

ЧИК 2010/2

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ И УЛЬТРАСТРУКТУРЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ИСКОПАЕМЫХ ПЛАТАНОВЫХ

М. В. Ткачев, Н. Л. Маслова

Развитию вопросов систематики и филогенетики различных покрытосеменных в значительной мере могут способствовать исследование разродственных структур ископаемых гимнобионтов. Палеобиологические данные являются важным источником информации, которая может быть использована при обсуждении такого рода проблем. В последние десятилетия в связи с развитием современных методов изучения микрообъектов (семиотическая и трансмиссионная электронная микроскопия) гимнобионты реально позволяют получать новые, недоступные ранее сведения о морфологии и ультраструктуре склеродермы пыльцевых зерен. Большое внимание филогенетическому значению ультраструктурных признаков удалено в работе Н.Р. Мейер-Меллан (Meyer-Melissen, 1998, 1999, 2000; Meyer-Melissen, Попкова, 2001; Ткачев, Мейер-Меллан, 2002; Meyer-Melissen, 1998, 1999, 2000).

Для выявления филогенетических связей парвотипический интерес представляют данные, касающиеся исторического развития тех или иных структур. Такого рода исследования могут быть проведены только на основе достоверно документированного ископаемого материала. Для палеопалинологии особую ценность представляют исследования пыльцевых зерен, полученных непосредственно из пыльцевых органов. Накопленные в настолько времени палеоботанические данные по палинологии ископаемых представителей семейства *Ranunculaceae* позволяют нам предпринять попытку анализа имеющейся информации в свете ее филогенетического значения.

Семейство *Ranunculaceae* в геологическом прошлом представляло собой гомониферную группу, игравшую значительную роль в формировании растительного покрова Северного полушария (Вильямс, 1976; Красильников, 1976; Герман, 1994). Ископаемые представители пыльцевых известны с конца альба. В это время они появляются в палеонтологической летописи довольно замкнутой группой рода, известной по разродственным органам, большая часть которых представляет склеродермические зерна. Типичные соцветия *Ranunculaceae* Маршанец (Marchant, 1980), впервые отмеченные в позднем альбе и существовавшие до середины юрмы (Маршанец, 1994), в палеоцене дали начало новому исключительно разнообразному. В дальнейшем наблюдение показывает сокращение разного разнообра-

зия этого семейства直到 до единственный род *Ranunculus* L. Наиболее с олигогеном семейство *Ranunculaceae* монотипично.

К настоящему времени известно 11 родов ископаемых пыльцевых, выделенных на основании тальпидовых соцветий. Это находки из альба — *Aria brevirostris* Станс, Реджис, Фриз и Деллан (Fries et al., 1993; *Ranunculus rotundatus* Фриз, Станс и Реджис (Fries et al., 1993) и *Ranunculus ellipticus* Реджис, Станс и Деллан (Redjesen et al., 1994), склеродерма — *Sclerodermus Krasilnikov et Shishik* (Красильников, Шишик, 1973), склеродерма — склеродерма — *Quadriderma progratum* Magallón-Puebla, Неттесхед и Станс (Magallón-Puebla et al., 1997), склеродерма — *Ranunculus Auberti* Род, Станс и Реджис (Fries et al., 1993) и *R. longum* Фриз, Станс и Реджис (Fries et al., 1993), склеродерма — разного возраста — *Anthonothecus krasilnikovi* N. Maslova и Кодзил (Maslova, Kodzil, 2010), разного возраста — *Thlaspioceraspis Auberti* Красильников (Красильников, 1973), пыльцевина — *Ranunculus granulatus* Fries и Стокс (Fries, Stockx, 1990) и *Ranunculus heterotrichus* Станс (Stans et al., 1998), пыльцевина — склеродерма — *Stomatosporites* шишко N. Maslova (Maslova, 2002), зерна — *Ranunculus granulosus* Маршанец (Marchant, 1980) и *Magnidium microsporum* (MacGillivray) Marchant (Marchant, 1980) и макроцида — *Ranunculus viridis* (Ellings) Бахак, Ной и Клебек (Bäck et al., 1997).

К соединению, и для всех известных к настоящему времени родов пыльцевых проводим ультраструктурное исследование современных пыльцевых зерен. Такие данные имеются только для *Aria brevirostris* (Redjesen et al., 1993, 1994), *K. ellipticus* (Redjesen et al., 1994a, 1994b), *R. rotundatus* (Fries et al., 1993; Redjesen et al., 1994), *R. longum* (Fries et al., 1993; Redjesen et al., 1994), *R. heterotrichus* (Fries et al., 1993; Redjesen et al., 1994), *R. granulatus* (Fries, Stockx, 1990) и *R. viridis* (Marchant, 1980). Авторы этой информации в большинстве ограничивались лишь общими описание, не акцентируя внимание на детали. В таких случаях при сравнении мы опирались на представления фокусизированные и собственную их интерпретацию.

Представленные в настоящей статье данные являются частичной начальной нашей работы по изучению внутреннего строения пыльцевых зерен пыльцевых.

В основу статьи положен оригинальный ископаемый материал по двум родам семейства *Reticulariaceae* — *Amborella* N. Maslova et Kodial и *Schematopeltis* N. Maslova. Эти роды отличаются специфическими макроморфологическими признаками строения размножительных органов, являются представителями различных макрофаунистических линий внутри отряда. В силу этого включают в анализ новые признаки, такие как ultraструктура спородермы пыльцевых зерен, предполагает значительный интерес для морфологии в филогении древесных цветковых.

Материалом для настоящей работы послужили изображения из оби пыльцевыми зернами гербариев Академии наук Болгарии и Словакии Львовской, а также пыльцевые зерна *Reticularia* получены из гербария института.

Семянина *Amborellaceae* было найдено в отложениях палеогеновой эпохи (северная часть северной Болгарии) юго-западнее г. Априца, Амурская обл. По данным М.А. Аникиной и соавторов (2002), возраст этой отложенной определяется как палеоген-шельф Голубинской антиклинали, из которой были выделены изученные пыльцевые зерна, приведены в работе, исключением является часть стволиков — они гипертрофированы для воспроизведения форм Тимирязева, изображение которых определено как подвид *Amborella* — разновидность (Саран и др., 1999). Семянина *Schematopeltidaceae* было побелено первично или Т.М. Кодиул (ГИН РАН), изучено Славянским — Л.Н. Федориным (ГИН РАН), который вы выражает восторженную приветливость по привлекающей возможностям изучения иного материала.

Amborellaceae представляет собой изолированную таксономическую группу, расположенную выше коронки на стволах цветков и гиацинта. Отличительные особенности этого рода являются неизвестны по сравнению с другими пыльцевыми членами семейства (СЗ), различие гипоколпий выше гипоколпий на стволиках цветков и гиацинта, развитый дифференцированный склерозитет, наличие узлов в тканях стволика (Маслова, Кодиул, 2001).

Пыльцевые тканевые системы рода *Schematopeltidaceae* суть дикотилейдные зерна короткого типа, покрытые бахромчатой надвешечкой, отличающейся от пыльцевых пластин и другим пыльцевидным радиальным расположением очертаний узлов, почти лишней с периферийными краями спиральной, направленной по длине в продольной плоскости гиацинта, но симметричной и симметрично проходящей между собой и ее обратоподобной структурой (рис.), кроме развитых радиальных и спиральных колец на поверхности склерозита (Маслова, 2001).

Оченьные зерна извлекены из соцветия пропарированной ягоды, получены обработке пыльцы Шульца в течение одного часа, затем извлечены центрифугой 10000.

Гербарный материал *Reticularia* получены обработке в микротоме Г. Сюса.

При подготовке материала к изучению в пыльце гранулометрического электронного микроскопа пыльцевые зерна контрастированы четырехминутным окном, зерна помещены в эпоксидную смесь по стандартной методике (Панкова, Маслова-Макарова, 2002). Полученные зерна контрастированы по методу Рейнхольца (Федор, 1979).

Изучение материала Академии наук Болгарии (изображение № 887) проводится в ГИН РАН, Семянины пыльцы (сертификат № 374) привезены в ГИН РАН. Семянины зерна *Reticularia* получены привезены в МГУ им. М.В. Ломоносова (изображения из фонда лаборатории растений).

ОПИСАНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Amborellaceae Академии наук N. Maslova et Kodial

Пыльцевые зерна трехбороздовые, эллиптические. Полеринаесь 10,0—16,0 мкм, экваториальный диаметр 11,3—15,3 мкм. Борозды делят почти во полости. Минимальные ширине экваториального 4,5—4,8 мкм, экваториального 2,5—11,0 мкм. Экваториальные сечения. Ячейки различны по форме (от округлых до приспособленных) и величине. На 1,0 мкм приходится 2—3 ячейки. Край борозды четкий, обрамлен тонким спородермальным слоем. Живую оболочку края борозды и в центральной части макроморфу идентичны (рис. 1, а). Отдельные пыльцевые зерна имеют дополнительные борозды. Портнова часть пыльцевая, где пыльцевые зерна возможно пыльца притягиваются друг к другу (выражены частично стоматыки могут немного различаться в моментально-пространстве рядом лежащие пыльцевые зерна или сокращение пыльцевые зерна просто соприкасаются). По периферии пыльцевые зерна окружены стоматической пыльцевой, состоящей из электронно-плотного материала около 0,45 мкм толщиной. Между стоматической пыльцевой и оболочками пыльцевых зерен наблюдаются скругленные, 0,275 мкм в диаметре, образования, возможно, орбусами.

Оболочка пыльцевого зерна в безаллергической области около 1,26 мкм толщиной. Вытеснена полутораобразной, в виде образований исчезающей стоматы. Стоматы 0,123 мкм высотой, 0,25 мкм шириной в основании, имеют каплевидную форму, довольно часто разрывывающиеся. Подстилающий слой 0,47 мкм толщиной. Эндозерния в среднем 0,22 мкм толщиной, более электронно-плотная, чем экзозерния, двухслойная. Наружный слой толщиной 0,11 мкм толщиной, гомогенный, менее электронно-плотный, чем внутренний, однородной толщины по всему периметру пыльцевого зерна, за исключением аллуральной области. Аллуральная область толщиной 0,11 мкм толщиной, гомогенный, во внутренней части этого слоя вертикальные частицы местами "собираются" в крутые гряды выше 0,1 мкм диаметром и располагаются спиральными рядами (см. рис. 1, б).

По направлению к аллуральной области толщина вертикальных рядов уменьшается, исчезает, и в области аллурры оболочка пыльцевого зерна представляется только двухслойной толщиной 1,5 мкм толщиной. Толщина ее наружного слоя составляет 0,35 мкм, он тонкоМелкодентный. Толщина внутреннего слоя эндозернии постепенно увеличивается и в области аллурры составляет около 1,15 мкм, сохраняя свою структуру (рис. 2; рис. 1, б).

Schematopeltidaceae пыльцы N. Maslova

Пыльцевые зерна трехбороздовые, эллиптические. Полеринаесь 10,0—16,0 мкм, экваториальный

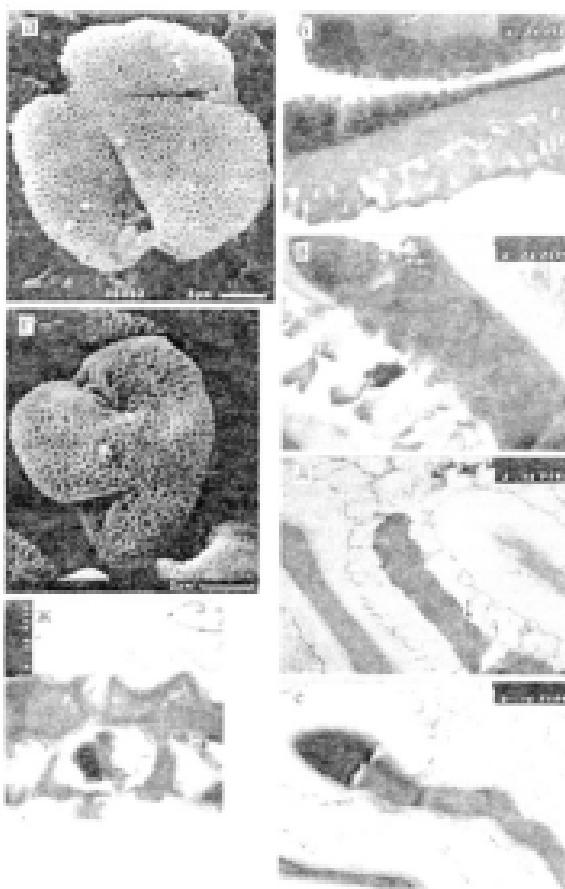


Рис. 1. Пыльцевые зерна *Aleurites molucca*, *Obionea molucca* и *Phytolacca acinosa*.

а — *Aleurites molucca* N. Matsum et Koidz, ма в Нижней трети, СММ; б — *Aleurites molucca* N. Matsum et Koidz, нижнеподвздошная область спорогенеза, ТБМ, $\times 2000$; в — *Aleurites molucca* N. Matsum et Koidz, нижнеподвздошная область спорогенеза, ТБМ, $\times 20000$; г — *Obionea molucca* N. Matsum, ма в Нижней трети, СММ; д — *Obionea molucca* N. Matsum, нижнеподвздошная область спорогенеза, ТБМ, $\times 1000$; е — *Phytolacca acinosa* (Ait.) Willd, нижнеподвздошная область спорогенеза, ТБМ, $\times 5000$

ный диаметр 11,0–13,0 мкм. Бороды дают почту до полосок, в отдельных случаях короче. Апикальные коробки развиты, шириной около 3,0 мкм. Структура ячеек отчетлива. Ячейки различны по форме (округлые, промежуточные, полигональные)

и величине. На 1,0 мкм приходится 1–2 ячейки. Края бороды неотчетливые, характер отчетливости мерлоколитума и краев бороды одинаков (рис. 1, а).

Пористая часть пыльника, в которой пыльцевые зерна очень сильно притягиваются друг к другу. Верхняя часть стоблышка может находить в некоторое время пристрелить рядом лежащие пыльцевые зерна, пыльцевые зерна с трудом или совсем не разделяются без деформирования), и исключением является "прокладка" — электронно-плотные мыс. Снаружи (не периферия) пыльцевые зерна окружены стекой пыльника, состоящей из электронно-плотного материала около 0,15 мкм толщиной. Полость пыльцевых зерен сухая.

Оболочка пыльцевого ядра в базаптертурной области около 1,24 мкм толщиной. Экзина полупрозрачная, покров образован вертикальными столбиками. Столбик 0,29 мкм высотой, 0,265 мкм шириной в основании, имеют кильватерную форму, очень часто расположенные, может быть, из-за смытия между текущим контактом пыльцевыми зернами. Постстолбиковый слой 0,31 мкм толщиной. Эндодектина в среднем 0,29 мкм толщиной, более электронно-плотная, чем экзина, двухслойная. Наружный слой толщиной 0,142 мкм толщиной, менее электронно-плотный, чем внутренний. Гомобиальный, более или менее одинаковой толщины по всему периметру пыльцевого ядра, за исключением аптертурной области, местами слегка утолщен. Внутренний слой толщиной 0,15 мкм толщиной, гомогенный, во внутренней части этого слоя характерные частичные местами "объединения" в круглые гранулы около 0,077 мкм диаметром и расположаются относительно редко (рис. 2, раз. 1, б).

По направлению к аптертурной области толщина оболочки пыльника резко уменьшается, исчезает, и в области аптертуры оболочка представлена только двуслоистой выделкой 0,05 мкм толщиной. Толщина снаружи слоя составляет 0,31 мкм, он покрытый пленкой. Толщина внутреннего слоя эндодектины постепенно увеличивается и в области аптертуры составляет около 0,34 мкм, однако исчез-



Рис. 2. Срез пыльцевого зерна флокулита бактерий N. Madsen et Koelew, струйная покровная область изнутри

стие склонов пыльцевых зерен оценить тщательно и структуру этого слоя достаточно точно не представляется возможным (рис. 3; рис. 1, б).

ОБСТРДЖЕНИЕ

На основании большого физиологического материала, включавшего разнообразные структуры вымерших растений и современного Рыжика, ранее была предпринята попытка проследить эволюцию морфологических структур и выделить основные эволюционные тенденции (Маклова, 2001, 2003; Маклова, 2009). Полученные наименования проследуют споровидные пыльцевые зерна двух видов: зерна пыльцевого и их границы с соответствующими литературами данных позволяют дополнить существующие представления новыми палеобиологическими данными.

Морфология пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна современного Рыжика тройбороздовые, стено- или тройбороздово-серповидные, сферические или слегка продольногемипсидные в экваториальном и скругленных или уплощенных в полярном положении. Полярная ось 19,0–24,0 мкм, экваториальный диаметр 13,0–22,0 мкм. Борозды чечевицеобразные или эллиптические, края борозд неизогнутые. Скульптура зерен отчетливая (Неске, 1978; Радкова, 1992; Гедда, Дитчер, 1988; У и др., 1998).

Пыльцевые зерна ископаемых представителей Рыжика по общей морфологии достаточно однотипны, отличаются в неком более мелких размерами по сравнению с таковыми у современного Рыжика (например, 13–11,0 мкм у *R. acutifolii*, 16,0–20,0 мкм у *R. acutifolii* и *R. acutifolii*). Они в основном тройбороздовые, реже тройбороздово-серповидные — в случае Нильса Pedersen, Fria, Симе и Шильда (Pedersen et al., 1994a, 1994b) и Захара Кузнецова и Шильд (Кузнецов, Шильд, 1993). Наиболее существенные структурные отличия являются Арий Абдуллаев, у которого пыльцевые зерна имеют граночно-стручную текстуру, в отличие от граночно-серпантинной в других ископаемых пыльцевых (Станс и др., 1993). *R. acutifolii* Шильд, имеющего очень краиногубчатую скульптуру, сильно отличающуюся от таковой всех других видов, и Айданайбай Байдасова, некоторые пыльцевые зерна



Рис. 3. Срез пыльцевого зерна Спироцисты цепочки N. Madsen et Koelew, струйная покровная область изнутри

которого имеют дополнительные борозды (Маклова, Колдруп, 2003). Отметим, что такой расслоенно-бороздовый тип пыльцевых зерен характерен для представителей семейства Голландиевые: рода *Dodartia* Zieg. et Zieg., *Mossia* Lindb., *Zygostigma* Oliv., подсемейство Голландиевые (Worle, Pfleiderer, 1998). Структуру абдоминального правления дополнительными бороздами у современного Рыжика описывали L. прописавшимся в работе М. Захара и Д. Дитчера (Zavada, Ditscher, 1988, п. 332, фиг. 9). У всех представителей борозды длинные, обычно более 2/3 длины полярной оси, за исключением *R. acutifolii* розеточного, у которого длина борозды составляет около половины от общей длины полярной оси; межбороздовые борозды почти или гравированы. У более ранних видов (Арий Абдуллаев, Нильс Альфредсен, Рыжиковы розеточки, Р. Байдасов и др.) поперечные пыльцевидные выступы, Fria и др. (1998) скульптура представлена более круглыми ячейками, в которых уже наблюдаются большие различия в форме, при этом скульптура выглядит более дифференцированной, чем у остальных представителей.

Ультраструктура споровидных пыльцевых зерен. Ультраструктура споровидных зерен изучена мало (Zavada, Ditscher, 1988; Тю и др., 1998; рис. 1, ж) представителями покровом, столбиками (Нильс и менее распространенным), подстилющим ресницами и покровом примерно одинаковой толщины. Это отличает современных представителей от ископаемых, имеющих толстый подстилывающий слой, состоящий из почти полусыпучих частиц. Более аморфные зерна имеют зернистую или довольно редко угловатую, причем склонную к наличию подстилающей зерни, в зернах изображены и покровы. У *R. acutifolii* (Арий) Шильд. в зернах имеется присущество полости (рис. 1, ж), которые, вероятно, в сочетании с более тонким подстилывающим слоем способствуют облегчению общего зерна обличия. Как напоминает М. Захар и Д. Дитчэр, в изученных видах современного Рыжика "тонкие задвижки может быть представлена, однако это может быть артефактом в результате окраски" (Zavada, Ditscher, 1988). Но существование литературами и наименованиями пока не представляется возможным честно описать структуру зерна у современного пыльца (Zavada,

Dikher, 1996; Yu et al., 1998; рис. 1, ж). Заданные исключением представителей гомотипно-грануляции или замкнутого-грануляции.

У пыльцевых зерен *Arcis*, *Reticularia* листовид., *Archaeotrichia* и дистирических пыльцевидных пыльников (Fria et al., 1998) видимые продукты в подавлении. Для пыльцевых зерен *Nanella* отмечена I. (Нест., 1970) известия пыльцевой клей.

При сравнении ultraструктурных пыльцевых зерен сопоставлено свое внимание на тех признаках, которые описаны или проанализированы, и попытаться выявить основные дифференцирующие признаки, в которых относятся: 1) характер ячей оболики оболочки; 2) "образование" границы с бороздкой; 3) спорное значение.

По первому признаку наблюдаются две наиболее чистые состояния: 1 — уменьшение размера ячеи по направлению к вершине (*Arcis* листовид.; *Reticularia* листовидные); *Nanella* оболочкой, дистирических пыльцевидных пыльников (Fria et al., 1998); 2 — отсутствие ячейового (исключением *Sordaria* радиальная, *Quadrivalvis* радиальная, *Reticularia* листовид., *R. листовид.*, *R. дистрич.*, *R. грушевид.*, *Archaeotrichia* ветвистая и *Синегильчатка* листовид. и современные *Reticularia* листовид., *R. occidentalis* и *R. грушевид.* Нест. et Andreev (Заданя, Dikher, 1996), *R. согульд.* (Yu et al., 1998).

По второму признаку также можно выделить две подгруппы: 1 — отсутствие споровалининового типа; при этом граница с бороздкой выражена только односторонними стенками ячей (исключением *Arcis* дистрич., *Reticularia* листовид., *R. листовид.*, *Nanella* оболочкой, *Sordaria* радиальная, *Quadrivalvis* радиальная, дистирических пыльцевидных пыльников (Fria et al., 1998). *Синегильчатка* листовид. и современные *Reticularia* листовид., *R. occidentalis*, *R. грушевид.*, *R. астигмат.*; 2 — наличие чистого сплошного споровалининового типа (*Nanella* листовид., *Archaeotrichia*, *Reticularia* дистрич., *R. грушевид.*).

Наконец, по последнему признаку ситуация выглядит несколько иной и требует дальнейшего изучения данных. Заданные у всех зерен описана как более электронно-плотная, чем пыльцевина, гомотипная (ячейка грануляция и/или замкнутость), довольно тонкая в базаллертурной области, постепенно или довольно резко утолщающаяся по направлению к области антеруры и в ней и имеющая там частично грануляционную структуру. Особенноеanno последний признак выражен у *Nanella* Альбети: толщины заданных в базаллертурной области у этого зерна почти во первых линиях, так у всех остальных. Умеренные толщины заданных в области антеруры происходят в основном за счет внутреннего слоя, структура которого близка-маннозному состоянию у всех изученных зерен. Для заданных характера двуслоиной, либо выщерканной по всему периметру пыльцевого зерна (*Синегильчатка*, *Archaeotrichia*), либо помимо этого только в области

антеруры (*Arcis*, *Nanella*, *Reticularia* листовид., *R. дистрич.* и *R. грушевид.*). Слой заданных у изследованной нами зерен отличается между собой электронной плотностью, однако в случае *Archaeotrichia* не столь разно, чтото называема интерпретация зернами как однослоиной, особенно в базаллертурной области. Наружный слой заданных *Синегильчатка* и *Archaeotrichia* менее электронно-плотный, по структуре смешан с внутренним. В области антеруры заданные двуслоиной не только, а может, не столько по своей электронной плотности, сколько по структуре этих слоев.

К сожалению, по представляемым фотографиям раны изученных зерен в большинстве случаев недостаточно отчетливы, что предполагает собой наружный слой заданных, кроме его структуры и есть ли дифференциация заданных по электронной плотности. Только для *Nanella* Альбети работники указали, что заданные гомотипны в базаллертурной области, а в антеруре по антерурам не части являются грануляционной структурой. Для *Arcis* дистрич. указывается различность под антерурой, для *Nanella* оболочкой, *Reticularia* Альбет и *R. грушевид.* (Fria et al., 1998; Rodríguez et al., 1994) отмечают, что заданные грануляционные ("granulata" to latissima"), не указавши, какой области пыльцевого зерна присуща. Но для других структура заданных и встречаются ли они для состояния совместно или переходит друг в друга. Очевидно, имеются в виду дифференциации строения заданных только в антерурной области. Дистирические пыльцевидные пыльники (Fria et al., 1998) обладают весьма своеобразной замкнутой ячейкой не вполне чистого сплошного. У пыльцевых зерен *Reticularia* дистрич. только иногда наблюдаются остатки таких заданных (структура от не описаны, судя по фотографии, она сохранялась практически только в районах антеруры и перехода на склонение "трапу") внутреннего слоя заданных большинства изученных зерен. Заданные пыльцевые зерна *R. дистрич.* не сохранились. У современных пыльников *Reticularia* согульда, *R. дистрич.* Садиря, *R. occidentalis* и *R. грушевид.* заданные в деталях не описаны (Заданя, Dikher, 1996; Yu et al., 1998; рис. 1, ж), ее структура неясна, но очевидно, что она не типично грануляционного типа, как у исключительно представителей семейства.

Обобщая эти разрозненные сведения, отметим, что у дистирических пыльников (*Arcis*, *Reticularia* листовид., *Nanella*) заданные гомотипны в базаллертурной области, грануляционные и более разные под антерурой, у синегильчатников *R. листовид.* и *R. дистрич.* грануляционные и замкнутые, у ретикуляционных *Archaeotrichia* и *Синегильчатка* гомотипны в базаллертурной области. Однако у *Archaeotrichia* и *Синегильчатка* находящиеся два слоя различной электронной плотности под антерурой наружный, менее электронно-плотный слой становится тонколамел-

дитным, а внутренний — рыхлого гранулятного, тканевым для всех исследованных представителей пластиночных. Особенностью наружной оболочки является в спородиции Симатичей, где он гораздо менее заметен чем у Аскогоний, чем у Ascogonales; то же свойство присущее и эпикотии Симатичея. Подобная «окраска» может быть связана с условиями фосилизации или со свойствами пыльцевых зерен данного растения. Отсутствие различия между оболочками зерен по электронной плотности у всех ранго изученных представителей может быть связано либо с их слабой дифференциацией, либо с отсутствием таковой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании изучения органического материала и современного микропласта, а также анализа литературных данных можно сделать следующие выводы. 1. Пыльцевые зерна древних представителей пластиночных в целом имеют более мелкие размеры, чем у современного цианума. 2. Различия во внешней морфологии касаются дифференциации пыльцы и выражаются в расширении размера ячеек ретикулума (сети) по направлению от цианумоидной пыльцы к Бородке у более древних видов (*Brachysiphon*, *Reticularia* и *Leptothrix*). Микро-

скопический, у дистерозовых пыльцевых (Руда *et al.*, 1990) и отсутствие такого у современных представителей семейства. 3. У некоторых новокомовых пластиночных (*Polythecales* язычка, *P. cylindrica*, *P. quadrata* и *Ancistrocladus*) эпикотия обрашает спородиализированный тяж краев борозды, который отсутствует у современного пластиночника. 4. У современных пластиночных по сравнению с исходными представителями семейства наблюдается тенденция к облегчению и упрощению оболочки пыльцевых зерен, выражаясь в общем уменьшении содержания спироцелината, что облегчается горизонтальным или вертикальным выщелачиванием склерин и пектинов в тетрахидрате. 5. Задиэпикотия у всех изученных видов имеет гетерогенную структуру (гомогенно-гранулятную или гомогенно-гравированную) в антериорной области, причем у *Ancistrocladus* и *Sigmatella* двойственность проявляется и в базиспертурной области вследствие различной электронной плотности склерин. У современных представителей пластиночных задиэпикотия тонкая, для выделения ее детального строения требуются дополнительные исследования.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (Проект № 03-05-61794, 03-04-49911).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балтина М.А., Еланова Т.В., Кодру Т.М., Мончев С.Р. Стратиграфия и флора погребенных земель и пыльца ископаемой части южно-Бурятского озодичного бассейна // Памятки чл.-корр. АН СССР. В.А. Воронина (к 90-летию со дня рождения). М., 2002. С. 273–313.
- Бородин В.А. Пылькообразные пыльца мела // Очерки палеобиологии и палеопатологии Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 65–78.
- Бородин В.А. Дистерозовая гистология. М., 1974. 488 с.
- Бородин В.А. Реконструкция пылькообразных Амурско-Карского субстрата в связи с геоморфологией климата // Стратигр. геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 4. С. 63–73.
- Бородин В.А. Цианусовая флора Амурской области. М., 1976. 82 с.
- Бородин В.А. Меловые — палеотиповые пластиночные Дальнего Востока и Сибири: морфология, систематика, филогения. Автореф. канд. дис. биол. наук. М., 2001. 24 с.
- Бородин В.А. Новое раковинотектоническое растение семейства Раковиновых (по пыльцам и спорам) // Палеонтологический журнал. 2002. № 2. С. 19–101.
- Бородин В.А. Эволюционные генетики в семействе Раковиновых // Тез. докл. Междунар. конф. по эволюции пыльцы растений. МГУ. М., 2003. С. 64–83.
- Бородин В.А., Кодру Т.М. Аскогонческая разновидность споры пыльцевых из макро-палинологических отложений Амурской области // Палеонтологический журнал. 2003. № 1. С. 92–109.
- Бородин В.А., Кодру Т.М. Споры и пыльца в репродуктивных органах древесных растений. СПб., 2002. 72 с.
- Bödig A.L., Riedel C.T. A generic atlas of Nannospores from pollen-paleoecological sites // Contrib. Gray Herb. 1990. N 213. P. 29–101.
- Riedel C., Bödig A., Kuckuk Z. Eine monographische Art der Familie Pinnulariaceae Lindb. (1856) in nordostasiatischen Tropen // Monographische Beiträge zur Botanik. Akademie Wissenschaft. Berlin, 1997. Bd. 9. S. 203–215.
- Cole P.E., Montague S.E., Boller B.L. Morphology and phylogenetic significance of the ingroup Pinnulari-

schichten aus der Paläogenen von Schottland // Palaeontology. 1988, Vol. 31, p. 303-317.

Cross P.R., Pedersen K.E., Fria J.M., Driscoll A.N. Early Cretaceous (Late Albian) pollenoid inflorescences associated with Sapiodiopteris leaves from the Paracoma Group of Eastern North America // Spiz. Bot. 1993, Vol. 18, N 2, p. 135-142.

Fria J.M., Cross P.R., Pedersen K.E. Reproductive structures of Cretaceous Platanoideae // Die Kreidezeit. Dritte Verteilungsserie Sibikat Biologisch-Bücher. 1988, Vol. 11, p. 1-52.

Hauer M. Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollen mit und ohne bei mikro-sporangien entstehendem und anamorphalem Anaperturalsinus (Araucariaceae, Rhamnaceae, Platanoideae, und Piperaceae) // Ph. Sc. Berl. 1978, Vol. 150, p. 13-41.

Kazakov V.A. Upper Cretaceous strobilate bracts with pollen grains // Palaeontology. 1973, Vol. 16, p. 41-44.

Kazakov V.A., Shibaev P.V. New placental strobilate bracts from the Mid-Cretaceous of Kazakhstan // Review of Palaeobotany and Palynology. 1985, Vol. 45, p. 207-211.

Magnolia-Pollin S., Housley P.E., Cross P.R. Quantitative pollen-grain size in some strobilate and placental platanoidean bracts from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, U.S.A. // International Journal of Plant Sciences. 1991, Vol. 152, N 3, p. 373-394.

Macpherson S.E. Vegetation and reproductive morphology of an extinct plant tribe (Platanaceae) from the Eocene of Western North America // Botanical Gazette. 1966, Vol. 147, p. 208-226.

Maryanster S.B. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds from Clarno Formation, Oregon // Palaeontogr. Amer. 1994, N 28, p. 1-105.

Mastrina N.P. Evolutionary trends in the family Platanaceae // Evolution, genetics, ecology and biodiversity. Intern. conf. Abrau-U. Vladivostok, 2001, p. 91.

Mayer-Miklyuk N.E. The basic trends of evolution and transformation of pollen grains of seed plants // Morphology and Biology. London, 1995, p. 133-154.

Mayer-Miklyuk N.E. The main motive factors in seed plants sporoderm evolution // XVI Intern. Bot. Congr. Abstracts. USA, St-Louis, 1998, p. 309.

Mayer-Miklyuk N.E. Archaic and evolutionary advanced characters of sporoderm structure in seed plants // VIII Intern. Palynol. Congr. 2000, p. 115.

Pedersen K.E., Fria J.M., Cross P.R., Driscoll A.N. Reproductive structures of an extinct placental from the Early Cretaceous (Late Albian) of eastern North America // Review of Palaeobotany and Palynology. 1994a, Vol. 93, p. 291-303.

Pedersen K.E., Fria J.M., Cross P.R. Ultrastructure of pollen from Cretaceous angiosperm reproductive structures // Ultrastructure of fossil spores and pollen / Eds. M.H. Kursarova, I.A. Doyle. Kew: Royal Botanic Garden, 1994b, p. 139-159.

Pigg J.E., Doubey R.J. Palynaceous plants from the Paleocene of Alberta, Canada // Review of Palaeobotany and Palynology. 1991, Vol. 70, N 1/2, p. 121-146.

Yu S.T., Zhang J.T., Qian J.S., Lv J.G. Arborescent and silicicolic pollen grains in China. Beijing (in Chinese). 1993.

Zimola W.S., Dickey D.L. Comparative pollen morphology and its relationship to phylogeny of pollen in the Hamamelidae // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1996, Vol. 73, p. 348-351.

Приложение к рецензии
29.03.01

Библиография на с. 847-1

NEW DATA ON COMPARATIVE POLLEN MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF THE FOSSIL PLATANACEAE¹

M.F. Trifunov, N.P. Mastryina

Summary

The wall ultrastructure of *in situ* pollen has been studied in *Archaeopteris laevigata* (Mastictidae-Palaeogene) and *Chenopeltis sphaerosperma* (late Palaeocene-early Eocene). In general it resembles the previously studied fossil species of Platanaceae. It is exineolate, with thick foot layer, homogeneous aperturate and lamellate-granulate imperforate exine. In spite of other species, endexine of *Archaeopteris laevigata* and *Chenopeltis sphaerosperma* has got two layers, which differ in structure under the apertures and in electron density all over the perimeter of the pollen grain. Because of that it became possible to observe the transformation of the layer's structure in transition to the colpus region.

¹Received 10.03.1998; accepted 10.03.1999