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)

HOBЫЕ ДАННЫЕ ПО УЛЬТРАСТРУКТУРЕ ЭКЗИНЫ CLASSOPOLLIS PFLUG

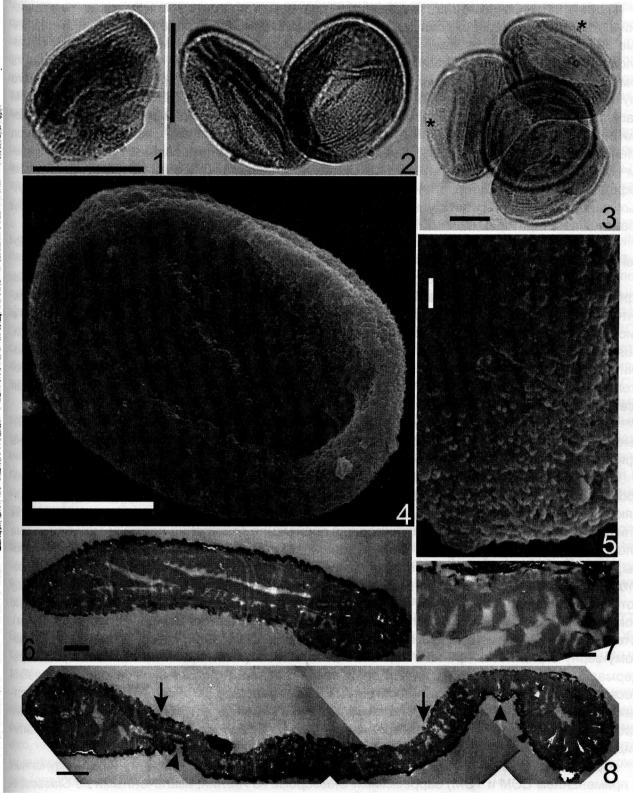
Н.Е. Завьялова¹, М.В. Теклёва¹, С.Б. Смирнова²

- 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 (Рососк 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.



Морфология Classopollis sp. из меловых отложений Ливана. Фиг. 1, 2 — СМ, масштабный отрезок 20 мкм; Фиг. 3 — СМ, звездочками отмечены псевдопоры, располагающиеся дистально, масштабный отрезок 10 мкм; Фиг. 4 — СЭМ, общий вид пыльцевого зерна, масштабный отрезок 10 мкм; Фиг. 5 — СЭМ, поверхность, масштабный отрезок 1 мкм; Фиг. 6 — ТЭМ, косой срез, видны столбиковидные элементы пояска, слившиеся в один из сплошных гребней, заметных в СМ, масштабный отрезок 1 мкм; Фиг. 7 — ТЭМ, участок оболочки пыльцевого зерна, состоящей из двойного покрова, столбиковидных элементов инфратектума и местами сохранившейся эндэкзины, масштабный отрезок 1,67 мкм; Фиг. 8 — ТЭМ, срез пыльцевого зерна, стрелки и головки стрелок указывают на утончения в оболочке, вероятно представляющие собой псевдопору (участок спородермы, ограниченный стрелками) и римулу соответственно, масштабный отрезок 1,25 мкм

Палинологический комплекс был извлечен по стандартной методике мацерации из отложений Южного Ливана (разрез близ села Хомсие). Пыльцевые зерна рода Classopollis, извлеченные из палинологического комплекса, изучены последовательно с помощью световой, сканирующей электронной и трансмиссионной электронной микроскопии, с тем, чтобы получить комплекс информации по общей морфологии, скульптуре и ультраструктуре экзины каждого изученного объекта. Были использованы световой микроскоп АХІОРLAN-2 (ПИН РАН), СЭМ Сатвсап и ТЭМ Jeol 100 В и Jeol 400 (межкафедральная лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ). Пыльцевые зерна помещались в смесь эпоксидных смол (Мейер-Меликян, Тельнова, 1991), без предварительного контрастирования. Ультратонкие срезы получали с помощью ультратома LKB Ultratome V. Мацерат (образец № 2–31) хранится на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ. Блоки с остатками заполимеризованных пыльцевых зерен, сетки с ультратонкими срезами, негативы и файлы ультрамикрографий хранятся в лаборатории палеоботаники ПИН РАН.

Представительный палинологический комплекс позволяет датировать вмещающие отложения альб-сеноманским возрастом (Смирнова, 2008).

Пыльцевые зерна встречаются в виде монад (фиг. 1), диад (фиг. 2) и тетрад (фиг. 3). Они сфероидальные, или немного сплюснутые с полюсов, с центральной частью, ограниченной экваториальным пояском, с субэкваториальной римулой, проксимальной трёхлучевой щелью и дистальной псевдопорой. Пыльцевые зёрна от 14 × 35 (в сплюснутых зернах) до 27,5 × 25 мкм. Поясок одинаковой толщины в пределах пыльцевого зерна, в среднем около 7 мкм, можно насчитать 5–7 прерывающихся ребер, проксимальная трёхлучевая щель представляет собой треугольную область от 5 до 9,5 мкм, заметна не во всех экземплярах. Римула узкая, дистальная псевдопора округлая, диаметром около 10,5–12,5 мкм.

Скульптура поверхности шипиковатая, шипики с притупленной верхушкой, многочисленные, располагаются очень близко друг к другу, покрывают всю поверхность пыльцевого зерна (фиг. 4, 5).

Снаружи ковнутри экзина состоит из следующих слоев (фиг. 7): надпокровный слой, покров, инфратектум, эндэкзина. Надпокровный слой примерно 0,2-0,34 мкм толщиной, составляющий скульптурные элементы, наблюдаемые в СЭМ, на срезах они выглядят как гранулы или палочковидные элементы. Надпокровный слой менее электронно-плотный, чем остальные слои экзины. Покров гомогенный, 0,2 мкм толщиной, утончается в области римулы, псевдопоры, трехлучевой щели. Толщина инфратектума в среднем составляет около 0,5-0,7 мкм, он состоит из прикрепленных к внутренней поверхности покрова столбиковидных элементов, между которыми располагаются мелкие гранулы, также соединяющиеся с внутренней поверхностью покрова. Наибольшей толщины инфратектум достигает в экваториальных областях (1,3 мкм). Столбиковидные элементы пояска сливаются в сплошные гребни, которые придают пыльцевому зерну стриатность при наблюдении в световой микроскоп (фиг. 6). На некоторых парадермальных срезах можно насчитать до 11 таких гребней. В поперечном сечении эти гребни несколько шире, чем элементы инфратектума других участков эктэкзины. В утонченных участках экзины (псевдопора, римула, проксимальная щель) инфратектум отсутствует, покров утончается, надпокровные элементы сохраняются (фиг. 8). Кроме того, кое-где присутствуют нитевидные остатки эндэкзины.

Сравним ливанские пыльцевые зерна с наиболее близкими по возрасту (среди изученных с применением СЭМ и ТЭМ) барремскими *Classopollis* из Англии, извлеченными из *Classostrobus comptonensis* Alvin, Spicer et Watson (Taylor, Alvin, 1984). Эндэкзина у ливанских пыльцевых зерен представлена нитевидными, лишь кое-где присутствующими остатками, тогда как у английских она хорошо выраженная, многоламеллятная. Скорее всего, это отличие следует отнести за счет худшей сохранности дисперсных пыльцевых зерен в сравнении с инситными.

По строению наиболее характерного слоя эктэкзины, инфратектума, сравниваемые пыльцевые зерна сходны. Кроме того, судя по приведенным иллюстрациям (например, Alvin, Taylor, 1984, fig. 3), элементы инфратектума английских пыльцевых зерен в области пояска шире, чем в других участках экзины, так же, как и у изученных нами ливанских пыльцевых зерен.

Мелкие гранулы, присутствующие между столбиковидными элементами инфратектума, и прикрепляющиеся к внутренней поверхности покрова у ливанских пыльцевых зернах, возможно, имеются и в английских пыльцевых зернах, но не так отчетливо выражены. В ультраструктуре апертурных областей есть некоторые различия. В области римулы, криптопоры, проксимальной щели покров ливанских пыльцевых зерен утончается, тогда как для английских изменение толщины покрова авторами указывается только для римулы, но в этих участках покров пронизан перфорациями.

Скульптура и у ливанских и у английских пыльцевых зерен шипиковатая. У обоих видов скульптурные элементы представлены и в апертурных областях. Скульптурные элементы ливанских пыльцевых зерен около 0,2–0,3 мкм в высоту, английских — 0,5 мкм. Кончики скульптурных элементов английских пыльцевых зерен заостренные, иногда крючковатые, тогда как у ливанских пыльцевых зерен — притупленные.

Согласно представлениям Reyre (1970), характер скульптуры может отражать различия видового ранга. Так, например, скульптура описанных им *C. aquitanus, C. pujoli, C. mirabilis* Reyre представлена заостренными шипиками, а шипики *C. martinottii* Reyre имеют притупленные окончания. Насколько можно судить по морфологической характеристике и размерам, полученным только с помощью СМ и СЭМ, изученные нами пыльцевые зерна весьма сходны с последним видом, описанным из берриас-валанжина Израиля (Reyre, 1970) и также отмечавшемся в альбе США (Srivastava, 1976). Обнаруженная на сколе в СЭМ Srivastava (1976, fig. 8C) структура инфратектума в безапертурном участке соответствует нашей трактовке элементов инфратектума как неветвящихся столбиковидных. Кроме того, в области пояска отчетливо видно, что ребра образованы слиянием инфратектатных элементов (Srivastava, 1976, fig. 9C).

Таким образом, различия между изученными нами пыльцевыми зернами и пыльцевыми зернами, извлеченными из Classostrobus comptonensis, могут представлять собой видовые различия. К сожалению, все виды, описанные Reyre (?1970), были основаны на дисперсном материале. Для окончательных выводов о значении скульптуры как таксономического признака видового ранга необходимо изучение на инситном материале возможной внутривидовой и индивидуальной изменчивости по скульптуре пыльцевых зерен, что до настоящего времени не сделано.

Ультраструктура позднемеловых пыльцевых зерен *Classoides glandis*, представителя рода, близкого, а иногда и включаемого в *Classopollis*, была изучена Kedves (1973, 1986, 1994) и Medus (1977). Указанные публикации не настолько детальны, как работа Taylor, Alvin (1984) и не позволяют в полной мере провести сравнение с нашими данными. Тем не менее, можно заметить, что *Classoides* отличается ветвящимися элементами инфратектума.

Ряд изученных домеловых представителей *Classopollis* (Petit, Chaloner, 1964; Medus, 1977; Rowley, Srivastava, 1986; Krassilov et al., 1997; Zavialova, 2003; Завьялова, Теклёва, 2005) также демонстрируют довольно сходный тип инфратектума, состоящий из столбиковидных элементов.

Таким образом, в пределах группы Circumpolles встречается инфратектум с ветвящимися элементами (наиболее поздние представители группы), инфратектум со столбиковидными неветвящимися элементами (например, описанные выше ливанские пыльцевые зерна). Кроме того, наши неопубликованные данные по ультраструктуре рэтских Classopollis показывают, что их инфратектум сформирован крупными, расположенными в один ряд гранулами, подтверждая (для ранних Circumpolles) концепцию Lugardon (1985).

Авторы благодарны сотрудникам межкафедральной лаборатории электронной микроскопии (МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва) за помощь при работе с СЭМ и ТЭМ. Исследование выполнено при финансовой поддержке грантов INTAS 05-109-5240 и МК-6862.2006.4.

Литература

Завьялова Н.Е., Теклёва М.В. Ультраструктура экзины пыльцевых зерен рода Classopollis, извлеченных из желудков насекомых юрского возраста. Материалы XI Всероссийской палинологической конференции «Палинология: теория и практика». М., 2005. С. 86–87.

Смирнова С.Б. Первые находки пыльцы вельвичиевых в меловых отложениях. СПб., 2008. С. 103–108 наст. сб.

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 Всесоюзной палинологической конференции. М., 1991. С. 8–9.

Kedves M. Transmission electron microscopy of the fossil gymnosperm exines. Szeged, 1994. P. 67–78.

Krassilov V.A., Zherikhin V.V., Rasnitsyn A.P. Classopollis in the guts of Jurassic insects // Palaeontology. 1997. 40 (4). P. 1095–1101.

Lugardon B. Observations nouvelles sur l'ultrastructure des Circumpolles. IX Symp. A.P.L.F., Montpellier 1985, Abstracts, 21.

Medus J. The ultrastructure of some Circumpolles // Grana. 1977. 16. P. 23-28.

Pettitt J.M., Chaloner W.G. The ultrastructure of the Mesozoic pollen Classopollis // Pollen Spores. 1964. 6. P. 611–620.

Pocock S.A.J., Vasanthy G., Venkatachala B.S. Pollen of Circumpolles — An enigma or morphotrends showing evolutionary adaptations // Review of Palaeobotany and Palynology. 1990. 65. P. 179–193.

Reyre Y. Stereoscan observations on the pollen genus *Classopollis* Pflug 1953 // Palaeontology. 1970. 13(2), P. 303–322.

Rowley J.R., Srivastava S.K. Fine structure of Classopollis exine // Can. J. Bot. 1986. 64. P. 3059–3074. Srivastava S.K. The fossil genus Classopollis. Lethaia, 1976. 9. P. 437–457.

Taylor T.N., Alvin K.L. Ultrastructure and development of Mesozoic pollen: *Classopollis //* Lethaia. 1984. 9. P. 437–457.

Zavialova N.E. On the ultrastructure of Classopollis exine: a tetrad from the Jurassic of Siberia // Acta Palaeontologica Sinica. 2003. 42 (1). P. 1–7.

УДК 581.331.2:[582.99+582.521.41]

СОПОСТАВЛЕНИЕ ЭТАПОВ РАЗВИТИЯ СПОРОДЕРМЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ CAMPANULACEAE И ASTERACEAE

Х.А. Золала, С.В. Полевова

Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова

Изучено развитие спородермы у 4 представителей семейства Campanulaceae, которые демонстрируют этот процесс у поровых, бороздных и борозднооровых пыльцевых зерен. Поскольку ультраструктура спородермы колокольчиковых принципиально сходна с ультраструктурой некаватных пыльцевых зерен астровых, было проведено сопоставление процессов формирования экзины у разных колокольчиковых и астровых. Показано, что развитие спородермы колокольчиковых принципиально сходно с форимированием спородермы некаватных пыльцевых зерен астровых. В отличии от астровых у колокольчиковых происходит более позднее заложение апертур и надпокровных шипов. В результате у колокольчиковых не всегда различима граница между экт- и эндэкзиной.

Пыльцевые зерна представителей семейства *Campanulaceae* могут быть трех разных апертурных типов: поровые, бороздные и бороздно-оровые. Поровые пыльцевые зерна обычно имеют 3 экваториально расположенных аппретуры, реже встречаются пыльцевые зерна 4, 5, 6, 7, 8-поровые. В этих случаях поры так же располагаются в экваториальной плоскости. Известен единичный случай глобальнопоровых апертур, таким образом распределены 10—12 пор у *Cam*-