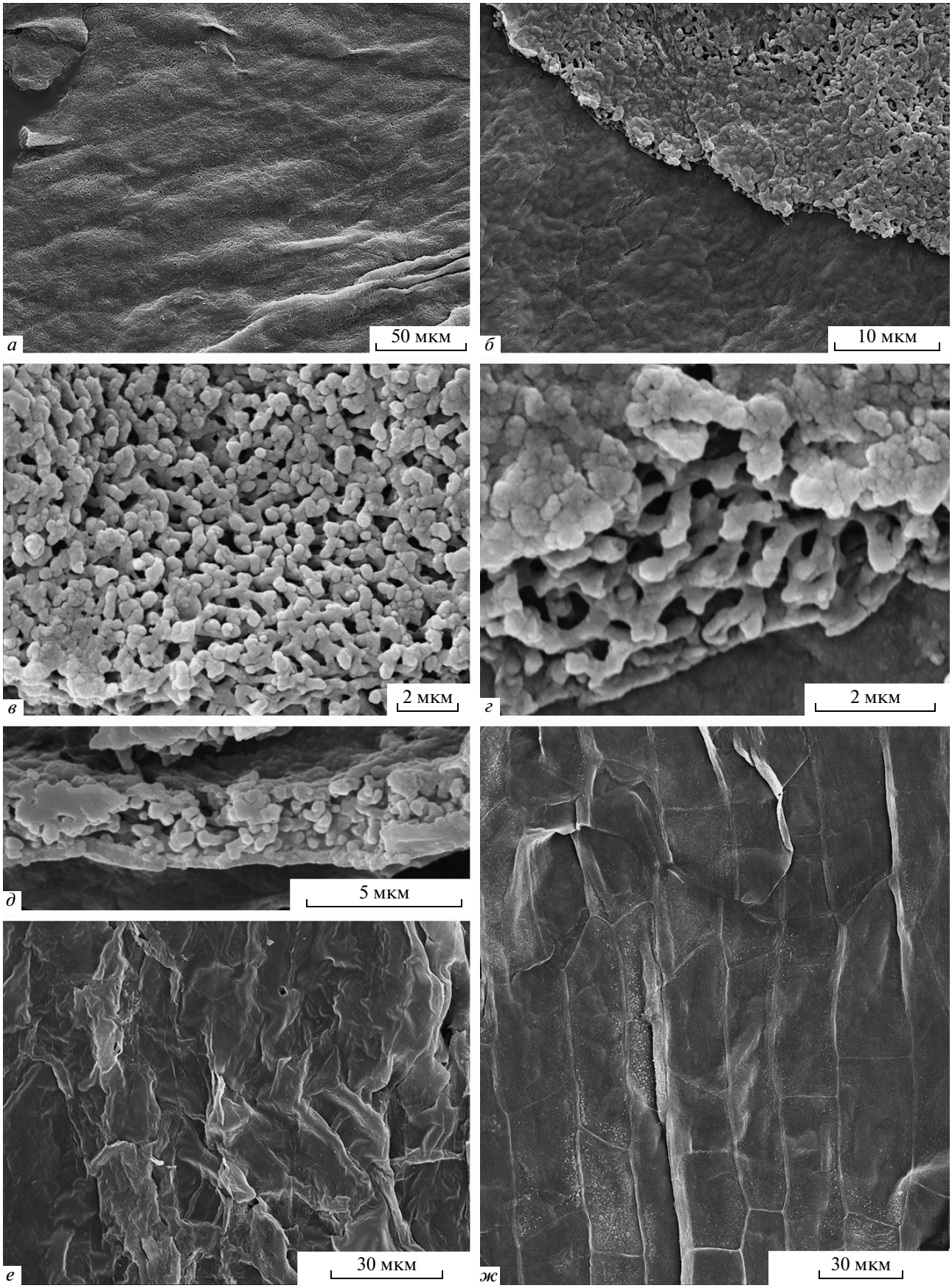

а
50 мкм
б
10 мкм
в
2 мкм
г
2 мкм
д
5 мкм
е
30 мкм
ж
30 мкм

Рис. 4. Allicospermum budantsevii sp. nov., паратип БИН, 813/88, СЭМ: *а* – наружная поверхность мегаспоровой мембраны, видны отпечатки клеток нуцеллуса; *б* – внутренняя и наружная поверхности мегаспоровой мембраны; *в* – наружная поверхность мегаспоровой мембраны, видны неравномерно ветвящиеся столбики; *г* – мегаспоровая мембрана на косом сколе, видны подстилающий и альвеолярный слои; *д* – мегаспоровая мембрана на поперечном сколе, соотношение подстилающего и альвеолоярного слоев; *е* – наружная поверхность кутикулы нуцеллуса; *ж* – внутренняя поверхность кутикулы нуцеллуса.

сходные размеры с семенами A. budantsevii sp. nov. Но у него, в отличие от A. budantsevii sp. nov., микропиле не выступающее, устьица на наружной поверхности интегумента очень редкие, побочные клетки устьичных аппаратов без папилл. Кроме того, основные клетки у данного вида продольно вытянутые, с тонкими, местами слабоизвилистыми антиклинальными стенками. Кутикула нуцеллуса также отличается от таковой у A. budantsevii sp. nov. наличием продолговатых клеток с заостренными концами. Мегаспоровая мембрана не обнаружена.

У A. burejense Krassilov из нижнемеловых отложений Приморья (Красилов, 1972) семена значительно крупнее, чем у A. budantsevii sp. nov., микропиле не выступающее, устьица редкие, а основные клетки наружной поверхности интегумента папиллозные. Ультраструктура мегаспоровой мембраны не изучена.

A. baierianum Tralau из средней юры Швеции (Tralau, 1966) близок по морфологии и размерам к A. budantsevii sp. nov. У данного вида микропиле выступающее, а основные клетки на внешней поверхности интегумента образуют небольшие клеточные пакеты (Tralau, 1966, табл. 23, фиг. 8d). Но у A. baierianum устьичные аппараты на внешней поверхности интегумента очень редкие. Кроме того, у A. baierianum сохранилась только внешняя кутикула интегумента, что не позволяет провести корректное сравнение.

Семена Allicospermum angrenicum N. Nosova, 2013, происходящие из того же штуфа, что и A. budantsevii sp. nov., обнаруживают в альвеолярном слое мегаспоровой мембраны столбики, сходные по размерам со столбиками A. budantsevii sp. nov. Но для первого вида характерна преимущественно вертикальная ориентировка столбиков, тогда как у второго столбики ориентированы косо. Кроме того, мегаспоровая мембрана у нового вида существенно тоньше мегаспоровой мембраны семян A. angrenicum. При этом семена A. angrenicum мельче и имеют эллипсоидальные очертания. Внешняя кутикула интегумента у данных семян тоньше, чем у A. budantsevii sp. nov., и несет малочисленные абортивные устьица (у некоторых экземпляров они вовсе отсутствуют). Внутренняя кутикула интегумента, интерпретированная в работе Носовой (Nosova, 2013) как кутикула нуцеллуса, у A. angrenicum относительно толстая, тогда как у изученных семян она настолько тонкая, что после мацерации не сохраняется. Еще одной отличительной особенностью этих семян является очень тонкая кутинизация нуцеллуса и его своеобразная сохранность: клетки нуцеллуса не растворились при мацерации и видны на некоторых препаратах (Nosova, 2013, табл. X, фиг. 11, 17, 20, 21). Последний признак является наиболее важным отличием Allicospermum angrenicum от A. budantsevii sp. nov.

От других представителей рода Allicospermum, относимых к гинкговым, изученные экземпляры отличаются более существенно, в частности, наличием устьиц на наружной поверхности интегумента.

Сравнение эпидермальных признаков семян, обнаруженных в органической связи с овулифорами и отнесенных к различным видам рода Ginkgo, показывает высокую степень их сходства между собой. Кроме того, все они весьма сходны с семенами современного вида G. biloba L. Изученные семена также обнаруживают существенное сходство с семенами ископаемых видов Ginkgo.

По размерам и очертаниям семена A. budantsevii sp. nov. наиболее близки к семенам мезозойских представителей рода Ginkgo – G. yimaensis Zhou et Zhang из средней юры Китая (Zhou, Zhang, 1989), G. ginkgoidea (Tralau) Yang, Friis et Zhou из средней юры Швеции (Yang et al., 2008), G. huttoni (Sternberg) Heer из среднеюрских

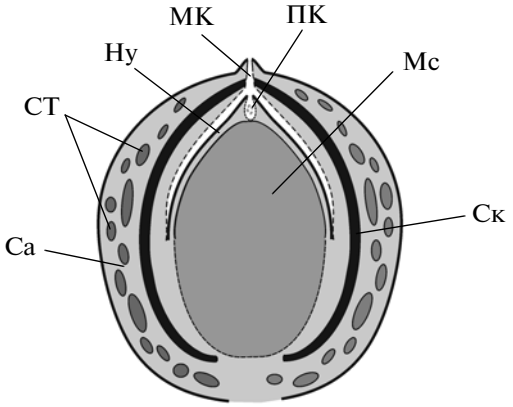


Рис. 5. Схематическая реконструкция семени Allicospermum budantsevii sp. nov. в продольном сечении. Обозначения: Са – саркотеста; СТ – смоляные тельца; Ск – склеротеста; Ну – нуцеллус; МК – микропилярный канал; ПК – пыльцевая камера; Мс – мегаспора. Пунктирными линиями показаны не сохранившиеся детали строения.

отложений Англии (Harris et al., 1974), Ginkgo gomolitzkyana N.Nosova из средней юры Ангрена (Носова, 2012) и G. apodes Zheng et Zhou из нижнего мела Китая (Zheng, Zhou, 2004). Вместе с тем, они отличаются от семян (с сохранившимися кутикулярными покровами), для которых была установлена принадлежность роду Ginkgo, наличием отчетливых клеточных пакетов в наружном эпидермисе интегумента. Клеточные пакеты указывались для G. yimaensis, но, к сожалению, они не видны на приведенных изображениях. Кроме того, A. budantsevii sp. nov. отличается от семян G. ginkgoidea из средней юры Швеции наличием папилл на побочных клетках устьичных аппаратов и выпуклыми периклинальными стенками. У G. ginkgoidea и G. yimaensis изучена ультраструктура мегаспоровой мембраны (Zhou, 1993; Yang et al., 2008). У данных таксонов она практически не отличается от таковой у современного G. biloba. Мегаспоровая мембрана Allicospermum budantsevii sp. nov. отличается от мегаспоровой мембраны перечисленных представителей рода Ginkgo размерами столбиков и альвеол, при этом сохраняя общий план строения. У Allicospermum budantsevii sp. nov. столбики в три раза короче.

От семян Ginkgo gomolitzkyana изученные семена отличаются также более толстой внешней кутикулой интегумента и существенно большим числом устьиц. У G. gomolitzkyana плотность распределения устьичных аппаратов не превышает 12 на мм^2, тогда как у Allicospermum budantsevii sp. nov. она достигает 29 на мм^2. В отличие от A. budantsevii sp. nov., клетки нуцеллуса у Ginkgo gomolitzkyana с сильно закругленными углами. Кроме того, столбики в альвеолярном слое мегаспоровой мембраны у G. gomolitzkyana в два раза длиннее столбиков A. budantsevii sp. nov.

У семян G. huttoni и G. apodes эпидермальное строение неизвестно, что не позволяет провести их более детальное сравнение с новым видом.

Семена кайнозойских представителей рода G. cranei Zhou из палеогена США (Zhou et al., 2012) и современного G. biloba, хотя и сходны по морфологии с семенами Allicospermum budantsevii sp. nov., но значительно крупнее их. Кроме того, у Ginkgo cranei очень толстая, до 12 мкм внешняя кутикула интегумента, устьица преимущественно неполно амфициклические, а побочные клетки без папилл. Строение нуцеллуса и мегаспоровой мембраны у данного вида неизвестно. У G. biloba устьица на внешней поверхности интегумента более многочисленные, а их побочные клетки с центральными куполовидными папиллами, тогда как у Allicospermum budantsevii sp. nov. папиллы преимущественно проксимальные (центральные папиллы встречаются крайне редко).

Семена, сравнимые с семенами A. budantsevii sp. nov., имеются у видов рода Yimaia Zhou et Zhang из средней юры Китая (Zhou, Zhang, 1992; Zhou et al., 2007). Орнаментация наружной поверхности внешней кутикулы интегумента A. budantsevii sp. nov. сходна с таковой у Y. capituliformis Zhou, Zheng et Zhang (Zhou et al., 2007). Отличие Y. capituliformis от A. budantsevii sp. nov. заключается в существенно большей плотности распределения устьиц, более крупных папиллах на побочных клетках устьичных аппаратов, отсутствии клеточных пакетов, а также в наличии четковидных утолщений на антиклинальных стенках основных клеток у первой. Y. recurva Zhou et Zhang (Zhou, Zhang, 1992) также обнаруживает сходство по морфологии и размерам с изученными нами семенами, но отличается от них плоскими периклинальными стенками основных клеток на внешней поверхности интегумента, неравномерной толщиной антиклинальных стенок (встречаются четковиные утолщения), меньшей плотностью распределения устьиц, меньшим числом побочных клеток устьичных аппаратов, а также наличием трихом на поверхности нуцеллуса. Кроме того, строение мегаспоровой мембраны Allicospermum budantsevii sp. nov. обнаруживает большее сходство с таковой у представителей рода Ginkgo, а не Yimaia. Так, у Yimaya recurva и у Y. capituliformis столбики крупные, часто имеют радиальное расположение и лишь изредка соединены перпендикулярными анастомозами (Zhou, 1993). Y. qinghaiensis Wu, Yang et Zhou представляет особый интерес, поскольку данные репродуктивные структуры были найдены в ассоциации с листьями Baiera cf. furcata (Lindley et Hutton) Braun (Wu et al., 2006), сходными по морфологии с листьями, описанными Самылиной как Grenana angrenica. Yimaya qinghaiensis имеет сходные с Allicospermum budantsevii sp. nov. размеры и очертания, а также сходное количество побочных клеток устьчных аппаратов. Сходство заключается и в степени выраженности папилл. Вместе с тем, периклинальные стенки основных эпидермальных клеток внешней поверхности интегумента у A. budantsevii sp. nov. выпуклые и при этом утолщенные, а у Yimaya qinghaiensis практически ровные. Клеточные пакеты у Y. qinghaiensis отсутствуют. Кроме того, нуцеллус у Y. qinghaiensis свободен от интегумета практически до основания. Мегаспоровая мембрана у данного вида сильно деформирована, что не дает полного представления о ее строении, но в целом она отличается от мегаспоровых мембран Y. recurva и Y. capituliformis более частым ветвлением столбиков. О степени ее сходства с мегаспоровой мембраной A. budantsevii sp. nov. судить сложно, но не исключено, что оно может оказаться существенным.

Семена еще одного рода, несомненно, относящегося к семейству гинкговых, Nehvizdyella Kvacek, Falkon-Lang et Dašková из верхнемеловых отложений Чехии (Kvaček et al., 2005), обнаружи-

вают сходство по морфологии с новым видом, но имеют недостаточно хорошую сохранность для проведения удовлетворительного сравнения. В частности, у семян Nehvizdyella не сохранились кутикула нуцеллуса и мегаспоровая мембрана. Наружная кутикула интегумента несет устьица с шестью – семью побочными клетками, но они относительно более многочисленные, чем у Allicospermum budantsevii sp. nov. Кроме того, основные клетки эпидермиса у Nehvizdyella не образуют клеточных пакетов. Внутренняя кутикула саркотесты и наружная кутикула склеротесты, обнаруженные у семян Nehvizdyella (Kvaček et al., 2005), являются, на наш взгляд, артефактом сохранности.

Дисперсные семена, описанные из рэт-лейасовых отложений Франконии (Германия) (Kirchner, 1992) в ассоциации с листьями Baiera muensteriana (Presl in Shternberg) Heer и отнесенные к этому виду, имеют одинаковые размеры и обнаруживают существенное сходство по морфологии с семенами Allicospermum budantsevii sp. nov. Кроме того, у данных семян периклинальные стенки основных клеток на наружной поверхности интегумента выпуклые, как и у Allicospermum budantsevii sp. nov., а устьичные аппараты имеют сходное число побочных клеток. Вместе с тем, у дисперсных семян, описанных как Baiera muensteriana, отсутствуют клеточные пакеты на внешней поверхности интегумента, плотность распределения устьиц крайне низкая (1.5 на мм^2), а антиклинальные клеточные стенки нуцеллуса зазубренные, иногда извилистые. Неясно, были ли у них папиллы на побочных клетках устьичных аппаратов. Строение мегаспоровой мембраны этих семян не было изучено, что затрудняет более детальное сравнение. Кроме дисперсных семян, из того же местонахождения были описаны и отнесены к Baiera muensteriana семена, прикрепленные к овулифорам. Эти овулифоры имеют недостаточно хорошую сохранность для их уверенной идентификации. Кроме того, они отличаются друг от друга по морфологии. У одного незрелого семени в органической связи с овулифором, который из-за своей неудовлетворительной сохранности может быть отнесен по морфологи как к Ginkgo, так и к Yimaya, сохранилась только наружная кутикула интегумента. Эпидермальное строение этого незрелого семени отличается от такового у дисперсных семян из того же местонахождения. С Allicospermum budantsevii sp. nov. его сближает сходное число побочных клеток, но устьица у данного экземпляра более многочисленные.

Сильная деформация семян A. budantsevii sp. nov. затрудняет воссоздание их исходной морфологии, но в целом можно утверждать, что изначально они были практически шаровидными. Выступ в основании семени, сохранившийся у некоторых семян, в том числе и у выделенного нами в качестве голотипа, был принят Самылиной за ножку (Самылина, 1990). Наличие выступа в основании семени, по-видимому, является результатом усыхания саркотесты. Шаровидные семена гинкго, неравномерно усыхая, становятся эллипсоидальными и часто принимают такие же очертания, как у наиболее полно сохранившихся изученных семян. Последние, по-видимому, в прижизненном состоянии были практически шаровидными, как у G. biloba, но имели существенно меньшие размеры.

Экз. 813/1 N 55, изображенный в работе Самылиной (1990, табл. III, фиг. 19), является не семенем на ножке, а воротничком, что было установлено в ходе ревизии.

Экз. 813/1 N 54, изображенный в работе Самылиной (1990, табл. III, фиг. 18), – семя, у которого не сохранилась саркотеста, что не позволяет его с уверенностью идентифицировать.

Материал. 7 экз., представленных семенами и их фрагментами, сохранившимися в виде фитолейм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красилов В.А. Мезозойская флора реки Буреи. М.: Наука, 1972. 151 с.

Носова Н.В. Женские репродуктивные структуры Ginkgo gomolitzkyana N. Nosova, sp. nov. из среднеюрских отложений Ангрена // Палеоботаника. Т. 3. СПб.: Марафон, 2012. С. 62–91.

Самылина В.А. Grenana – новый род семенных папоротников из юрских отложений Средней Азии // Ботан. журн. 1990. Вып. 75. № 6. С. 846–650.

Gordenko N.V. Vladimariales ordo nov. (Gymnospermae) from the Middle Jurassic (Kursk Region, European Russia) // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 10. P. 128–307.

Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, 4 // Medd. Grønl. 1935. V. 112. № 1. P. 1–176.

Harris T.M., Millington W., Miller J. The Yorkshire Jurassic Flora, IV. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1974. 150 p.

Kirchner M. Untersuchungen an einigen Gymnospermen der fränkischen Rhät-Lias-Grenzschichten // Palaeontogr. Abt. B. 1992. Bd 224. P. 17–61.

Kvaček J., Falcon-Lang L., Dašková J. A new late Cretaceous ginkgoalean reproductive structure Nehvizdyella gen. nov. from the Czech Republic and its whole-plant reconstruction // Amer. J. Bot. 2005. V. 92. P. 1958–1969.

Naugolnykh S.V. Foliar seed bearing organs of Paleozoic Ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 8. P. 815–859.

Nosova N.V. Revision of the genus Grenana Samylina from the Middle Jurassic of Angren, Uzbekistan // Rev. Palaeobot. Palynol. 2013. V. 197. № 1–4. P. 226–252.

Nosova N.V., Gordenko N.V. New interpretation of the genus Grenana Samylina (gymnosperms) from the Middle Jurassic of Uzbekistan // Japan. J. Palynol. Spec. Issue. V. 58. Abstracts: IPC/IOPC 2012. P.171.

Tralau H. Botanical investigations in the fossil flora of Eriksdal in Fyledalen, Scania // Sver. Geol. Unders. 1966. Ser. C. V. 611. P. 1–36.

Wu X., Yang X., Zhou Z.Y. Ginkgoalean ovulate organs and seeds associated with Baiera furcata-type leaves from the Middle Jurassic of Qinghai Province, China // Rev. Palaeobot. Palynol. 2006. V. 138. P. 209–225.

Yang X.J., Friis E. M., Zhou Z.Y. Ovule-bearing organs of Ginkgo ginkgoidea (Tralau) comb. nov., and associated leaves from the Middle Jurassic of Scania, South Sweden // Rev. Palaeobot. Palynol. 2008. V. 149. P. 1–17.

Zavialova N.V., Gordenko N.V., Nosova N.V. Pollen grains in the pollen chamber of a supposed ginkgoalean seed // Symposium Green planet – 400 millions years of terrestrial floras, 18–19 April, 2013. Leiden: Naturalis Biodiversity Center, 2013. 46 p.

Zheng S.L., Zhou Z.Y. A new Mesozoic Ginkgo from western Liaoning, China and its evolutionary signicance // Rev. Palaeobot. Palynol. 2004. V. 131. P. 91–103.

Zhou Z.Y. Comparative ultrastructure of fossil and living ginkgoacean megaspore membranes // Rev. Palaeobot. Palynol. 1993. V. 78. P. 167–182.

Zhou Z.Y. Mesozoic ginkgoalean megafossils: a systematic review // Ginkgo biloba – A Global Treasure from Biology to Medicine / Eds. Hori T. et al. Tokyo: Springer Verlag, 1997. P. 183–206.

Zhou Z.Y. An overview of fossil Ginkgoales // Palaeoworld. 2009. V. 18. P. 1–22.

Zhou Z.Y., Quan Ch., Liu Y.-S. Tertiary Ginkgo ovulate organs with associated leaves from North Dakota, U.S.A., and their evolutionary significance // Int. J. Plant Sci. 2012. V. 173. № 1. P. 67–80.

Zhou Z.Y., Zhang B.L. A Middle Jurassic Ginkgo with ovule-bearing organs from Henan, China // Palaeontogr. B. 1989. Bd 211. P. 113–133.

Zhou Z.Y., Zhang B.L. Baiera hallei Sze and associated ovule-bearing organs from the Middle Jurassic of Henan, China // Palaeontogr. B. 1992. Bd 224. P. 151–169.

Zhou Z.Y., Zheng S., Zhang L. Morphology and age of Yimaia (Ginkgoales) from Daohugou Village, Ningcheng, Inner Mongolia, China // Cret. Res. 2007. V. 28. P. 348–362.

A New Interpretation of Seeds *Grenana* Samylina (Gymnospermae) from the Middle Jurassic of Angren, Uzbekistan

N. V. Gordenko

The seeds described by Samylina (1990) from the Middle Jurassic of Angren (Uzbekistan) as *Grenana angrenica* are revised. Samylina also described under this name the ovuliferous organs and leaves found in the same locality in association with these seeds, selected a leaf specimen as a holotype, and interpreted *G. angrenica* as a peculiar seed fern. The revision shows that the seeds exhibit a structure characteristic of the Ginkgoales. The seeds, leaves, and ovuliferous organs were not found in organic connection with one another. Therefore, they cannot be described under the same name, despite the considerable similarity in epidermal-cuticular features. The dispersed seeds of ginkgoalean affinity are usually attributed to the genus *Allicospermum* Harris. On the basis of reexamination of the Angren material, a new species, *Allicospermum budantsevii* sp. nov., is described.

Keywords: Middle Jurassic, *Allicospermum* Harris, gymnosperms, Ginkgoales