

ПРИМЕНЕНИЕ ПРИЗНАКОВ СКУЛЬПТУРЫ И УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРЕН ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ БЕННЕТТИТОВЫХ И ЦИКАДОВЫХ

Н.Е. Завьялова, Й. Ван Конийненбург-Ван Циттерт

THE USE OF POLLEN GRAIN SCULPTURE AND ULTRASTRUCTURE IN THE TAXONOMY OF BENNETTITES AND CYCADS

N.E. Zavalova, J. van Konijnenburg-van Cittert

Дисперсные пыльцевые зёрна — один из самых многочисленных типов остатков ископаемых растений, их значение для получения информации о растениях прошлого очень велико. Нередко на основании палиноморфологической информации удаётся делать уверенные выводы о том, к какой группе принадлежало материнское растение. Но известны и примеры, когда неотличимые под световым микроскопом (СМ) пыльцевые зёрна принадлежали неродственным растениям. В мезозойское время существовал ряд групп голосеменных, продуцировавших пыльцевые зёрна очень сходной морфологии: небольшие или средних размеров «лодочковидные» безмешковые, вероятно, однобороздные, с более или менее гладкой (под СМ) оболочкой. Они известны у представителей *Bennettitales*, *Ginkgoales*, *Cycadales* и некоторых других.

Беннеттитовые, гинкговые, цикадовые не только существовали в одно геологическое время, но и часто соседствовали в биоценозах, а их пыльцевые зёрна, таким образом, могут встречаться в одних и тех же палинокомплексах. При реконструкции растительных сообществ по палинологическим данным эти три группы или рассматривают вместе, или разделяют по размерным характеристикам и путём сравнения с ныне живущими представителями. Данные по инситным пыльцевым зёрнам показывают условность такого разделения. Оставаясь на уровне световой микроскопии, можно найти не так уж много морфологических признаков для различения пыльцевых зёрен этих групп. Между тем сканирующая (СЭМ) и трансмиссионная (ТЭМ) электронная микроскопия выявляет значительное разнообразие ультраструктуры экины, вполне вероятно, отражающее различное происхождение пыльцевых зёрен (Мейер-Меликян, Завьялова, 1996). К сожалению, скульптура и ультраструктура инситных пыльцевых зёрен обсуждаемых групп изучена с помощью СЭМ и ТЭМ лишь у немногих представителей, и использовать такие признаки в качестве диагностических пока что затруднительно. Представляется важным по-

лучение дополнительной информации, а также оценка применимости признаков тонкой морфологии пыльцевых зёрен для таксономических и диагностических целей.

С этой целью с помощью СЭМ и ТЭМ изучены юрские цикадовые *Cycandra profusa* Krassilov, Delle et Vladimirova (Tekleva et al., 2007) и *Androstrobus prisma* Thomas et Harris и беннеттитовое *Williamsoniella coronata* Thomas (Zavialova et al., 2009). К сожалению, данные по ископаемым гинкговым отсутствуют, а наши попытки извлечь пыльцевые зёрна из репродуктивных органов гинкговых не увенчались успехом. По полученным новым данным и данным литературы проанализированы (1) разнообразие скульптуры поверхности экзины, (2) степень сохранности и тип эндэксины, (3) наличие и тип апертуры, (4) степень сохранности и тип эктэксины.

Цикадовые

1. Несмотря на то, что под СМ пыльцевые зёрна цикадовых демонстрируют лишь неясную текстуру, под СЭМ выявляется отчётливый рисунок скульптуры поверхности. Ранее Hill (1990) описал различную скульптуру поверхности у нескольких видов рода *Androstrobus*. Один из этих видов, *A. prisma*, был изучен и нами. Хотя пыльцевые зёрна были получены из другого местонахождения и из отложений более позднего возраста, скульптура поверхности оказалась идентичной таковой, изученной Hill, подтверждая устойчивость данного признака и его применимость для разграничения таксонов низкого ранга.

2. Судя по большинству ископаемых цикадовых, для которых имеется информация по ультраструктуре экзины (*Androstrobus balmei* Hill, *A. rayen* Archangelsky et Villar, *A. patagonicus* Archangelsky et Villar, *A. prisma*, *A. manis* Harris, *Delemaya spinulosa* Klavins, Taylor, Krings et Taylor, *Cycandra profusa*), эндэксина сохраняется хуже, чем эктэксина. Часто имеется возможность ошибочно принять за эндэксину не-спорополлениновый электронно-плотный материал, иногда заполняющий полости пыльцевых зёрен. Но известен и случай, когда эндэксина ископаемых цикадовых хорошо сохранилась (*A. balmei*).

3. Как правило, пыльцевые зёрна ископаемых цикадовых описывают как дистально-однородные, что в ряде случаев является лишь данью традиции. И у *Cycandra*, и у *Androstrobus* выявлены лишь многократные изменения толщины экзины, но оформленной апертуры обнаружено не было. С другой стороны, Hill (1990) по разнице в скульптуре поверхности описал как дистальнооднородные пыльцевые зёрна трёх видов *Androstrobus* и как безапертурные — пыльцевые зёрна ещё одного вида. Таким образом, часть ископаемых цикадовых характеризуется дистальнооднородными пыльцевыми зёрнами, а часть — безапертурными.

Хотя пыльцевые зёрна современных цикадовых обычно описывают как дистальнооднородные (и эта традиция, несомненно, влияет на интерпретацию ископаемых пыльцевых зёрен), у некоторых известна пора (Tekleva et al., 2007). Таким образом, и ископаемые, и современные цикадовые характеризуются более чем одним типом апертуры.

4. Эктэкина современных цикадовых сформирована узкими удлиненными ячейками, перпендикулярными поверхности оболочки. Ископаемые цикадовые, по всей вероятности, обладали аналогичной эктэкиной. Мы полагаем, что такая структура имеет низкий потенциал сохранности: в процессе фоссиллизации стенки ячеек «схлопываются», сами ячейки становятся практически невидимыми, и на большинстве срезов наблюдается гомогенная эктэкина. При проведении многочисленных серий срезов на некоторых из них удаётся выявить удлиненные альвеолы, вполне типичные для цикадовых. Такой тип сохранности, когда в пределах одного таксона, иногда и на разных участках срезов одного и того же пыльцевого зерна, наблюдается чередование гомогенных и ячеистых участков эктэкины, можно использовать в качестве признака, указывающего на принадлежность к цикадовым. Такой тип сохранности, наблюдавшийся у изученных нами цикадовых, судя по иллюстрациям, характерен и для других цикадовых (Archangelsky, Villar de Seoane, 2004; Schwendemann et al., 2009). Сравнение между вымершими и ныне живущими представителями группы показывает преобладание по ультраструктуре эктэкины — у современных представителей встречается тот же тип эктэкины.

Беннеттитовые

1. Характер скульптуры поверхности (а также, в меньшей степени, ультраструктуры экины) позволил соотнести дисперсные пыльцевые зёрна *Granomonocolpites* с пыльцевыми зёрнами *Williamsoniella*, т.е. не только выяснить, какому порядку принадлежали дисперсные пыльцевые зёрна, но и с большой степенью вероятности назвать род, подтвердив важность скульптуры поверхности для таксономических целей. С другой стороны, все изученные представители порядка различаются по скульптуре поверхности, и выявить скульптуру поверхности, характеризующую беннеттитовые в целом, не удаётся.

2. Эндэкина, вероятно, сохраняется хуже, чем эктэкина. У *Williamsoniella coronata* эндэкина, скорее всего, не сохранилась.

3. У всех изученных под СЭМ и ТЭМ беннеттитовых (*Cycadeoidea dacotensis* Ward (Osborn, Taylor, 1995), *Leguminanthus siliquosus* Kraeusel (Ward et al., 1989), *Williamsoniella coronata*) апертура имеется и представлена дистальным сулькусом, образованным путём утончения экины. Тем не менее, представители беннеттитовых демонстрируют ультраструктуру разной сложности, и ультраструктура их апертур также не идентична.

Выявленное разнообразие ультраструктуры эскины не позволяет охарактеризовать порядок в целом и, возможно, свидетельствует о его гетерогенности. Тем не менее, задача выяснения принадлежности дисперсных пыльцевых зёрен по ультраструктуре эскины решается (при поступлении достаточной информации по инситной пыльце), но не на уровне порядка, а на родовом уровне.

Таким образом, признаки скульптуры поверхности применимы в таксономии на уровне родов и видов. Некоторые типы сохранности могут быть использованы для выявления систематической принадлежности дисперсных пыльцевых зёрен. Эндэскина обычно сохраняется хуже, чем эктэскина и лишь с осторожностью может быть использована для таксономических целей. Если у «лодочковидных» пыльцевых зёрен, обычно описываемых как однобороздные, под СЭМ и ТЭМ апертура не выявляется, то это также может служить указанием на принадлежность к цикадовым. Цикадовые демонстрируют единый тип эктэскины; беннеттитовые проявляют значительное разнообразие по ультраструктуре эктэскины.

Список литературы

- Мейер-Меликян Н.Р., Завьялова Н.Е. 1996. Дисперсные дистально-бороздные пыльцевые зёрна из нижнеюрских отложений Западной Сибири // Бот. журн. Т. 81. Вып. 6. С. 10–22.
- Archangelsky S., Villar de Scoane L. 2004. Cycadean diversity in the Cretaceous of Patagonia, Argentina. Three new *Androstrobus* species from the Baquero Group // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 131. P. 1–28.
- Hill C. 1990. Ultrastructure of *in situ* fossil cycad pollen from the English Jurassic, with a description of the male cone *Androstrobus balmei* sp. nov. // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 65. P. 165–173.
- Osborn J., Taylor T. 1995. Pollen morphology and ultrastructure of the Bennettitales: *in situ* pollen of *Cycadeoidea* // Amer. J. Bot. Vol. 82. P. 1074–1081.
- Schwendemann A., Taylor T., Taylor E. 2009. Pollen of the Triassic cycad *Delemaya spinulosa* and implications on cycad evolution // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 156. P. 98–103.
- Tekleva M., Polevova S., Zavialova N. 2007. On some peculiarities of sporoderm structure in members of the Cycadales and Ginkgoales // Paleontol. J. Vol. 41. No. 11. P. 1162–1178.
- Ward J., Doyle J., Hotton C. 1989. Probable granular angiosperm magnoliid pollen from the Early Cretaceous // Pollen et Spores. Vol. 31. P. 113–132.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J., Zavada M. 2009. The pollen exine ultrastructure of the bennettitalean bisexual flower *Williamsoniella coronata* from the Bajocian of Yorkshire // Int. J. Plant Sci. Vol. 170. No. 9. P. 1195–1200.

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет
Ботанический сад

МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
СЕКЦИЯ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ РАЕН

**ХII МОСКОВСКОЕ СОВЕЩАНИЕ
ПО ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ,
посвящённое
250-летию со дня рождения
Георга-Франца Гофмана**

Материалы
(Москва, 2–7 февраля 2010 г.)

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2010