

УДК 561.4 551.763 581.331.2

УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ РАННЕМЕЛОВЫХ ПРОАНГИОСПЕРМОВ

© 2004 г. М. В. Теклёва, В. А. Красилов

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 12.02.2003 г.

Принята к печати 20.02.2003 г.

Изучена ультраструктура оболочки пыльцевых зерен, извлеченных из спорангиев *Loricanthus resinifer* Krassilov et Bugdaeva и *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva из нижнемелового местонахождения Байса, Восточное Забайкалье. Пыльцевые зерна мелкие, с широкой бороздой, с гранулярным (*Baisianthus*) или столбиковидным (*Loricanthus*) инфратектумом. В апертурной области развиты тонкий подстилающий слой и гомогенная неравномерно утолщенная (*Baisianthus*) или ламеллятная не утолщенная (*Loricanthus*) эндэкзина. По развитию наряду с гранулярными столбиковидными элементами инфратектума, а также соотношению подстилающего слоя и эндэкзины эти формы отличаются от большинства мезозойских голосеменных. Ультраструктурные признаки пыльцевых зерен изученных видов согласуются с их принадлежностью к эволюционному уровню проангиоспермов.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы достигнут значительный прогресс в исследовании проблемы происхождения цветковых растений, связанный, главным образом, с палеоботаническими находками древнейших покрытосеменных, а также проангиоспермов – вымерших форм, сочетающих признаки голосеменных и покрытосеменных (Красилов, 1989; Krassilov, 1997). Последняя группа представляется наиболее перспективной с точки зрения формирования признаков покрытосемянности у возможных предковых форм и заслуживает детального морфологического изучения. В позднемезозойских флорах проангиоспермы встречаются спорадически, концентрируясь в немногих местонахождениях, по-видимому, содержащих остатки растительных сообществ, которые отличались высокими темпами эволюции в направлении покрытосемянности. К таким местонахождениям относится Байса в Забайкалье, откуда уже выявлено не менее 15 форм проангиоспермов, демонстрирующих параллельное развитие макроморфологических признаков (Krassilov, Bugdaeva, 1982, 1999, 2000; Krassilov, 1986, 1997). У части из них обнаружены пыльцевые зерна в спороносных органах или в микропиле семян. В связи с тем, что палинологические признаки и, в первую очередь, тонкое строение (ультраструктура) спородермы, в последнее время приобрели большое значение для выяснения эволюционной истории цветковых растений, представляется целесообразным провести ультраструктурное изучение пыльцы проангиоспермов. В частности, пыльцевые зерна голосеменных и покрытосеменных различаются по ультраструктурным признакам,

которые могут помочь в распознавании промежуточных форм.

Авторы благодарны Н.Р. Мейер-Меликян за ценные советы и конструктивное обсуждение результатов исследования. Работа поддержана грантом РФФИ № 03-05-64794.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящей работы послужили пыльцевые зерна, выделенные из спорангиев проангиоспермов из нижнемелового местонахождения Байса в верхнем течении реки Витим, Восточное Забайкалье. Флороносные слои Байсы относятся к зазинской свите, сложенной черными сланцами и ритмически чередующимися алевролитами, глинами и мергелями. В последних содержатся обильные остатки наземных растений и озерной фауны. Остатки проангиоспермов происходят из верхней части зазинской свиты. По макрофлористическим остаткам и дисперсным пыльцевым зернам возраст местонахождения был датирован барремом-аптом (Вахрамеев, Котова, 1977), однако комплексы остракод, изученные В.Н. Скобло (Скобло, Лямина, 1986), указывают на несколько более древний, готерив-барремский возраст.

Ранее нами изучена ультраструктура спородермы пяти видов, выделенных из спорангиев пыльцевых органов, а также из кишечников насекомых, питавшихся пылью, описанных в работах (Красилов, Расницын, 1982; Krassilov, Bugdaeva, 1999, 2000; Красилов и др., 2002; Мейер-Меликян, Теклёва, 2002; Tekleva, 2002). Было выяснено, что среди изученного материала имеются формы как с гранулярной, так и с альвеолярной инфраструк-

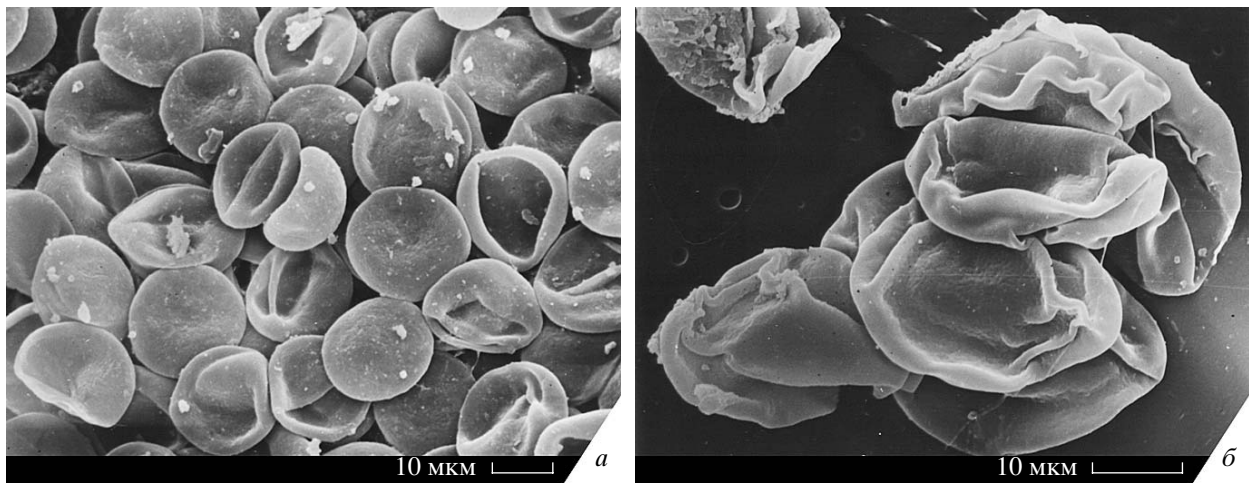


Рис. 1. Скопления пыльцевых зерен *in situ* из спорангиев *Loricanthus resinifer* Krassilov et Bugdaeva (а) и *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva (б), СЭМ (использованы фотографии из статей В.А. Красилова и Е.В. Бугдаевой (Krassilov, Bugdaeva, 1999, 2000)).

турой. В настоящей статье описана тонкая структура спородермы с гранулярным инфратекстуром двух видов из спорангиев *Loricanthus resinifer* Krassilov et Bugdaeva и *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva.

Род *Loricanthus* (Krassilov, Bugdaeva, 1999) с единственным видом *L. resinifer* описан по остаткам пыльцевых органов, представляющих собой крупные стробилы с пельтатными спорангиофорами, сомкнутыми в молодых стробилах и рыхло расположенными в зрелых. Щитковидная часть спорангиофоров покрыта толстой кутикулой и пронизана многочисленными смоляными полостями. Спорангии свободные, свисающие, расположены пучками на адаксиальной стороне спорангиофоров, производящие большое число (нескольких сотен – в зрелых спорангиях) мелких, около 17.0–19.5 мкм в диаметре, пыльцевых зерен.

Род *Baisianthus* с единственным видом *B. ramosus* (Krassilov, Bugdaeva, 2000) описан по пыльцевым органам, представляющим собой тонкие членистые брактеатные побеги, обильно ветвящиеся и несущие мутовки спорангиофоров. Спорангиофоры развивались в купулах, выступая из них при созревании. Спорангиофоры в свою очередь ветвящиеся, несущие синангии на боковых веточках и терминально. Синангии состоят из 2–4 сросшихся по всей длине спорангиев. В спорангии около 28 тетрад на одинаковой стадии развития.

Макроостатки сохранились частично в виде фитолейм, которые были отмацерированы в смеси Шульца (смесь бертолетовой соли и концентрированной азотной кислоты) с последующей обработкой щелочью.

При подготовке материала к исследованию с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) пыльцевые зерна контрастирова-

ли четырехокисью осмия OsO_4 , затем помещали в заливочную смесь по стандартной методике (Тельнова, Мейер-Меликян, 2002). Полученные срезы контрастировали по методу Рейнольдса (Гайер, 1974).

Ископаемый материал *Loricanthus resinifer* (коллекция № 4745) хранится в ПИН РАН, *Baisianthus ramosus* (коллекция № 31-309) хранится в Биолого-почвенном институте, Владивосток.

ОПИСАНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ СПОРОДЕРМЫ

Род *Loricanthus* Krassilov et Bugdaeva, 1999

Loricanthus resinifer Krassilov et Bugdaeva, 1999

Табл. X, фиг. 1–3 (см. вклейку)

Loricanthus resinifer: Krassilov, Bugdaeva, 1999, с. 115, табл. 2, фиг. 1–8, табл. 3, фиг. 1–5.

Пыльцевые зерна *Loricanthus* эллипсоидные, почти сферические, слегка уплощенные на апертурной стороне. В имеющемся материале тетрады не сохранились, однако конфигурация пыльцевых зерен в спорангии, по мнению авторов рода, в ряде случаев близка к тетраэдрической тетрадной и в этом случае указывает на проксимальное расположение апертурной области, которая в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) выглядит как неправильно-эллиптическая площадка с тонкой оболочкой, иногда пересеченная продольной складкой. В последнем случае создается впечатление двух параллельных борозд (рис. 1, а).

Оболочка в безапертурной области более или менее равномерной толщины, 1.25–1.4 мкм (табл. X, фиг. 1). В ней различимы 4 структурных слоя:

(1) Наружный слой – электронно-плотный, гомогенный, с тонкими, редко расположенными перфорациями, около 0.2 мкм толщиной, выдержанный на протяжении безапертурной области и резко утончающийся и исчезающий на границе с апертурной областью. Поверхность неровная, микробугорчатая (шероховатая) или местами слабоволнистая, на ней местами сохранились тапетальные отложения различной электронной плотности (табл. X, фиг. 2).

(2) Структурный слой – состоящий из прикрепленных к наружному слою (1) частично висячих или опирающихся на подстилающий их слой столбиковидных элементов около 0.4–0.5 мкм длиной, 0.2–0.3 мкм шириной, реже из крупных, около 0.2 мкм в диаметре, гранул. По направлению к апертурной области инфратектум выпадает (табл. X, фиг. 2).

(3) Внутренний слой – тонкий, около 0.04–0.07, редко до 0.17 мкм толщиной, гомогенный, одинаково развитый в апертурной и безапертурной областях, местами отчетливо отделяющийся от нижерасположенного слоя и имеющий вид отдельно изогнутой пластины, соединенной с основаниями столбиковидных элементов структурного слоя, в других случаях – плотно прижатый к нижерасположенному слою, отличающийся от пластин последнего несколько большей толщиной и большей электронной плотностью, которая идентична вышерасположенным слоям спородермы (табл. X, фиг. 2, 3).

(4) Внутренний слой – равномерной толщины (0.17 мкм) по всему периметру пыльцевого зерна, включая область апертуры, чуть менее электронно-плотный, чем вышерасположенные слои (эктэксина), ламеллярный, состоит из пяти пластин (ламелл), 0.034 мкм толщиной каждая, со щелевидными просветами, обозначающими границы ламелл (табл. X, фиг. 2, 3).

Род *Baisianthus* Krassilov et Bugdaeva, 2000

***Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva, 2000**

Табл. X, фиг. 4–6

Baisianthus ramosus: Krassilov, Bugdaeva, 2000, с. 141, табл. 1–5, рис. 1.

Пыльцевые зерна *Baisianthus* развивались в тетраэдральных тетрадах, дистальнооднородные, в очертании эллиптические, около 27.0–30.0 × 20.0 мкм с толстым легко сминающимся складкой наружным слоем, с широкой бороздой, апертурная мембрана зернистая. Наружные слои оболочки неплотно прилегают к внутренним, с различной в СЭМ полостью между ними (рис. 1, б). Центральная часть пыльцевого зерна, покрытая внутренним слоем оболочки, образует легко отделяющееся от наружных слоев, выступающее в разрывах и легко выпадающее тело. Такие отдельно

сохранившиеся срединные тела имеют узкоэллиптическую форму и размеры около 25.0 × 11.0 мкм.

Толщина оболочки сильно варьирует в пределах одного пыльцевого зерна, видимо, в основном, за счет неплотного прилегания слоев. Средняя толщина эктэксина 0.6–0.87 мкм, в области складок – 1.27–3.0 мкм (табл. X, фиг. 4).

В безапертурной области различимы четыре структурных слоя:

(1) Наружный слой – электронно-плотный, гомогенный, мощный, около 0.3 мкм, с более или менее ровной поверхностью, очень редко пронизан перфорациями, на границе апертурной и безапертурной областей резко утончается и выклинивается (табл. X, фиг. 5, 6).

(2) Структурный слой – гранулярный, гранулы 0.066–0.133 мкм в диаметре, располагаются рыхло, особенно в нижней части. В большинстве случаев в нижней части слоя располагаются более крупные гранулы, лежащие отдельно или соединенные по 2–3, в верхней – преобладают мелкие гранулы, которые плотно прилегают друг к другу и своей верхней поверхностью могут сливаться с наружным слоем (1). Гранулярный слой на безапертурной стороне пыльцевого зерна примерно в 1.5 раза толще, чем на апертурной. На границе этих областей гранулярный слой выпадает, оставая наружный слой (1) лежащим непосредственно на внутреннем слое (3) (табл. X, фиг. 4–6).

(3) Внутренний слой – тонкий, до 0.03–0.04 мкм толщиной, электронно-плотный, гомогенный, неравномерной толщины, плотно прилегает к нижерасположенному слою по всему периметру пыльцевого зерна, соприкасается с гранулами инфратектума везде, за исключением районов складок. В области последних слои (1) и (2) отходят от слоев (3) и (4), образуя полость. Таких складок в среднем приходится по две на срез пыльцевого зерна (табл. X, фиг. 4–6).

(4) Внутренний слой – гомогенный, гораздо менее электронно-плотный, чем вышележащие слои, от 0.27 до 0.6 мкм толщиной в разных частях пыльцевого зерна. Наибольшая толщина наблюдается в районе апертуры, но в целом различия в толщине этого слоя распределены нерегулярно по периметру пыльцевого зерна, утолщенные участки могут располагаться и в безапертурной области (табл. X, фиг. 5, 6).

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

У обоих видов в спородерме различимы четыре слоя, интерпретация слоев (1) и (2), составляющих большую часть эктэксина (ectexine), как тектума (tectum) и инфратектума (infratectum) соответственно, традиционна и не вызывает сомнений. В отношении внутренних слоев (3) и (4) возможны

противоречивые интерпретации, поскольку у многих ископаемых голосеменных различим лишь один внутренний слой, интерпретируемый как подстилающий (foot layer) или как эндэксина (endexine). В описываемом случае можно с достаточной степенью уверенности говорить о существовании двух внутренних слоев, развитых по всему периметру пыльцевого зерна, хотя и большей частью плотно прилегающих друг к другу. Слой (3) по структурному положению и электронной плотности относится к эктэксине как ее внутренний элемент – подстилающий слой. Слой (4) отличается меньшей электронной плотностью и у *Loricanthus resinifer* имеет характерную для эндэксинной расслоенность. При этом эндэксина одинаковой толщины в апертурной и безапертурной областях. У *Baisianthus ramosus* эндэксина гомогенная с нерегулярными утолщениями как в апертурной, так и в безапертурной областях.

В.А. Красилов и Е.В. Бугдаева (Krassilov, Bugdaeva, 1999) отмечают, что пыльцевые зерна *Loricanthus* внешне несколько сходны с *Eucommidites*, однако у них отсутствуют характерные для этой группы латеральные борозды, а утонченная экзина занимает большую часть апертурной области. Пыльцевые зерна этой группы имеют гранулярную ультраструктуру без столбиковидных элементов (Doyle et al., 1975; Trevisan, 1980; Pedersen et al., 1989; Pedersen et al., 1994; Batten, Dutta, 1997; Osborn, 2000), чем также отличаются от изученного вида. Извлеченные из желудка ископаемого насекомого *Ceroxyela dolihocera* A. Rasp. пыльцевые зерна с дополнительными бороздами, как у *Eucommidites*, но отличающиеся от этой группы значительно более крупными размерами и рудиментарными воздушными мешками имеют альвеолярный инфратектум (Красилов и др., 2002).

Строение эктэксинной *Loricanthus resinifer* сходно с таковым у *Granamultivesiculites* по таким признакам, как толстый покров с мелкими перфорациями и инфратектум, состоящий из столбиковидных элементов и крупных гранул (Zavada, Dilcher, 1988). Однако подстилающий слой, в отличие от *Loricanthus*, очень толстый, а эндэксина отсутствует. К тому же *Granamultivesiculites* имеет многочисленные мелкие мешковидные выросты, в области которых между подстилающим слоем и внутренней частью инфратектума образуется крупная полость.

По ультраструктуре *Loricanthus* также сравним с *Classopollis*, пыльцевым морфотипом, широко распространенным в мезозое и начале палеогена. Вместе с тем, у *Loricanthus* отсутствуют характерные для *Classopollis* проксимальный рубец и дистальная криптопора. Также *Loricanthus* имеет более мощный гомогенный покров, не подразделенный на дополнительные зоны, как у *Classo-*

pollis (Taylor, Alvin, 1984; Kedves, 1994; Osborn, Taylor, 1994).

В отношении *Baisianthus ramosus* Красилов и Бугдаева (Krassilov, Bugdaeva 2000) отмечают неплотное прилегание наружных и внутренних слоев с полостью между ними. По этому признаку пыльцевые зерна *Baisianthus* сопоставимы с пыльцой ранних покрытосеменных типа *Retinocolpites peroreticulatus* (Brenner) Doyle, у которого, однако, в отличие от исследованного вида, имеется колумеллярный инфратектум, а эндэксина не развита (Kedves, 1990).

Мешковидные складки, сходные с таковыми у *Baisianthus*, имеются у *Rugubivesiculites*, *Granamultivesiculites*, *Clavabivesiculites* и *Granabivesiculites* (Zavada, Dilcher, 1988), однако *Rugubivesiculites* имеет ячеистый инфратектум, эндэксина слабо отличается по электронной плотности от эктэксинной. Внутреннее строение спородермы *Granamultivesiculites* также сильно отличается от такового у *Baisianthus*. У *Clavabivesiculites* инфратектум частично гранулярный и сходен с *Baisianthus*, но гранулы значительно крупнее, а в некоторых участках спородермы располагаются палочковидные элементы. Эндэксина у *Clavabivesiculites* не наблюдается. Из вышеперечисленных четырех видов *Granabivesiculites* более других сравним с изученным видом. Он также имеет толстый покров и гранулярный инфратектум, хотя последний состоит из меньшего числа рядов гранул, тогда как подстилающий слой значительно толще, чем у *Baisianthus*, а внутренний слой, который с определенностью можно было бы отнести к эндэксине, отсутствует.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проангиоспермы представляют собой эволюционный уровень, независимо достигнутый несколькими эволюционными линиями семенных растений, параллельно развивавшихся в направлении покрытосемянности. В частности, *Baisianthus* представляет эволюционную линию, близкую ныне живущим гнетофитам. Это подтверждается общей морфологией пыльцевых органов, мутовчатым расположением боковых ветвей, развивающихся в пазухах узловых брактеев, развитием спорангиофоров в купулах, из которых они выступают при созревании, характерным строением синангиев (Krassilov, Bugdaeva, 2000). В то же время пыльцевые зерна этого вымершего рода своеобразны и не обнаруживают близкого сходства с таковыми у современных гнетофитов.

В ультраструктуре спородермы *Baisianthus* сочетаются признаки пыльцевых зерен голосеменных (складки и строение дна апертуры) и покрытосеменных (строение эндэксинной). Гранулярный инфратектум, подобный обнаруженному у *Bai-*

sianthus, встречается как у голосеменных, в том числе у бенетиттовых и гнетовых, так и у покрытосеменных (например, ископаемых – *Plicapollis* (Kedves, 1990), *Lethomasites* (Ward et al., 1989) и ныне живущих – представителей семейства *Magnoliaceae* (Габараева, 1997)).

Общий план строения пыльцевых стробилов *Loricanthus* не дает определенных указаний на систематическое положение, поскольку встречается в различных группах голосеменных. Тем не менее, стробилы этого типа легко распознаются по крупным, массивно кутинизированным щиткам микроспорофиллов, несущим пучки многочисленных несросшихся спорангиев. В настоящее время, кроме *Loricanthus*, описано еще три рода, принадлежащих к той же группе: *Erdtmanithesa* из верхнего мела США (Pedersen et al., 1989), *Bayerithesa* из сеномана Чехии (Kvaček, Pacltova, 2001) и *Aeginanthus* из средней юры Усть-Балей на р. Ангара (Krassilov, Bugdaeva, 1988). Причем последний найден совместно и обладает кутикулярным сходством с женскими репродуктивными органами *Neeralia*, относимыми к гнетовым. Пока неясно, можно ли экстраполировать родство с гнетовыми на три остальных рода, однако такое предположение представляется правдоподобным, учитывая особенности морфологии пыльцевых зерен, которые в двух случаях принадлежат к палинологической группе *Euscommiidites*.

У *Loricanthus resinifer* широкая апертурная область имеет тонкую экзину, состоящую только из подстилающего слоя и эндэксины. Вопрос о том, располагалась ли апертурная область на дистальной или проксимальной стороне пыльцевого зерна в настоящее время не может быть решен однозначно, хотя по расположению пыльцевых зерен, предположительно сохранивших тетрадную конфигурацию, последний вариант представляется более вероятным. В этом случае пыльцевые зерна сохранили архаичное строение, свойственное предпыльцевым зернам палеозойских голосеменных. В то же время у них сочетаются ультраструктурные признаки, характерные для пыльцевых зерен голосеменных (ламеллярная эндэксина, строение спородермы в области апертуры) и покрытосеменных (столбиковидные элементы, основания которых нередко соединены подстилающим слоем). Ультраструктурное сходство с *Classopollis*, возможно, подтверждает филогенетические связи с гнетовыми. Хотя растения, производившие пыльцевые зерна этого типа (*Cheirolepidiaceae* или *Hirmerelliaceae*), традиционно относят к хвойным (Вахрамеев, 1980; Alvin et al., 1994), строение их женских репродуктивных органов (*Hirmerella*) может указывать на родство с гнетовыми (Krassilov, 1982). В любом случае, пыльцевые зерна весьма своеобразны и свидетельствуют об особом положении этой группы среди голосеменных, сближая ее с проангиоспермами.

Таким образом, оба описанных вида обнаруживают как макроморфологические, так и ультраструктурные признаки сходства с гнетовыми, по видимому, представляющими собой сборную группу, которую еще предстоит систематизировать. В обоих случаях выделяется четыре структурных слоя экзины, причем в отличие от многих ископаемых голосеменных подстилающий слой обособлен от эндэксины, которая на этом эволюционном уровне имела как ламеллярное, так и гомогенное строение, будучи одинаково развитой в апертурной и безапертурной областях у *Loricanthus* или неравномерно утолщенной, как у *Vaisianthus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вахрамеев В.А. Пыльца *Classopollis* как индикатор климата юры и мела // Сов. геол.: стратиграфия и палеогеография. 1980. № 8. С. 83–96.
- Вахрамеев В.А., Котова И.З. Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 101–109.
- Габараева Н.И. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса *Magnoliidae*. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 64 с.
- Гайер Г. Электронная гистохимия. М.: Наука, 1974. 488 с.
- Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
- Красилов В.А., Расницын А.П. Уникальная находка: пыльца в кишечнике раннемеловых пилильщиков // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С. 83–96.
- Красилов В.А., Мейер-Меликян Н.Р., Теклёва М.В. Ультраструктура спородермы *Euscommiidites* // Сб. памяти чл.-корр. АН СССР, проф. Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 165.
- Мейер-Меликян Н.Р., Теклёва М.В. Ультраструктура спородермы пыльцевых зерен *Loricanthus resinifer*, *Vaisianthus ramosus*, *Preflosella nathania* // Матер. X Всерос. палинол. конф. "Методические аспекты палинологии". М.: ИГиРГИ, 2002. С. 146–147.
- Скобло В.М., Лямина Н.А. Биостратиграфическая корреляция континентальных отложений юры и мела Западного Забайкалья и некоторых других районов Азии, СССР и Монголии // Биостратиграфия мезозойских отложений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 144–150.
- Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. С. 89–119.
- Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р. Споры в репродуктивных органах девонских растений. СПб.: Наука, 2002. 78 с.
- Alvin K.L., Watson J., Spicer R.A. A new coniferous male cone from the English Wealden and a discussion of pollination in the *Cheirolepidiaceae* // *Palaeontol.* 1994. V. 37. Pt 1. P. 173–180.
- Batten D.J., Dutta R.J. Ultrastructure of exine of gymnospermous pollen grains from Jurassic and basal Cretaceous de-

- posits in Northwest Europe and implications for botanical relationships // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1997. V. 99. P. 25–54.
- Doyle J.A., Van Campo M., Lugardon B. Observations on the exine structures of Eucommiidites and Lower Cretaceous angiosperm pollen // *Pollen et Spores.* 1975. V. 17. P. 429–486.
- Kedves M. Transmission electron microscopy of the fossil angiosperm exines. Szeged: Szegedi Nyomda, 1990. 135 p.
- Kedves M. Transmission electron microscopy of the fossil gymnosperm exines. Szeged: Szegedi Nyomda, 1994. 125 p.
- Krassilov V.A. On the ovuliferous organ of *Hirmerella* // *Phyta, Studies on Living and Fossil Plants, Pant Comm.* V. 1982. P. 141–144.
- Krassilov V.A. New floral structure from the Lower Cretaceous of Lake Baikal area // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1986. V. 47. P. 9–16.
- Krassilov V.A. Angiosperm Origins: Morphological and Ecological Aspects. Sofia: Pensoft, 1997. 270 p.
- Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Achene-like fossils from the Lower Cretaceous of the Lake Baikal area // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1982. V. 36. P. 279–295.
- Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Gnetalean plants from the Jurassic of Ust-Balej, East Siberia // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1988. V. 53. P. 359–374.
- Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. An angiosperm cradle community and new proangiosperm taxa // *Acta Palaeobot.* 1999. Suppl. 2. P. 111–127.
- Krassilov V.A., Bugdaeva E.V. Gnetophyte assemblage from the Early Cretaceous of Transbaikalia // *Palaeontogr. Abt. B.* 2000. Bd 253. Lfg. 4–6. P. 139–151.
- Kvaček J., Pačtova B. *Bayeritheca hughesii* gen. et sp. nov., a new Eucommiidites-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia // *Cret. Res.* 2001. V. 22. P. 695–704.
- Osborn J.M. Pollen morphology and ultrastructure of gymnospermous angiosperms // *Pollen and Spores: Morphology and Biology* / Eds. Harley M.M., Morton C.M. and Blackmore S. Kew: Royal Botanical Gardens, 2000. P. 163–185.
- Osborn J.M., Taylor T.N. Comparative ultrastructure of fossil gymnosperm pollen and its phylogenetic implications // *Ultrastructure of fossil spores and pollen* / Eds. Kurmann M.H. and Doyle J.A. Kew: Royal Botanical Gardens, 1994. P. 99–121.
- Pedersen K.R., Crane P.R., Friis E.M. Pollen organs and seeds with Eucommiidites pollen // *Grana.* 1989. V. 28. P. 279–294.
- Pedersen K.R., Friis E.M., Crane P.R. Ultrastructure of pollen from Cretaceous angiosperm reproductive structures // *Ultrastructure of fossil spores and pollen* / Eds. Kurmann M.H. and Doyle J.A. Kew: Royal Botanical Gardens, 1994. P. 139–159.
- Scott R.A. Pollen of *Ephedra* from the Chinle formation (Upper Triassic) and the genus *Equisetosporites* // *Micropalaeontol.* 1960. V. 6. № 3. P. 271–276.
- Taylor T.N., Alvin K.L. Ultrastructure and development of Mesozoic pollen: *Classopollis* // *Amer. J. Bot.* 1984. V. 71. P. 575–587.
- Tekleva M.V. The ultrastructure sporoderm of two species from the Baisa locality, Transbaikalia // 6th European Paleobotany-Palynology Conference. Athens, 2002. P. 171–172.
- Trevisan L. Ultrastructural notes and considerations of *Ephedripites*, *Eucommiidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments of southern Tuscany (Italy) // *Pollen et Spores.* 1980. V. 22. P. 85–132.
- Ward J.V., Doyle J.A., Hotton C.L. Probable granular magnoliid angiosperm pollen from the Early Cretaceous // *Pollen et Spores.* 1989. V. 31. P. 113–132.
- Zavada M.S., Dilcher D.L. Pollen wall ultrastructure of selected dispersed monosulcate pollen from the Cenomanian, Dakota formation, of Central USA // *Amer. J. Bot.* 1988. V. 75. № 5. P. 669–679.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–3. *Loricanthus resinifer* Krassilov et Bugdaeva, ТЭМ: 1 – срез спородермы 2-х пыльцевых зерен поперечно их длинной оси (×2700); 2 – часть того же среза, строение тектума, инфратектума, подстилающего слоя и эндэкины в безапертурной области (×10700); 3 – выклинивание слоев эктэкины вблизи апертурной области, скошенный срез (×8500).
Фиг. 4–6. *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva, ТЭМ: 4 – срез спородермы поперечно длинной оси пыльцевого зерна, видно отхождение наружных слоев эктэкины в области складок (×2700); 5, 6 – строение экины апертурной, безапертурной областей и складок (×5300).

Sporoderm Ultrastructure in Early Cretaceous Proangiosperms

M. V. Tekleva and V. A. Krassilov

The exinal ultrastructures of pollen grains extracted from sporangia of *Loricanthus resinifer* Krassilov et Bugdaeva and *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva from the Early Cretaceous Baisa locality (eastern Transbaikalia) were examined. The pollen grains are small, with a broad furrow and a granular (*Baisianthus*) or columellar (*Loricanthus*) infratectum. In the apertural region, both a thin foot layer and endexine are revealed. The latter is homogeneous and irregularly thickened in *Baisianthus* and lamellate and uniform in thickness in *Loricanthus*. The presence of both granular and columellar elements in the infratectum and the relative development of the foot layer and endexine distinguish the pollen grains under study from those in the majority of Mesozoic gymnosperms. The ultrastructural sporoderm characters in the investigated species agree with the proangiospermous evolutionary grade.