

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *SCUTASPORITES NANUKI* UTTING (SASHINIACEAE, CONIFERALES) ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

А. В. Гоманьков, В. Ф. Тарасевич

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

Дисперсные двумешковые пыльцевые зерна *Scutasporites nanuki* исследовались с помощью светового микроскопа, а также сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов. Показано, что ультраструктура мешков у этой пыльцы была очень своеобразной. Мешки были тонкими и имели характер пленчатых оторочек по экватору тела. Внутри мешки были заполнены спорополлениновыми элементами разнообразной формы и размеров, между которыми располагались такие же разнообразные пустоты. Для ультраструктуры мешков такого типа предложено название «губчатая». Морфология и ультраструктура *S. nanuki* обсуждается в свете общих представлений об эволюции ранних хвойных.

Ключевые слова: палинология, хвойные, пермский период, пыльцевые зерна, ультраструктура.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Scutasporites* был установлен В. Клаусом (Klaus, 1963) для дисперсных двумешковых пыльцевых зерен, которые характеризовались наличием на проксимальной стороне трех продольных теней (в смысле Дж. Ф. Харта, см. Hart, 1965), разделенных двумя широкими участками утоншенной экзины. В составе рода был выделен единственный вид *Scutasporites unicus* Klaus. Материал Клауса происходил из пермских отложений Южных Альп.

В конце 70-х — начале 80-х гг. XX в. было установлено широкое распространение пыльцы, сходной с *S. unicus* и заведомо относящейся к тому же роду, в отложениях терминальной перми Восточно-Европейской платформы (Гоманьков, 1983) — начиная примерно от середины вишкельского горизонта и до верхов вятского¹. Аналогичная пыльца была извлечена из спорангиев мужских фруктификаций *Dvinostrobus sagittalis* S. Meyen et Goman'kov, которые связывались с женскими фруктификациями рода *Sashinia* и вегетативными побегами рода *Quadrocladus* (Гоманьков, Мейен, 1986), так же широко распространенными в татарском ярусе Восточно-Европейской платформы. Тем самым была определена систематическая принадлежность данной пыльцы, по крайней мере той, которая встречается на Восточно-Европейской платформе. Позже (Гоманьков, 2010) эти растения были выделены в самостоятельное семейство Sashiniaceae.

В 1979 г. пыльца со сходной морфологией была изображена Б. Э. Балмом из верхнепермских отложений Восточной Гренландии под названием *Scutasporites* cf. *unicus* (Balme, 1979), а в 1994 г. Дж. Аттинг (Utting, 1994) описал новый вид *Scutasporites nanuki* Utting, к которому отнес материал Балма, а также свой собственный, происходивший из верхней перми Арктической Канады. В качестве признаков, отличающих *S. nanuki* от типового вида, указывалась полукруглая (вместо серповидной) форма мешков и меньшая ширина центральной тени. Анализ оригинальных фотографий Клауса, однако, показывает, что форма мешков у западно-европейских представителей *S. unicus* была тоже скорее полукруглой, а не серповидной, так что единственным признаком, который может слу-

¹ Здесь и далее геологический возраст рассматриваемых объектов указывается в соответствии с региональной шкалой верхней перми, принятой Межведомственным совещанием по среднему и верхнему палеозою Русской платформы 1988 г. (Решения..., 1990), с поправками, предложенными в книге «Стратотипический разрез...» (2001). До последнего времени считалось, что уровень первого появления пыльцы *Scutasporites* на Восточно-Европейской платформе соответствует уровню Исадской линзы на р. Сухоне (низы пачки «с» — «Татарские отложения...», 2001), однако недавно эта пыльца была обнаружена несколько ниже по разрезу (но тоже в вишкельском горизонте) — в нюксеницких слоях (Арефьев и др., 2012). В литературе (Пермские красноцветные..., 1986) есть указания на присутствие пыльцы *Scutasporites unicus* в уржумском горизонте Мезенской синеклизы, однако они остаются недостоверными ввиду неточной датировки соответствующих отложений.

жить для различения видов внутри рода *Scutasporites*, остается ширина центральной тени. Отношение ширины центральной тени к ширине тела у экземпляров, изображенных Аттингом, в самом деле сравнительно невелико и колеблется от 0,21 до 0,33 (среднее по 5 экземплярам — 0,25), тогда как у двух экземпляров, изображенных Клаусом, оно составляет соответственно 0,53 и 0,60.

Экземпляры, происходящие с Восточно-Европейской платформы, занимают промежуточное положение между *S. unicus* и *S. nanuki*: отношение ширины центральной тени к ширине тела у них колеблется от 0,23 до 0,53, а среднее значение этой величины, определенное по 10 экземплярам, составляет 0,37. Ситуация с видовой принадлежностью восточно-европейских представителей рода *Scutasporites* остается, таким образом, неопределенной. Их можно было бы выделить в самостоятельный вид, но такому виду невозможно дать четкую морфологическую характеристику, т. к. диапазон его изменчивости перекрывается с диапазонами, известными у других видов. Поскольку перекрытие с видом *S. nanuki* существенно больше, чем с *S. unicus*, мы относим изученные нами экземпляры с Восточно-Европейской платформы к виду *S. nanuki*, помня, впрочем, о значительной условности такого решения.

К. Б. Фостер и П. Дж. Джонс (Foster, Jones, 1994) предполагали, что пыльца *Scutasporites* может играть важную стратиграфическую роль. По появлению этого рода они сопоставляли середину вишкильского горизонта Восточно-Европейской платформы с серединой песчаника Грёднер в Итальянских Альпах. По другим палиноморфам этот уровень удавалось протянуть в Южное полушарие и таким образом сопоставить пермские разрезы Гондваны с типовыми для пермской системы разрезами Восточно-Европейской платформы.

Большое стратиграфическое значение данной пыльцы, а также достаточно точные сведения о ее систематической принадлежности делают актуальной задачу детального описания ее морфологии, в том числе и на ультраструктурном уровне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все описанные и изображенные в настоящей работе пыльцевые зерна происходят из местонахождения Аристово, расположенного на правом берегу р. Малая Северная Двина в 100 м выше по течению от пристани Аристово (Вологодская область) и относящегося к середине вятского горизонта верхнетатарского подъяруса (Татарские отложения..., 2001). Местонахождение является типовым для видов *Sashinia aristovens* S. Meyen, *Dvinostrob* *sagittalis* и *Quadrocladus dvinensis* S. Meyen. Доля пыльцевых зерен *Scutasporites nanuki* в аристовских спорово-пыльцевых спектрах составляет около 3%. Полные сведения о составе фитоориктоценоза, а также о спорово-пыльцевых спектрах из Аристово можно найти в книге «Татарские отложения...» (2001).

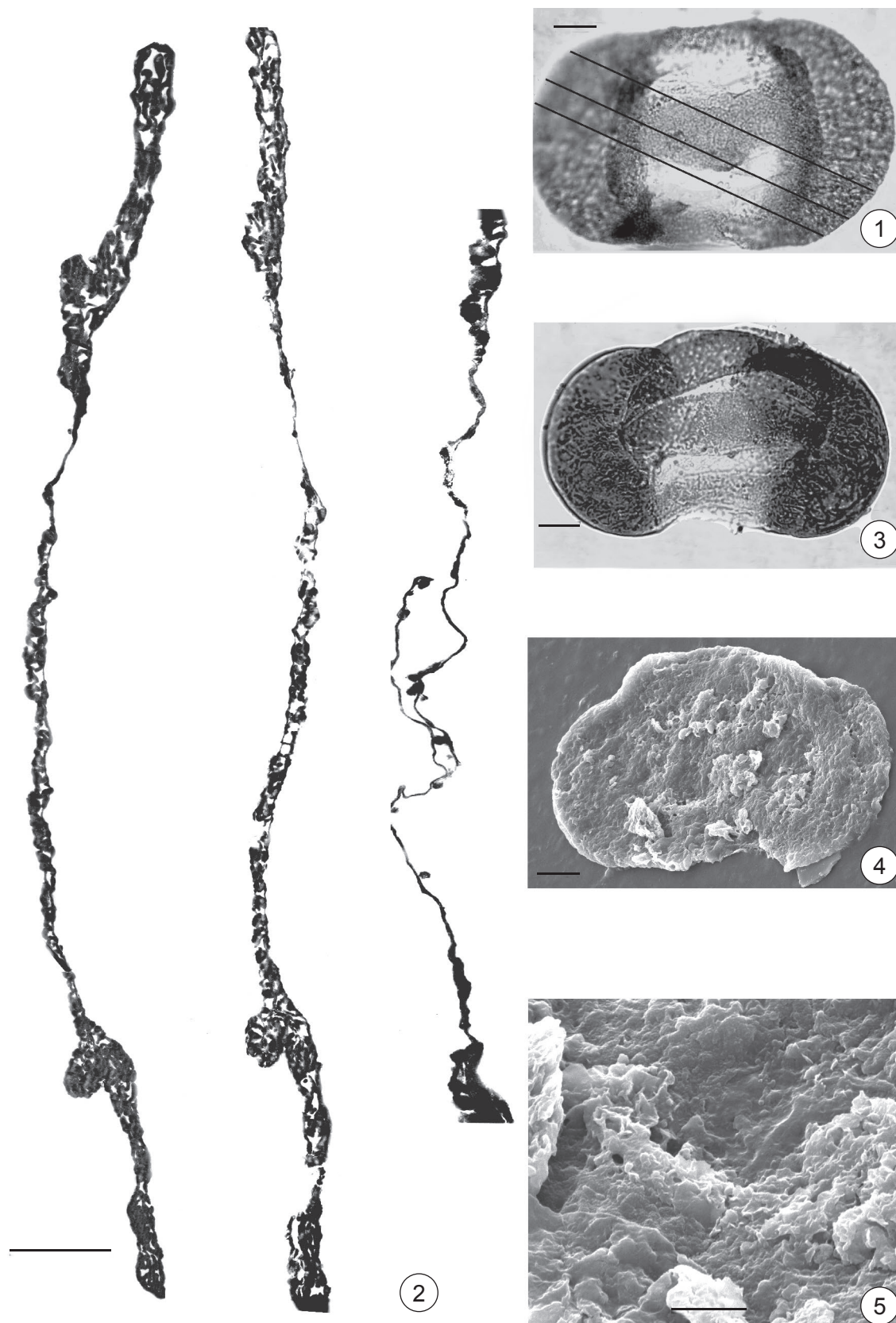
Споры и пыльца выделялись из образцов с растительными макрофоссилиями (сборы А. В. Гомадькова, И. А. Игнатъева и С. В. Мейена 1976 г.) в ходе их объемной мацерации. Образцы подвергались обработке концентрированными растворами соляной и азотной кислоты (чем одновременно достигалась их дезинтеграция), а также 5-процентным раствором КОН, после чего осадок центрифугировался с раствором йодистого кадмия, обладавшим плотностью около 2,32 г/см³. Всплывшие при центрифугировании миоспоры отмывались от йодистого кадмия и собирались в пробирки с дистиллированной водой, куда добавлялось несколько кристаллов фенола.

Пыльцевые зерна *S. nanuki* отбирались поштучно из полученных вышеописанным образом спорово-пыльцевых проб и заделывались во временные препараты на глицерине, которые изучались и фотографировались в световом микроскопе «Amplival Carl Zeiss». Затем они отмывались от глицерина и переносились на специальный столик, который напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке для изучения в сканирующем электронном микроскопе (JSM-35C). Для получения ультратонких срезов единичные пыльцевые зерна заключали в смолу и резали с помощью алмазного ножа на ультратоме Reichert Ultracut-E. Далее полученные ультратонкие срезы изучались и фотографировались в трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi H-600.

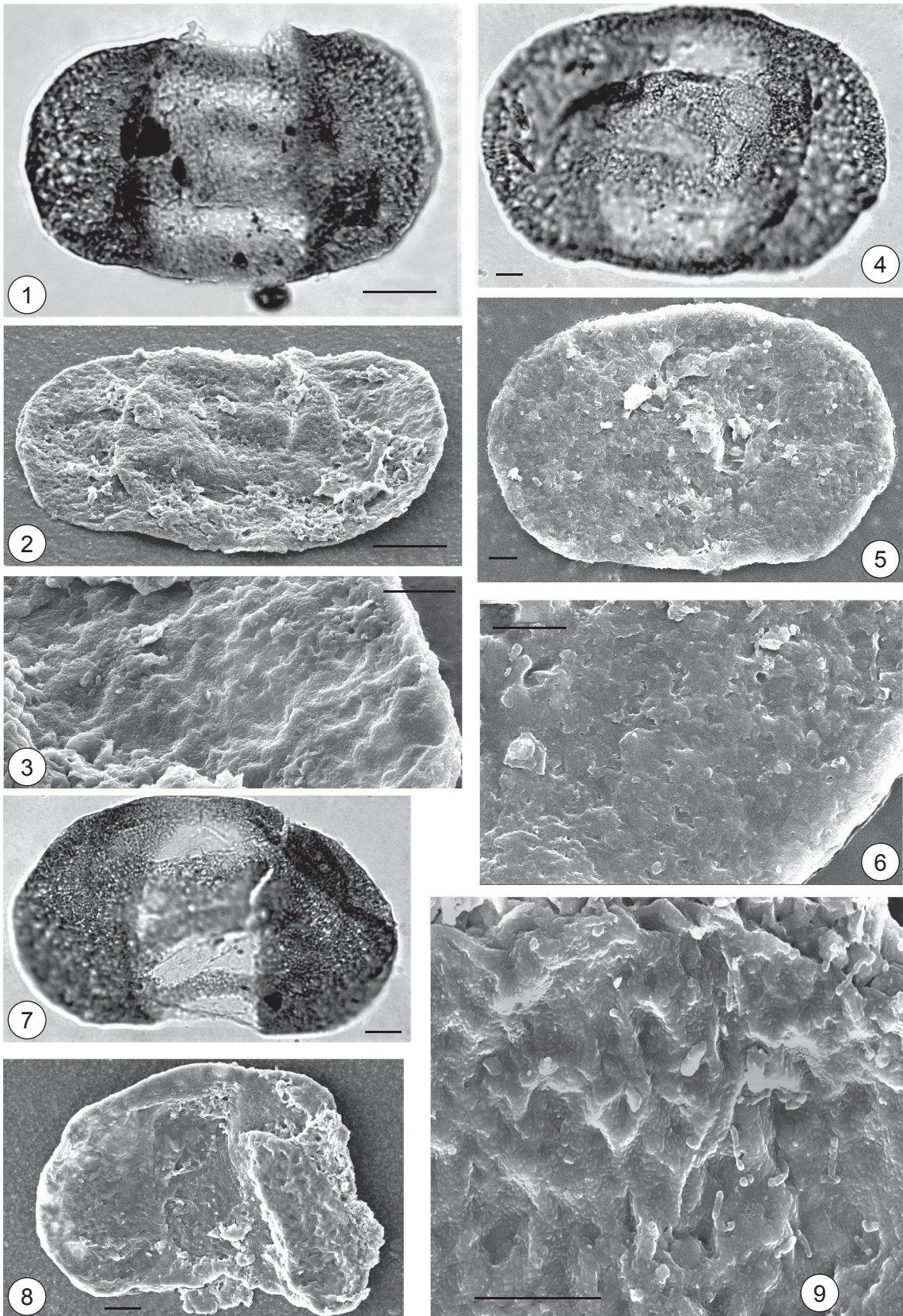
Для морфологического описания пыльцевых зерен использовалась терминология, предложенная Дж. Ф. Хартом (Hart, 1965).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Двумешковые пыльцевые зерна *S. nanuki* в полярном положении имеют, как правило, гаплогипсоидные (табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 7, 8), реже — слегка диплосипиноидные (мешки при-



Фиг. 1–5. *Scutasporites nanuki* Utting, местонахождение Аристово, верхняя пермь, татарский ярус, вятский горизонт: 1 – экз. БИН 4552/494-1(Е), СМ, прямыми линиями показано положение ультратонких срезов, представленных на фиг. 2, масштабная линейка 10 мкм; 2 – тот же экземпляр, ТЭМ, масштабная линейка 10 мкм; 3 – экз. БИН 4552/494-2(Е), СМ, масштабная линейка 10 мкм; 4 – тот же экземпляр, СЭМ, проксимальная экзина, видимая изнутри, масштабная линейка 10 мкм; 5 – тот же экземпляр, СЭМ, деталь ультраструктуры мешка, масштабная линейка 5 мкм.



крепляются к телу слегка суженными основаниями — табл. I, фиг. 3–4, табл. II, фиг. 1–5) очертания. Их длина составляет около 100 мкм, а ширина — около 75 мкм. Тело пыльцевого зерна обычно округлое, иногда может быть немного вытянутым вдоль продольной или поперечной оси. В световом микроскопе на теле отчетливо видны три тени, разделенные более тонкими участками экзины. Средняя (проходящая через проксимальный полюс) тень имеет ширину от 17 до 40 мкм, а боковые — 8–10 мкм. Внутренние края боковых теней часто неотчетливые (табл. II, фиг. 1, 4), тогда как оба края центральной тени выражены, как правило, хорошо. Иногда в середине центральной тени проходит длинная (во всю длину тела?) тонкая щель, положение которой может подчеркиваться синусами в латеральных ограничениях тела (табл. II, фиг. 4, 7). Следует, однако, подчеркнуть, что эта структура наблюдается далеко не на всех пыльцевых зернах. Корни мешков в световом микроскопе видны, как правило, плохо, но, насколько можно судить по имеющимся изображениям, они были почти прямыми (т. е. мешки в полярном положении имели полукруглую форму). Ширина дистальной зоны, расположенной на дистальной стороне между мешками, составляет 25–30 мкм. Структура как мешков, так и теней на теле в световом микроскопе кажется мелкосетчатой, тогда как экзина в промежутках между тенями выглядит бесструктурной (табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 7).

При изучении в сканирующем электронном микроскопе можно видеть, что тени почти не выражены в рельефе проксимальной стороны, хотя внешние контуры тела видны достаточно хорошо благодаря складкам, образующимся на границах тела и мешков (табл. II, фиг. 2). Поверхность экзины (покровного слоя) чрезвычайно неровная — вся покрыта бугорками неправильной формы. Скорее всего, эти бугорки образуются в результате продавливания покровного слоя в полости между перегородками столбикового слоя. При больших увеличениях видно, что поверхность покровного слоя имеет свою собственную скульптуру в виде очень мелких бугорков и гребней (табл. II, фиг. 3, 9). Дистальная поверхность пыльцевого зерна гораздо более ровная (табл. II, фиг. 5, 8). Наблюдающиеся на ней ямки, скорее всего, являются результатом посмертной коррозии покровного слоя (табл. II, фиг. 6). Дистальная зона выглядит как углубление округло-прямоугольной формы (табл. II, фиг. 5, 8). У зерна, представленного на фиг. 3 и 4 табл. I, сохранились лишь покровный и столбиковый слои проксимальной экзины, но в сканирующем электронном микроскопе они видны с внутренней стороны. Здесь можно видеть, что столбиковый слой как в пределах мешков, так и теней чрезвычайно плотный и имеет характер губки — это сплошная масса спорополленина со сравнительно небольшими полостями неправильной формы (табл. I, фиг. 5).

На фиг. 1 табл. I показано пыльцевое зерно, через которое было сделано три последовательных ультратонких среза (табл. I, фиг. 2). В области мешков у этого зерна сохранилась и проксимальная, и дистальная экзина, а в области тела, отграниченного от мешков двумя складками, которые здесь располагаются на дистальной стороне, — только проксимальная. Покровный слой имеет переменную толщину — от 0,2 (в промежутках между тенями) до 1 мкм (в районе мешков). Столбиковый слой развит только на тенях, где его максимальная толщина составляет около 1,3 мкм, и в районе мешков, где он может достигать толщины в 2 мкм, заполняя все внутреннее пространство мешка. В промежутках между тенями экзина представлена только покровным слоем. Сами тени никак не выражены в наружном рельефе пыльцевого зерна, а представляют собой полоски столбикового слоя, «подвешенные» внутри к покровному слою. Структура столбикового слоя губкообразная: он сложен кусочками спорополленина неправильной формы, очень разнообразными по размерам и разделенными столь же разнообразным по форме и размерам полостями. Подстилающий слой (эндэкзина?) не сохранился. Возможно, что отдельные небольшие его фрагменты (однородный слой толщиной около 0,3 мкм) присутствуют под столбиковым слоем, слагающим тени, образуя его нижнее ограничение.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–9. *Scutasporites nanuki* Utting, местонахождение Аристово, верхняя пермь, татарский ярус, вятский горизонт: 1 — экз. БИН 4577/262-9(Е), СМ, масштабная линейка 20 мкм; 2 — тот же экземпляр, СЭМ, проксимальная сторона, масштабная линейка 20 мкм; 3 — тот же экземпляр, СЭМ, деталь проксимальной поверхности, масштабная линейка 5 мкм; 4 — экз. БИН 4552/494-3(Е), СМ, масштабная линейка 10 мкм; 5 — тот же экземпляр, СЭМ, дистальная сторона, масштабная линейка 10 мкм; 6 — тот же экземпляр, СЭМ, деталь дистальной поверхности, масштабная линейка 5 мкм; 7 — экз. БИН 4552/494-5(Е), СМ, масштабная линейка 10 мкм; 8 — тот же экземпляр, СЭМ, дистальная поверхность, часть правого мешка завернута и демонстрирует проксимальную поверхность, масштабная линейка 10 мкм; 9 — тот же экземпляр, СЭМ, деталь проксимальной поверхности мешка, масштабная линейка 5 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Описанная выше ультраструктура пыльцевых зерен *Scutasporites nanuki* представляется крайне необычной для мешковой пыльцы голосеменных. До сих пор было известно три основных типа ультраструктуры мешка:

1) эусаккатный — основную часть мешка занимает одна большая воздушная полость, а столбиковый слой представлен сравнительно небольшими и редкими элементами, которые вдаются в воздушную полость со стороны покровного слоя, будучи «подвешенными» на нем;

2) протосаккатный — все пространство мешка похоже на кружево, оно заполнено элементами столбикового слоя, которые имеют характер сравнительно тонких и сильно извитых перегородок и разделяют пространство мешка на многочисленные узкие и столь же прихотливо изгибающиеся полости;

3) промежуточный — перегородки сравнительно толстые и прямые, полостей в мешке немного, но все же больше одной.

При этом было показано (Gomankov, 2009), что в эволюции ранних хвойных происходит переход от эусаккатной пыльцы еврамерийских кордаитов (предковой для хвойных группы) через промежуточный тип к протосаккатной пыльце, свойственной позднепермским и раннетриасовым хвойным.

Предполагалось, что *Scutasporites* — пыльца сашиниевых — близка к пыльце майониковых (род *Lueckisporites*), которые являются для сашиниевых близкородственной сестринской группой. Так же как *Lueckisporites*, пыльца *Scutasporites* является двумешковой и тениатной (с той только разницей, что пыльцевые зерна *Lueckisporites* обладают двумя тениями, а *Scutasporites* — тремя). Однако проведенные исследования выявили существенную разницу в организации пыльцевых зерен этих двух родов. Если ультраструктура мешков *Lueckisporites* — это классический протосаккус (само понятие протосаккуса в свое время было установлено именно на основе ультраструктуры пыльцевых зерен *Lueckisporites* — Scheuring, 1974), то ультраструктура *Scutasporites* не может быть отнесена ни к одному из перечисленных выше типов и должна рассматриваться как новый тип, для которого предлагается название «губчатый». Кроме того, тот факт, что складки на границах мешков и тела у *Scutasporites* направлены в сторону мешков, а не в сторону тела (табл. I, фиг. 2, табл. II, фиг. 2), показывает, что мешки у этих пыльцевых зерен были *тоньше*, чем тело, и представляли собой, скорее всего, тонкие пленчатые оторочки, расположенные по экватору. Это еще одна своеобразная черта пыльцы *Scutasporites*, отличающая ее от *Lueckisporites*, у которого мешки обычно интерпретируются как имеющие «нормальную» толщину, по крайней мере соизмеримую с толщиной тела. Третье отличие заключается в том, что тении у *Lueckisporites* обычно хорошо выражены в рельефе проксимальной стороны, очевидно, за счет большой толщины столбикового слоя в центре тений и постепенного ее уменьшения к краям, тогда как у *Scutasporites* столбиковый слой в пределах тений имеет постоянную и небольшую толщину, благодаря чему тении оказываются почти никак не выраженными в рельефе.

Хотя майониковые и сашиниевые произошли, скорее всего, от общего предка, близкого к виду *Thuringiostrobilus florinii* Kerp et Clement-Westerhof (Gomankov, 2009), майониковые оказались ближе к магистральной линии развития хвойных. И. А. Клемент-Вестерхоф (Clement-Westerhof, 1988) предполагала даже, что они дали начало вольциевым, а значит, и другим мезозойским хвойным. Тогда как сашиниевые были обречены на статус экзотической и тупиковой в эволюционном смысле группы. И строение их пыльцы подтверждает это так же, как строение женских фруктификаций.

Впрочем, не исключено, что позднепермские сашиниевые дали начало растениям, производившим пыльцу, которую относят к виду *Lunatisporites noviualensis* (Leschik) Foster. Продольная щель, наблюдающаяся на центральной тении у некоторых зерен *Scutasporites nanuki*, возможно, развилась из тетрадного рубца и могла служить проксимальной апертурой (наличие двух апертур — проксимальной и дистальной — было, вероятно, характерным для многих древних хвойных). Дальнейшее развитие этой структуры могло привести к «расщеплению» центральной тении на две и возникновению пыльцевых зерен типа *L. noviualensis*, которые обладают четырьмя тениями, но в остальном близки по своей морфологии к *Scutasporites*. Пыльца, относимая к виду *L. noviualensis*, широко распространена в нижнетриасовых отложениях Восточно-Европейской платформы (Граница перми и триаса..., 1998), хотя макроскопические остатки растений, которых можно было бы считать производителями этой пыльцы, в данных отложениях пока не найдены. Не исключено, что именно эти растения были триасовыми потомками позднепермских сашиниевых Восточно-Европейской платформы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП БИН РАН. Авторы выражают свою искреннюю признательность Л. А. Карцевой за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом.

ЛИТЕРАТУРА

- Арефьев М. П., Гоманьков А. В., Кухтинов Д. А. Цикличность и палеонтологическая характеристика нюксеницких слоев сухонской свиты (верхняя пермь) восточного крыла Сухонского мегавала // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. 2012. Вып. 5. С. 41–48.
- Гоманьков А. В. Палеоботаническая характеристика верхнетатарского подъяруса Русской платформы: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. М., ГИН АН СССР, 1983. 23 с.
- Гоманьков А. В. Хвойные из пермских отложений Каргалинских рудников (Южное Приуралье) // Палеоботаника. 2010. Т. 1. С. 5–21.
- Гоманьков А. В., Мейен С. В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).
- Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1998. 245 с.
- Пермские красноцветные формации севера Русской плиты. Л.: Наука, 1986. 112 с.
- Решения Межведомственного совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Ленинград, 1988 г. Пермская система. Л.: ВСЕГЕИ, 1990. 48 с.
- Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке. М.: ГЕОС, 2001. 140 с.
- Татарские отложения реки Сухоны. Саратов: Научная книга, 2001. 204 с.
- Balme V. E. Palynology of Permian-Triassic boundary beds at Kap Stosch, East Greenland. København: Nyt Nordisk Forlag Arnold Busck, 1979. 45 p. (Meddelelser om Grønland. Bd. 200. N 6).
- Clement-Westerhof J. A. Morphology and phylogeny of Paleozoic conifers // Origin and evolution of gymnosperms. New York: Columbia University Press, 1988. P. 298–337.
- Foster C. B., Jones P. J. Correlation between Australia and type Tatarian, Russian Platform, evidence from palynology and conchostraca: a discussion // Permophiles. 1994. N 24. P. 36–43.
- Gomankov A. V. Pollen evolution in cordaites and early conifers // Paleontol. J. 2009. Vol. 43. N. 10. P. 1245–1252.
- Hart G. F. The systematics and distribution of Permian miospores. Johannesburg: Witwatersrand University Press, 1965, 252 p.
- Klaus W. Sporen aus dem südalpinen Perm (Vergleichsstudie für die Gliederung nordalpinen Salzserien) // Jarb. Geol. Bundesanstalt, Wien. 1963. Bd. 106. N 1. S. 229–364.
- Scheuring B. W. «Protosaccate» Strukturen, ein weiterverbreitetes Pollenmerkmal zur früheren und mittleren Gymnospermenzeit // Geologische und Paläontologische Mitteilungen, Innsbruck. 1974. Bd. 4. S. 1–30.
- Utting J. Palynostratigraphy of Permian and Lower Triassic rocks, Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago // Canada Geol. Surv. 1994. Vol. 478. P. 1–107.

THE MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF POLLEN GRAINS OF *SCUTASPORITES NANUKI* UTTING (SASHINIACEAE, CONIFERALES) FROM THE PERMIAN OF THE EAST-EUROPEAN PLATFORM

A. V. Gomankov, V. F. Tarasevich

Komarov Botanical Institute of the RAS, St.-Petersburg

Dispersed bisaccate pollen grains of *Scutasporites nanuki* were studied by means of LM, SEM and TEM. Sacci ultrastructure of these pollen grains was rather peculiar. Sacci were like a thin filmy fringe attached to the central body near the equator. They were filled with sporopollenin elements of irregular shape and various dimensions with equally various cavities between them. Such an ultrastructure is called as spongy. The morphology and ultrastructure of *S. nanuki* is discussed in the context of the evolution of early conifers.