

*На правах рукописи*

Теклёва  
Мария Владимировна

**УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ В СИСТЕМАТИКЕ И  
ФИЛОГЕНИИ ИСКОПАЕМЫХ ГНЕТОФИТОВ И ПЛАТАНОИДОВ**

25.00.02. Палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва 2007

Работа выполнена в Палеонтологическом институте РАН

Научные руководители: доктор геолого-минералогических наук, профессор В.А. Красилов  
кандидат биологических наук С.В. Полева

Официальные оппоненты: доктор биологических наук Д.Д. Соколов (МГУ им. М.В. Ломоносова)  
кандидат геолого-минералогических наук О.П. Ярошенко (Геологический институт РАН)

Ведущая организация: Ботанический институт РАН

Защита состоится 21 марта 2007 г. в 15-00 часов на заседании Диссертационного совета Д 002.212.01 при Палеонтологическом институте РАН по адресу: Москва, Профсоюзная ул., 123

Факс: (495) 339-12-66

Электронная почта: [tekleva@mail.ru](mailto:tekleva@mail.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр., 33)

Автореферат разослан 19 февраля 2007 г.

Ученый секретарь

Диссертационного совета

кандидат геолого-минералогических наук

Ю.Е. Демиденко

## ВВЕДЕНИЕ

Настоящее исследование посвящено оценке ультраструктурных признаков пыльцевых зёрен с точки зрения их устойчивости и изменчивости в пределах высших таксонов семенных растений, корреляции с морфологией пыльцевых зёрен и признаками спорофита, значения ультраструктуры спородермы для систематики и филогении.

Нами рассматривается ультраструктура спородермы представителей двух групп семенных растений, имеющих отношение к проблеме происхождения и ранней эволюции цветковых растений: ископаемых гнетофитов – группы, для которой отмечен самый близкий к цветковым уровень развития (Cornet, 1996; Krassilov, Bugdaeva, 1999, 2000; Vasanthi et al., 2004), и наиболее хорошо документированной и изученной группы ранних покрытосеменных – платаноидов (Manchester, 1986; Friis et al., 1988; Crepet et al., 1992; Crane et al., 1993; Krassilov, Shilin, 1995; Magallón-Puebla et al., 1997; Маслова, 2002; Маслова, Кодрул, 2003; Maslova et al., 2005; Mindell et al., 2006). Гнетофиты, помимо гнетовых, объединяют разнообразные формы вымерших голосеменных и проангиоспермов, сближаемых с современными гнетовыми, но, по крайней мере, частично представляющих вымершие порядки. Мезозойские платаноиды, наряду с вымершими *Platanaceae*, включают морфологически близкие группы, не относящиеся к этому семейству. Обе эти группы характеризуются большим разнообразием ископаемых представителей по сравнению с современными. В сравнительном плане проанализированы оригинальные и литературные данные по современным представителям этих групп.

Хотя непосредственные филогенетические связи между этими группами маловероятны, они в настоящее время наиболее полно характеризуют морфологические процессы, приведшие к формированию разнообразия двудольных покрытосеменных. Сопоставление изменчивости и тенденций развития ультраструктурных признаков спородермы в этих группах представляет интерес для эволюционной палиноморфологии.

**Актуальность исследования.** В настоящее время предпринимается ревизия традиционных, основанных на морфологии, филогенетических систем высших растений с привлечением молекулярно-филогенетических построений, результаты которых по многим позициям существенно отличаются от морфологических (Schwarzwalder, Dilcher, 1991; Doyle, Endress, 2000; Angiosperm Phylogeny Group, 2003; Judd, Olmstead, 2004; Soltis et al., 2005; Hermsen et al., 2006 и др.). Для разрешения возникающих противоречий необходимо привлечение новых и пока не получивших широкого применения подходов, к которым относится изучение ультраструктуры спородермы. Наиболее актуальным в этом направлении представляется сравнительное исследование ультраструктурных признаков пыльцевых зёрен проангиоспермов и базальных покрытосеменных. В частности, намечающаяся у позднемезозойских гнетофитов тенденция образования столбиковидной

ультраструктуры на основе гранулярного типа могла привести к формированию столбикового инфратектума, характерного для покрытосеменных, хотя на существующем уровне знаний нельзя исключить возможность параллельного развития. Заслуживает внимания возникновение в той и другой группе дополнительных апертур, а также возможность формирования сетчатых полупокровных платаноидных пыльцевых зёрен на основе крупноперфорированных покровных структур, встречающихся у гнетофитов.

В первую очередь необходимо исследование инситных пыльцевых зёрен, таксономическая принадлежность которых может быть определена с большой долей уверенности. По мере накопления такого рода данных расширяются возможности систематизации дисперсных пыльцевых зёрен. Таким образом, возникает комплекс взаимосвязанных проблем, к решению которых могут быть привлечены ультраструктурные признаки.

**Цели и задачи исследования.** Целью работы является выявление ультраструктурных особенностей пыльцевых зёрен ископаемых и современных представителей гнетофитов и платаноидов, разнообразия палинологических признаков в пределах этих групп, а также анализ эволюционных тенденций в развитии палинологических признаков. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

- 1) выявление разнообразия ультраструктуры спородермы ископаемых и современных представителей гнетофитов и платаноидов;
- 2) анализ основных тенденций эволюции ультраструктурных признаков рассматриваемых групп;
- 3) исследование параллелизма в развитии ультраструктурных признаков и их корреляции с морфологией пыльцевых зёрен.

**Научная новизна.** До настоящего исследования сведения об ультраструктуре пыльцевых зёрен ископаемых гнетофитов были крайне ограниченными (Taylor, Alvin, 1984; Pedersen et al., 1989; Friis, Pedersen, 1996). Нами впервые были получены данные об ультраструктуре инситных пыльцевых зёрен семи родов ископаемых гнетофитов и проведено детальное сопоставление с пыльцевыми зёрнами ископаемых гнетофитов и ныне живущих представителей группы. Впервые изучены пыльцевые зёрна нескольких видов *Gnetum* (*G. funiculare* Wight, *G. leptostachyum* Blume и *G. macrostachyum* Hook. f.), получены дополнительные данные по ультраструктуре спородермы *G. africanum* Welw., *G. indicum* Merr., *Ephedra monosperma* J.G.Gmel. ex C.A.Mey. и *Welwitschia mirabilis* Hook. f. Проведён анализ гомеоморфных морфотипов трёхапертурных пыльцевых зёрен *Eucommiidites*, выявлена гетерогенность данной группы по ультраструктурным признакам (Tekleva et al., 2006). Число изученных данным методом платаноидов было существенно пополнено (Теклёва, Маслова, 2004; Maslova et al., 2005; Маслова и др., 2007, в печати). Выполнено ультраструктурное

исследование большинства видов современного рода *Platanus*, проведено сравнение структуры спородермы у ацетолизированных и неацетолизированных пыльцевых зёрен и, таким образом, получен систематизированный материал для сопоставления с ископаемыми формами (Denk, Tekleva, 2006). В плане анализа палиноморфологического сходства трёхбороздных пыльцевых зёрен платаноидов и других групп ранних покрытосеменных была изучена ультраструктура инситных пыльцевых зёрен ископаемого ранункулоида (*Freyantha sibirica* Krassilov et Golovneva) и современного *Cercidiphyllum magnificum* Nakai (Cercidiphyllaceae) и развитие спородермы у современного *Cichorium intybus* L. (Asteraceae). В результате появилась возможность оценки параллелизма в развитии палиноморфологических признаков ранних покрытосеменных.

#### **Основные защищаемые положения.**

1. Впервые выявлено разнообразие ультраструктуры пыльцевых зёрен ископаемых гнетофитов. По комплексу признаков морфологии и ультраструктуры выделено семь групп, которые могут соответствовать родовому рангу: 1) безмешковые эндоцигулятные пыльцевые зёрна типа *Classopollis*; 2) ребристые пыльцевые зёрна (*Ephedripites*, *Equisetosporites*); 3) дистальнооднобороздные пыльцевые зёрна с мешковидными складками типа *Baisianthus*; 4) двухмешковые пыльцевые зёрна типа *Alisporites* (*Preflosella*, *Dinophyton*); 5) криптосаккатные пыльцевые зёрна типа *Cryptosacciferites* и *Zolerella*; 6) гетерополярные, трёхбороздные пыльцевые зёрна *Eucommiidites*; 7) дистальнооднобороздные пыльцевые зёрна типа *Loricanthus* и *Aeginanthus*.

2. Трёхапертурный морфотип *Eucommiidites* представляет собой гетерогенный комплекс таксонов, имеющих общий апертурный тип. На основе ультраструктурных исследований показано, что этот тип мог возникнуть параллельно в эволюционных линиях с гранулярной и альвеолярной инфраструктурой.

3. По палинологическим данным подтверждена значительная гетерогенность группы меловых платаноидов, в различной степени родственных современным Platanaceae. Намечены тенденции эволюции палиноморфологических признаков в семействе Platanaceae: сокращение разнообразия типов скульптуры пыльцевых зёрен, увеличение гетерогенности скульптурных элементов, облегчение спородермы.

4. На основе ультраструктурных исследований показано, что как гнетофиты, так и платаноиды обнаруживают гомеоморфию палинологических признаков. На примере группы *Eucommiidites* показана слабая корреляция признаков пыльцевых зёрен и спорофита.

**Материалы и методы.** Материалом для данной работы послужили:

1. Пыльцевые зёрна современных Gnetales (*Welwitschia mirabilis*, *Ephedra monosperma*, *Gnetum indicum* – палинотека кафедры высших растений, МГУ; *Gnetum africanum*, *G. funiculare* – гербарный

материал, БИН РАН, Санкт-Петербург; *G. leptostachyum*, *G. macrostachyum* – гербарный материал, Университет Чанг-Май, Таиланд).

2. Пыльцевые зёрна современных Platanaceae (*Platanus* x *acerifolia* (Ait.) Wild. – гербарный материал, палинотека кафедры высших растений, МГУ; *P. x acerifolia* – свежий материал, Стокгольм; *P. kerrii* Gagner. – гербарный материал, БИН РАН, Санкт-Петербург; *P. mexicana* Moric. var. *mexicana* (*P. chiapensis* Standley), *P. mexicana* var. *interior* (*P. lindeniana* Wats), *P. mexicana* var. *mexicana* (*P. lindeniana*), *P. occidentalis* L. var. *palmeri*, *P. racemosa* Nutt. var. *racemosa*, *P. racemosa* var. *wrightii* – гербарный материал, Национальный Автономный Университет Мексики; *P. kerrii*, *P. occidentalis* L. var. *occidentalis*, *P. “orientalis”* L. (возможно *P. x acerifolia*), *P. orientalis* L., *P. racemosa* var. *racemosa*, *P. racemosa* var. *wrightii* – гербарный материал, Шведский Музей Естественной Истории), Cercidiphyllaceae (*Cercidiphyllum magnificum* Nakai – свежий материал, БИН РАН, СПб) и Asteraceae (*Cichorium intibus* L. – свежий материал, Домодедовский район Московской области).

3. Пыльцевые зёрна ископаемых гнетофитов. 3.1. Извлечённые из желудков ископаемых насекомых (*Classopollis* sp., позднеюрское местонахождение Михайловка, Каратау, южный Казахстан (Krassilov et al., 1997), *Cryptosacciferites pabularis* Krassilov et Tekleva и *Alisporites alimentosus* Krassilov, нижнемеловые отложения местонахождения Байса, Восточное Забайкалье (Красилов, Расницын, 1982; Krassilov et al., 2003). 3.2. Инситные [*Hastystrobus muirii* van Konijnenburg-van Cittert – среднеюрские отложения Йоркшира, Англия (J.H.A. van Konijnenburg-van Cittert, 1971); *Bayerithea hughesii* Kvaček et Pacltová – верхнемеловые отложения Богемии, Чехия (Kvaček, Pacltová, 2001); *Aegianthus sibiricus* (Heer) Krassilov – среднеюрские отложения Усть-Балея, Восточная Сибирь (Krassilov, Bugdaeva 1988); *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva, *Loricanthus resinifer* Krassilov et Bugdaeva и *Preflosella nathania* Krassilov – нижнемеловые отложения местонахождения Байса, Восточное Забайкалье (Krassilov, Bugdaeva, 1999, 2000), *Dinophyton spinosum* Ash – верхнетриасовые отложения юго-запада США (Ash, 1970; Krassilov, Ash, 1988)].

4. Инситные пыльцевые зёрна ископаемых платаноидов (*Archaranthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul, *Bogutchanthus laxus* N. Maslova, Kodrul et Tekleva – маастрихт-датские отложения Амурской области, Россия (Маслова, Кодрул, 2003); *Chemurnautia staminosa* N. Maslova – позднепалеоценовые-раннеэоценовые отложения Северо-Западной Камчатки (Маслова, 2002); *Platananthus synandrus* Manchester – эоценовые отложения Орегона, США (Manchester, 1986); *Kasicarpa melikianii* N. Maslova, Golovneva et Tekleva – туронские отложения Восточной Сибири (Maslova et al., 2005).

5. В сравнительном плане изучены ископаемые инситные пыльцевые зёрна *Freyantha sibirica*, сопоставляемые с ранункулоидами – сеноманские отложения Западной Сибири (Krassilov, Golovneva, 2001).

Пыльцевые зерна извлекали из породы и проводили мацерацию по стандартной методике. Часть пыльцевых зёрен извлекали из временных (глицерин) или постоянных (глицерин-желатина) препаратов. Подготовка ископаемого материала к исследованию с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) проводилась по методике Тельновой и Мейер-Меликян (2002); современного материала для исследования оболочки зрелых пыльцевых зёрен и развития спородермы – согласно Мейер-Меликян с соавторами (2004). Полученные срезы дополнительно контрастировали цитратом свинца по методу Рейнольдса (Уикли, 1975), для ископаемого материала исследовались как контрастированные, так и неконтрастированные срезы. Срезы и детали срезов исследовали и фотографировали при помощи трансмиссионного электронного микроскопа Jeol 100В в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии (МЛЭМ) биологического факультета МГУ. Пыльцевые зёрна ряда видов (*Gnetum africanum*, *G. funiculare*, *G. indicum*, *G. leptostachyum*, *G. macrostachyum*, *Platanus* × *acerifolia*, *Cichorium intybus*) были изучены с помощью СЭМ Hitachi S-405 А и CamScan в МЛЭМ МГУ и CamScan в ПИН РАН.

**Апробация работы.** Материалы исследований докладывались на памятных палеоботанических чтениях, посвящённых В.А. Вахрамееву (ГИН РАН, 2002), молодежной конференции ПИН РАН (ПИН РАН, 2002), 6 и 7 Европейской Палеоботанико-палинологических конференциях (Афины, 2002 и Прага, 2006), 7 Международной палеоботанической конференции (Аргентина, 2004), 11 Международном палинологическом конгрессе (Испания, 2004), Первой Всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (ПИН РАН, 2004), 17 Международном ботаническом конгрессе (Австрия, 2005), 10 и 11 Всероссийских палинологических конференциях (ИГиРГИ, 2002; ПИН РАН, 2005). По теме диссертации опубликовано 11 статей и 16 тезисов.

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из Введения, 9 глав и Заключения. Работа изложена на 153 страницах (149 страниц машинописного текста и 4 текстовые таблицы) и содержит 77 фототаблиц. Список литературы состоит из 273 названий, в том числе 234 на иностранных языках. Структура автореферата соответствует структуре диссертации.

**Благодарности.** Работа выполнена в Лаборатории палеоботаники Палеонтологического института РАН и на Кафедре морфологии и систематики высших растений МГУ им. М.В. Ломоносова. Я выражаю искреннюю благодарность своему первому научному руководителю проф. Н.Р. Мейер-Меликян (МГУ) и научным руководителям данной работы проф. В.А. Красилову (ПИН РАН) и С.В. Полевой (МГУ) за постоянную помощь, ценные замечания и терпение. Выражаю свою признательность проф. В.А. Красилову, Н.П. Масловой (ПИН РАН), Т.М. Кодрул (ГИН РАН), д.б.н. Л.Б. Головнёвой (БИН РАН), Т. Денку (Музей Естественной Истории, Стокгольм), Й. Ван Конийненбург-Ван Циттерт (Национальный Музей Естественной Истории, Утрехт), И. Квачеку (Национальный Музей, Прага), С. Манчестеру (Музей Естественной Истории, Флорида) и Дж.Ф.

Максвеллу (Университет Чанг Мэй, Таиланд) за предоставленный материал, д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за ценные замечания, А.В. Мазину (ПИН РАН) за изготовление фотографий, сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ за помощь в работе. Приношу сердечную благодарность всем сотрудникам Лаборатории палеоботаники ПИН РАН и моим коллегам из МГУ за постоянную помощь в работе и моральную поддержку.

## ГНЕТОФИТЫ

В современных системах три сохранившихся рода, *Ephedra*, *Welwitschia* и *Gnetum*, объединяют в один порядок Gnetales (Doyle et al., 1994) или рассматривают как отдельные порядки Gnetales, Welwitschiales и Ephedrales (Тахтаджян, 1956; Troitsky et al., 1991). Различия во мнениях о родстве гнетовых и покрытосеменных, а также взаимоотношениях этих групп с Bennettiales, Pentoxylales и Caytoniales и рядом других проангиоспермов (Crane, 1985; Doyle, Donoghue, 1986; Krassilov, 1997) доказывают необходимость их более детального исследования. В этой связи исключительную важность приобретают представления о былом разнообразии этой группы и её эволюции. Многие из вновь обнаруженных ископаемых растений, хотя и демонстрируют сходство с гнетовыми, но, вероятно, являются представителями вымерших групп (семейств, порядков) (Krassilov, Bugdaeva, 1982, 1997, 1999; Krassilov, Ash, 1988). В группе обнаружены новые палинотипы – однобороздные и даже, возможно, мешковые формы, а также формы с тремя несимметрично расположенными бороздами. В этом разделе приводятся известные на настоящий момент данные, включая описание изученных пыльцевых зёрен, и анализ палинологических признаков представителей современных Gnetales, ископаемых гнетофитов и других проангиоспермов.

## ГЛАВА 1. ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА GNETALES

### 1.1. Обзор палинологических исследований

Ультраструктура спородермы современных гнетовых до наших исследований была изучена у следующих видов:

Род *Ephedra*: *E. americana* Endl., *E. californica* S. Watson, *E. campylopoda* C.A. Mey., *E. distachya* L., *E. equisetina* Bunqe, *E. foliata* Boiss. ex C.A.Mey., *E. fragilis* Desf., *E. intermedia* Schrenk et C.A.Mey., *E. monosperma*, *E. rupestris* Benth., *E. sinica* Stapf, *E. strobilacea* Bunqe. Род *Gnetum*: *G. africanum*, *G. cleistostachium* C.Y.Cheng, *G. gnemon* L., *G. hainanense* C.Y.Cheng, *G. indicum*, *G. luofuense* C.Y.Cheng, *G. montanum* Markgr., *G. paniculatum* Spruce ex Benth., *G. parvifolium* (Warb.) Cheng, *G. pendulum* C.Y.Cheng, *G. ula* Brongn. Род *Welwitschia*: *W. mirabilis*. Пыльцевые зёрна демонстрируют разнообразие в размере (мелкие у *Gnetum* и ряда представителей *Ephedra*, относительно крупные у *Welwitschia*, некоторых *Ephedra*), апертурном типе (дистальнооднобороздные у *Welwitschia*,

безапертурные у *Ephedra* и *Gnetum*), скульптуре (полипликатные гладкие – *Welwitschia*, *Ephedra* или шипиковатые – *Gnetum*).

### 1.2. Описание исследованных пыльцевых зёрен современных гнетовых

Изучена и описана скульптура поверхности и ультраструктура спородермы пыльцевых зёрен не исследованных ранее видов *Gnetum* (*G. funiculare*, *G. leptostachyum* и *G. macrostachyum*), а также ультраструктура спородермы *G. africanum*, *G. indicum*, *Ephedra monosperma* и *Welwitschia mirabilis*.

### 1.3. Анализ палинологических признаков современных представителей гнетовых

Ультраструктура *Gnetum* сходна с таковой у *Ephedra* и *Welwitschia*, и все три рода характеризуются единым планом строения, несмотря на значительное различие в скульптуре поверхности (табл. I, 1-5). Изучение ультраструктуры спородермы показало, что шипики гнетума по внутреннему строению гомологичны рёбрам эфедры и вельвичии (Osborn, 2000). Инфратектум у всех изученных видов гранулярного типа, разнообразие структуры инфратектума заключается, главным образом, в размере и количестве гранул. Покров одинаковой толщины в пределах ребра у *Welwitschia* и соответствующей ребру части оболочки у *Gnetum*, довольно резко утончающийся к межрёберным областям. У *Ephedra* покров неодинаковой толщины в пределах ребра: более тонкий в середине и толстый по периферии. Подстилающий слой может отсутствовать или быть представлен тонким слоем, прилегающим к эндэксине. Эндэкзина одинаковой толщины по всему периметру пыльцевого зерна, менее электронно-плотная, чем эктэксина, или одинаковой с ней электронной плотности, ламеллятная. Апертурная область у *Welwitschia* и межрёберные участки других гнетовых представлены тонким покровом и эндэкзиной, или, редко, только эндэкзиной, у *Welwitschia* межрёберная область составлена тонким покровом, тонким гранулярным слоем и эндэкзиной.

## ГЛАВА 2. ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ИСКОПАЕМЫХ ГНЕТОФИТОВ

Дисперсные полипликатные (стриатные, ребристые) пыльцевые зёрна нередко сравнивали с пыльцевыми зёрнами современных гнетофитов, о чём свидетельствуют названия морфологических родов *Ephedripites*, *Gnetaceaepollenites*, *Welwitschiapollenites*, *Welwitschiapites*, часть пыльцевых зёрен этой группы также описывалась под названием *Regalipollenites*, *Singhia*, *Steevesipollenites*, *Equisetosporites*, *Cornetipollis* и в отдельных случаях ошибочно определялась как споры схизейных папоротников, для которых характерна ребристая скульптура. В настоящее время известно, что полипликатные пыльцевые зёрна морфотипов *Lunatisporites*, *Protohaploxylinus*, *Vittatina* продуцировались хвойными и пельтаспермовыми (Balme, 1994). Однако нельзя исключить возможность того, что среди продуцентов палеозойских полипликатных пыльцевых зёрен могли быть и ещё не установленные предковые формы гнетофитов.

**2.1. Обзор дисперсных ископаемых пыльцевых зёрен, относимых к Gnetales: *Ephedripites*, *Equisetosporites*, *?Cornetipollis***

Дисперсные пыльцевые зёрна, относимые к гнетовым, весьма гетерогенны по признакам как внешней морфологии, так и ультраструктуры спородермы. Пыльцевые зёрна от мелких до относительно крупных, скульптура поверхности гладкая, шероховатая или ямчато-сетчатая, покров сплошной либо перфорированный, толщина экзины 1,0-5,0 мкм, инфратектум описан как столбиковый (столбики относительно высокие либо низкие, частично представляют собой крупные гранулы), гранулярный из мелких или с размерной градацией гранул. Подстилающий слой тонкий либо отсутствует или не отграничивается от эндэксины (в этом случае часто употребляется термин нэкзина для объединения этих двух слоёв). Эндэксина ламеллятная, межрёберные участки могут быть представлены только эндэксиной, нэкзиной или тонким покровом в сочетании с нэкзиной. Эту группу можно условно разбить на три подгруппы.

## 2.2. Обзор инситных ископаемых пыльцевых зёрен, относимых к Gnetales

Приведены данные по палиноморфологии инситных пыльцевых зёрен ископаемых гнетовых: *Ephedra portugallica* Rydin, Pedersen, Crane et Friis, *E. drewriensis* Rydin, Pedersen, Crane et Friis, *Ephedrispermum lusitanicum* Rydin, Pedersen, Crane et Friis (Rydin et al., 2006), *Drewria potomacensis* Crane et Upchurch (Crane, Upchurch, 1987) и *Archaestrobilus cupulanthus* Cornet (Cornet, 1996).

## 2.3. Обзор мезозойских гнетофитов

В настоящее время для следующих родов, сближаемых с гнетовыми, уже изучена внешняя морфология и ультраструктура пыльцевых зёрен: дисперсные *Praecolpites* и *Marsupipollenites* (Foster, Price, 1982), *Baisia* (Krassilov, Bugdaeva, 1982), *Eoantha* (Krassilov, 1986), дисперсные *Eucommiidites* (Doyle et al., 1975; Scheuring, 1978; Trevisan, 1980; Zavada, 1984; Batten, Dutta, 1997), дисперсные *Classopollis* (Pettitt, Chaloner, 1964; Srivastava, 1976; Courtinat, 1980; Taylor, Alvin, 1984), *Erdtmanitheca* (Pedersen et al., 1989), *Eucommiitheca* (Friis, Pedersen, 1996), *Erdtmanispermum* (Pedersen et al., 1989). Часть из них, скорее всего, принадлежит вымершим порядкам, система которых ещё слабо разработана. В последнее время выделен ряд ископаемых порядков: Hirmeriellales (Krassilov, 1982), Erdtmanithecales (Friis, Pedersen, 1996), Dinophytales (Krassilov, Ash, 2005), Heerelales (Krassilov, 2006), Eoanthales (Krassilov, 2006). Пыльцевые зёрна, извлечённые из пыльцевых органов или пыльцевых камер/микрופиле семязачатков этих групп, относятся к морфотипам *Eucommiidites* (Erdtmanithecales), *Ephedripites* (Eoanthales), *Alisporites* (Dinophytales), *Cycadopites* (Heerelales).

## 2.4. Описание изученных пыльцевых зёрен ископаемых гнетофитов

Нами изучена и описана ультраструктура спородермы следующих видов: *Aegianthus sibiricus*, *Bayeritheca hughesii*, *Hastystrobus muirii*, *Loricanthus resinifer*, *Cryptosacciferites pabularis*, *Baisianthus ramosus*, *Preflosella nathania*, *Alisporites alimentosus*, *Classopollis* sp., *Dinophyton spinosum*. Приведённые в этом разделе сведения о внешней морфологии пыльцевых зёрен были взяты из соответствующих первоописаний.

## 2.5. Пыльцевые зёрна проангиоспермов

В этом разделе приводятся данные по палиноморфологии растений, по-видимому, не относящихся к древнейшим покрытосеменным, но обладающих отдельными характерными для них признаками (Красилов и др., 1997). К этой группе, кроме гнетофитов, относятся *Bennettitales*, *Dirhopalostachyaceae*, *Caytoniales*, *Czekanowskiales*, *Pentoxylales*. Проведено их палиноморфологическое сопоставление с гнетофитами.

## 2.6. Сравнительный анализ палиноморфологии гнетофитов

Обобщение изложенных выше ультраструктурных данных позволило выделить следующие группы среди ископаемых гнетофитов и сближаемых с ними форм:

1) группа мелких безмешковых эндоцингультных пыльцевых зёрен типа *Classopollis* – поверхность гладкая, гранулированная, шипиковая или шиповатая, эктэксина характеризуется наличием т.н. двойного (“сложного”) покрова, инфратектум состоит из столбиковидных элементов и/или крупных гранул, эндэксина отсутствует/не сохранилась, или ламеллятная (табл. I, 6);

2) группа ребристых пыльцевых зёрен (*Ephedripites*, *Equisetosporites*) – относительно мелкие, полипликатные, безапертурные или дистальнооднородные, поверхность гладкая или шероховатая, инфратектум гранулярный, в большинстве случаев мелкогранулярный, эндэксина ламеллятная;

3) группа дистальнооднородных пыльцевых зёрен с мешковидными складками типа *Baisianthus* – мелкие, поверхность гладкая, эксина нерегулярно складчатая, инфратектум мелкогранулярный, эндэксина гомогенная (табл. I, 12);

4) группа двухмешковых пыльцевых зёрен типа *Alisporites* (*Preflosella*, *Dinophyton*) – крупные, поверхность гладкая, шероховатая, бородавчато-ямчатая или бугорчатая, с дистальной лептомой, инфратектум ячеистый, подстилающий слой тонкий, эндэксина отсутствует/не сохранилась или ламеллятная, дно апертуры представлено подстилающим слоем и эндэксиной (табл. I, 15, 16);

5) группа криптосаккатных пыльцевых зёрен (*Cryptosacciferites*, *Zolerella*) – крупные, поверхность гладкая или слегка шероховатая, апертурный тип гетеротрёхсультатный, угол между центральной бороздой и каждой из боковых не превышает или равен  $90^\circ$ . Инфратектум ячеистый, немного утолщается в экваториальной области, приобретая вид протосаккатной структуры (табл. I, 14), эндэксина ламеллятная, в области борозд эксина представлена эндэксиной и отдельными нитевидными элементами подстилающего слоя (табл. I, 13);

6) группа гетерополярных, трёхбороздных пыльцевых зёрен типа *Eucommiidites* – мелкие, поверхность гладкая или слегка шероховатая, инфратектум гранулярный и/или столбиковидный, эндэксина (в случае удовлетворительной сохранности) ламеллятная (табл. I, 8, 10, 11);

7) группа дистальнооднородных пыльцевых зёрен типа *Loricanthus* и *Aegianthus* – мелкие или средние, поверхность гладкая или мелкоямчатая, инфратектум составлен крупными гранулами или столбиковидными элементами, подстилающий слой тонкий (табл. I, 7, 9).

### 2.7. Анализ ультраструктуры *Eucommiidites* и близких форм

Э.М. Фрис и К. Педерсен (Friis, Pedersen, 1996) установили семейство Erdtmanithesaceae и порядок Erdtmanithescales для дисперсных *Eucommiidites* и репродуктивных органов растений, продуцировавших пыльцевые зёрна этого типа. Пыльцевые зёрна *Eucommiidites* в СМ и СЭМ очень сходны: мелкие, с тремя несимметрично расположенными бороздами, гладкие. Исследования ультраструктуры спородермы обнаружили большое разнообразие признаков внутреннего строения представителей группы *Eucommiidites*, с которыми по апертурному типу сближаются *Zolerella* (Scheuring, 1978) и *Cryptosacciferites*. Сходные по морфологии пыльцевых органов с представителями Erdtmanithesaceae *Aegianthus* (Krassilov, Bugdaeva, 1988) и *Loricanthus* (Krassilov, Bugdaeva, 1999) продуцировали однородные пыльцевые зёрна. Очевидно, группа *Eucommiidites* представляет собой гетерогенный комплекс таксонов, в котором трёхбороздный тип мог возникнуть параллельно по крайней мере в двух эволюционных линиях (с гранулярной и ячеистой инфраструктурой).

## ГЛАВА 3. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГНЕТОФИТОВ

Гнетофитам свойственен гранулярный инфратектум (от мелко гранулярного до состоящего из крупных гранул или столбиковидных элементов) и ламеллятная или гомогенная эндэкзина. Только у ископаемых гнетофитов известны морфотипы *Eucommiidites*, *Classopollis*, в то же время среди ископаемых не известен морфотип *Gnetum*; *Cycadopites*, *Alisporites* и близкие им формы встречаются и в других группах голосеменных. Для однородных пыльцевых зёрен гнетофитов характерен крупногранулярный инфратектум. Пыльцевые зёрна *Baisianthus* – дистальнооднородные с мешковидными выростами, образующимися при отхождении элементов инфратектума от подстилающего слоя – разделяют подобное сочетание признаков с рядом дисперсных форм, ни одна из которых не сходна с ними по другим ультраструктурным признакам. *Baisianthus* имеет гомогенную эндэксину, не типичную для голосеменных. *Dinophyton* и *Preflosella* – растения, по макроморфологии сближаемые с гнетофитами, продуцировали мешковые пыльцевые зёрна – палинотип, не известный у гнетовых. *Cryptosacciferites*, по апертурному типу сопоставимый с *Eucommiidites*, характеризуется не выраженной во внешней морфологии протосаккатной структурой в меридиональной области и ячеистым инфратектумом, как у мешковых форм.

### ПЛАТАНОИДЫ

Современное семейство Platanaceae состоит из единственного рода *Platanus*, который представлен древесными растениями Северного полушария и насчитывает семь видов в Европе и

Малой Азии, юго-восточной Азии и Северной Америке (Nixon, Poole, 2003). Геологическая история семейства Platanaceae берет свое начало в раннем мелу (альб), пик таксономического разнообразия семейства Platanaceae приходится на поздний мел – палеоцен. Начальный этап адаптивной радиации семейства характеризуется появлением короткоживущих форм, являющихся слепыми ветвями эволюции. Начиная с палеоцена и вплоть до олигоцена наблюдается последовательное уменьшение числа родов этого семейства (Maslova, 2003). Постепенно накапливаются данные по репродуктивным органам, демонстрирующим признаки, характерные не только для Platanaceae, но и для Hamamelidaceae (Срепет et al., 1992; Maslova et al., 2005; Маслова и др., в печати), что свидетельствует о таксономическом разнообразии группы платаноидов.

## **ГЛАВА 4. ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ PLATANACEAE**

### **4.1. Обзор палинологических исследований современных Platanaceae**

В ранее проведенных палинологических исследованиях отмечалось, что пыльцевые зёрна платановых морфологически однообразны (Pacltová, 1982). Были изучены морфология и ультраструктура ацетолизированных пыльцевых зёрен *Platanus* (Zavada, Dilcher, 1986) и развитие спородермы *P. x acerifolia* (Suarez-Cervera et al., 1995; Suarez-Cervera et al., 2005).

### **4.2. Описание пыльцевых зёрен современных Platanaceae**

Нами исследована палиноморфология всех видов и разновидностей современных представителей *Platanus*, описанных Nixon и Poole (2003), за исключением *P. rzedowskii* Nixon et Poole, также был исследован гибридный *P. acerifolia*.

### **4.3. Анализ палиноморфологии современных представителей семейства Platanaceae**

Пыльцевые зерна трёхбороздные, очень редко трёхборозднооровые, округлые или продолговато-округлые в экваториальном и округлые или округло-трёхлопастные в полярном положении. Борозды длинные, скульптура поверхности сетчатая, от мелко до крупносетчатой, иногда сочетание различного типа сетчатости встречается даже в пределах одного пыльцевого зерна (Hesse, 1978; Pacltová, 1982; Zavada, Dilcher, 1986; Ye et al., 1988; наши данные). Комплексное исследование пыльцевых зёрен *Platanus* с помощью СМ и СЭМ показало высокую степень сходства и перекрывающуюся изменчивость признаков между видами. Исключением является только *P. kerrii*, единственный представитель подрода *Castaneophyllum*. Пыльцевые зёрна этого вида имеют “высокий” складчатый ретикулум. Среди современных платанов только этот вид характеризуется гладкой апертурной мембраной, остальные виды имеют гранулярную апертурную мембрану (табл. II, 7). Было обнаружено, что структура эндэкины платанов чувствительна к ацетолизной обработке. Выделены два ультраструктурных типа эндэкины (табл. II, 1, 5) и несколько переходных между

ними состояний (табл. II, 3). Обнаруженные ультраструктурные типы, по-видимому, соответствуют разным стадиям развития спородермы.

## **ГЛАВА 5. ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ PLATANACEAE**

### **5.1. Обзор палинологических исследований ископаемых Platanaceae**

В настоящее время известно 12 родов ископаемых платановых, выделенных на основании одного обоеполого и одиннадцать тычиночных соцветий: *Aquia brookensis* Crane, Pedersen, Friis et Drinnan (Crane et al., 1993), *Archaranthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul (Маслова, Кодрул, 2003), *Chemurnautia staminosa* N. Maslova (Маслова, 2002), *Gynoplatananthus oysterbayensis* Mindell, Stockey et Beard, *Hamatia elknekensis* Pedersen, Crane et Drinnan (Pedersen et al., 1994), *Macginistemon mikaneides* (MacGinitie) Manchester (Manchester, 1986), *Platananthus potomacensis* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988), *P. hueberi* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988), *P. scanicus* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988), *P. speirsae* Pigg et Stockey (Pigg, Stockey, 1991), *P. synandrus* (Manchester, 1986), *Platanites hybridicus* Forbes (Crane et al., 1988), *Platanus neptuni* (Ettings.) Bůžek, Holý et Kvaček (Bůžek et al., 1967; Friis, 1985), *Quadriplatanus georgianus* Magallón-Puebla, Herendeen et Crane (Magallón-Puebla et al., 1997), *Sarbaya radiata* Krassilov et Shilin (Krassilov, Shilin, 1995), *Tricolpopollianthus burejensis* Krassilov (Krassilov, 1973). Ультраструктурное исследование спородермы проведено только для семи видов.

### **5.2. Описание исследованных пыльцевых зёрен ископаемых Platanaceae**

Нами впервые изучена ультраструктура пыльцевых зёрен ископаемых *Archaranthus krassilovii* и *Chemurnautia staminosa*. Также был исследован описанный ранее *Platananthus synandrus*.

В пункте 5.3. дан анализ палиноморфологии ископаемых представителей семейства Platanaceae. Пыльцевые зёрна ископаемых Platanaceae мелкие, трёхбороздные, реже трёхборозднооровые, сетчатые (ямчато-сетчатые у *Aquia*). Борозды длинные, апертурная мембрана гранулярная.

### **5.4. Сравнение ультраструктуры спородермы пыльцевых зёрен ископаемых и современных Platanaceae**

Пыльцевые зёрна Platanaceae полупокровные, столбиковые, доля подстилающего слоя составляет от 0,2 до 0,7 от общей толщины эктэкины. Эндэкина ископаемых представителей гомогенная в безапертурных районах, в апертурных районах слоистая, гомогенно-гранулярная или ламеллярно-гранулярная, у современных – гомогенная в безапертурных районах и гранулярная или состоящая из коротких цилиндрических элементов в апертурных. В работе был исследован неацетолизированный и ацетолизированный материал, что дало возможность сравнить также структуру эндэкины неацетолизированных, ацетолизированных и ископаемых пыльцевых зёрен.

Эндэксина платановых чувствительна к ацетолизной обработке, структура её сильно деформируется, зачастую трудно судить не только о структуре, но и о наличии этого слоя как такового.

## **ГЛАВА 6. АНАЛИЗ ТЕНДЕНЦИЙ РАЗВИТИЯ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В СЕМЕЙСТВЕ PLATANACEAE**

Ранее было отмечено (Friis et al., 1988) увеличение размеров пыльцевых зёрен от раннемеловых таксонов к современным видам. У современных представителей сочетание разных типов ретикулума (сетки) может встречаться даже в пределах одного вида, у ископаемых скульптура относительно выдержанная. Среди меловых представителей встречаются скульптурные типы, не обнаруженные у современного платана (*Aquia*, *Platananthus hueberi*). Переход от безапертурных к апертурным районам не выражен (современные Platanaceae, ряд ископаемых таксонов) или наблюдается постепенное уменьшение размера ячеек по направлению к бороздам (*Hamatia*), края борозд состоят из узкого ряда более мелких ячеек (*Platananthus hueberi*) или образованы сплошным спорополениновым тяжем (*Archaranthus krassilovii*, *Platananthus scanicus*, *P. speirsae*, *P. synandrus*). Доля толщины подстилающего слоя в общей толщине эктэксина составляет 0,3-0,4 у современных видов, около 0,4-0,5 у ископаемых. Современные и ископаемые Platanaceae имеют однотипную структуру эндэксина.

## **ГЛАВА 7. ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ И ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА PLATANACEAE В СИСТЕМЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ**

В традиционных морфологических системах Platanaceae включается в порядок Hamamelidales (Cronquist, 1981; Тахтаджян, 1987), однако современные молекулярные систематики помещают это семейство в порядок Proteales, наряду с семействами Proteaceae и Nelumbonaceae (Chase et al., 1993; Angiosperm Phylogeny Group, 2003; Qiu et al., 2005 и др.). В пользу близкородственных связей семейств Platanaceae и Hamamelidaceae говорят ископаемые находки репродуктивных структур и листьев, совмещающих признаки, присущие как платановым, так и гаммелисовым (Crepet et al., 1992; Головнева, 1994; Маслова, 2002; Maslova et al., 2005). В последнее время появились данные о сходстве листовых остатков представителей Platanaceae и Proteaceae по ряду кутикулярных признаков (Carpenter et al., 2005).

В пунктах 7.1, 7.2 и 7.3 приводится обзор палиноморфологии Hamamelidaceae, Nelumbonaceae и Proteaceae.

### **7.4. Сравнительный анализ палиноморфологии Platanaceae, Hamamelidaceae, Nelumbonaceae и Proteaceae**

При сопоставлении признаков палиноморфологии и развития спородермы, известных на данный момент для семейств Platanaceae, Hamamelidaceae, Proteaceae и Nelumbonaceae, можно сделать следующие обобщения.

Мелкие пыльцевые зёрна встречаются у *Platanaceae*, *Hamamelidaceae*, современных *Proteaceae*; средние и крупные – у *Nelumbonaceae*, *Proteaceae*, современных *Hamamelidaceae*. Трёхбороздные (редко трёхборозднооровые) пыльцевые зёрна имеют *Platanaceae*, *Hamamelidaceae*, *Nelumbonaceae* (встречаются отклонения от основного типа). У *Proteaceae* пыльцевые зёрна в основном трёхпоровые. У современных *Hamamelidaceae* есть также 4-многобороздные, многопоровые, у ископаемых – рассеянно-бороздные пыльцевые зёрна. Для *Nelumbonaceae* и *Proteaceae* описан как сукцессивный, так и симультанный микроспорогенез, у *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*, как и многих двудольных, только симультанный.

У *Proteaceae* апертуры формируются в соответствии с правилом Гарсайда (Garside, 1946), у трёх остальных семейств, как и подавляющего большинства покрытосеменных, согласно правилу Фишера (Erdtman, 1952). Сетчатая скульптура в той или иной форме присутствует у всех четырёх семейств, у *Nelumbonaceae*, в отличие от других, покров почти непрерывный; у *Aquía* (поздний альб, *Platanaceae*) скульптура ямчато-сетчатая. У современных *Hamamelidaceae* описаны формы с ямчатой скульптурой, а сетчатая скульптура часто сочетается с надпокровными бугорками. У современных *Proteaceae* скульптура может быть гладкой, морщинистой или шипиковой. У современных *Platanaceae*, *Nelumbonaceae* и *Proteaceae* не наблюдается формирования чёткого края борозды, в то время как у многих представителей современных *Hamamelidaceae* и ряда ископаемых *Platanaceae* край борозды может ограничиваться рядом более мелких ячеек (у пыльцевых зёрен с крупносетчатой скульптурой) или сплошным спорополлениновым тяжем. У пыльцевых зёрен некоторых ископаемых *Platanaceae* наблюдается уменьшение размера ячеек по направлению к борозде. Апертурная мембрана *Hamamelidaceae* от мелко- до крупногранулярной, иногда гладкая, с гранулами, расположенными в центральной части. Современные *Platanaceae* характеризуются гранулярной апертурной мембраной, за исключением гладкой мембраны у *P. kerrii*. У *Nelumbonaceae* апертурная мембрана и оперкулум бугорчатые, для *Proteaceae* структура апертурной мембраны не описана. Эктэкина столбиковая у *Platanaceae*, *Hamamelidaceae* и *Nelumbonaceae*, у *Proteaceae*, кроме того, описан гранулярный и гомогенный инфратектум. Подстилающий слой у всех, кроме *Proteaceae*, гомогенный. Эндэкина гранулярная или ламеллярно-гранулярная (*Nelumbonaceae*, ряд представителей *Proteaceae*, ископаемые и ряд современных *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*), у некоторых *Proteaceae* ламеллярная, у ряда современных *Platanaceae* гомогенная в безапертурной области и состоящая из коротких цилиндрических элементов – в апертурной. Таким образом, сближение *Platanaceae* с *Proteaceae* и *Nelumbonaceae* не находит подтверждения в морфологии пыльцевых зёрен, отличающихся по ряду ключевых признаков.

## **ГЛАВА 8. ИСКОПАЕМЫЕ ИНСИТНЫЕ ПЫЛЬЦЕВЫЕ ЗЁРНА СХОДНЫХ МОРФОТИПОВ, ПРИНАДЛЕЖАЩИЕ ДРУГИМ СЕМЕЙСТВАМ**

Сетчатые трёхбороздные пыльцевые зёрна широко распространены в меловых и палеогеновых отложениях и продуцировались не только платановыми, но и представителями других семейств.

### **8.1. Инситные пыльцевые зёрна платаноидного типа из репродуктивных органов других семейств**

Для сравнения с Platanaceae были изучена ультраструктура инситных пыльцевых зёрен из тычиночных цветков *Freyantha sibirica* – вида, сближаемого Красиловым и Головнёвой (2001) с ранункулоидами. Рассматриваются пыльцевые зёрна *Bogutchanthus laxus* и ассоциирующие с *Kasicarpa melikianii*, макроостатки которых демонстрируют признаки, присущие как Platanaceae, так и Hamamelidaceae.

### **8.2. Сопоставление пыльцевых зёрен *Kasicarpa*, *Bogutchanthus* и *Freyantha* со сходными сетчатыми трёхбороздными современными и ископаемыми пыльцевыми зёрнами**

*Kasicarpa melikianii*, *Bogutchanthus laxus* и *Freyantha sibirica* характеризуются мелкими трёхбороздными сетчатыми пыльцевыми зёрнами со столбиковым инфратектумом, как и у Platanaceae, однако *Kasicarpa* и *Freyantha* отличаются относительно тонким подстилающим слоем, почти непрерывным покровом. У *Kasicarpa* и *Freyantha* также обнаружена иная структура эндэкины (табл. II, 8, 9). *Bogutchanthus* характеризуется наличием сплошного спорополленинового тяжа вдоль борозд, полупокровной экзиной, относительно толстым подстилающим слоем и электронно более плотной, чем эктэкина, двухслойной эндэкиной (табл. II, 10). Чрезвычайно сходной с *Freyantha* палиноморфологией обладают пыльцевые зёрна, прилипшие к поверхности лепестков и плодолистиков *Callicrypta chlamydea* Krassilov et Golovneva из сеноманских отложений Сибири (Krassilov, Golovneva, 2004).

Среди ископаемых Ranunculales, *Teiseiraeae lusitanica* Balthazar, Pedersen et Friis (Balthazar et al., 2005) из нижнемеловых отложений Португалии по внутреннему строению спородермы сравнима с *Bogutchanthus*, но имеет непрерывный покров, как у *Kasicarpa* и *Freyantha*. Сходный палинотип был описан для некоторых видов современных Lardizabalaceae, Menispermaceae, Berberidaceae, Eupteleaceae, Paraveraceae а также для ряда представителей семейств Trochodendraceae, Tetracentraceae, Didymelaceae, Cercidiphyllaceae.

### **8.3. Сопоставление пыльцевых зёрен группы платаноидов и современных платановых**

Как по морфологии, так и по ультраструктурным признакам, платаноиды оказываются гетерогенной группой, возможно, включающей не одно естественное семейство. *Kasicarpa* и *Bogutchanthus* представляют отдельные группы, возможно, в ранге семейств (Maslova et al., 2005; Маслова и др., в печати). Среди известных ископаемых представителей сходным морфотипом и

ультраструктурой пыльцевых зёрен обладает ряд групп, сближаемых с ранункулидами, но по комплексу признаков они не могут быть отнесены ни к одному из современных семейств.

Следует отметить, что деление на группы по макроморфологическим признакам не всегда совпадает с проведенным нами делением по морфологии и ультраструктурным признакам пыльцевых зёрен. Вероятно, на данной стадии эволюции характерные для современных семейств наборы признаков ещё не полностью оформились.

## **ГЛАВА 9. СОПОСТАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ТЕНДЕНЦИЙ В РАЗВИТИИ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ГНЕТОФИТОВ И ПЛАТАНОИДОВ**

Уже у мезозойских гнетофитов наметились некоторые тенденции в эволюции палинологических признаков, отличающие эту группу от других голосеменных и сближающие её с покрытосеменными. На фоне большого разнообразия морфотипов пыльцевых зёрен намечается тенденция к усложнению скульптуры поверхности, появление дополнительных борозд, складок, перфораций, в ряде случаев (у некоторых представителей группы *Eucommiidites*) достигающих размеров, сопоставимых с перфорациями покрытосеменных. Эти структуры могли иметь как гармомегатную функцию, связанную с регуляцией объёма пыльцевого зерна в ходе его рассеивания и прорастания, так и с отложением (из тапетума и пыльцевого зерна) сигнальных веществ, накапливающихся в полостях инфратектума. Хотя для многих гнетофитов доказано прорастание пыльцевых зёрен в микропилярной трубке и пыльцевой камере семязачатка, могли уже появиться другие способы взаимодействия между пыльцевыми зёрнами и воспринимающими их структурами, в которых эти функции оказывались более востребованными, чем у большинства ветроопыляемых голосеменных. Наряду с этим теряется значение апертуры как морфологической основы механизма прорастания. Эволюция идёт в направлении безапертурных или омниапертурных форм, у которых апертуре соответствует вся поверхность пыльцевого зерна. Эта тенденция проявляется главным образом у покрытосеменных.

У многих представителей покрытосеменных в процессе эволюции происходит облегчение оболочки: за счёт утончения отдельных слоёв спородермы (например, *Platanaceae*), преобразования (утончения/сокращения) элементов инфратектума, образования полостей в экзине, формирования “ажурной” оболочки (Мейер, 1977; Walker, Walker, 1979; наши данные). Образовавшиеся полости спородермы заполняются биохимически активными веществами, которые участвуют в процессе распознавания пыльцевых зёрен поверхностью рыльца (Heslop-Harrison, 1976).

Сравнивая позднемезозойские гнетофиты с появляющимися вскоре после их расцвета в раннемеловое время покрытосеменными, перечислим некоторые тенденции, которые отмечены у гнетофитов и, возможно, получили более полное развитие у платаноидов. Это появление крупных перфораций, предвосхищающих формирование сетчатых полупокровных пыльцевых зёрен, возникновение трёхапертурных типов, редукция мешков, тенденция развития столбиковидной

структуры инфратектума на основе многоярусной гранулярной, возможно, предшествующей появлению правильной столбиковой ультраструктуры. У большинства голосеменных, в том числе и у гнетофитов, эндэксина характеризуется ламеллятной структурой, в то время как у покрытосеменных эндэксина может быть гомогенной, гранулярной, сетчатой (Мейер, 1977) или отсутствовать, и, напротив, ламеллятная эндэксина встречается относительно редко; у платаноидов эндэксина может сочетать гомогенную, гранулярную и даже ламеллятную структуры. И, как показали и наши исследования, у голосеменных встречается неламеллятная (гомогенная) эндэксина.

Большинство голосеменных вообще и гнетофитов в частности характеризуется гладкой, шероховатой или неясно выраженной бугорчато-ямчатой скульптурой поверхности (*Ephedripites*, *Aegianthus*, *Hastystrobus*, *Bayeritheca*, *Praecolpites*, *Sahnia laxiphora*), хотя ряд представителей имеет крупные перфорации [*Eucommiidites troedsonii* Erdtman (Batten, Dutta, 1997)] и относительно крупномоччатую скульптуру [пыльцевые зёрна, извлечённые из микропиле *Erdtmanispermum balticum* Pedersen, Crane et Friis (Pedersen et al., 1989)]. В группе *Classopollis*, у пыльцевых зёрен *Loricanthus*, *Aegianthus*, некоторых *Eucommiidites* и др. также встречается инфратектум, состоящий из столбиковидных элементов и/или крупных гранул. Находки пыльцевых зёрен покрытосеменных (*Tricolporopollenites miniverrucatus* Roche из нижнего эоцена Венгрии), инфратектум которых сочетает столбиковые и гранулярные элементы (Kedves, Pardutz, 1973), также подтверждают возможность перехода от гранулярных к столбиковым формам.

С другой стороны, не исключена возможность преобразования ячеистой структуры из однорядных удлинённых ячеек, описанных у некоторых *Clavatipollenites* (Muller, 1979), в столбиковый инфратектум. Подобные формы, на наш взгляд, могут представлять собой попытки формирования “настоящей” столбиковой структуры, присущей большинству покрытосеменных. Вопрос о том, закрепились и преобразовались ли они в таковые в дальнейшем ходе эволюции или остались “тупиковыми”, пока остаётся открытым.

В отличие от гнетофитов палинологические признаки платаноидов весьма стабильны и относительно однообразны. Неизвестно, мог ли сложиться трансэкваториальный трёхбороздный тип пыльцевых зёрен покрытосеменных на основе какого-либо из морфотипов, выявленных у мезозойских гнетофитов, но заслуживает внимания появление в этой группе гетерополярных трёхсультатных форм. Впрочем, возможность переориентации борозд в связи с изменением конфигурации тетрад остаётся умозрительной, поскольку переходных форм пока не известно.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

На основании анализа литературных и оригинальных данных рассмотрены разнообразие и изменчивость ультраструктуры пыльцевых зёрен у мезозойских гнетофитов и платаноидов, отличия

от других групп ископаемых голосеменных и покрытосеменных и возможность использования ультраструктурных признаков как диагностических в надвидовой систематике. Основные выводы:

1. Пыльцевые зёрна современных Gnetales, несмотря на различия во внешней морфологии (безапертурные или дистальнооднобороздные, гладкие полипликатные или шипиковатые), демонстрируют единый тип внутреннего строения: эктэксина представлена областями рёбер и межрёберных участков, гранулярным инфратектумом и ламеллятной, одинаковой по толщине по всему периметру пыльцевого зерна эндэксиной.

2. У большинства ископаемых гнетофитов пыльцевые зёрна мелкие, сфероидальной или эллипсоидальной формы, с гладкой поверхностью. Инфратектум главным образом гранулярный, от мелкогранулярного до состоящего из крупных гранул и/или столбиковидных элементов, в ряде случаев ячеистый, эндэксина ламеллятная или гомогенная. Пыльцевые зёрна, главным образом, безмешковые, редко двухмешковые (*Alisporites-Preflosella-Dinophyton*), с мешковидными складками (*Baisianthus*) или с не выраженными во внешней морфологии мешковидными утолщениями в меридиональной области (*Cryptosacciferites*).

3. Впервые выявлено разнообразие ультраструктуры пыльцевых зёрен ископаемых гнетофитов. По комплексу признаков морфологии и ультраструктуры выделено семь групп, которые могут соответствовать родовому рангу:

1) безмешковые эндоцигулятные пыльцевые зёрна типа *Classopollis*; 2) ребристые пыльцевые зёрна (*Ephedripites*, *Equisetosporites*); 3) дистальнооднобороздные пыльцевые зёрна с мешковидными складками типа *Baisianthus*; 4) двухмешковые пыльцевые зёрна типа *Alisporites* (*Preflosella*, *Dinophyton*); 5) криптосаккатные пыльцевые зёрна типа *Cryptosacciferites* и *Zolerella*; 6) гетерополярные, трёхбороздные пыльцевые зёрна *Eucommiidites*; 7) дистальнооднобороздные пыльцевые зёрна типа *Loricanthus* и *Aeginanthus*.

4. Трёхапертурный морфотип *Eucommiidites* представляет собой гетерогенный комплекс таксонов, объединённых необычным признаком внешней морфологии – тремя несимметрично расположенными и неравномерно развитыми бороздами. Этот признак мог возникнуть параллельно как минимум в двух эволюционных линиях (с гранулярной и альвеолярной инфраструктурой) и получить развитие в каждом из них. Все три борозды (центральная и боковые) демонстрируют сходное строение дна, инфратектум гранулярный и/или столбиковидный. Представители этой группы показывают разнообразие в расположении борозд, строении покрова, размере и расположении гранул инфратектума, толщине и наличии/отсутствии подстилающего слоя.

5. Впервые описана и систематизирована ультраструктура неацетолизированных пыльцевых зёрен всех современных видов рода *Platanus*, за исключением *P. rzedowskii*, и определены пределы

изменчивости ультраструктурных признаков, характеризующих семейство Platanaceae. Данные по современному материалу были использованы при анализе и сравнении с ископаемыми платаноидами.

6. На основе палинологических данных подтверждена значительная гетерогенность группы меловых платаноидов, по-видимому, включающих более одного семейства, в различной степени родственных современным Platanaceae. Морфотип пыльцевых зёрен, характерный для платаноидов, встречается также у ископаемых гаммелидид и ранункулоидов. По ультраструктуре спородермы платаноидов различимы следующие типы:

6.1. Гребни ретикулума в сечении треугольные, с заострённой или в различной степени уплощённой верхушкой; столбики инфратектума часто расположенные; подстилающий слой относительно толстый (доля толщины подстилающего слоя от толщины эктэксина около 0,4-0,5), эндэксина более электронно-плотная, чем эктэксина, гомогенно-гранулярная, иногда под апертурой ламеллярно-гранулярная. Для ряда видов (*Archaranthus*, *Chemurnautia*, *Bogutchanthus*) показана двуслойность эндэксина по электронной плотности по всему периметру пыльцевого зерна. В эту группу входят *Archaranthus krassilovii*, *Aquia brookensis*, *Bogutchanthus*, *Chemurnautia*, *Hamatia elknekensis*, *Platananthus potomacensis*, *P. hueberi*, *P. scanicus*, *P. speirsae* и *P. synandrus*.

6.2. Гребни ретикулума в сечении треугольные, с заострённой или в различной степени уплощённой верхушкой; столбики инфратектума часто расположенные; подстилающий слой относительно тонкий (доля толщины подстилающего слоя от толщины эктэксина около 0,3-0,4), эндэксина может быть как более, так и менее электронно плотной, чем эктэксина, гранулярно-пластинчатая. К этой группе отнесены современные представители рода *Platanus*.

6.3. Гребни ретикулума в сечении более или менее округлые; столбики инфратектума относительно высокие, широко расставленные; подстилающий слой тонкий, эндэксина менее электронно-плотная, чем эктэксина, тонкая, гомогенная или мелкозернистая. К этому типу принадлежат из платаноидов *Kasicarpa*, из ранункулоидов *Freyantha*, а также, по-видимому, дисперсный палинотип *Tricolpites concinnatus* Chmura, относимый к гаммелисовым.

7. Сопоставление современных платановых и ископаемых платаноидов показало, что:

7.1. Морфология пыльцевых зёрен платаноидов в целом однотипна. Микроморфологические признаки указывают, главным образом, на дифференциацию на родовом уровне. Пыльцевые зёрна древних представителей платановых в целом имеют более мелкие размеры, чем у современного платана.

7.2. У ископаемых платаноидов отмечены типы скульптуры, не встречающиеся у современных платановых – ямчато-сетчатая и крупносетчатая. У современных крупносетчатая скульптура, по-видимому, формируется за счёт разомкнутости более мелких ячеек сетки. У более древних видов наблюдается уменьшение размера ячеек сетки по направлению от центра мезокольпиума к борозде

(*Aquia brookensis*, *Platananthus potomacensis*, *Hamatia elknekensis*, дисперсные платаноидные тычинки, Friis et al., 1988), не свойственное современным представителям семейства. Ископаемые платаноиды характеризуются более однородной (стабильной) скульптурой поверхности, в то время как у современных видов встречается комбинация мелко- и крупносетчатой скульптуры в пределах одного вида.

7.3. У ряда ископаемых платаноидов (*Platananthus scanicus*, *P. speirsae*, *P. synandrus*, *Bogutchanthus* и *Archaranthus*) эндэксина образует спорополлениновый тяж вдоль борозды, который отсутствует у современного платана.

7.4. У современных платановых по сравнению с ископаемыми представителями семейства наблюдается тенденция к облегчению оболочки пыльцевых зерен, выражающаяся в общем уменьшении содержания спорополленина, что обеспечивается гораздо меньшим по толщине подстилающим слоем и изредка полостями в эндэксине;

7.5. Эндэксина у всех изученных ископаемых платаноидов, за исключением *Kasicarpa*, имеет гетерогенную структуру (гомогенно-гранулярную или ламеллярно-гранулярную) в апертурной области, причем у *Archaranthus*, *Bogutchanthus* и *Chemurnautia* двуслойность прослеживается и в безапертурной области вследствие различной электронной плотности слоев. У современных платановых эндэксина ацетолизированных пыльцевых зёрен тонкая, гомогенная или неясного строения, вследствие деформации её структуры; у неацетолизированных пыльцевых зёрен было обнаружено два ультраструктурных типа по строению эндэксина: (1) эндэксина более электронно-плотная, чем эндэксина, по направлению к бороздам становится фрагментарной, состоящей из цилиндрических и/или гранулярных элементов различного размера или (2) эндэксина менее электронно-плотная, чем эндэксина, по направлению к бороздам значительно утолщается, становится “структурированной” и состоит из коротких цилиндрических элементов.

8. Сближение *Platanaceae* с *Proteaceae* и *Nelumbonaceae* по данным молекулярной филогении не находит подтверждения в морфологии и ультраструктуре пыльцевых зёрен этих групп, которые отличаются по ряду ключевых признаков.

9. Как гнетофиты, так и платаноиды обнаруживают гомеоморфию палинологических признаков и слабо выраженную корреляцию между признаками спорофита и пыльцевых зёрен. Однако, несмотря на относительную автономию, пыльцевые признаки существенно дополняют спорофитные в плане оценки разнообразия вымерших групп растений, их эволюционной истории и таксономической обособленности.

#### **Список работ, опубликованных по теме диссертации**

1. Мейер-Меликян Н.Р., Полева С.В., Северова Е.Э., Теклёва М.В. Развитие спородермы в норме и в неблагоприятных условиях (на примере пыльцевых зерен *Cichorium intybus* L. и *Tanacetum vulgare*

- L.) // Материалы I Международного семинара «Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции». СПб: ВНИГРИ, 2001. С. 125-126.
2. Теклёва М.В. Влияние условий окружающей среды на развитие спородермы // Конференция молодых ученых-ботаников «Актуальные проблемы ботаники и экологии». Киев: Национальный природный парк «Деснярско-Старогутский», 2001. С. 106-107.
3. Мейер-Меликян Н.Р., Полева С.В., Теклёва М.В., Косенко Я.В. Закономерности развития спородермы представителей семейства сложноцветных (Asteraceae) // VIII Международный семинар-совещание физиологов «Фитофизиология: перспективные исследования, связь с другими науками». Тамбов: ТГУ, 2001. С. 108-112.
4. Tekleva M., Meyer-Melikian N., Polevova S., Severova E. 2001. Sporoderm development in *Cichorium intybus* L. (Asteraceae) // 15 Internationales Symposium Biodiversitat und Evolutionsbiologie, Bochum. s.132.
5. Красилов В.А., Мейер-Меликян Н.Р., Теклёва М.В. Ультраструктура спородермы *Eucommiidites* // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 165.
6. Теклёва М.В. Ультраструктура спородермы зерен *Loricanthus resinifer* Krassilov et Bugdaeva // Тезисы молодежной конференции ПИН РАН. Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2002. Т. 78. Вып. 1. С. 82.
7. Мейер-Меликян Н.Р., Теклёва М.В. Ультраструктура спородермы пыльцевых зерен *Loricanthus resinifer*, *Baisyanthus ramosus*, *Preflosella nathania* // Материалы X Всероссийской палинологической конференции «Методические аспекты палинологии». М: ИГиРГИ, 2002. С. 146-147.
8. Tekleva M.V. 2002. The ultrastructure sporoderm of two species from the Baisa locality, Transbaikalia // 6<sup>th</sup> European Paleobotany-Palynology Conference. Athens. P. 171-172.
9. Мейер-Меликян Н.Р., Габараева Н.И., Полева С.В., Григорьева В.В., Косенко Я.В., Теклёва М.В. Развитие оболочек пыльцевых зерен и накопление спорополленина // Физиология растений. 2003. Т. 50. №3. С. 373-381.
10. Krassilov V.A., Tekleva M.V., Meyer-Melikyan N.R., Rasnitsyn A.P. 2003. New pollen morphotype from gut compression of a Cretaceous insect, its bearing on palynomorphological evolution and palaeoecology // Cretaceous Research. V. 24. P. 149-156.
11. Теклёва М.В., Косенко Я.В. 2003. Формирование характерного для латуковых строения спородермы на примере *Cichorium intybus* L. и *Cicerbita macrophylla* (Willd.) Wallr. // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI съезда Рус. бот. о-ва (18 - 22 авг., Новосибирск - Барнаул). Барнаул: Азбука. Т. 2. С. 64-65.
12. Теклёва М.В., Красилов В.А. Ультраструктура спородермы раннемеловых проангиоспермов // Палеонтологический журнал. 2004. Т. 38. №1. С. 91-96.

13. Мейер-Меликян Н.Р., Бовина И.Ю., Косенко Я.В., Полевова С.В., Северова Е.Э., Теклёва М.В., Токарев П.И. Атлас морфологии астровых (Asteraceae). Палиноморфология и развитие спородермы представителей семейства Asteraceae // Москва: Т-во научных изданий КМК. 2004. 236 с.
14. Tekleva M.V. On pollen ultrastructure in Cretaceous and Paleogene platanoids // VII International Organization of Paleobotany. Bahia Blanca, Argentina. 2004. P. 125.
15. Теклёва М.В., Маслова Н.П. Новые данные о морфологии и ультраструктуре пыльцевых зерен ископаемых платановых // Бюл. Моск. О-ва Испытателей Природы. Отд. Биол. 2004. Т. 109. Вып. 1. С. 63-69.
16. Tekleva M.V. Pollen morphology of some platanoids // Polen. Vol. 14. Proceedings of XI International Palynological Congress, Granada, Spain. 2004. p. 49-50.
17. Теклёва М.В. Сравнительная морфология пыльцевых зерен группы *Eucosmiidites* и сближаемых с ней растений // Современная российская палеонтология: классические и новейшие методы. Первая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов (совместно с XLIV конференцией молодых палеонтологов МОИП), 20-22 октября 2004 г. ПИН РАН. С. 66-67.
18. Мейер-Меликян Н.Р., Бовина И.Ю., Косенко Я.В., Полевова С.В., Северова Е.Э., Теклёва М.В., Токарев П.И. Палиноморфология астровых (Asteraceae) // «Микроскопические исследования». Сборник научно-практических статей специалистов МГУ им. М.В. Ломоносова. К 250-летию Московского Государственного Университета. МГУ им. М.В. Ломоносова. 2004. С. 13-17.
19. Maslova N., Tekleva M. Fossil reproductive structures: re-evaluation of Cretaceous diversity in Platanaceae // XVII International Botanical Congress. Vienna, Austria. 2005. P. 185-186.
20. Denk T., Grimm G.W., Tekleva M.V. Morphology, genes, and fossils to infer evolution in Platanaceae // XVII International Botanical Congress. Vienna, Austria. 2005. P. 185.
21. Tekleva M.V., Kosenko Y.V. Sporoderm ultrastructure of different pollen types in Asterales // XVII International Botanical Congress. Vienna, Austria. 2005. P. 407.
22. 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». Москва, Типография АРЕС. 2005. С. 86-87.
23. Maslova N.P., Golovneva L.B., Tekleva M.V. Infructescences of *Kasicarpa* gen. nov. (Hamamelidales) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym-Enisey depression, western Siberia, Russia // Acta Palaeobot. 2005. V. 45. № 2. P. 121-137.
24. Denk T., Tekleva M.V. Comparative pollen morphology and ultrastructure of *Platanus*: Implications for phylogeny and evaluation of the fossil record // Grana. 2006. V. 45. P. 195-221.

25. Tekleva M., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities // 7<sup>th</sup> European palaeobotanical-palynological conference. Prague, Czech Republic. 2006. P. 140-141.
26. Tekleva M.V., Krassilov V.A., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities // *Acta Palaeobot.* 2006. V. 46, № 3.
27. Маслова Н.П., Кодрул Т.М., Теклѐва М.В. Новое тычиночное соцветие *Bogutchanthus* gen. nov. (Hamamelidales) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // *Палеонтологический журнал.* 2007 (в печати).

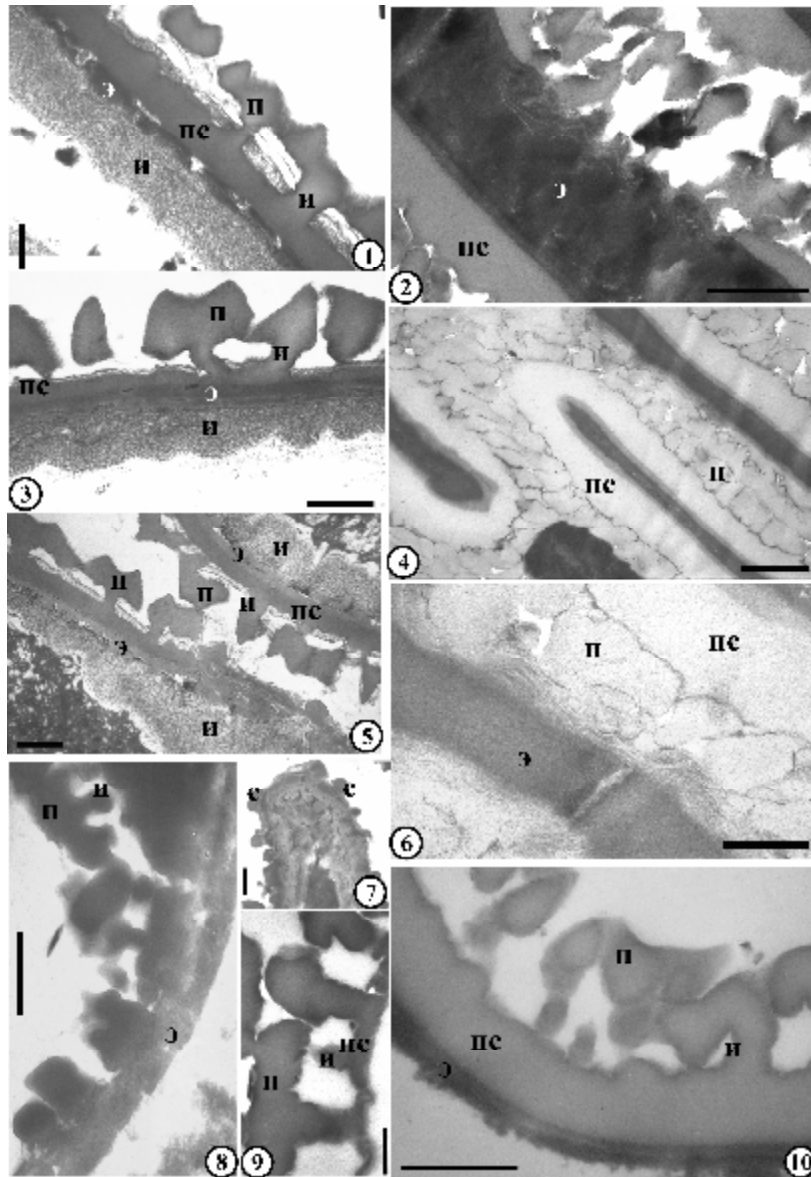


Таблица I. 1. *Gnetum africanum*. 2. *G. funiculare*. 3. *G. leptostachyum*. 4. *Ephedra monosperma*. 5. *Welwitschia mirabilis*. 6. *Classopollis* sp. 7. *Loricanthus resinifer*. 8. *Bayeritheca hughesii*. 9. *Aegianthus sibiricus*. 10, 11. *Hastystrobus muirii*. 12. *Baisianthus ramosus*. 13, 14. *Cryptosacciferites pabularis*. 15. *Dinophyton spinosum*. 16. *Preflosella nathania*. Масштабный отрезок 0,5 мкм (для 1, 3, 4, 8, 9), 0,4 мкм (для 2), 1 мкм (для 5, 6, 7, 10, 11, 12, 14), 1,8 мкм (для 13), 0,8 мкм (для 15), 3,7 мкм (для 16). Сокращения: п – покров, и – инфратектум, э – эндэкзина.

Таблица II. 1, 3, 7. *Platanus orientalis*. 2. *Archanthus krassilovii*. 4, 6. *Chemurnautia staminosa*. 5. *Platanus wrightii*. 8. *Kasicarpa melikianii*. 9. *Freyantha sibirica*. 10. *Bogutchanthus laxus*. Масштабный отрезок 0,4 мкм (для 1, 9), 0,8 мкм (для 2), 0,5 мкм (для 3, 6, 8, 10), 1 мкм (для 4), 0,7 мкм (для 5, 7). Сокращения: п – покров, и – инфратектум, пс – подстилающий слой, э – эндэкзина, и – интина, с – гранулы спорополленина.