УДК 561:581.33(410.15)

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭКЗИНЫ *WILLIAMSONIELLA CORONATA*

Н.Е. Завьялова[1], Й. Ван Конийненбург-Ван Циттерт[2]
[1] Палеонтологический институт РАН, Москва
[2] Утрехтский университет

Впервые получены данные по ультраструктуре экзины пыльцевых зерен Williamsoniella coronata Thomas из байоса Йоркшира. Пыльцевые зерна изучены с применением СМ, СЭМ и ТЭМ. Пыльцевые зерна мелкие, однобороздные, дно борозды гладкое, с редкими мелкими гранулами, поверхность безапертурных участков отчетливо бугорчатая. Экзина гомогенная, наружная часть, соответствующая скульптурным элементам, отличается от внутренней по электронной плотности, борозда сформирована уточнением экзины, эндэкзина скорее всего не сохранилась. Пыльцевые зерна заметно отличаются по скульптуре поверхности и ультраструктуре экзины от пыльцевых зерен двух изученных с применением СЭМ и ТЭМ представителей беннеттитовых (Cycadeoidea dacotensis (MacBride) Ward и Leguminanthus siliquosis (Leuthardt) Krausel), но весьма сходны с дисперсными пыльцевыми зернами Granomonocolpites luisae Herbst из триасовых отложений США, что позволяет предполагать принадлежность последних беннеттитовым. Поскольку во флоре Йоркшира листья рода Nilssoniopteris ассоциируют с генеративными структурами Williamsoniella, макроостатки, относящиеся к этим родам и присутствующие в триасовой флоре США, вполне могли принадлежать материнскому растению, продуцировавшему пыльцу G. luisae.

Данные по морфологии и ультраструктуре пыльцевых зерен, извлеченных из генеративных органов ископаемых растений, уже давно используются как при обсуждении вопросов систематики и филогении соответствующих групп, так и для уточнения принадлежности дисперсных пыльцевых зерен сходной морфологии. Есть основания полагать, что данные по ультраструктуре экзины могут быть полезны для определения систематической принадлежности дисперсных лодочковидных однобороздных безмешковых пыльцевых зерен. Такая пыльца встречается в позднепалеозойских отложениях и широко распространена в отложениях мезозоя. С одной стороны, известно, что весьма сходные по морфологии однобороздные лодочковидные пыльцевые зерна производились целым рядом групп голосеменных растений (Balme, 1994), в том числе существовавших в одно и то же геологическое время, с другой стороны, показано, что пыльцевые зерна обсуждаемого типа проявляют значительное разнообразие по ультраструктуре экзины (Zavada, 1990, 2004; Мейер-Меликян, Завьялова, 1996). Весьма вероятно, что признаки ее ультраструктуры имеют диагностическое значение, и с их помощью возможно выяснить, какой группе растений принадлежала та или иная дисперсная однобороздная пыльца. К сожалению, в настоящее время использованию признаков ультраструктуры экзины в таком качестве препятствует ограниченность информации по ультраструктуре экзины пыльцевых зерен из генеративных органов предполагаемых материнских растений.

Так например, данные по ультраструктуре экзины беннеттитовых опубликованы лишь для двух представителей группы: *Cycadeoidea dacotensis* (MacBride) Ward из нижнемеловых отложений Северной Америки (Taylor, 1973; Osborn, Taylor, 1995) и *Leguminanthus siliquosis* (Leuthardt) Krausel из триаса Швейцарии (Ward et al., 1989). Кроме того, в монографическом исследовании беннеттитовых вельда Англии приведены ультрамикрографии СЭМ пыльцевых зерен *Bennettistemon valdensis* (Edwards) Watson et Sincock (Watson, Sincock, 1992). Для заполнения этого пробела нами изучены пыльцевые зерна *Williamsoniella coronata* Thomas (Van Konijnenburg-van Cittert, 1971). Материал происходит из байосских отложений Йоркшира, местонахождение Кейтон Бэй, Гристхорп Бед, рядом с г. Скарборо, и представляет собой изолированный микроспорофилл около 1 см длиной «цветка» *W. coronata*. Образец (№ 12633) хранится в лаборатории палеоботаники и палинологии Университета Утрехта.

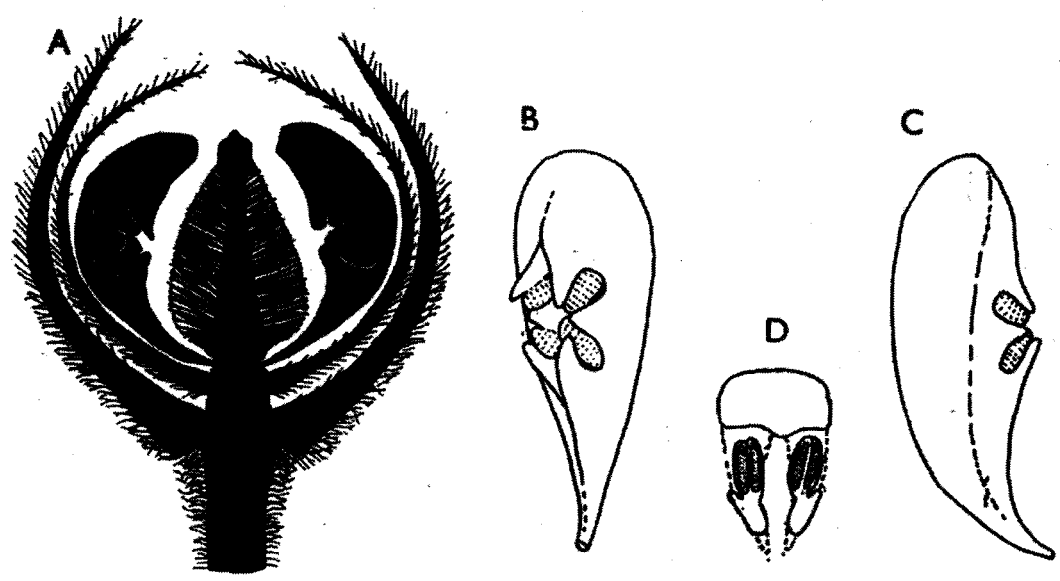

Рис. 1. Williamsoniella coronata Thomas:
(A) Обоеполые «цветки»; (B-D) Микроспорофиллы с пыльниками

Обоеполые, снабженные ножкой «цветки» *W. coronata* характеризуются удлиненной осью (Рис. 1A), при основании которой имеются брактеи обертки (в дисперсном состоянии такие брактеи описываются под родовым названием *Cycadolepis*), далее в один круг располагаются 8–12 микроспорофиллов, каждый из которых несет 4 пыльника (Рис. 1B-D). Между семязачатками (семенами) располагаются стерильные межсеменные чешуи. С *W. coronata* ассоциируются листья *Nilssoniopteris vittata* (Brongniart) Florin. Кроме того, во флоре Йоркшира присутствует еще один вид этого характеризующегося цельнокрайними листьями рода, *N. major* (Lindley et Hutton) Florin. Последний в свою очередь ассоциирует с *Williamsoniella papillosa* Cridland. Таким образом, устойчивую связь между этими родами можно считать установленной (Рис. 2; Harris, 1969).

Фрагменты микроспорангиев очищались от минеральной (силикатной) примеси в концентрированной плавиковой кислоте (HF), затем подвергались мацерации по стандартной методике путём последовательного помещения в смесь Шульце (концентрированная азотная кислота с добавлением бертолетовой соли) и в раствор едкого кали (KOH). Полученные просветленные препараты (кутикулы микроспорангиев с находящимися на них пыльцевыми зернами) были использованы для изучения общей морфологии пыльцевых зерен с помощью светового микроскопа AXIOPLAN-2. Далее кутикулы без специальной обработки помещали на металлические столики, напыляли сплавом платины и палладия. Пыльцевые зерна изучали и фотографировали с помощью СЭМ Camscan в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва). Для изучения в ТЭМ, фрагменты кутикулы спорангиев с пыльцевыми зернами помещались в смесь эпоксидных смол по методике Мейер-Меликян, Завьялова (1996), но без предварительного контрастирования. Ультратонкие срезы получали с помощью ультратома LKB Ultratome V, изучали и фотографировали, используя трансмиссионные электронные микроскопы Jeol 100 B и Jeol 400 в той же лаборатории. Блоки с остатками заполимеризованных пыльцевых зерен, сетки с ультратонкими срезами, негативы и файлы ультрамикрографий хранятся в лаборатории палеоботаники ПИН РАН.

Пыльцевые зерна округло-овальной формы, 18–23 мкм по длинной оси, с отчетливо точечной текстурой, имеются складки экзины. По наблюдениям в световой микроскоп нельзя с уверенностью судить о наличии/отсутствии и типе апертуры, т. к. пыльцевые зерна сохранились в группах на полупрозрачной кутикуле спорангия, они наложены друг на друга и на складки кутикулы.

Рис. 2. Реконструкция растения с обоеполыми «цветками» типа *Williamsoniella* и листвой *Nilssoniopteris*

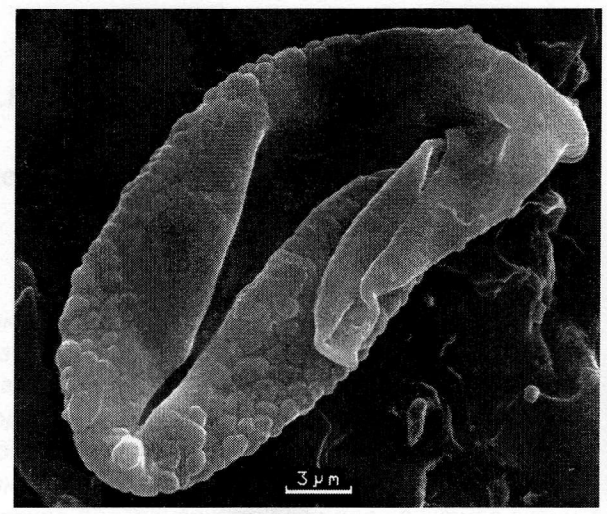

Рис. 3. Пыльцевое зерно *Williamsoniella coronata* Thomas под сканирующим электронным микроскопом

Под сканирующим микроскопом видна одна борозда с отчетливыми границами и отличающаяся по типу поверхности от внеапертурных участков: дно борозды почти гладкое с редкими мелкими гранулами, поверхность безапертурных участков дистальной стороны покрыта разновеликими бугорками, исчезающими по направлению к борозде, проксимальная поверхность также бугорчатая (Рис. 3).

При исследовании с помощью ТЭМ выявляется гомогенная экзина, причем скульптурные элементы также сформированы гомогенной экзиной. На большинстве полученных срезов они оказываются более электронно-плотными, чем нижележащая экзина, на некоторых срезах, напротив, менее электронно-плотными, и на нескольких срезах — идентичны по электронной плотности. Хотя можно предположить, что нижний слой представляет собой эндэкзину, а эктэкзина представлена только скульптурными элементами, нам кажется более вероятным, что эндэкзина либо не сохранилась, либо морфологически не отличается от прилегающей к ней самой нижней части эктэкзины и не выявляется без контрастирования. По направлению к борозде экзина утончается за счет уменьшения и исчезновения скульптурных элементов.

По скульптуре поверхности изученные нами пыльцевые зерна отличны и от *Cycadeoidea dacotensis*, и от *Leguminanthus siliquosis*. Поверхность безапертурных участков экзины первого вида описана как точечная (в отличие от *Williamsoniella coronata* с отчетливо бугорчатой поверхностью безапертурных участков экзины). Авторы отмечают, что особенность оболочек пыльцевых зерен складываться вдоль апертуры затрудняет исследование поверхности апертуры. Судя по контурам срезов, в области апертуры углубления, придающие поверхности точечный рисунок, становятся менее глубокими, более редкими, а в наиболее утонченных участках эктэкзины полностью отсутствуют. Таким образом, *W. coronata* и *C. dacotensis* отличаются по типу скульптуры, но проявляют тенденцию к исчезновению скульптурных элементов в области апертуры. Поверхность *L. siliquosis* более или менее гладкая. Поверхность пыльцевых зерен *Bennettistemon valdensis* в безапертурных участках также гладкая, в области борозды — ямчатая, авторы предполагают, что пыльцевые зерна могут быть незрелыми.

Экзина *Cycadeoidea dacotensis* характеризуется тонким гомогенным тектумом, мелкогранулярным инфратектумом и гомогенной эндэкзиной. *Leguminanthus siliquosis* имеет эктэкзину с крупными гранулами и слабо ламеллятную эндэкзину. Таким образом, все три изученные с применением ТЭМ представителя беннеттитов отличаются по ультраструктуре безапертурных участков экзины. Апертура у них сформирована сходным образом — утончением эктэкзины, но так как такой тип ультраструктуры апертуры обычен для пыльцевых зерен многих групп голосеменных, этот признак не может использоваться в качестве диагностического признака группы.

С одной стороны, выявлены значительные отличия от ранее изученных инситных пыльцевых зерен беннеттитовых, с другой стороны, изученные нами пыльцевые зерна замечательным образом идентичны по скульптуре поверхности и весьма сходны по ультраструктуре экзины с дисперсными пыльцевыми зернами *Granomonocolpites luisae* Herbst, изученными Zavada (1990, pl. 3, figs. 1–3) из триасовых отложений США. Несмотря на то, что на срезах последних двух типов электронной плотности не наблюдается, мы полагаем, что этим различием между пыльцевыми зернами *Williamsoniella* и *Granomonocolpites* можно пренебречь, поскольку других отличий нет, ультраструктура апертурного участка одинакова, и, кроме того, среди полученных срезов экзины *Williamsoniella* есть несколько, на которых дифференциация по электронной плотности не наблюдается.

Выявленное сходство позволяет предполагать, что дисперсные пыльцевые зерна, изученные Zavada, с высокой степенью вероятности принадлежат беннеттитовым, а скульптура поверхности вероятно имеет большее, чем можно было ранее предположить, значение для диагностики одноборозднoй пыльцы.

Имеющаяся информация по макроостаткам беннеттитовых из отложений той же свиты не противоречит этому выводу (Ash, 1978, 1980, 1989). Здесь известны два вида *Zamites.* Более часто встречающийся, *Z. powellii* Fontaine, ассоциирует в этой флоре с *Williamsonia nizhonia* Ash. Был обнаружен род *Eoginkgoites*, но принадлежащие ему репродуктивные структуры до настоящего времени не известны. Кроме того, встречается *Nilssoniopteris ciniza* Ash. Устойчивая ассоциация *Nilssoniopteris* и *Williamsoniella* во флоре Йоркшира позволяет предполагать сходную ситуацию для более древней флоры США, следовательно, листья *Nilssoniopteris ciniza* могли принадлежать растению, продуцировавшему пыльцу *Granomonocolpites luisae.*

Таким образом, каждый из трех представителей беннеттитовых, пыльцевые зерна которых изучены с применением и СЭМ и ТЭМ, проявляет значительные отличия, как по характеру поверхности, так и по ультраструктуре экзины. Трех представителей из географически удаленных и разновозрастных отложений очевидно недостаточно для того, чтобы дать общую палиноморфологическую характеристику этого обширного, длительное время существовавшего таксона. Вполне вероятно, что беннеттитовые неоднородны по признакам палиноморфологии. Тем не менее, уже в настоящее время характеристику скульптуры и ультраструктуры экзины можно с успехом использовать для диагностики дисперсных пыльцевых зерен, возможно принадлежавших беннеттитовым.

Авторы благодарны к.г.-м.н. Н.В.Горденко (ПИН РАН) за успешную мацерацию образца, сотрудникам межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ за помощь при работе с СЭМ и ТЭМ. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект № 06-04-49577.

Литература

Мейер-Меликян Н.Р., Завьялова Н.Е. Дисперсные дистально-бороздные пыльцевые зерна из нижнеюрских отложений Западной Сибири // Ботанический журнал. 1996. 81(6). P. 10–22.

Ash S.R. Plant megafossils // S.R. Ash (ed.): Geology, paleontology and paleoecology of a Late Triassic lake in western New Mexico. Brigham Young Univ. Geol. studies, 1978. Vol. 25, pt. 2, chapter 4. P. 23–43.

Ash S.R. Upper Triassic floral zones of North America // Dilcher, D.L. & Taylor, T.N. (eds.): Biostratigraphy of fossil plants; Dowden, Hutchinson & Ross Inc., Stroudsburg, Pa. 1980. P. 153–170.

Ash S.R. The Upper Triassic Chinle flora of the Zuni Mountains, New Mexico // New Mexico Geol. Soc. Guidebook, 40th Field Conference, Southeastern Colorado Plateau. 1989. P. 225–230.

Balme B.E. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue // Review of Palaeobotany and Palynology. 1994. Vol. 87(2–4). P. 81–323.

Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora, III. Bennettitales. Trustees of the British Museum (Natural History). London, 1969. 186 p.

Osborn J.M., Taylor T.N. Pollen morphology and ultrastructure of the Bennettitales: *in situ* pollen of *Cycadeoidea* // American Journal of Botany. 1995. 82(8). P. 1074–1081.

Taylor T.N. A consideration of the morphology, ultrastructure, and multicellular microgametophyte of *Cycadeoidea dacotensis* pollen // Review of Palaeobotany and Palynology. 1973. 16. P. 157–164.

Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. In situ gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire // Acta Bot. Neerl. 1971. 20 (1). P. 1–97.

Ward J.V., Doyle J.A., Hotton C.L. Probable granular angiosperm magnoliid pollen from the Early Cretaceous // Pollen et Spores. 1989. 31. P. 113–132.

Watson J., Sincock C.A. Bennettitales of the English Wealden // Palaeontol. Soc. London Monogr. 1992. P. 1–228.

Zavada M.S. The ultrastructure of three monosulcate pollen grains from the Triassic Chinle Formation, Western United States // Palynology. 1990. 14. P. 41–51.

Zavada M.S. Ultrastructure of Upper Paleozoic and Mesozoic monosulcate pollen from southern Africa and Asia // Palaeontologia Africana. 2004. 40. P. 59–68.

УДК [561:581.33]:551.763(569.3)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО УЛЬТРАСТРУКТУРЕ ЭКЗИНЫ *CLASSOPOLLIS* PFLUG

Н.Е. Завьялова[1], М.В. Теклёва[1], С.Б. Смирнова[2]
[1] Палеонтологический институт РАН, Москва
[2] МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва

Методами световой и электронной микроскопии изучены пыльцевые зерна Classopollis Pflug из меловых отложений Ливана. По ультраструктуре пыльцевые зерна сходны с пыльцевыми зернами из баррема Англии, извлеченными из Classostrobus comptonensis Alvin, Spicer et Watson (Taylor, Alvin, 1984). Отличия касаются размера и формы скульптурных элементов — шипиков, ультраструктуры апертурных областей и степени сохранности эндэкзины. Анализ полученных результатов и данных литературы выявил три типа инфратектума, встречающихся у представителей группы Circumpolles: с ветвящимися элементами, со столбиковидными неветвящимися элементами и с крупными, расположенными в один ряд гранулами.

Благодаря длительным и интенсивным электронно-микроскопическим исследованиям род *Classopollis* (Pocock et al., 1990; Kedves, 1994) является многообещающим объектом для изучения эволюции палиноморфологических признаков. Наиболее ранние его представители описаны из отложений позднего триаса. Представители рода многочисленны в юрских и меловых отложениях многих регионов. Длительная геологическая история рода, а также уже имеющиеся данные по морфологии и ультраструктуре его представителей разного возраста позволяют надеяться оценить морфологическое разнообразие рода на протяжении всего его существования, проследить изменения в ультраструктуре экзины, возможно носящие эволюционный характер, высказать предположения о происхождении семейства *Cheirolepidaceae*, производившего пыльцевые зерна типа *Classopollis*.

Для выполнения этих целей все еще не достаточными оказываются данные, полученные с применением сканирующего и трансмиссионного микроскопов, по самым поздним представителям рода *Classopollis* и самым ранним представителям не только *Classopollis*, но и других родов группы *Circumpollis*. Так, наиболее поздние представители *Classopollis*, ультраструктура которых изучена, относятся к баррему (Taylor, Alvin, 1984). Кроме того, имеются некоторые данные по ультраструктуре экзины *Classoides glandis* Amerom из позднемеловых отложений Португалии (Kedves, 1973, 1986, цитируется по Kedves, 1994) и турона Франции (Medus, 1977). В настоящей работе мы представляем результаты исследования морфологии и ультраструктуры экзины поздних представителей *Classopollis* — из отложений альб-сеноманского возраста.