

## ПРИЗНАКИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ У ДОМЕЛОВОЙ ПЫЛЬЦЫ

© 2021 г. Н. Е. Завьялова<sup>1,\*</sup>, М. В. Теклева<sup>1,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
ул. Профсоюзная, 123, Москва, 117647, Россия

\*e-mail: zavial@mail.ru

\*\*e-mail: tekleva@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2021 г.

После доработки 01.04.2021 г.

Принята к публикации 07.04.2021 г.

Дисперсные пыльцевые зерна – наиболее вероятный источник информации о возможном скрытом периоде истории покрытосеменных, так как они многочисленны, разнообразны, переносились на значительные расстояния; кроме того, по палинологическим комплексам накоплен огромный массив данных. В обзоре рассмотрены находки пыльцы, проявляющей признаки покрытосеменных, из отложений, в которых достоверные макроостатки этой группы не найдены. Признаки общей морфологии, скульптуры, ультраструктуры, имеющиеся для некоторых палинотипов данные о связи с макроостатками позволяют вполне убедительно интерпретировать подавляющее большинство таких находок как пыльцу голосеменных. В домеловой палеонтологической летописи такие находки встречаются спорадически и не складываются в цепь находок, соответствующую реконструированной эволюционной последовательности, но выглядят единичными звеньями не из самого начала цепи, тогда как последовательное появление палинотипов покрытосеменных в меловых отложениях вполне согласуется с молекулярно-филогенетическими реконструкциями диверсификации этой группы. Наиболее интригующими оказываются находки домеловой сетчатой пыльцы, однако пермская сетчатая пыльца известна из микроспорангиев хвойных, а для одного из триасовых палинотипов показан характерный для голосеменных тип ультраструктуры эндэкзины.

*Ключевые слова:* дисперсные пыльцевые зерна, СМ, СЭМ, ТЭМ, ископаемые, покрытосеменные

**DOI:** 10.31857/S0006813621070115

Цель настоящего обзора – рассмотреть находки ископаемой пыльцы, проявляющей черты сходства с пыльцой покрытосеменных, из отложений, в которых макроостатки этой группы растений, принимаемые как несомненные всеми экспертами, не известны, и попытаться понять, каково значение таких находок и может ли их углубленное изучение приблизить нас к раскрытию дарвиновской “отвратительной тайны” покрытосеменных.

### AVOMINABLE MYSTERY

Поскольку это крылатое выражение с момента его появления в 1879 году в письме Чарльза Дарвина Джозефу Хукеру употреблялось в литературе в очень разных контекстах, W. Friedman (2009) перечитал переписку тех лет Дарвина с несколькими коллегами о покрытосеменных и попытался разобраться, что именно казалось Дарвину настолько отвратительно загадочным. Оказалось, что это не идентификация ближайших родственников покрытосеменных, а их внезапное появле-

ние и высокая скорость диверсификации в середине мела, противоречившие представлениям Дарвина о постепенности эволюции. Для разрешения этого противоречия он высказал гипотезу о долгой неизвестной домеловой истории покрытосеменных на исчезнувшем острове или континенте Южного полушария. Хотя идея не удовлетворяла в полной мере и его самого, он неоднократно возвращался к ней в разные годы. Другое объяснение было высказано в переписке с Дарвином Гастоном де Сапорта, предположившим, что к резкому ускорению эволюционных процессов могло привести коэволюционное взаимодействие между цветковыми растениями и насекомыми-опылителями. При таком объяснении оказывался излишним продолжительный этап ранней эволюции покрытосеменных, не отраженный в ископаемой летописи из-за исчезнувшего ли материка или из-за произрастания первых покрытосеменных в неподходящих для фоссилизации горных условиях (вариант Джона Болла, цитируется по Friedman, 2009).

За полтора века палеоботаникой пройден большой путь и накоплен значительный фактический материал (Taylor et al., 2009), в том числе и по происхождению и ранней эволюции покрытосеменных (Красилов, 1989). Больше нет оснований думать, что где-то от нас скрыт неизученный материк. Открыта и задокументирована раннемеловая история покрытосеменных. В более древних отложениях открыты ранее неизвестные крупные группы высших растений. Появилась палеопалинология — наука об ископаемых пыльцевых зернах и спорах (Traverse, 2007). Тем не менее, несмотря на все приложенные усилия, остатки беспорных покрытосеменных в домеловых отложениях не найдены. Громкие юрские находки покрытосеменных оказывались меловыми после более тщательных датировок вмещающих отложений. Например, отложения, из которых был описан *Archaeofructus* Sun, Dilcher, Zheng et Zhou, трактовались как юрские (~145 млн лет назад, Sun et al., 1998), но в настоящее время их относят к раннему мелу — границе баррема и апта (~124.6 млн лет назад, Yang, Jiang, 2007). Или же первоначальная интерпретация находок в качестве покрытосеменных развенчивалась в процессе дополнительных исследований, как *Nanjinganthus* Fu et al. (Fu et al., 2018), переинтерпретированный в работах Coiro et al. (2019) и Sokoloff et al. (2019).

#### КОНФЛИКТ МЕЖДУ “МОЛЕКУЛЯРНЫМИ” И ИСКОПАЕМЫМИ ДАТИРОВКАМИ

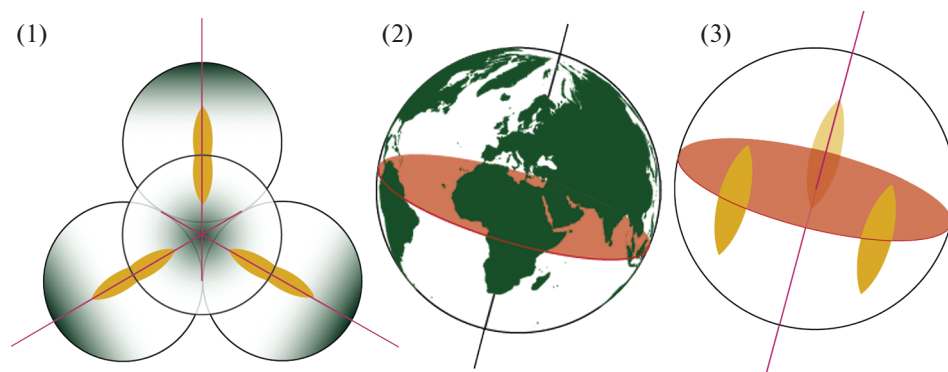
Представление о том, что важные этапы возникновения и ранней эволюции покрытосеменных не отражены в известной ископаемой летописи, получает постоянное подкрепление в связи с резким несовпадением палеоботанических данных и датировок, реконструируемых для покрытосеменных методами молекулярной филогенетики. “Молекулярные часы” удревяют момент возникновения покрытосеменных до юры, триаса или даже перми (см. обзор Magallón et al., 2015). A. Kawahara et al. (2019) утверждают, что существует общий консенсус, что 300 млн лет назад (т.е. еще в карбоне) некоторые линии покрытосеменных уже существовали. H. Li et al. (2019) датируют возникновение покрытосеменных концом триаса (рэтом) и вводят понятие так называемого юрского покрытосеменного провала длительностью около 70 миллионов лет между их датировкой и первыми беспорными находками покрытосеменных в палеонтологической летописи. Этот феномен авторы объясняют все той же неполнотой палеонтологической летописи из-за редкой встречаемости ранних покрытосеменных в растительном покрове, их неподходящих для фоссилизации свойств, малых размеров цветков или комбинации этих факторов. Они все еще надеются, что палеоботаники найдут ископаемые

покрытосеменные в юрских или более древних отложениях. Острую дискуссионность вопроса подтверждает только что вышедшая статья, в которой домеловое появление покрытосеменных обосновывается с помощью Байесовского метода (Silvestro et al., 2021), и появившаяся вдогонку критика этих построений (Budd et al., 2021).

Нужно признать, что палеонтологическая летопись всегда будет неполна для растений в том смысле, что они практически никогда не фоссилизуются целиком. Палеоботаники имеют дело не с гербарным листом, на котором аккуратно прикреплены все части растения, и не с живым экземпляром из ботанического сада, а с разрозненными листьями, побегами, стволами, семенами, цветками, тычинками, плодами и другими остатками некогда живого растения. Из этих разрозненных частей мозаики нужно правильно собрать обратно единую картинку, причем некоторые детали отсутствуют, а все имеющиеся несут в большей или меньшей степени неполную информацию о материнском растении.

Однако, когда говорят о возможных пропущенных этапах эволюции растений, упреки к палеонтологической летописи в неполноте далеко не всегда заслуженны. Есть растительные остатки, которые встречаются исключительно часто, в самых разных отложениях, и которые гораздо более многочисленны и разнообразны, чем любые другие типы растительных фоссилий. Это палинологические остатки — дисперсные пыльцевые зерна и споры. N. Hughes сравнил имеющиеся данные по дисперсной пыльце и данные по макроостаткам растений с океаном, в котором встречаются редкие маленькие островки суши (Hughes, 1994). И потому, что такой тип растительных фоссилий очень многочисленный, и потому, что он оказался востребован в биостратиграфии, в частности в связи с поисками горючих ископаемых, объем накопленных палинологических данных исключительно велик (Traverse, 2007).

Пыльцевые зерна могут переноситься на значительные расстояния от мест произрастания материнских растений, присутствуя даже и в морских отложениях. Если места произрастания ранних покрытосеменных по любым причинам действительно были неблагоприятны для фоссилизации, или у самих растений из-за каких-либо их свойств потенциал фоссилизации был низким, то из всех типов ископаемых остатков, которые могли остаться от ранних цветковых растений, наибольший шанс дойти до исследователя имеют пыльцевые зерна. Таким образом, дисперсные пыльцевые зерна — наиболее вероятный источник информации о возможном скрытом периоде истории покрытосеменных; и дисперсные пыльцевые зерна углубленно изучали именно под этим углом зрения. Удачно, что их наружные оболочки



**Рис. 1.** Расположение пыльцевых зерен в тетраде и апертур на пыльцевом зерне. Воспроизведено из Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: figs. 1, 2A, 2B). 1 – тетрада пыльцевых зерен, дистальные полюса закрашены зеленым; 2 – полярная ось и экваториальное сечение; 3 – положение экваториальных борозд (colpi) на пыльцевом зерне.

**Fig. 1.** Orientation of pollen grains in the tetrad and position of apertures on the pollen grain. Reproduced from Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: figs. 1, 2A, 2B). 1 – tetrad of pollen grains, distal poles shaded green; 2 – polar axis and equatorial plane; 3 – position of colpi on the pollen grain.

образованы исключительно хорошо сохраняющимся веществом – спорополленином, и, хотя в ископаемом состоянии остаются только спорополлениновые оболочки, именно с ними связана основная часть таксономической информации, которую можно извлечь из морфологии пыльцевого зерна.

### В ПОИСКАХ ПЫЛЬЦЫ ДОМЕЛОВЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ (ДАННЫЕ СВЕТОВОЙ МИКРОСКОПИИ)

До начала использования в палеопалинологии электронных микроскопов поиск ископаемой пыльцы покрытосеменных основывался на данных световой микроскопии – судили по сходству общей морфологии с пыльцой нынеживущих покрытосеменных.

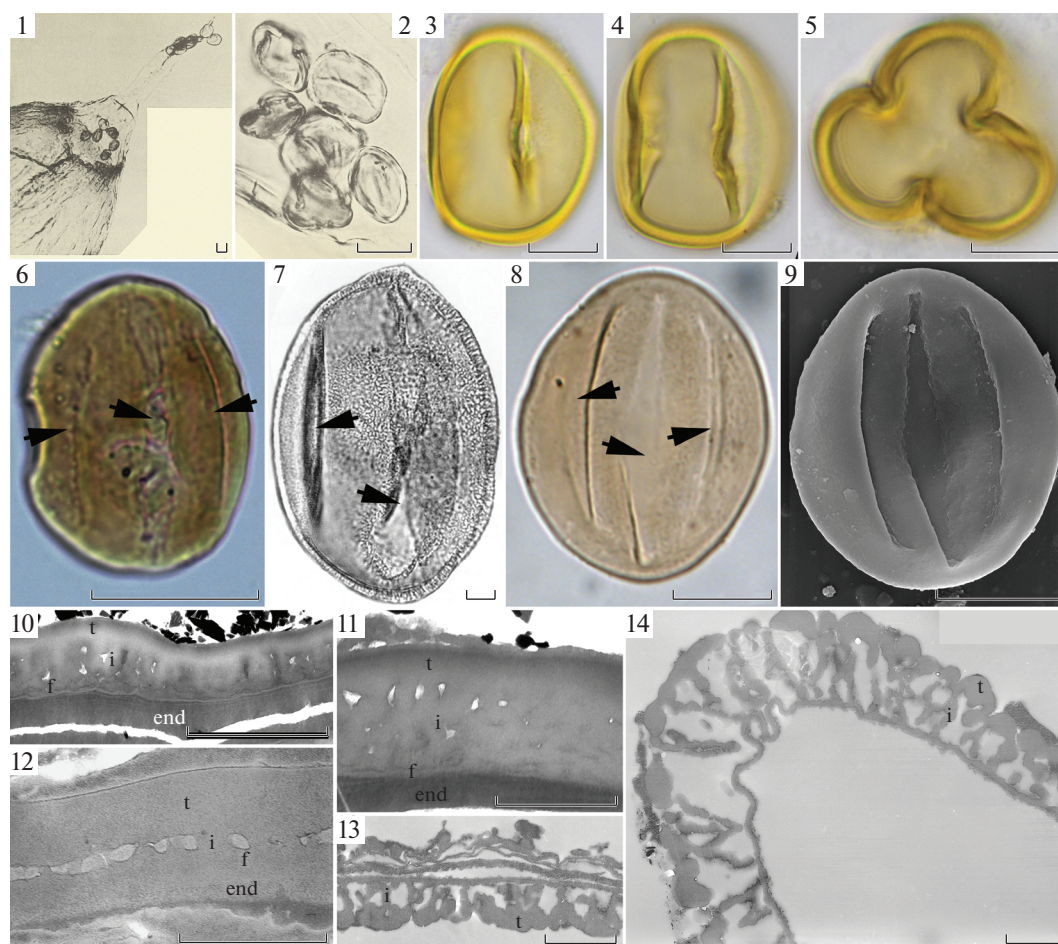
Самые древние дисперсные пыльцевые зерна, которые обычно признаются пыльцой покрытосеменных, найдены в раннемеловых (валанжинготеривских) палинокомплексах (~140–130 млн лет назад; Güebeli et al., 1984; Trevisan, 1988; Hughes, McDougall, 1994). Палинологи неоднократно пытались найти пыльцу покрытосеменных и в домеловых отложениях.

У покрытосеменных очень распространена трехбороздная, а точнее трехкольчатая пыльца, то есть пыльца с тремя меридиональными бороздами (colpus – борозда, расположенная меридионально). У нынеживущих голосеменных такая пыльца не известна. Сложность в том, что положение борозды (в области меридиана или же на дистальном, удаленном от центра тетрады, или проксимальном, приближенном к центру тетрады, полюсе) можно определить, когда пыльцевые зерна еще соединены в тетрады (рис. 1: 1–3).

В дисперсном состоянии пыльцевые зерна, как правило, встречаются в монадах, по которым чаще нельзя понять, наблюдаем ли мы кольпус (меридиональную борозду) или сулькус (дистальную борозду).

При находках трехбороздной пыльцы в домеловых отложениях всегда рассматривался вопрос, не является ли она пыльцой покрытосеменных. Трехбороздная пыльца *Eucommiidites* Erdtman впервые была найдена в палинокомплексах нижней юры (~199–201 млн лет назад), в геттанге Швеции (Erdtman, 1948). Позднее выяснилось, что такая пыльца встречается в отложениях от верхнего триаса и до верхнего мела включительно (<https://paleobotany.ru/palynodata/species/81198>, рис. 2: 6). G. Erdtman она была интерпретирована как пыльца двудольных и названа в честь современной *Eucommia* Oliv., с пыльцой которой он сравнил изученную ископаемую пыльцу (рис. 2: 3–5). Хотя геттангские отложения Швеции к моменту этой публикации Erdtman уже были изучены с палеоботанической точки зрения, не было найдено никаких остатков, которые можно было интерпретировать как остатки покрытосеменных (например, Nathorst, 1878). С тех пор верхнетриасовые-среднеюрские флоры Швеции интенсивно изучались многими исследователями; в этих богатых флорах, представленных многочисленными экземплярами из десятков местонахождений, были выявлены водоросли, мхи, сфенофиллы, плауны, папоротники, семенные папоротники, саговники, беннеттитовые, гинкговые, хвойные, но покрытосеменные до настоящего времени все еще не найдены (например, Pott, McLoughlin, 2009).

Судя по работе J. Rowley et al. (1992), в которой цитируются представления Erdtman о морфоло-



**Рис. 2.** Пыльцевые зерна типа *Eucommiidites* и современная пыльца *Eucommia*

1, 2 – *Eucommiidites delcourtii* Hughes, обнаруженные в микропиле *Spermatites pattensis* Hughes, мел, Англия, воспроизведено из Hughes (1961: pl. 38 (1, 7)); 3–5 – пыльцевые зерна современной *Eucommia ulmoides* Oliv., СМ; 3, 4 – вид с экватора; 5 – вид с полюса, воспроизведено из Информационной системы... (2021); 6, 10, 11 – *Hastystrobus muirii* van Konijnenburg-van Cittert, юра, Англия, СМ (6, воспроизведено из Zavialova et al. (2019: fig. 3A)) и ТЭМ (дистальный (10) и проксимальный (11) участок, воспроизведено из Tekleva, Krassilov (2009: pl. II (8, 14)); 7, 13, 14 – *Cryptosacciferites pabularis* Krassilov et Tekleva, мел, Россия, СМ (7) и ТЭМ (апертурный (13) и безапертурный (14) участок, воспроизведено из Krassilov et al. (2003: figs. 5, 10); 8, 9 – *Pretricolpollenites bharadwaj* Balme, пермь, Иордания; 8 – СМ; 9 – СЭМ; 12 – *Bayeritheca hughesii* Kvaček et Pacltová, мел, Чехия, ТЭМ. t – покров, i – подпокровный слой, f – подстиляющий слой, end – эндэксина, стрелки указывают на борозды. Масштабные линейки: 1–6, 8, 9 – 10 мкм, 7 – 6 мкм, 10, 14 – 1 мкм, 11, 12 – 0.5 мкм, 13 – 1.8 мкм.

**Fig. 2.** Pollen of *Eucommiidites* type and pollen of recent *Eucommia*

1, 2 – *Eucommiidites delcourtii* Hughes from micropyle of *Spermatites pattensis* Hughes, Cretaceous, England, reproduced from Hughes (1961: pl. 38 (1, 7)); 3–5 – pollen of recent *Eucommia ulmoides* Oliv., LM; 3, 4 – equatorial view; 5 – polar view, reproduced from Information system... (2021); 6, 10, 11 – *Hastystrobus muirii* van Konijnenburg-van Cittert, Jurassic, England, LM (6, reproduced from Zavialova et al. (2019: fig. 3A)) and TEM (distal (10) and proximal (11) region, reproduced from Tekleva, Krassilov (2009: pl. II (8, 14)); 7, 13, 14 – *Cryptosacciferites pabularis* Krassilov et Tekleva, Cretaceous, Russia, LM (7) and TEM (aperture (13) and non-aperture (14) region), reproduced from Krassilov et al. (2003: figs. 5, 10); 8, 9 – *Pretricolpollenites bharadwaj* Balme, Permian, Jordan; 8 – LM; 9 – SEM; 12 – *Bayeritheca hughesii* Kvaček et Pacltová, Cretaceous, Czech Republic, TEM. t – tectum, i – infratectum, f – foot layer, end – endexine, arrows indicate furrows. Scale bars: 1–6, 8, 9 – 10 μm, 7 – 6 μm, 10, 14 – 1 μm, 11, 12 – 0.5 μm, 13 – 1.8 μm.

гии пыльцы *Eucommia* и приводятся его интерпретационные рисунки, Erdtman сравнивал пыльцу *Eucommiidites* с *Eucommia*, так как меридиональные борозды у последней тоже развиты неодинаково. Последующие исследователи (Kuyl et al., 1955; Couper, 1956; Hughes, 1961) интерпре-

тировали *Eucommiidites* как пыльцу с полярной (дистальной) и двумя латеральными бороздами, а не как пыльцу с тремя меридиональными бороздами, как ожидалось бы от пыльцы покрытосеменных. Позже пыльцу *Eucommiidites* стали находить в пыльцевых камерах и микропиле дисперс-

ных семян характерной для голосеменных морфологии (рис. 2: 1, 2; Hughes, 1961, 1994; Brenner, 1963, 1967; Reymanówna, 1968, Pedersen et al., 1989). Hughes нашел такие пыльцевые зерна в дисперсном состоянии, соединенными в тетраду, что подтвердило характерное для пыльцевых зерен голосеменных немеридиональное расположение борозд (Hughes, 1994). Появились находки в микроспорангиях голосеменных (Pedersen et al., 1989; Friis, Pedersen, 1996; Kvaček, Pacltová, 2001; рис. 2: 6). В настоящее время из вероятных покрытосеменных этот палинотип окончательно исключен.

Для растений с пыльцой *Eucommiidites* описано новое семейство Erdtmanithecaceae в составе нового порядка Erdtmanithecates (Friis, Pedersen, 1996), однако выявленное значительное разнообразие ультраструктуры экзины этих пыльцевых зерен из отложений разного возраста и географии заставляет предполагать, что их материнские растения, скорее всего, принадлежали нескольким неродственным группам голосеменных растений (рис. 2: 10–14; Tekleva et al., 2006). Кроме *Eucommiidites*, в мезозойских отложениях встречаются трехборздные пыльцевые зерна родов *Cryptosacciferites* Krassilov et Tekleva (рис. 2: 7) и *Zolerella* Scheuring, с перми по юру – *Pretricolpипollenites* Danze-Corsin (рис. 2: 8, 9; Tekleva et al., 2019). Неодинаковое развитие борозд позволяет предполагать, что и эта пыльца принадлежала голосеменным растениям и одна из борозд была дистальной; в ассоциации с макроостатками растений к настоящему моменту пыльцевые зерна этих трех родов не найдены (Tekleva et al., 2006).

К сожалению, не так часто встречаются пыльцевые зерна, так или иначе ассоциированные с другими типами остатков растений, например, найденные на поверхности листьев, частей цветков, семян, плодов, или обнаруженные *in situ*, то есть внутри генеративных остатков, например, в тычинках или в микропиле семян (рис. 2: 1). Именно такие находки особенно важны для обоснованных реконструкций растений прошлого. Если же брать не все макроостатки, ассоциированные с находками пыльцы, а только генеративные части, в которых найдена инситная пыльца, то диспропорция становится еще более резкой. Можно провести грубое сравнение. В последнем каталоге инситных пыльцевых зерен и спор насчитывается более 400 палинологических таксонов (Balme, 1995), тогда как в базе данных Palynodata, содержащей ссылки на подавляющее большинство палеопалинологических работ, вышедших с 1974 по 2006 год, – более 122 тысяч таксонов дисперсных пыльцевых зерен и спор (<https://paleobotany.ru/palynodata>). Хотя из этой пропорции мы не можем вычленить данные о пыльце покрытосеменных, понятно приблизительное соотношение, показывающее как меру

нашего незнания, так и важность данных по дисперсной пыльце.

Другой тип дисперсной пыльцы, который также первоначально был отнесен к покрытосеменным, это *Classopollis* Pflug (рис. 3: 1, 2). Впервые такая пыльца была обнаружена В.С. Малявкиной (1949). Ею было опубликовано лаконичное описание в тексте дихотомического ключа, сопровождавшееся схематическим изображением, но несколько требований кодекса ботанической номенклатуры не были выполнены. Независимо от Малявкиной тот же палинотип был описан Н. Pflug (1953). Номенклатурная коллизия между *Classopollis* и *Corollina* Malyavkina (а также *Circulina* Malyavkina) по-разному решалась в последующие десятилетия, когда о работе Малявкиной стало известно за пределами Советского Союза (например, Cornet, Traverse, 1975; Traverse et al., 1975; Van Erve, 1982). В настоящее время палинологи называют такую пыльцу *Classopollis* (Traverse, 2004). Это сфероидальная пыльца с небольшой псевдопорой (утонченный участок эктэксины округлых очертаний) на дистальном полюсе (рис. 3: 1, 12), кольцевым утончением (римулой – узким циркумпольярным каналом, немного смещенным к дистальной полусфере и отделяющим ее от остальной поверхности пыльцевого зерна, рис. 3: 1, 9) и пояском в области экватора (утолщением, которое обычно бывает с внутренними ребрами, но может быть и без них, рис. 3: 5, 12), и, иногда, с небольшой трехлучевой проксимальной щелью (рис. 3: 9, 11) и проксимальными выростами – филаментами (рис. 3: 7). Она встречается в мезозойских отложениях очень часто, от верхнего триаса до конца мела (~237–66 млн лет назад), и, возможно, даже преодолевает границу мела и палеогена и проходит в даний (Petrosyants, Bondarenko, 1983). Как пыльца покрытосеменных она трактовалась по признакам общей морфологии и первоначально была интерпретирована совершенно неправильно: Pflug смотрел на пыльцевое зерно, смятое в латеральном положении (рис. 3: 4, 5), и реконструировал у него наличие трех борозд. Однако *Classopollis* очень часто сохраняется и в тетрадах (рис. 3: 12), по которым легко можно понять, что псевдопора располагается на дистальном полюсе, а римула занимает субэкваториальное положение. Хотя от интерпретации Pflug быстро отказались, наличие нескольких разных апертур все же весьма необычно для пыльцы голосеменных, и предположение о покрытосеменной принадлежности *Classopollis* продержалось до появления инситных находок (Vagnard, 1968; Hlušík, Konzalova, 1976). Стало очевидно, что пыльца такого типа производилась хвойными семейства Cheirolepidiaceae (Alvin, 1982). *Classopollis* был одним из первых палинотипов, изученных с помощью ТЭМ (Pettitt, Chaloner, 1964). Интересно, что сходство с покрытосемен-

**Рис. 3.** Морфология и ультраструктура пыльцы *Classopollis*

1, 2 — *Classopollis martinottii* Reyre, мел Ливана; 1 — СЭМ, черные стрелки указывают на псевдопору, видимую как небольшое углубление в области дистального полюса, закругленной линией обозначен экваториальный пояс, его внутренние ребра скрыты сплошным покровом; 2 — СМ, на просвет видны ребра экваториального пояса и как утонченный (более светлый) участок экзины — дистальная псевдопора, воспроизведено из Zavialova et al. (2010b: pl. 37 (1, 2)); 3, 6, 8, 10, 13, 14 — морфологические преобразования подпокровного слоя у представителей группы Circumpolles. Ранние Circumpolles (3 — *Duplicisporites granulatus* (Leschik) Scheuring, Carnian, Italy) имели подпокровный слой с многочисленными беспорядочно расположенными гранулами. Начиная с рэта (поздний триас), появляется подпокровный слой из больших, преимущественно однорядных гранул (6 — *Classopollis torosus* (Reissinger) Couper, рэт Англии, и 8 — *Classopollis meyeriana* (Klaus) Venkatachala et Góczán, келловей? Казахстана). В юрское время он постепенно трансформируется в столбиковидный подпокровный слой (10 — *Classopollis torosus*, келловей Сибири, и 13 — *Classopollis martinottii*, альб-сеноман? Ливана). В позднем мелу из столбиковидного возникает подпокровный слой с ветвящимися столбиковидными элементами (14 — *Classoidites glandis* Van Ameron, турон Франции). Стрелками обозначены элементы подпокровного слоя. Воспроизведено из Zavialova (2015: fig. 4). 4, 5, 7 — *Classopollis torosus*, вид сбоку, триас Англии; 4 — СЭМ, закругленной линией обозначен экваториальный пояс, его внутренние ребра скрыты сплошным покровом, белая стрелка указывает на римулу; 5 — СМ, закругленными линиями обозначен ребристый экваториальный пояс, на проксимальном полюсе видны филаменты; 7 — СЭМ, отчетливо видны филаменты на проксимальном полюсе (стрелка указывает на один из них), неопубликованные материалы Завьяловой и Г. Роги; 9, 11 — *Classopollis meyeriana*, проксимальная сторона, триас Англии, видна рудиментарная проксимальная щель (стрелка), воспроизведено из Zavialova et al. (2010a: figs. 4e, 5e); 12 — *Classopollis martinottii*, тетрада, очевидно, что псевдопора расположена дистально (обозначена стрелками на одном из пыльцевых зерен), а римула — в области экватора, закругленными линиями обозначен ребристый экваториальный пояс, мел Ливана, воспроизведено из Zavialova et al. (2010b: fig. 6a). Масштабные линейки: 1, 4, 5, 9, 11, 12 — 10 мкм, 2 — 20 мкм, 3, 6, 8, 10, 13, 14 — 1 мкм, 7 — 3 мкм.

**Fig. 3.** Morphology and ultrastructure of *Classopollis*

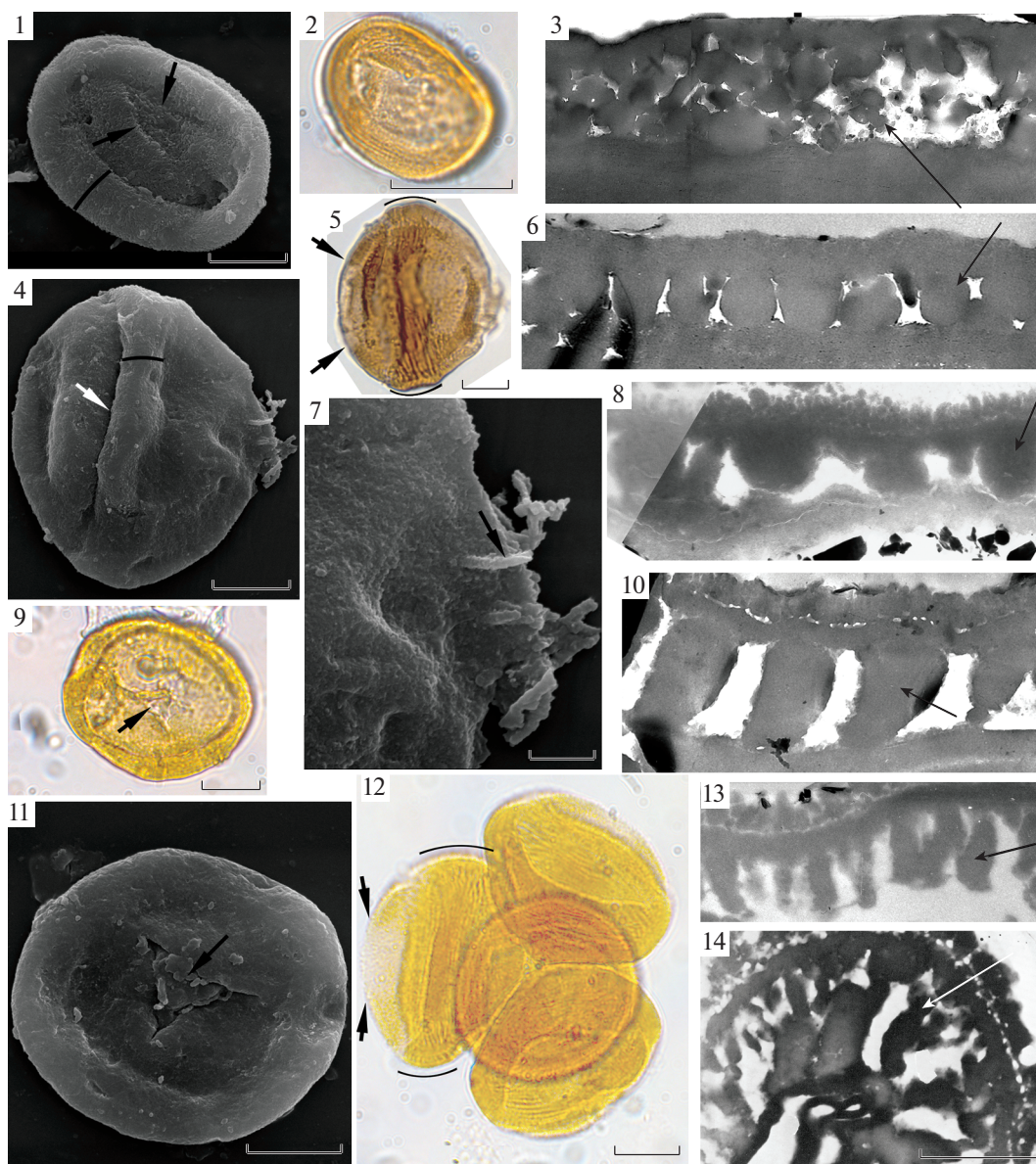
1, 2 — *Classopollis martinottii* Reyre, Cretaceous of Lebanon; 1 — SEM, black arrows point to the pseudopore visible as a depression in the area of the distal pole, curved line indicates the equatorial rim, its inner ribs are hidden under the solid tectum; 2 — LM, obliquely distal view, note ribs of the equatorial rim and the distal pseudopore visible as a thin (light) area of the exine, reproduced from Zavialova et al. (2010b: pl. 37 (1, 2)); 3, 6, 8, 10, 13, 14 — transformations of the infratectum in members of Circumpolles. Early members of Circumpolles (3 — *Duplicisporites granulatus* (Leschik) Scheuring, Carnian, Italy) had an infratectum of numerous small irregularly distributed granules. Since the Rhaetian an infratectum appeared that consists of large granules arranged predominantly in one row (6 — *Classopollis torosus* (Reissinger) Couper, Rhaetian, England, and 8 — *Classopollis meyeriana* (Klaus) Venkatachala et Góczán, Callovian?, Kazakhstan). This infratectum gradually transformed during the Jurassic into a columellate-like infratectum (10 — *Classopollis torosus*, Callovian, Siberia, and 13 — *Classopollis martinottii*, Albian–Cenomanian?, Lebanon). In the Late Cretaceous, the columellate-like infratectum gave rise to an infratectum with branching columellate-like elements (14 — *Classoidites glandis* Van Ameron, Turonian, France). Arrows point on elements of the infratectum. Reproduced from Zavialova (2015: fig. 4); 4, 5, 7 — *Classopollis torosus*, lateral view, Triassic of England; 4 — SEM, curved line indicates the equatorial rim, its inner ribs are hidden under the solid tectum, white arrow points to the rimula; 5 — LM, striated equatorial rim is marked by curved lines, note filaments on the proximal pole; 7 — SEM, filaments on the proximal pole are clearly visible (arrow points to one of them), unpublished materials by Zavialova and Roghi; 9, 11 — *Classopollis meyeriana*, proximal view, Triassic of England, note the rudimentary trilete scar (arrow), reproduced from Zavialova et al. (2010a: figs. 4e, 5e); 12 — *Classopollis martinottii*, a tetrad, distal position of the pseudopore (arrows, one of the pollen grains) and subequatorial position of the rimula are evident, striated equatorial rim is marked by curved lines, Cretaceous of Lebanon, reproduced from Zavialova et al. (2010b: fig. 6a). Scale bars: 1, 4, 5, 9, 11, 12—10 µm, 2—20 µm, 3, 6, 8, 10, 13, 14—1 µm, 7—3 µm.

ными было выявлено и на уровне ультраструктуры экзины, на чем мы еще остановимся ниже (Pock et al., 1990; Zavialova et al., 2010b).

### В ПОИСКАХ ПЫЛЬЦЫ ДОМЕЛОВЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ (ДАННЫЕ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ)

Рассмотрим, какие признаки ультраструктуры экзины — сохраняющейся в ископаемом состоянии спорополлениновой наружной оболочки пыльцевых зерен — могут иметь значение для выявления принадлежности пыльцевых зерен к покрытосеменным. Экзина подразделяется на эктэксину, в которой могут выделяться покров (= тектум), подпокровный слой (инфратектум) и подстилающий слой, и нижележащую эндэксину (рис. 4). Часто, на световом уровне, различают только сэксину (покров + инфратектум) и нэксину (подстилающий слой + эндэксина). Эктэксина может быть столбиковой, ячеистой, гранулярной

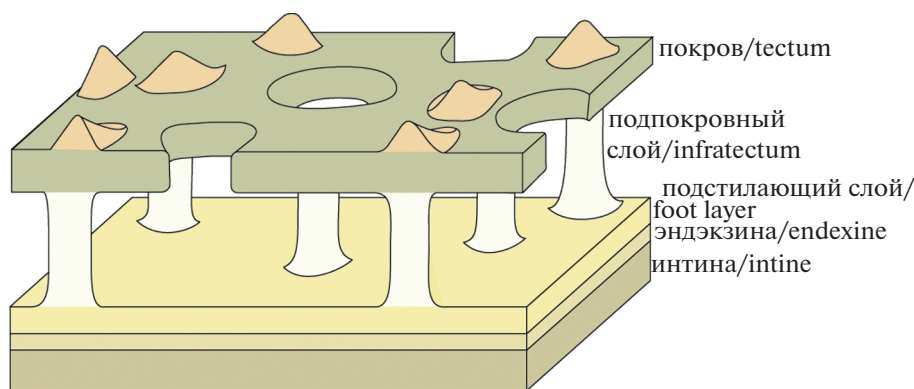
и гомогенной. В столбиковой эктэксине самый наружный слой, покров, лежит на цельных столбиках, которые упираются в подстилающий слой (рис. 4, рис. 5: 1, 3). Последний может отсутствовать, и тогда столбики соприкасаются с эндэксинной. Ячеистая эктэксина сформирована небольшими, ограниченными друг от друга подразделениями, — ячейками (рис. 5: 9, рис. 6, рис. 7: 1–6). Гранулярная эктэксина состоит из сферических элементов (рис. 3: 3, 6, рис. 5: 6, рис. 7: 7, 8). В гомогенной эктэксине структурных элементов выделить не удастся (рис. 5: 8). Все типы ультраструктуры эктэксины весьма разнообразны (например, Kirmann, Zavada, 1994, fig. 25–28 — ячеистая эктэксина; Doyle, 2009, pl. I — гранулярная эктэксина; Kvaček et al., 2016, fig. 8h–k, рис. 5: 1–9, рис. 7: 1–8), и их особенности часто позволяют высказывать убедительные предположения о ботанической принадлежности пыльцевых зерен.



Внутренний слой экзины, отличающийся от эктэкины по времени формирования и, часто, по электронной плотности, — эндэкина — тоже может быть представлен несколькими вариантами ультраструктуры. Ламеллярная эндэкина сформирована протяженными плоскими элементами — ламеллами (рис. 5: 7). Такая эндэкина может состоять из многих (рис. 5: 7), нескольких (рис. 7: 7) или единственной ламеллы (рис. 5: 5). Эндэкина также может быть гомогенной (рис. 5: 1, рис. 7: 8), мелкозернистой (Zavialova et al., 2001, pl. 2(4)), гранулярной (рис. 5: 2), губчатой. Она может быть равномерно развита по всему периметру пыльцевого зерна (рис. 8: 11), присутствовать только в некоторых областях или быть более

развитой в них (рис. 8: 5, 6), или полностью отсутствовать (рис. 5: 8). Особенности ультраструктуры эндэкины могут иметь систематическое значение.

D. Doyle et al. (1975) рассмотрели имевшиеся к моменту написания их обзора данные по ультраструктуре экзины пыльцевых зерен современных и ископаемых семенных растений и предложили критерии разграничения между пыльцой голосеменных и примитивных покрытосеменных (рис. 9). Согласно этим авторам и у голосеменных, и у покрытосеменных покров может быть как четко отграничен от подпокрывного слоя, так и может постепенно в него переходить; а вот покров с большими перфорациями характерен



**Рис. 4.** Трехмерная модель столбиковой спородермы пыльцевого зерна покрытосеменного. Воспроизведено из Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: fig. 16A).

**Fig. 4.** 3D model of columellate sporoderm of angiosperm pollen. Reproduced from Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: fig. 16A).

только для покрытосеменных. Пыльца с таким вариантом покрова называется полупокровной (семитектатной), а ее поверхность – сетчатой. У голосеменных встречается ячеистый и гранулярный варианты подпокровного слоя, у покрытосеменных – столбиковый и гранулярный; гранулярный подпокровный слой обнаружен и у предположительно примитивных, и у продвинутых членов обеих групп. По Doyle et al. (1975) голосеменные характеризуются ламеллярной эндэксиной, развитой равномерно по всему периметру пыльцевого зерна, а покрытосеменные имеют неламеллярную эндэксину, причем часто она присутствует только в апертурных областях или же отсутствует полностью. Авторы успешно применили сформулированные ими критерии для определения систематической принадлежности нескольких таксонов ископаемых дисперс-

ных пыльцевых зерен. Эта схема оказалась удачным рабочим инструментом, лучше которого до сих пор не предложено, но даже и сами авторы признавали ее условность.

Итак, столбиковая эктэксина считается отличительной особенностью покрытосеменных. Она значительно отличается от ячеистой эктэксины и по процессу формирования, и по ультраструктуре у зрелого пыльцевого зерна. Тем не менее, выяснить, точно ли мы наблюдаем столбиковую эктэксину, довольно часто бывает сложно. Различия между столбиковой и ячеистой эктэксиной хорошо видны на трехмерных реконструкциях ультраструктуры (рис. 4, б). Однако ультрамикрорафии срезов представляют собой двумерные изображения. Одиночные срезы некоторых вариантов ячеистой эктэксины (например, с упорядоченны-

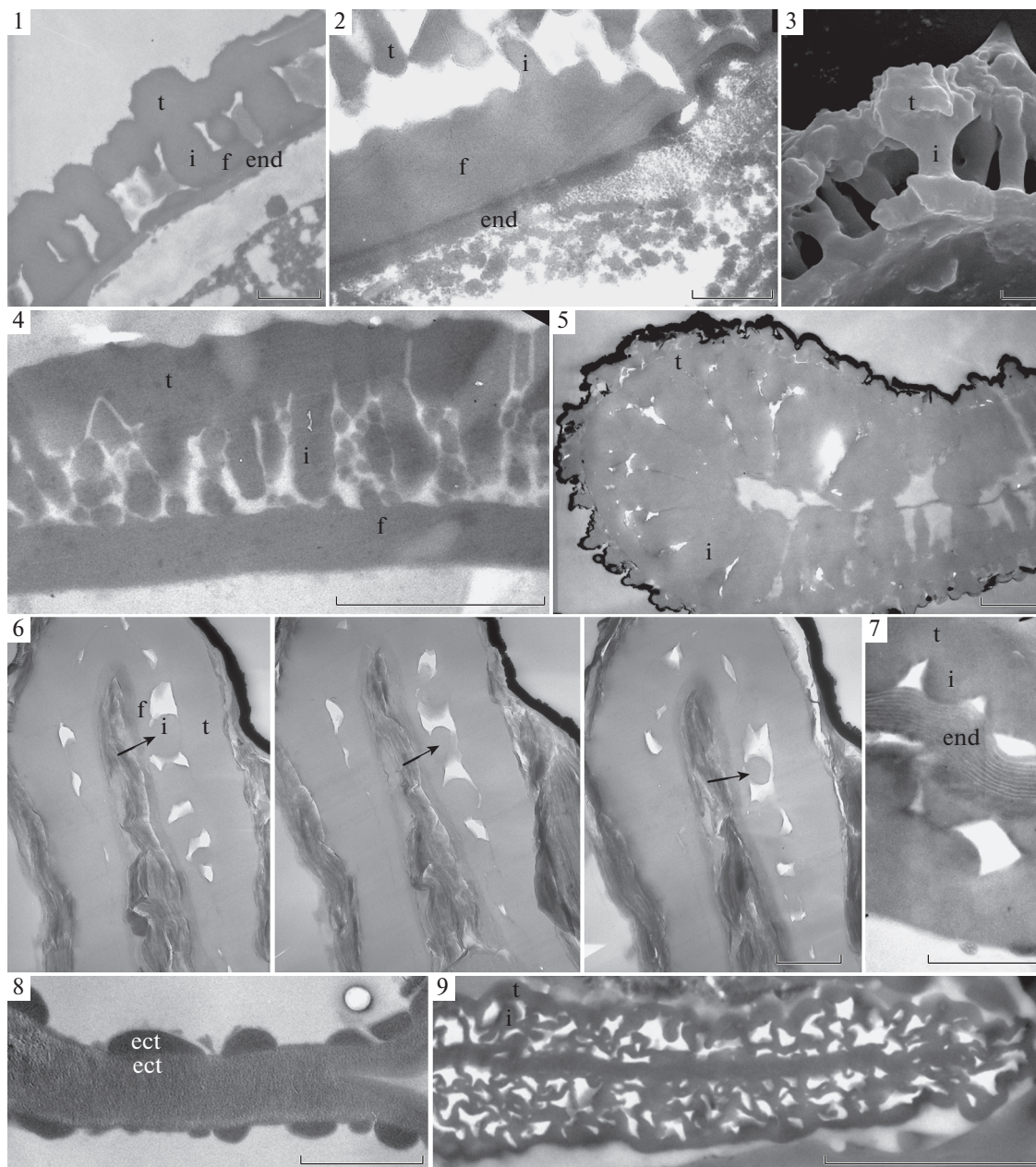
**Рис. 5.** Типы экт- и эндэксины, ТЭМ (1, 2, 4–9) и СЭМ (3)

Столбиковая (1–3), столбиково-гранулярная (4), гранулярная (5–6), однородная (8) и ячеистая (9) эктэксина. Гомогенная (1), гранулярная (2) и ламеллярная (7) эндэксина. 1 – *Quercus john-tuckeri* Nixon et C.H. Mull., современный; 2 – *Archaranthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul, мел, Россия; 3 – *Achillea millefolium* L., современный, предоставлено С.В. Полевой; 4 – *Pseudoasterophyllites cretaceus* Feistm. ex Velen. (*Tucanopollis* тип), мел, Чехия; 5 – *Classopollis* sp., мел, Ливан, воспроизведено из Zavialova et al. (2010b: pl. 36 (5)); 6 – *Ginkgocycadophytus* sp., мел, Россия, воспроизведено из Zavialova et al. (2011: fig. 7H–J); 7 – *Antevsia zeileri* (Nathorst) Harris, триас, Германия, воспроизведено из Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert (2011: pl. III(2)); 8 – *Williamsoniella coronata* Thomas, юра, Англия, неопубликованные материалы Завьяловой к статье Zavialova et al. (2009); 9 – пыльца лигиноптерисового, пермь, Иордания, воспроизведено из Zavialova et al. (2020: fig. 5B). t – покров, i – подпокровный слой, f – подстиляющий слой, end – эндэксина, стрелки указывают на гранулы подпокровного слоя. Масштабные линейки: 1, 5 – 0.7 мкм, 2, 7 – 0.5 мкм, 3, 4, 6 – 1 мкм, 8 – 1.3 мкм, 9 – 2.5 мкм.

**Fig. 5.** Types of ect- and endexine. TEM (1, 2, 4–9) and SEM (3)

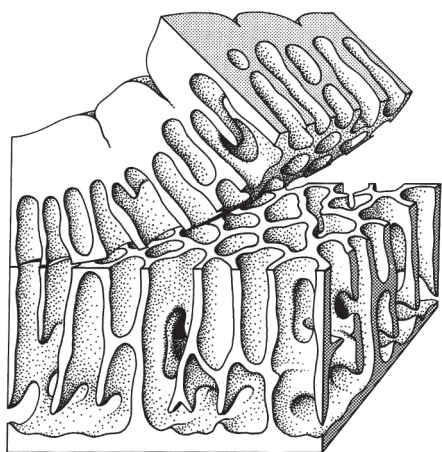
Columellate (1–3), columellate-granular (4), granular (5–6), homogeneous (8), and alveolate (9) ectexine. Homogeneous (1), granular (2), and lamellate (7) endexine. 1 – *Quercus john-tuckeri* Nixon et C.H. Mull., recent; 2 – *Archaranthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul, Cretaceous, Russia; 3 – *Achillea millefolium* L., recent, courtesy of Svetlana Polevova; 4 – *Pseudoasterophyllites cretaceus* Feistm. ex Velen. (*Tucanopollis* type), Cretaceous, Czech Republic; 5 – *Classopollis* sp., Cretaceous, Lebanon, reproduced from Zavialova et al. (2010b: pl. 36(5)); 6 – *Ginkgocycadophytus* sp., Cretaceous, Russia, reproduced from Zavialova et al. (2011: fig. 7H–J); 7 – *Antevsia zeileri* (Nathorst) Harris, Triassic, Germany, reproduced from Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert (2011: pl. III(2)); 8 – *Williamsoniella coronata* Thomas, Jurassic, England, unpublished material to Zavialova et al. (2009); 9 – lyginopterid pollen, Permian, Jordan, reproduced from Zavialova et al. (2020: fig. 5B). t – tectum, i – infratectum, f – foot layer, end – endexine, arrows indicate infratectal granules. Scale bars: 1, 5 – 0.7 μm, 2, 7 – 0.5 μm, 3, 4, 6 – 1 μm, 8 – 1.3 μm, 9 – 2.5 μm.





ми ячейками, расположенными перпендикулярно поверхности экзины) могут быть весьма сходны со срезами столбиковой эктэкзины. В эпоху световой микроскопии наличие столбиковой эктэкзины выявляли на оптических срезах; так все еще делают, если по тем или иным причинам не использованы электронно-микроскопические методы. На оптических срезах правильная ячейчатая эктэкзина тоже весьма напоминает столбиковую. Гранулярная эктэкзина, сформированная многочисленными мелкими беспорядочно ориентированными гранулами, совсем не похожа на столбиковую эктэкзину (рис. 3: 3). Вариант гранулярной

эктэкзины, при котором крупные гранулы расположены в один ряд и зажаты между покровом и подстилающим слоем (или эндэкзиной), весьма напоминает столбиковую эктэкзину и на одиночных ультратонких срезах, и на оптических срезах. Например, экзина пыльцевых зерен *Classopollis* из отложений верхнего триаса—нижней юры на оптических срезах похожа на столбиковую, но данные ТЭМ показывают, что подпокрывный слой сформирован однорядными крупными гранулами (рис. 3: 6; Pettitt, Chaloner, 1964; Zavialova et al., 2010a). Для более обоснованной интерпретации ультраструктуры и выбора в сомнительных случа-



**Рис. 6.** Трехмерная реконструкция экзины современной *Zamia floridana* A. DC., показывающая удлиненно-ячеистую ультраструктуру. Экзина может выглядеть по-разному в зависимости от направления среза. Воспроизведено из Taylor, Zavada (1986).

**Fig. 6.** Three-dimensional representation of the exine of recent *Zamia floridana* A. DC., showing the elongated-alveolate ultrastructure. The exine appears on sections very different, dependent on the direction of the section. Reproduced from Taylor, Zavada (1986).

ях между гранулами, столбиками, ячейками нужно рассматривать не одиночные ультратонкие срезы, а их последовательную серию (например, Zavialova et al., 2011). Так, сферический элемент, “от начала до конца” пройденный серией срезов, на всех ультрамикрорафиях будет давать более или менее округлые изображения разного диаметра (рис. 5: 6), тогда как столбик может убедительно показаться округлым на одной из ультрамикрорафий серии, но будет иметь другие очертания на остальных. Для выявления типа структурного элемента могут быть полезны трехмерные модели ультраструктуры, получаемые с помощью ТЭМ-томографии (Zavialova et al., 2019).

По *Classopollis* имеются обширные данные ТЭМ. Оказалось, что пыльцевые зерна этого рода из отложений разного возраста несколько различаются по ультраструктуре. Однорядные гранулы формируют подпокровный слой у более древних представителей (рис. 3: 6, 8). У юрских и меловых *Classopollis* элементы подпокровного слоя вытягиваются и превращаются в столбиковидные структуры (рис. 3: 10, 13), а у наиболее позднего из изученных *Classopollis*, из отложений позднего мела, столбиковидные элементы подпокровного слоя ветвятся (рис. 3: 14; Zavialova, 2015). Здесь столбиковидная экзина является не подтверждением принадлежности к покрытосеменным, а ярким примером ангиоспермизации – появления у представителей самых разных групп голосеменных черт, характерных для покрытосеменных (Krassilov, 1989), причем параллелизмы с пыль-

цей покрытосеменных прослеживаются в ряду морфологических трансформаций от более ранних к более поздним *Classopollis* (рис. 3: 3, 6, 8, 10, 13, 14). Смешанная столбиково-гранулярная экзина наблюдалась у пыльцы позднемелового покрытосеменного *Pseudoasterophyllites cretaceous* Feistm. ex Velen. (Kvaček et al., 2016; рис. 5: 4). Возникновение столбиков из гранул ранее уже было предложено для некоторых покрытосеменных (Annonaceae), как и преобразование простых столбиков в ветвистые (Asteraceae). Например, A. Le Thomas, B. Lugardon (1976) наблюдали разнообразные переходы между гранулярной и столбиковой ультраструктурой эктэксина Annonaceae; у одних таксонов эктэксина выглядела полностью гранулярной, у других – полностью столбиковой, но наблюдались и переходные варианты, с присутствием и гранул, и столбиков или со столбиками, очертания которых позволяли предполагать, что они сформировались из гранул. Столбики формировались как путем слияния многочисленных мелких гранул, так и путем изменения очертаний крупных одиночных гранул. На последний вариант как раз и похоже то преобразование, которое, по нашему мнению, происходило у *Classopollis*. У дисперсных пыльцевых зерен морфологической группы Circumpolles, которая предположительно принадлежала самым ранним хейролепидиевым или их предкам, *Classopollis* – самый известный представитель этой группы, подпокровный слой состоит из многочисленных беспорядочно расположенных гранул (Zavialova, Roghi, 2005). Если предположение о ботанической принадлежности ранних представителей Circumpolles верно (инситные данные пока что отсутствуют), то крупные однорядные гранулы хейролепидиевых должны были возникать из многочисленных мелких гранул (рис. 3: 3, 6; Zavialova, 2015), как это имеет место у некоторых Annonaceae (Le Thomas, Lugardon, 1976).

Рассмотрим теперь дисперсную пыльцу *Clavatipollenites* Couper, характерную для отложений середины мела (баррема-альба, ~129.4–100.5 млн лет назад) всего мира (Tarasevich, Zhilin, 1999), а в некоторых регионах появляющуюся несколько раньше, например в валанжине–раннем готериве Марокко (Güebel et al., 1984), готериве Израиля (Brenner, 1996). Эти мелкие, широко эллиптические до округлых однобороздные сетчатые пыльцевые зерна, будучи встреченными в меловых палинологических комплексах, уверенно рассматриваются как пыльца покрытосеменных (рис. 8: 3). Такая интерпретация подтверждается и электронно-микроскопическими исследованиями (рис. 8: 1, 2, 5; например, Doyle et al., 1975; Walker, Walker, 1984; Zavada, 2004). Например, пыльцевые зерна *C. hughesii* Couper из баррема-апта США покровно-перфорированные до полупокровных, с хорошо развитыми столбиками под-

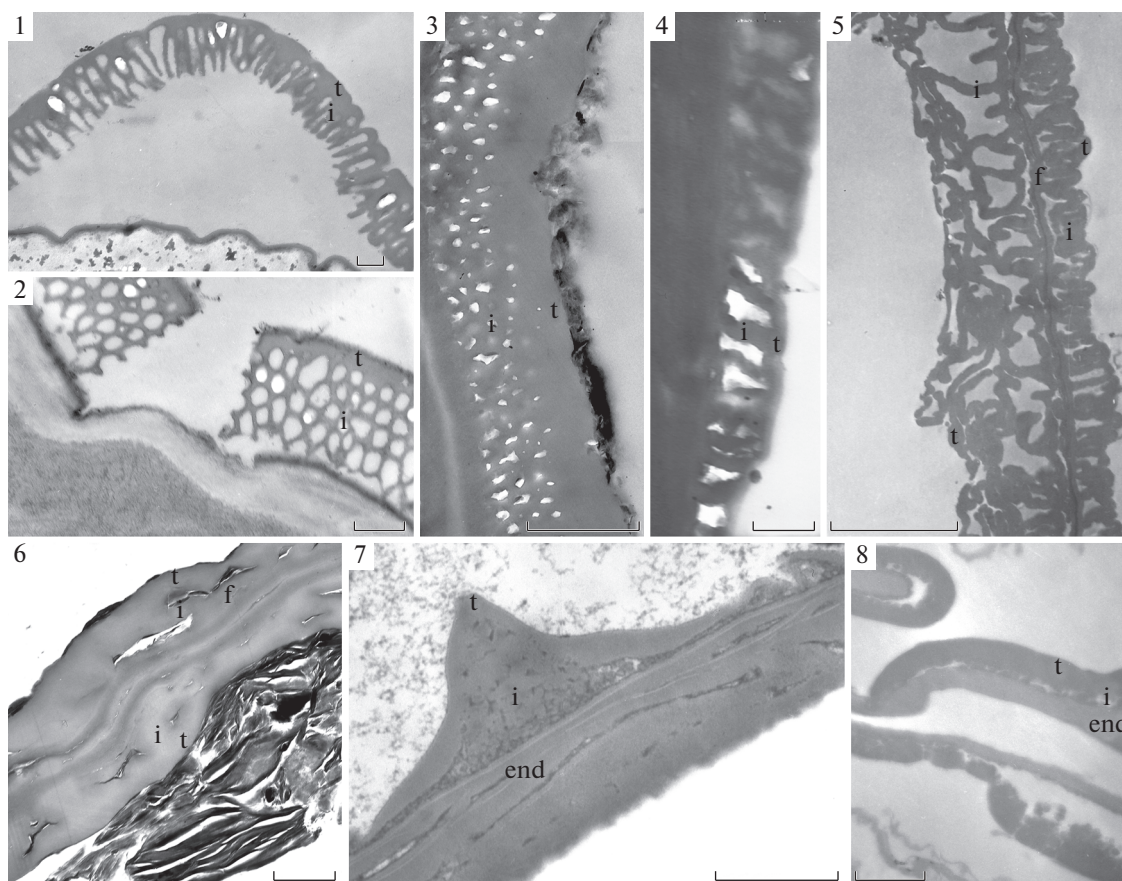


Рис. 7. Типы экт- и эндэксин, ТЭМ.

Ячеистая (1–6) и гранулярная (7, 8) эктэксина, ламеллярная (7) и гомогенная (8) эндэксина. 1, 2 – *Ceratozamia mexicana* Brongniart, современный, воспроизведено из Tekleva et al. (2007: pl. 20 (5, 6)); 3, 4 – *Androstrobus manis* Harris, юра, Англия, воспроизведено из Zavalova, van Konijnenburg-van Cittert (2016: pl. IV(2), VI(5)); 5 – *Preflosella nathania* Krassilov, мел, Россия; 6 – *Dinophyton spinosum* Ash, триас, США; 7 – *Gnetum leptostachyum* Blume, современный; 8 – *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva, мел, Россия. t – покров, i – подпокровный слой, f – подстилающий слой, end – эндэксина. Масштабные линейки: 1, 4 – 0.3 мкм, 2 – 0.2 мкм, 3, 8 – 1 мкм, 5 – 3.7 мкм, 6 – 2.6 мкм, 7 – 0.5 мкм.

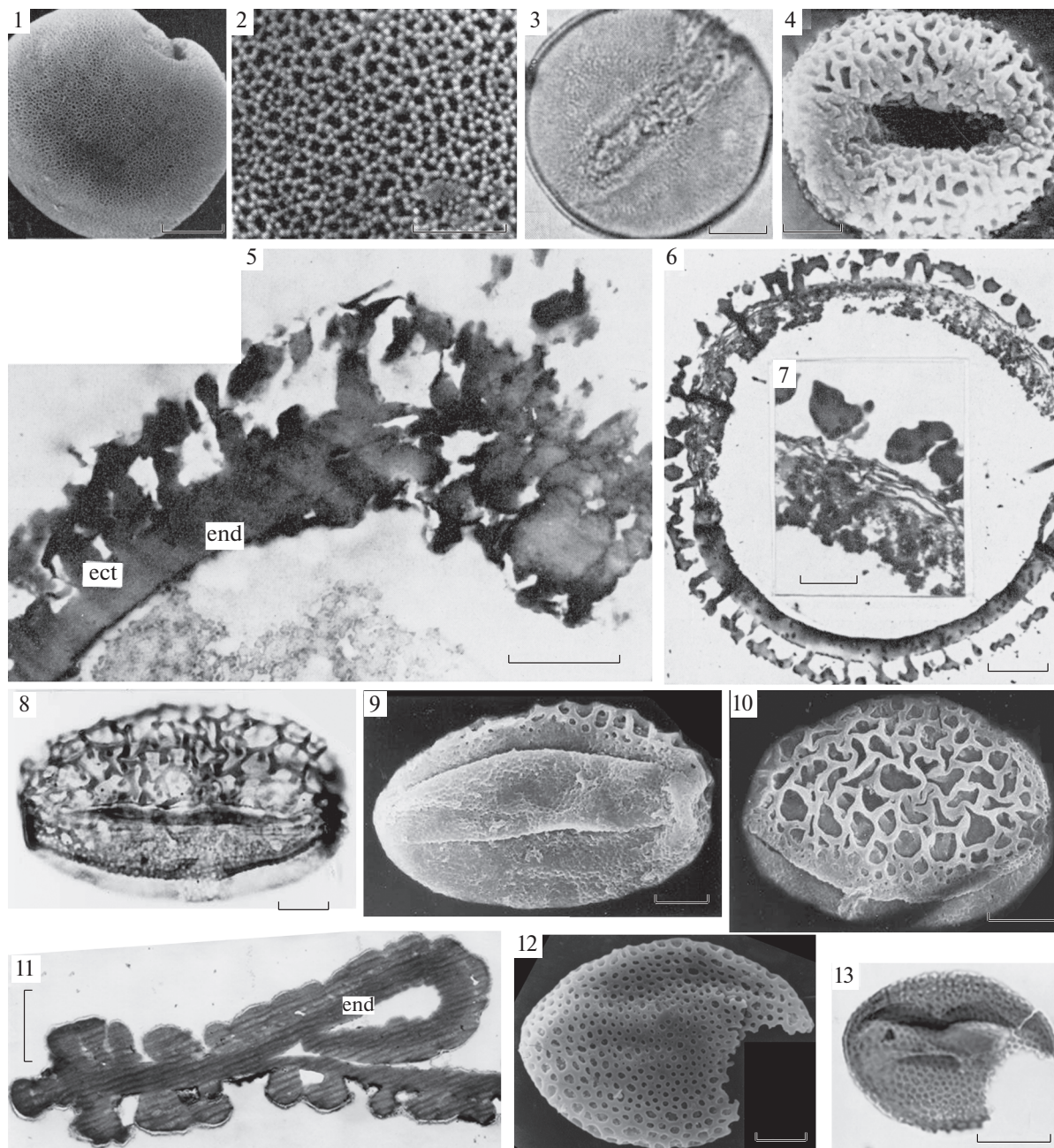
Fig. 7. Types of ect- and endexine. TEM.

Alveolate (1–6) and granular (7, 8) ectexine, lamellate (7) and homogeneous (8) endexine. 1, 2 – *Ceratozamia mexicana* Brongniart, recent, reproduced from Tekleva et al. (2007: pl. 20(5, 6)); 3, 4 – *Androstrobus manis* Harris, Jurassic, England, reproduced from Zavalova, van Konijnenburg-van Cittert (2016: pl. IV(2), VI(5)); 5 – *Preflosella nathania* Krassilov, Cretaceous, Russia; 6 – *Dinophyton spinosum* Ash, Triassic, USA; 7 – *Gnetum leptostachyum* Blume, recent; 8 – *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva, Cretaceous, Russia. t – tectum, i – infratectum, f – foot layer, end – endexine. Scale bars: 1, 4 – 0.3 μm, 2 – 0.2 μm, 3, 8 – 1 μm, 5 – 3.7 μm, 6 – 2.6 μm, 7 – 0.5 μm.

покровного слоя; толстая гомогенная эндэксина развита в районе апертур и отсутствует во вне-апертурных областях (Walker, Walker, 1984). Эта пыльца очень сходна с пыльцевыми зёрнами некоторых современных *Chloranthaceae*, например *Ascarina* J.R. Forst. et G. Forst (рис. 8: 4, 6, 7; Walker, Walker, 1984; Chlonova, Surova, 1988). Изучены также *Clavatipollenites* spp. 1, 2 (Walker, Walker, 1984): эктэксина столбиковая, а вот эндэксина отсутствует по всему периметру пыльцевого зёрна.

Кроме середины мела, *Clavatipollenites* спорадически встречается и в более древних отложениях, от самого позднего триаса – рэта – до начала

поздней юры – оксфорда (~208.5–163.5 млн лет назад, Batten, Koppelhus, 1996). В промежутке между оксфордом и валанжином – ранним готеривом, т.е. в течение около двадцати четырех миллионов лет, эта пыльца не обнаружена. Исследование раннеюрских (из геттанга – синемюра Дании) *Clavatipollenites*, выполненное с применением световой микроскопии и ТЭМ, выявило ультраструктуру эксины голосеменного типа (Batten, Dutta, 1997), резко отличающуюся от ультраструктуры меловых пыльцевых зёрн этого же морфотипа (Doyle et al., 1975; Walker, Walker, 1984). Изучив пять пыльцевых зёрн, авторы выделили целых три ультраструктурных типа; но мы



полагаем, что наблюдавшиеся различия объясняются разными направлениями срезов и (для третьего типа) худшей сохранностью. Эндэксина тонкая, равномерной толщины по всему периметру пыльцевого зерна, ламеллярная или гомогенная, у третьего типа отсутствует. Эктэксина ячеистая: на одних срезах или участках срезов ячейки однорядные, правильные, перпендикулярные поверхности экзины (Batten, Dutta, 1997, pl. V, fig. 8), а на других – выглядят двух-трехрядными, с округло-многоугольными очертаниями (Batten, Dutta, 1997, pl. V, fig. 7, 9). Разница объяс-

няется тем, что в первом случае ячейки перерезаны перпендикулярно поверхности оболочки пыльцевого зерна, а во втором случае – косо. Такое чередование можно наблюдать даже и на одном и том же срезе (например, Batten, Dutta, 1997, pl. V, fig. 7). Эктэксина такой ультраструктуры неизвестна у покрытосеменных, но зато характерна для пыльцевых зерен ископаемых и современных цикадовых (рис. 6, рис. 7: 1–4; Tekleva et al., 2007; Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert, 2016). Кроме того, хотя D. Batten и R. Dutta (1997) не использовали в своем исследовании

Рис. 8. Сетчатые пыльцевые зерна.

1–3, 5 – *Clavatipollenites incisus* Chlonova, мел Сибири, общий вид в СЭМ (1), деталь поверхности в СЭМ (2), общий вид в СМ (3), срез в апертурной области, видно утолщение и расщепление эндэкины (end), ТЭМ (5); 4, 6, 7 – *Ascarina rubricaulis* Solms, современный, общий вид в СЭМ (4), срез ацетоллизированного пыльцевого зерна, в области апертурности видна ламеллярная эндэкина с многочисленными спорополлениновыми гранулами во внутренней части, ТЭМ (6), участок среза в ТЭМ (7); 8–10 – *Tricrinopollis olsenii* Cornet, триас США, общий вид, СМ (8), СЭМ (9, 10); 11–13 – *Monocrinopollis microreticulatus* Cornet, триас США, срез экзины, эндэкина более электронно-плотная, равномерно толстая, эктэкина утончается по направлению к апертуре, ТЭМ (11), общий вид в СЭМ (12) и в СМ (13). Масштабные линейки: 1, 3, 8, 9, 13 – 10 мкм, 2, 6 – 2.5 мкм, 4, 12 – 5 мкм, 5, 7, 11 – 1 мкм. Воспроизведено из (1–7) Chlonova, Surova (1988: pl. I–III); (8–10) Cornet (1989: pl. 2(19–21)); (11–13) Doyle, Hutton (1991: fig. 9.8(c, d, f)).

Fig. 8. Reticulate pollen grains.

1–3, 5 – *Clavatipollenites incisus* Chlonova, Cretaceous of Siberia, general view in SEM (1), detail of the surface in SEM (2), general view in LM (3), section of the apertural region of the pollen wall showing progressive thickening and splitting of endexine (end) and large sporopollenin granules near the margin of the aperture, TEM (5); 4, 6, 7 – *Ascarina rubricaulis* Solms, recent, general view in SEM (4), section of acetolyzed pollen grain showing distal apertural region of pollen wall, partly separated lamellate endexine with numerous sporopollenin granules in its inner part, TEM (6), enlargement of the section, TEM (7); 8–10 – *Tricrinopollis olsenii* Cornet, Triassic of USA, general view, LM (8), SEM (9, 10); 11–13 – *Monocrinopollis microreticulatus* Cornet, Triassic of USA, ultrathin section of the exine, note more electron dense endexine of constant thickness and ectexine that becomes thinner towards the aperture, TEM (11), general view in SEM (12) and in LM (13). Scale bars: 1, 3, 8, 9, 13 – 10 μm, 2, 6 – 2.5 μm, 4, 12 – 5 μm, 5, 7, 11 – 1 μm. Reproduced from (1–7) Chlonova, Surova (1988: pl. I–III); (8–10) Cornet (1989: pl. 2(19–21)); (11–13) Doyle, Hutton (1991: fig. 9.8(c, d, f)).

СЭМ, но и по срезам видно, что покров изученной ими юрской пыльцы *Clavatipollenites* сплошной, тогда как меловая пыльца *Clavatipollenites* – покровно-перфорированная до полупокровной. Сомнения в принадлежности юрских *Clavatipollenites* покрытосеменным высказывались и на основании данных световой микроскопии:

внимательное рассмотрение оптических срезов свидетельствовало скорее в пользу ячеистой, а не столбиковой экзины (например, Doyle et al., 1975; Batten, Dutta, 1997). Таким образом, имеющиеся находки домеловой пыльцы *Clavatipollenites* в качестве свидетельств появления покрытосеменных использовать нельзя.

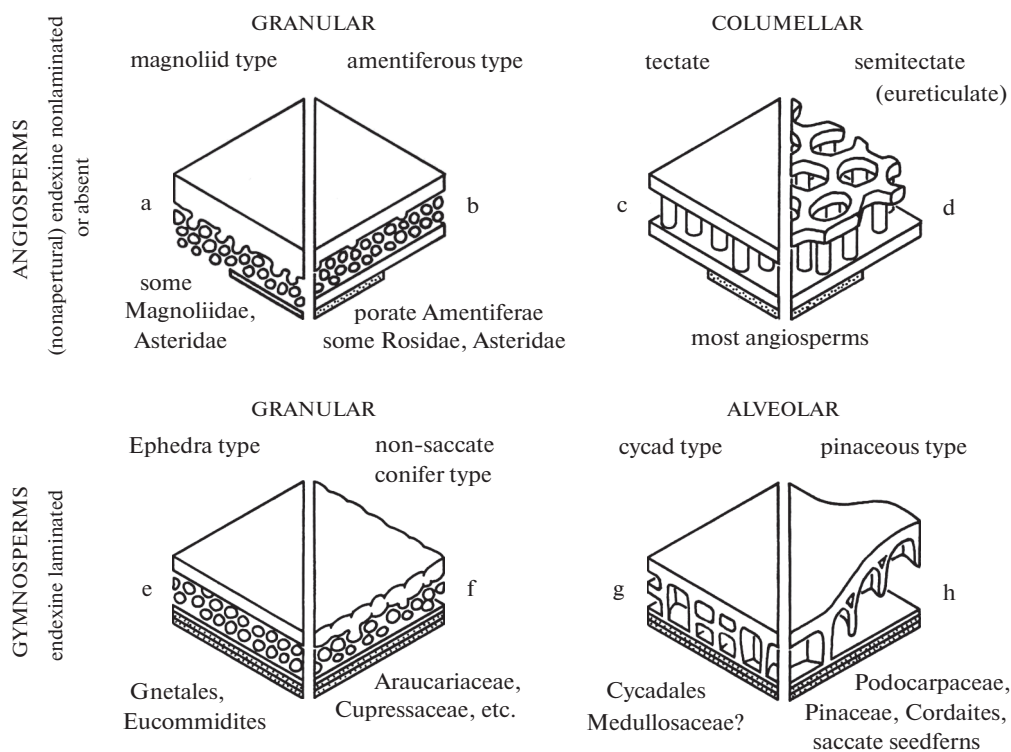


Рис. 9. Основные типы экзины пыльцы голосеменных и покрытосеменных (показаны внеапертурные области) и группы, для которых они наиболее типичны, воспроизведено из Doyle et al. (1975: fig. 1).

Fig. 9. Principal exine types in gymnosperm and angiosperm pollen (non-apertural regions) and groups in which they are most typically developed, reproduced from Doyle et al. (1975: fig. 1).

**Рис. 10.** Сетчатая пыльца, Normapollis и ребристая пыльца

1, 5, 8 – сетчатое пыльцевое зерно из триаса Швейцарии, СМ (1), КЛСМ (5, 8), воспроизведено из Hochuli, Feist-Burkhardt (2013: pl. I (1, 2, 5)); 2–4, 6, 7 – *Reticulatina microreticulata* (Efremova) Koloda, пермь Русской платформы, СМ (2), ТЭМ (3, 4), СЭМ (6, 7), воспроизведено из Zavialova, Gomankov (2009: pl. I (1, 2, 4–6)); 9 – *Oculipollis* sp., мел, Швеция, СМ, фото France Polette; 10, 16 – *Welwitschia mirabilis* Hook. f., современный, СМ (10), предоставлено Е.Э. Северовой и ТЭМ (16); 11, 13, 17 – *Ephedra multipartita* Chlonova, мел, Китай, СМ (11), СЭМ (13) и ТЭМ (17); 12, 15, 18 – *Lagenella martini* (Leschik) Klaus, триас, Австрия, СМ (12), СЭМ (15) и ТЭМ (18), воспроизведено из Tekleva, Roghi (2018: fig. 3, pl. I(7), II(5)); 14 – *Equisetosporites* sp., триас, Австрия, СЭМ. t – покров, i – подпокровный слой, end – эндэксина, стрелки указывают на апертур, звездочки – на ламеллы эндэксины. Масштабные линейки: 1, 5, 8 – 15–10 мкм, 2, 6 – 20 мкм, 3, 16 – 1 мкм, 4 – 2 мкм, 7 – 4 мкм, 17 – 0.5 мкм, 18 – 0.2 мкм.

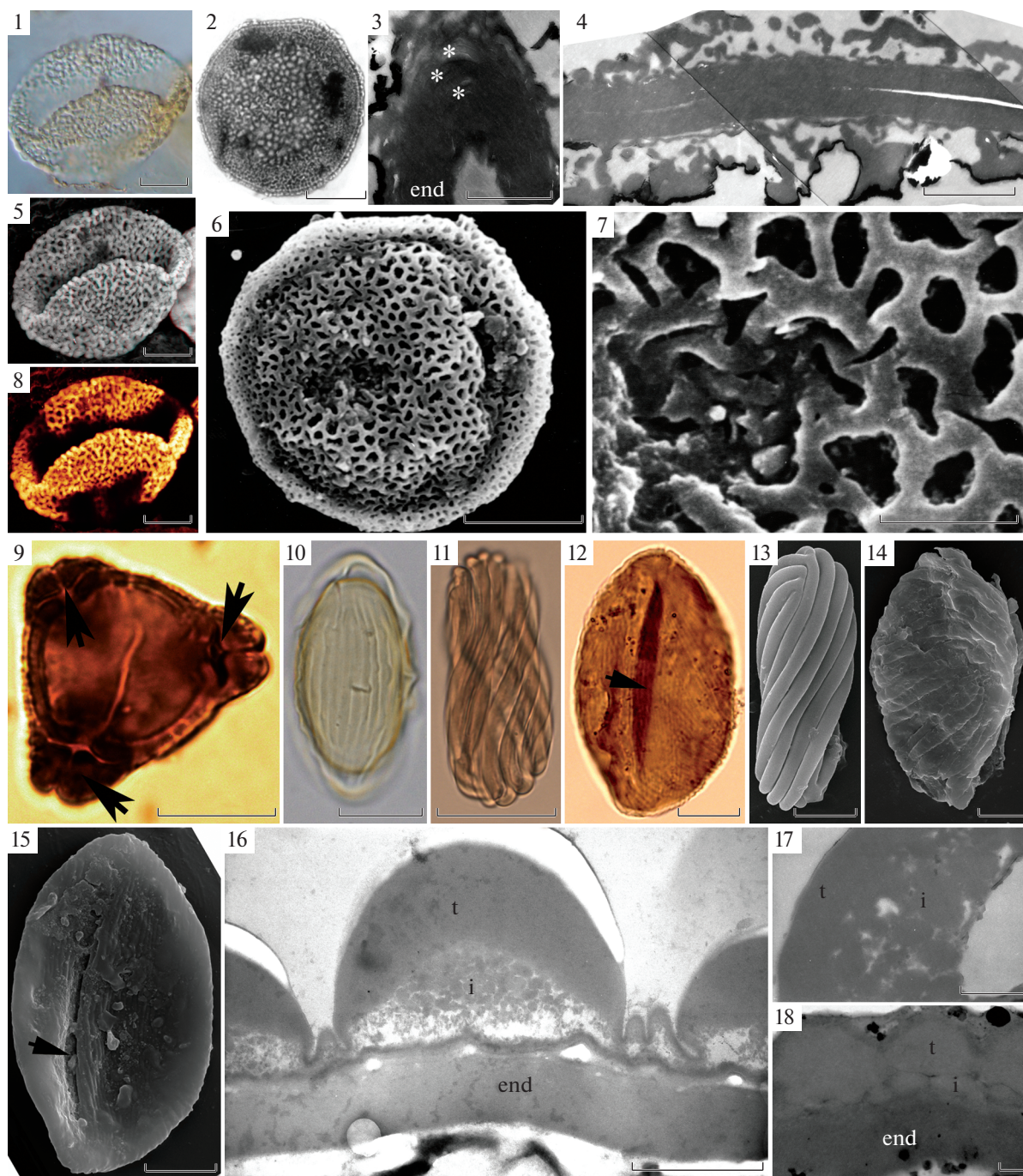
**Fig. 10.** Reticulate pollen, Normapollis and plicate pollen

1, 5, 8 – reticulate pollen grain from the Triassic of Switzerland, LM (1), CLSM (5, 8), reproduced from Hochuli, Feist-Burkhardt (2013: pl. I (1, 2, 5)); 2–4, 6, 7 – *Reticulatina microreticulata* (Efremova) Koloda, Permian of the Russian Platform, LM (2), TEM (3, 4), SEM (6, 7), reproduced from Zavialova, Gomankov (2009: pl. I (1, 2, 4–6)); 9 – *Oculipollis* sp., Cretaceous, Sweden, LM, courtesy of France Polette; 10, 16 – *Welwitschia mirabilis* Hook. f., recent, LM (10, courtesy of Elena Severova) and TEM (16); 11, 13, 17 – *Ephedra multipartita* Chlonova, Cretaceous, China, LM (11), SEM (13) and TEM (17); 12, 15, 18 – *Lagenella martini* (Leschik) Klaus, Triassic, Austria, LM (12), SEM (15) and TEM (18), reproduced from Tekleva, Roghi (2018: fig. 3, pl. I (7), II (5)); 14 – *Equisetosporites* sp., Triassic, Austria, SEM. t – tectum, i – infractectum, end – endexine, asterisks indicate lamellae of the endexine, arrows indicate apertures. Scale bars: 1, 5, 8–15–10  $\mu\text{m}$ , 2, 6 – 20  $\mu\text{m}$ , 3, 16 – 1  $\mu\text{m}$ , 4 – 2  $\mu\text{m}$ , 7 – 4  $\mu\text{m}$ , 17 – 0.5  $\mu\text{m}$ , 18 – 0.2  $\mu\text{m}$ .

Кроме *Clavatipollenites*, из меловых палинокомплексов описаны и другие таксоны сетчатой пыльцы. Для мела такая пыльца – общепризнанный маркер присутствия покрытосеменных, но она, хотя и очень редко и всегда в очень небольших количествах, встречается и в более древних комплексах. В верхней юре (оксфорде, ~164–157 млн лет назад) Франции В. Cornet, D. Nabib (1992) обнаружили несколько комков пыльцы покрытосеменного облика и отнесли ее к новому виду рода *Stellatopollis* Doyle. Это крупная сетчатая овальная однобороздная пыльца с очень характерной кротоноидной (состоящей из кругов из пяти-шести приподнятых треугольных элементов) скульптурой оказалась настолько похожа на пыльцу современной *Lilium* L., что авторам пришлось дополнительно оговаривать невозможность засорения образца современной пыльцой. Тем не менее, после прочтения статьи возникает желание увидеть препараты и сравнить цвет оболочек этой пыльцы и остальных членов палинокомплекса: палиноморфы, претерпевшие общую геологическую историю, имеют сходные по цвету оболочки, тогда как оболочки заносных современных пыльцевых зерен будут гораздо светлее оболочек ископаемых палиноморф. С результатами этой работы связаны некоторые странности: часть изготовленных монопрепаратов не пережили десятилетнего хранения, несколько пыльцевых зерен сильно увеличились и стали более прозрачными. Авторы объясняют это чрезмерным окислением при проводке, однако другие члены комплекса сохранились неповрежденными. Авторы предполагают, что повышенная чувствительность такой пыльцы к окислению может быть одним из объяснений редкости находок пыльцы покрытосеменного типа в юрских отложениях. Проще это можно объяснить все-таки засорени-

ем современной пыльцой. Мы согласны с Норманом Хьюзом, настаивающем, что, прежде чем учитывать эту находку в филогенетических построениях, необходимо отмацерировать новую порцию геологической породы с этого же уровня и переизучить палинокомплекс, тем более что во всем остальном разрезе никаких пыльцевых зерен покрытосеменного облика не обнаружено (Hughes, 1994; Hughes, McDougall, 1994).

Наиболее интригующая домеловая сетчатая пыльца принадлежит группе *Stinopollis* (рис. 8: 8–13), обнаруженной в отложениях позднего триаса (карния ~237–227 млн лет назад) США (Cornet, 1989). В палинокомплексах она встречается всегда в очень небольшом количестве (не более 2%). Пыльцевые зерна довольно крупные, с сетчато-столбчатой экзиной, диморфной скульптурой (с ячейками разного размера в разных областях поверхности), имеют не менее двух борозд (рис. 8: 9), расположенных дистально или меридионально. Название группы – по свидетельству автора (Cornet, 1989) похожие на лилии – дано из-за сходства с пыльцой однодольных. Пять родов *Pentecrinopollis* Cornet, *Tricrinopollis* Cornet, *Mono-crinopollis* Cornet, *Dicrinopollis* Cornet и *Zonacrinopollis* Cornet описаны на очень небольших количествах экземпляров (последний, например, по двум пыльцевым зернам). Cornet (1989) приписывает им необычные и весьма разнообразные варианты апертур, которые, к сожалению, в основном плохо различимы на приведенных фотографиях. Однако характерная поверхность с более крупной и более мелкой сетчатой скульптурой, очень напоминающая таковую у пыльцы представителей однодольных, видна прекрасно (рис. 8: 8–10). Приведенные ультратонкие срезы сделаны под слишком маленьким увеличением, выглядят нерезкими, – по ним невозможно проверить, дей-



ствительно ли эндэкина гомогенная, действительно ли она утолщается в области апертур, как описывает автор (Cornet, 1989). В более позднем переизучении этого материала представительные данные по ультраструктуре экзины также не были получены (Vasanthy et al., 2004). Для обоснованной интерпретации Crinopollis все еще требуется новое исследование представителей этой группы, но очень похоже, что все-таки в действительно-

сти эндэкина Crinopollis голосеменного облика — хорошо развитая, равномерной толщины. Например, D. Doyle, C. Hotton (1991), изучив правда не *Monocrinopollis doylei* Cornet (Cornet, 1989; Vasanthy et al., 2004), а *M. microreticulatus* Cornet (рис. 8: 12, 13), описали гомогенную эндэкину равномерной толщины, подтвердив описание вполне убедительными изображениями среза (рис. 8: 11).

Есть находки сетчатой пыльцы и из триаса Европы: из анизия-ладина Норвегии (~247.2–237 млн лет назад, Hochuli, Feist-Burkhardt, 2004) и ладина Швейцарии (Hochuli, Feist-Burkhardt, 2013). Подобно пыльце *Scinopolles* и в отличие от пыльцы раннемеловых покрытосеменных, эти пыльцевые зерна довольно крупные. В отличие от *Scinopolles* с их диморфной скульптурой, ячеи сетки этих пыльцевых зерен сходны по размеру; апертура описывается как единственная борозда (рис. 10: 1, 5, 8). В комплексе они попадают исключительно редко, составляя лишь доли процента. В более раннем исследовании авторы прямо трактуют изученную пыльцу как пыльцу покрытосеменных, в более позднем их выводы звучат осторожнее (Hochuli, Feist-Burkhardt, 2004, 2013). На основании данных СМ (рис. 10: 1) и КЛСМ (рис. 10: 5, 8) они полагают, что нэкзина тонкая или отсутствует; электронные микроскопы в этих исследованиях не использовались. Разрешающая способность примененных микроскопов недостаточна для того, чтобы с полным основанием судить о толщине отдельных слоев спородермы. Кроме того, для применения критериев Doyle с соавторами (Doyle et al., 1975) требуется знать, что представляет собой наблюдаемая нэкзина: подстилающий слой и эндэксину или же какой-то один из этих слоев, и какова их ультраструктура. Без использования ТЭМ на эти вопросы не ответить.

Рассмотренные выше домеловые находки дисперсной сетчатой пыльцы объединяет несколько общих свойств: пыльцевые зерна обнаружены в очень небольших количествах, они присутствовали в каком-то определенном слое и не были найдены выше и ниже по разрезу. Морфологически пыльцевые зерна не выглядят примитивными — они напоминают пыльцу однодольных покрытосеменных.

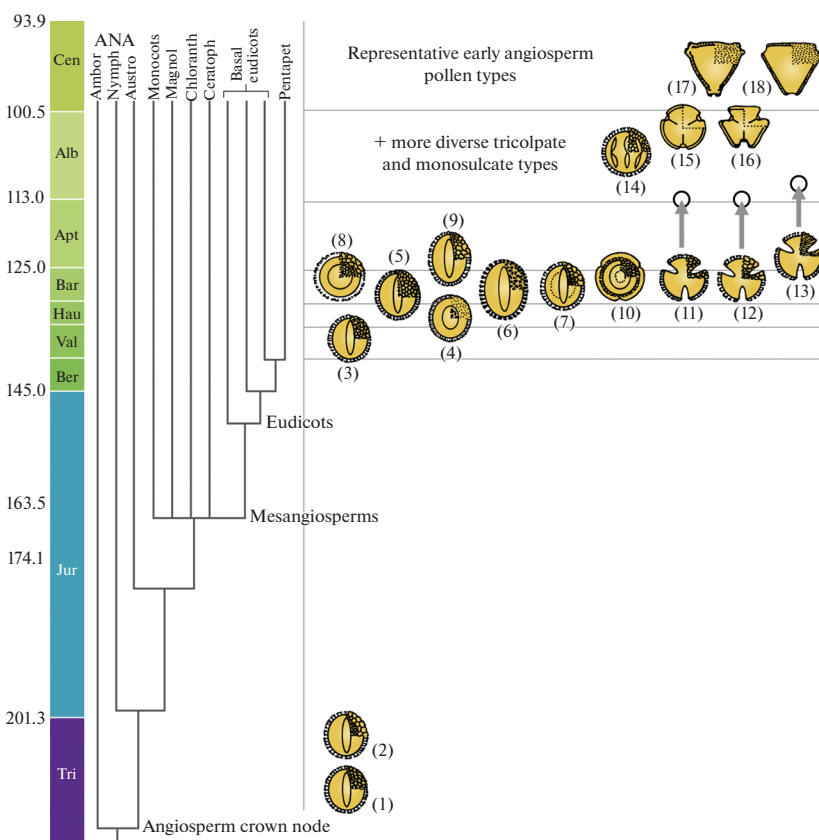
Пыльца с отчетливым сетчатым орнаментом, округлых очертаний отмечалась и из пермских отложений. Очевидно один и тот же палинотип (рис. 10: 2) разными авторами описывался из кунгурских и роудских (~293.5–268.8 млн лет назад) отложений Предуралья как *Cordaitina (?) microreticulatina* Efremova (Efremova, 1967) и *Reticulatina* Koloda (Koloda, 1996) и канадской Арктики как *Cladaitina kolodae* Utting (Utting, 1994). Н. Завьялова и А. Гоманьков (Zavialova, Gomankov, 2009) изучили такую пыльцу из кунгура Предуралья: сетчатая поверхность отчетливо видна под СЭМ (рис. 10: 6, 7); на срезах наблюдаются перфорированный покров, ячеистый подпокровный слой с короткими перегородками, тонкий подстилающий слой, довольно мощная эндэксина равномерной толщины (рис. 10: 4), кое-где в ней различима ламеллярность (рис. 10: 3). Несмотря на то, что поверхность пыльцевых зерен очень напоминает таковую пыльцы покрытосеменных, ультра-

структура эндэксины проявляет признаки голосеменных.

Эту пыльцу, в отличие от остальных домеловых находок сетчатой пыльцы, находили и в инситном состоянии, в пыльцевых органах ангарских вольциевых *Kungurodendron sharovii* Meyen (Meyen, 1997). С.В. Мейен упоминает неопубликованные результаты В. Lugardon, изучившего ультраструктуру пыльцы из этих пыльцевых органов и описавшего столбиковидные элементы эктэксин, сопровождавшиеся остатками ячеистой структуры. Ультраструктура пыльцы *Kungurodendron* Meyen также была изучена Н.Р. Мейер-Меликян с соавторами (1998). Трактовка общей морфологии этого палинотипа в разных работах варьирует от одномешковой до безмешковой, а ультраструктуры эктэксин — от ячеистой до столбиковой. Эти разночтения не противоречат друг другу, а скорее отражают промежуточный характер палинотипа: если и признается наличие мешка, то очень узкого, а если пыльца описана как безмешковая, то отмечена неодинаковая толщина довольно воздушной эксины; если эктэксина описана как ячеистая, то отмечено, что ячеи сходных очертаний и расположены перпендикулярно поверхности оболочки, если же подчеркивается сходство структурных элементов со столбиками, то отмечается, что они все-таки нередко ветвятся. Так или иначе, морфологически этот палинотип, несмотря на сетчатую поверхность, получается промежуточным между мешковой и безмешковой пыльцой голосеменного типа. Важно то, что по ботанической принадлежности пыльцевых органов он оказывается несомненным хвойным (Meyen, 1997). В каждой публикации, в которой обсуждается домеловая пыльца покрытосеменного облика, звучит сожаление об отсутствии инситных находок. Но, по крайней мере, одна такая находка есть, и она указывает на хвойные.

Таким образом, сетчатая пыльца в домеловых отложениях встречается спорадически. Для того чтобы эти находки можно было использовать в качестве доказательства раннего возникновения покрытосеменных, нужны не единичные находки, а цепь находок, которая бы складывалась в эволюционную последовательность, соответствующую молекулярно-филогенетическим и/или палеоботаническим построениям. Все эти гипотезы рисуют последовательную эволюцию и диверсификацию группы. Домеловые палинологические свидетельства выглядят единичными звеньями не из самого начала цепи. Пермская находка вообще принадлежит хвойным, позднерурская — сомнительна и требует переизучения, а между триасовыми и меловыми находками — огромный временной промежуток без находок, причем триасовые выглядят более продвинутыми, чем первые меловые.





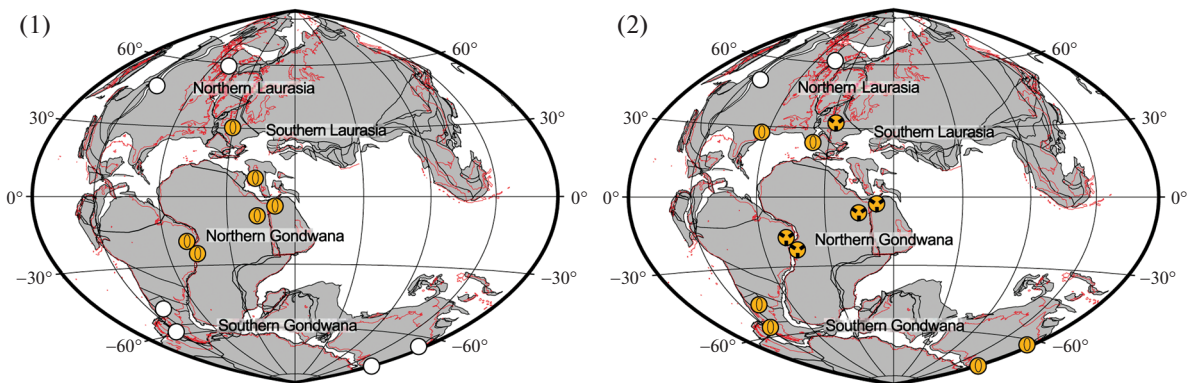
**Рис. 11.** Упрощенная молекулярная филогения покрытосеменных, наложенная на временную шкалу, и первое появление некоторых пыльцевых типов: 1 – триасовая сетчатая пыльца, Hochuli, Feist-Burkhardt (2013); 2 – группа Crinopollis; 3 – сетчатые однобороздные из валанжина-готерива; 4 – *Tucanopollis*; 5 – *Clavatipollenites*; 6 – *Stellatopollis*; 7 – *Similipollis*; 8 – *Afropollis*; 9 – *Liliacidites*; 10 – тетрада *Walkeripollis*; 11–13 – трехбороздные; 14 – трехбороздноорозовидные; 15, 16 – трехбороздноорозовые; 17 – группа Normapollis; 18 – *Triorites africaensis*. Серые стрелки указывают на более позднее появление трехбороздных в Южной Лавразии. Tri – триас; Jur – юра; Ber – берриас; Val – валанжин; Hau – готерив; Bar – баррем; Apt – апт; Alb – альб; Cen – сеноман, воспроизведено из Coiro et al. (2019: fig. 1).

**Fig. 11.** Timescale, simplified dated molecular phylogeny of angiosperms, and first appearances of some pollen types: 1 – Triassic reticulate pollen, Hochuli, Feist-Burkhardt (2013); 2 – Crinopollis group; 3 – Valanginian–Hauterivian reticulate monosulcate; 4 – *Tucanopollis*; 5 – *Clavatipollenites*; 6 – *Stellatopollis*; 7 – *Similipollis*; 8 – *Afropollis*; 9 – *Liliacidites*; 10 – *Walkeripollis* tetrad; 11–13 – tricolpate; 14 – tricolporoidate; 15, 16 – tricolporate; 17 – Normapollis group; 18 – *Triorites africaensis*. Gray arrows indicate delayed general appearance of tricolpates in Southern Laurasia. Tri – Triassic; Jur – Jurassic; Ber – Berriasian; Val – Valanginian; Hau – Hauterivian; Bar – Barremian; Apt – Aptian; Alb – Albanian; Cen – Cenomanian, reproduced from Coiro et al. (2019: fig. 1).

### КЛАДИСТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ В СРАВНЕНИИ СО СТРАТИГРАФИЧЕСКИМИ И ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИМИ ДАНЫМИ

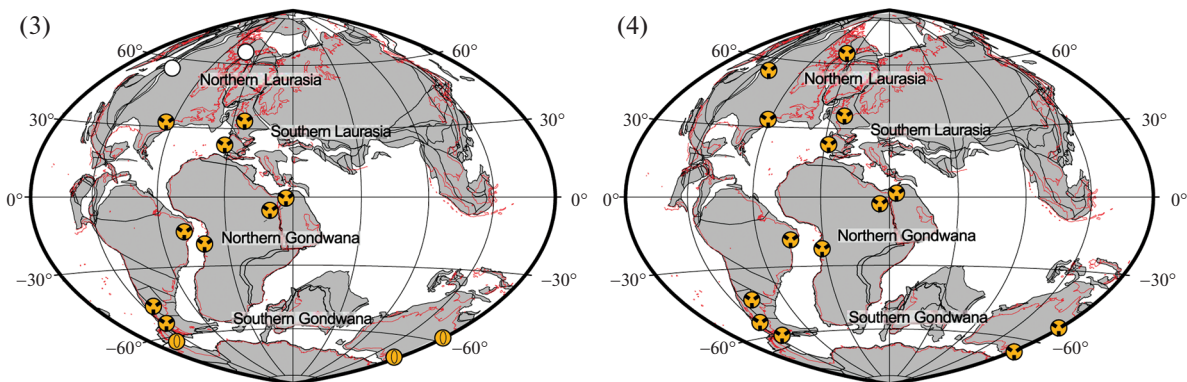
Doyle (2012) привлек внимание к замечательному сходству между кладиственными реконструкциями и реконструкциями, основанными на последовательном появлении палинотипов в палеонтологической летописи в мелу (рис. 11). Сначала, в готериве-барреме, в отложениях появляются сетчатые однобороздные пыльцевые зерна со столбиковой экзиной. Позднее, в барреме, появляется трехбороздная пыльца, характерная для большинства высших двудольных. В позднем альбе к уже возникшим палинотипам добавляется трехбороздноорозовая пыльца – очень распро-

страненный палинотип у нынеживущих высших двудольных. В позднем мелу, в сеномане, появляются трехпоровые пыльцевые зерна группы Normapollis (рис. 10: 9), весьма сходные с пыльцой ветроопыляемых Fagales, которые современными ботаниками рассматриваются в качестве весьма продвинутой группы. Такая же последовательность (однобороздные-трехбороздные-трехбороздноорозовые-трехпоровые) видна и на любой кладиственной схеме диверсификации покрытосеменных. Идентичность стратиграфической последовательности появления палинотипов и их предполагаемой эволюционной последовательности невозможно объяснить, если бы покрытосеменные диверсифицировались в указанное “молекулярными часами” домеловое время в некой



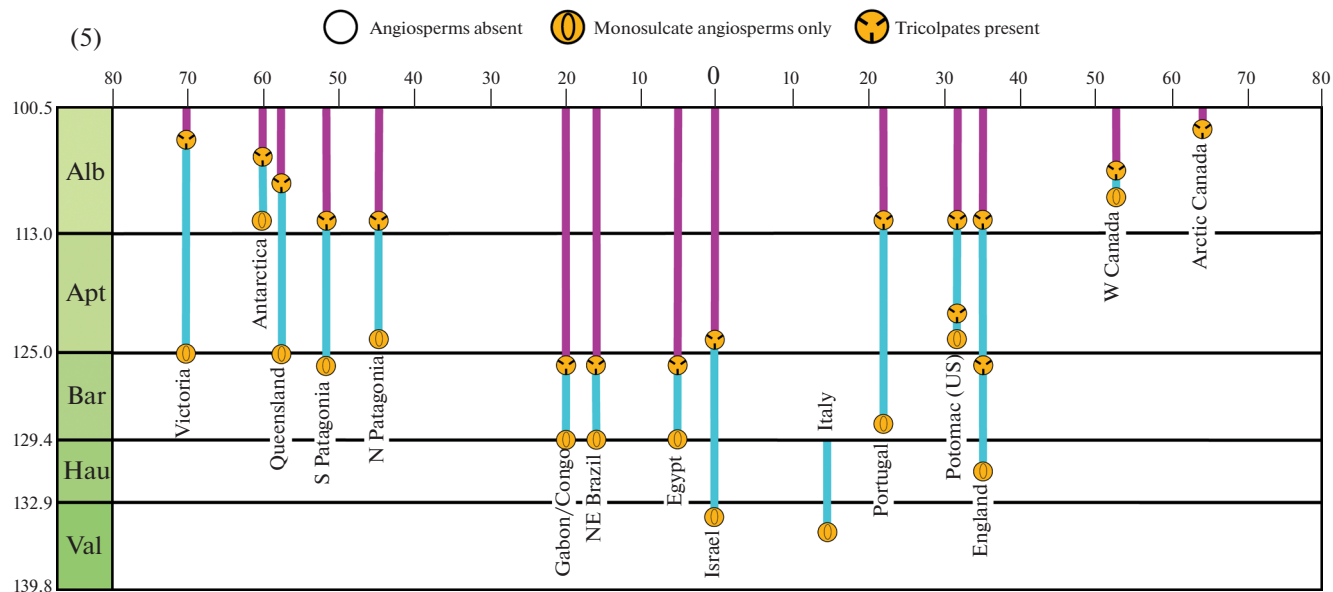
Valanginian to early Barremian

Late Barremian to early Aptian



Early Albian

Late Albian



недоступной для фоссилизации области. Нет никаких причин для них мигрировать в том же порядке, в каком они когда-то много раньше должны были эволюционировать. Напротив, как показали M. Coiro et al. (2019), обширные данные по меловым палинологическим комплексам позво-

ляют нарисовать непротиворечивую картину миграции покрытосеменных по появлению и распространению их палинотипов (рис. 12): наиболее раннее появление пыльцы покрытосеменных регистрируется в северной Гондване, откуда она последовательно распространяется к полюсам. В

**Рис. 12.** 1–4 – географические и миграционные особенности палинологической летописи ранних покрытосеменных на палеогеографических картах для четырех интервалов раннего мела. Показаны геологические последовательности с пыльцой ранних покрытосеменных. Значками помечены хорошо изученные палинофлоры, в которых покрытосеменные не обнаружены, обнаружены только однобороздные, обнаружены и однобороздные и трехбороздные (за исключением арктической Канады). Если значки показаны только для более молодых слоев – более древние слои или не сохранились, или недостаточно изучены в палинологическом отношении; 5 – время появления (желтые значки) и дальнейшего существования однобороздных (голубая линия) и трехбороздных (лиловая линия), наложенное на палеошироты, Tri – триас; Jur – юра; Ber – берриас; Val – валанжин; Hau – готерив; Bar – баррем; Apt – апт; Alb – альб; Cen – сеноман, воспроизведено из Coiro et al. (2019: figs. 2, 3).

**Fig. 12.** 1–4 – geographic and migrational patterns in the early angiosperm record, illustrated by paleogeographic maps for four intervals in the Early Cretaceous, with locations of selected geological sequences containing early angiosperm pollen. Symbols indicate well-studied palynofloras with no reported angiosperm pollen, presence of monosulcate angiosperm pollen only, and presence of tricolpate (eudicot) pollen (as well as angiospermous monosulcates, except in Arctic Canada). When symbols are shown only for younger horizons, this indicates a lack of older sediments or insufficient palynological study of older beds; 5 – time of appearance (yellow symbols) and persistence (colored lines) of monosulcate (blue) and tricolpate (purple) angiosperm pollen plotted against paleolatitude. Tri – Triassic; Jur – Jurassic; Ber – Berriasian; Val – Valanginian; Hau – Hauterivian; Bar – Barremian; Apt – Aptian; Alb – Albian; Cen – Cenomanian. Reproduced from Coiro et al. (2019: figs. 2, 3).

валанжине–раннем барреме присутствуют только однобороздные и только в северной Гондване. Позднее, в позднем барреме–раннем апте там же в северной Гондване к ним добавляются трехбороздные, в то время как в северной Лавразии покрытосеменных все еще нет, а в южной Гондване они представлены только однобороздными. В раннем альбе трехбороздные добираются до южной Лавразии и южной Гондваны, хотя есть области в южной Гондване, где присутствуют только однобороздные, и области на самом севере Лавразии, где покрытосеменных все еще нет. В позднем альбе и однобороздные и трехбороздные уже присутствуют повсеместно (Coiro et al., 2019).

### ВОЗМОЖНОЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЕТЧАТОЙ ПЫЛЬЦЫ

Широкое распространение сетчатой пыльцы у покрытосеменных заставляет искать объяснение этому феномену. М. Zavada (1984) предположил, что это может быть связано с обеспечением самонесовместимости, которая может быть гаметофитной и спорофитной. В первом случае взаимодействие проходит под управлением генетической системы микроспор: вещества распознавания заключены в интине и активируются в ходе роста пыльцевой трубки. Во втором случае работают вещества тапетального (т.е. спорофитного) происхождения: запасенные между столбиками экзины, они получают прямой доступ к поверхности рыльца пестика. По данным Zavada, неперфорированная или мелкоперфорированная экзина встречается у покрытосеменных с самонесовместимостью первого типа, а перфорированная-сетчатая экзина – у покрытосеменных с самонесовместимостью второго типа, при этом просторные пространства между столбиками служат вместилищами для тапетальных веществ, используемых в процессе распознавания (Zavada, 1984). Р. Gibbs и I. Ferguson (1987) детально раскритиковали эту гипотезу: для

ряда таксонов Zavada были использованы ошибочные данные о гаметофитной или спорофитной самонесовместимости; спорофитная самонесовместимость была рассмотрена слишком упрощенно; кроме того, такие вещества прекрасно переносятся и на поверхности неперфорированного покрова, и необходимости в специальных пространствах для их хранения нет.

Е.М. Friis et al. (2006) предположили, что наличие сетчатой пыльцы связано с насекомопылением, поскольку все ранние покрытосеменные, из остатков которых удалось извлечь инситу пыльцу, характеризуются сетчатой пыльцой. Хотя в одновозрастных палинологических комплексах сетчатой пыльцы очень мало, и она представлена единственным палинотипом, в мезофоссилиях ее больше, и она более разнообразна. Можно предположить (хотя эти авторы и не высказывали это прямо), что ее потому мало в дисперсных комплексах, что она переносилась как-нибудь направленным вектором – например, насекомыми.

М. Hesse (2000) на многочисленных примерах подчеркнул сложность проблемы: хотя для одних объектов прослеживается связь между скульптурой, ультраструктурой экзины и опылением, для других корреляции не наблюдается. Он показал, что большим упрощением было бы считать, что вещества хоть на поверхности экзины, хоть в промежутках между ее элементами способствуют опылению насекомыми. Он полагает, что связь между морфологией и специфичным опылением выявить очень трудно. Значение сетки еще менее понятно, чем шипикового или гладкого и бугорчатого типов поверхностей. Многие ветроопыляемые покрытосеменные имеют сетчатую пыльцу. Можно предположить, что она унаследована от насекомопыляемого предка, но ту же вероятность имеет и предположение о том, что между насекомопылением и наличием сетчатой пыльцы не существует связи. Работы, посвященные возможной зависимости между орнаментацией

пыльцы и типом опыления, перечислены J. Sannier с соавторами (Sannier et al., 2009, additional file 1).

О биологии *Kungurodendron*, материнского для пыльцы *Reticulatina* Koloda растения, ничего не известно, но рыльца у этого хвойного точно не было — гипотезу Zavada в этом случае не применить. Палеонтологические свидетельства связей между насекомыми и голосеменными растениями известны и для пермского времени — есть находки пыльцы в пищеварительных трактах пермских насекомых (Afonin et al., 2007), но пыльцы *Reticulatina* среди таких находок нет. Последнее может объясняться недостаточным количеством накопленного материала. Растение с пыльцой *Reticulatina* все-таки могло быть насекомопопыляемым, на что косвенно указывает стабильно небольшое количество пыльцы такого типа в палинологических комплексах.

С нашей точки зрения более вероятно, что сетчатая пыльца не имеет адаптивного значения, а ее наличие является нейтральным признаком. Несколько раз промелькнув в домеловое время вероятно у разных групп голосеменных, этот признак не был подхвачен естественным отбором. Однако в меловое время он так широко распространился у покрытосеменных, потому что присутствовал у их первых представителей, имевших какую-то другую полезную адаптацию, которая была закреплена отбором. Таким образом, сетчатая пыльца оказалась маркером покрытосеменных, но она не принадлежит к комплексу признаков, обеспечивших преимущество покрытосеменных над голосеменными.

### РЕБРИСТАЯ ПЫЛЬЦА

Выше мы обсудили палинотипы, которые при интерпретации в качестве пыльцы покрытосеменных рассматривались как пыльца первых или ранних представителей этой группы. Однако из домеловых отложений известны и пыльцевые зерна, проявляющие сходство с покрытосеменными из довольно продвинутых специализированных групп. В частности, это ребристая пыльца. Такие пыльцевые зерна встречаются как у некоторых покрытосеменных (в том числе однодольных), так и у ряда голосеменных. Среди современных покрытосеменных ребристые пыльцевые зерна известны, например, у представителей Alismatales, Laurales, Zingiberales (Hesse et al., 2000); среди современных голосеменных ребристую пыльцу имеют *Welwitschia* Rehb. (рис. 10: 10, 16) и *Ephedra* L. (Hesse, 1984; Tekleva, Krassilov, 2009; Bolinder et al., 2016). В палеонтологической летописи ребристые пыльцевые зерна встречаются, начиная с перми. Некоторая информация по связи домеловой ребристой пыльцы с макроостатками имеется. Так, пыльца *Vittatina* Luber

была найдена в спорангиях и в ассоциации с другими макроостатками пельтаспермовых семенных папоротников в перми Русской платформы (Gomankov, Meyen, 1986), пыльцевые зерна, отнесенные к роду *Rugapites* D.D.Pant et Basu, который по Balme (1995) синонимичен *Weylandites* Bharadwaj et Srivastava, отмечались в семенах и спорангиях голосеменной морфологии в триасе Индии (см. обсуждение в Tekleva, Roghi, 2018). Но, как и в случае других палинотипов, дисперсные находки ребристой пыльцы встречаются многократно чаще и гораздо более разнообразны, чем очень редкие инсцитные находки. Поэтому суждения о ботанической принадлежности подавляющего большинства находок такой пыльцы неизбежно основываются на данных по морфологии и ультраструктуре пыльцевых зерен. Рассмотрим, насколько такая информация достаточна для определения принадлежности ребристой пыльцы к голосеменным или покрытосеменным.

Ребристые морфотипы условно можно разделить на две группы. К первой относится пыльца с однонаправленной ребристостью. В основном это палинотипы (их также называют эфедридами), с разной степенью уверенности связываемые с гнетовыми: это *Ephedra* (рис. 10: 11, 13, 17) и *Welwitschia* (во многих палеопалинологических работах дисперсную пыльцу традиционно относят к этим современным таксонам), *Ephedripites* Bolkhovitina et Potonié, *Welwitschiapollenites* Bharadwaj, *Jugella* Mchedlishvili et Shakmundes, *Equisetosporites* Daugherty (рис. 10: 14), *Cornetipollis* Pocock et Vasanthi. Среди покрытосеменных к первой группе можно отнести, например, пыльцу современного *Spathiphyllum* Schott (Araceae). Вторая группа включает пыльцу с разнонаправленной ребристостью, описываемую под родовыми названиями *Vittatina*, *Weylandites*, *Rugapites*, *Lagenella* Maljavkina (рис. 10: 12, 15). Среди покрытосеменных это, например, ископаемая пыльца *Mayoa* Friis, Pedersen et Crane и пыльца современного *Holochlamys* Engl.

Рассмотрим опубликованные данные по морфологии и ультраструктуре ископаемой эфедридной пыльцы. Это мелкие или средних размеров безапертурные или однобороздные пыльцевые зерна с мелкогранулярным подпокровным слоем и равномерно толстой ламеллярной эндэкзиной. Из триасовых и меловых отложений изучены ребристые пыльцевые зерна со смещенной относительно экваториальной оси симметрией ребер *Equisetosporites* (рис. 10: 14); из этого рода в отдельный род *Cornetipollis* выделены своеобразные пыльцевые зерна, обнаруженные в позднетриасовых отложениях США (Zavada, 1984; Pocock, Vasanthi, 1988; Osborn et al., 1993). Экзина *Equisetosporites* sp. из позднего триаса Австрии вторично гомогенизирована, что не позволяет выполнить сравнение (Tekleva, Roghi, 2018). Меловые пыль-

цевые зерна *Equisetosporites* демонстрируют типичную для гнетовых ультраструктуру экзины (Osborn et al., 1993). Пыльцевые зерна *Equisetosporites chinleana* Росоцк из поздне триасовых отложений США среднего размера, с гладкими ребрами и толстым покровом (Zavada, 1984; Росоцк, Vasanthu, 1988). Хотя подпокровный слой был описан как столбиковый, приведенные ультрамикрорафии позволяют интерпретировать его как гранулярный; нэксина ламеллятная. Пыльцевые зерна *Equisetosporites*, изученные S. Росоцк и G. Vasanthu (1988), отличаются от изученных Zavada (1984) более толстой оболочкой и тем, что эндэксина подразделяется на наружную ламеллятную и внутреннюю неламеллятную зоны. В этом они сходны с пыльцой *Cornetipollis reticulata* Росоцк et Vasanthu из тех же отложений, но последняя дополнительно отличается от пыльцы *E. chinleana* более крупными размерами и ямчато-сетчатым перфорированным лентовидным покровом. Благодаря своим относительно крупным размерам и своеобразной скульптуре поверхности *Cornetipollis* стоит особняком, и есть мнение (Росоцк, Vasanthu, 1988; Cornet, Habib, 1992; Vasanthu et al., 2004), что эти пыльцевые зерна могли принадлежать покрытосеменным. В этих работах пыльцевые зерна *Cornetipollis* сравнивают с пыльцой современных *Acanthaceae Bravaisia* DC. и *Sanchezia Ruiz et Pav.* Мы полагаем, это сходство не распространяется на ультраструктуру экзины: в отличие от *Cornetipollis* оба представителя акантовых демонстрируют отчетливые столбики в подпокровном слое. Кроме того, пыльцевые зерна этих современных таксонов отличаются от *Cornetipollis* наличием пор. Таким образом, единственная покрытосеменная характеристика *Cornetipollis* — это сетчатый покров. А вот у изученных из юры Франции ребристых пыльцевых зерен с сетчатой скульптурой Cornet и Habib (1992) отмечали наличие двух или трех пор. Эти пыльцевые зерна были отнесены к роду *Multimarginites* Germeraad, Norping et Muller и сравнивались с *Cornetipollis* и *Bravaisia*, и *Sanchezia*. К сожалению, эта та самая спорная находка, которая может представлять собой засорение образца современной пыльцой, — требуется переизучение на новом материале (см. выше).

Эфедройдные пыльцевые зерна проявляют сходство с безапертурными ребристыми пыльцевыми зернами представителей нескольких порядков покрытосеменных: *Alismatales (Spathiphyllum, Holochlamys, Amorphophallus* Blume, *Pseudodracontium* N.E. Br., *Arisarum* Hall., *Ambrosina* Bassi, *Stuednera* K. Koch, *Protarum* Engl., *Pistia* L.), *Laurales (Hortonia* Wight ex Arn., *Dahlgrenodendron* J.J.M. van der Merwe et A.E. van Wyk) и *Zingiberales (Zingiber* Mill. sect. *Cryptanthium* Horan.) (van der Merwe et al., 1990; Hesse et al., 2000; Tarasevich, 2002, 2008). Пыльцевые зерна этих покрытосеменных

от мелких до крупных, с гладкой, слегка орнаментированной или ямчатой поверхностью; подпокровный слой может быть как столбиковым, так и нестолбиковым; эндэксина может быть губчатой, тонкой, толстой или отсутствовать. Ребристые пыльцевые зерна представителей *Laurales* и *Zingiberales* заметно отличаются от эфедройдной пыльцы характером стриагности и ультраструктурой спородермы. Пыльца почти всех современных ароидных, как выяснилось, неустойчива к ацетолузу (Hesse et al., 2000) и, таким образом, она резко отличается от сравнимой эфедройдной пыльцы по химизму оболочки и скорее всего в палеонтологической летописи не сохранялась. Из всех родов *Agaseae* с ребристыми пыльцевыми зернами только у *Spathiphyllum* пыльцевые зерна и устойчивы к ацетолузу, и практически идентичны по общей морфологии пыльце *Ephedra* и *Ephedripites*. Однако на уровне ультраструктуры экзины отличия у пыльцы *Spathiphyllum* имеются: это столбиковые (в отличие от гранулярных) ребра, тонкая неламеллятная (в отличие от равномерно толстой ламеллятной) эндэксина, эктэксинные ребра, не полностью покрывающие эндэксину (в отличие от полностью покрывающих эндэксину ребер у эфедройдной пыльцы). У пыльцы *Spathiphyllum* в отличие от *Ephedra* присутствуют и достигают больших размеров “крышечки” (концы ребер, слившиеся в сплошное поле); тетрады — изобилатеральные (в отличие от преимущественно тетраэдрических у *Ephedra*). Помимо безапертурных пыльцевых зерен у *Spathiphyllum* обнаружены однобороздный (для *S. patini* N.E. Br. и *S. commutatum* Schott) и многобороздный (для *S. blandum* Schott) типы (Tarasevich, 2002). Проанализировав потенциал фоссилизации пыльцы *Agaseae* и возможность спутать ее с ископаемой эфедройдной пыльцой (Hesse et al., 1999, 2000), M. Hesse и R. Zetter (2007) составили таблицу различий между пыльцевыми зернами современных *Spathiphyllum* и *Ephedra*, ископаемым дисперсным палинотипом *Jugella*, а также ископаемой эфедройдной пыльцой. По таким признакам как характер ребер, поверхность “колпачка”, форма пыльцевого зерна, а также строение подпокровного слоя и толщина эндэксина авторы успешно разграничили эфедройдную и ароидную пыльцу. В результате *Ephedripites vane-gensis* Hammen и *Ephedripites elsikii* Herengreen, известные из поздне меловых и палеогеновых отложений, были ими переопределены как виды *Spathiphyllum*. Эти авторы предположили, что виды покрытосеменных с ребристой пыльцой пока мало представлены среди меловых находок, возможно, частично из-за ошибочного отнесения к эфедройдной пыльце. Если попытаться вычлени из этой таблицы отличия пыльцы любых покрытосеменных от пыльцы любых голосеменных, то у голосеменных не встречается столбиковая

эктэксина, а у покрытосеменных не найдена равномерно толстая эндэксина из многих ламелл, то есть работают критерии Doyle et al. (1975).

Представители второй группы ребристых пыльцевых зерен (с разнонаправленной ребристостью) встречаются в основном в перми и в меньшей степени в триасе. Эти пыльцевые зерна средних и крупных размеров, однобороздные или безпертурные, у некоторых наблюдается проксимальная трехлучевая щель, у ряда видов *Vittatina* имеются в разной степени развитые мешковидные структуры, ребристость разнонаправленная. Хотя подпокровный слой пыльцевых зерен второй группы в разных работах описывается как гранулярный, ячеистый, столбиковый, М. Tekleva и G. Roghi (2018), рассмотрев все изученные с помощью ТЭМ находки представителей второй группы, пришли к выводу, что подпокровный слой у всех гранулярного типа. Виды *Vittatina*-подобной пыльцы без мешковидных выростов и трехлучевой щели и *Lagenella* проявляют морфологическое сходство с пыльцой современного ароидного *Holochlamys* (Grayum, 1992; Tarasevich, 2008). *Vittatina*-подобная пыльца отличается от *Holochlamys* обратным направлением ребер (проксимальные ребра идут параллельно борозде, дистальные – перпендикулярно ей). Пыльцевые зерна *Lagenella martinii* (Leschik) Klaus из триасовых отложений Австрии средних размеров, однобороздные, с разнонаправленной ребристостью, гранулярным подпокровным слоем и предположительно ламеллятной эндэксиной (рис. 10: 12, 15, 18; Tekleva, Roghi, 2018). Ch. Hofmann и R. Zetter (2010) отмечали сходство морфологии пыльцы *Lagenella* с пыльцой *Mayoa portugallica* Friis, Pedersen et Crane из раннего мела Португалии (Friis et al., 2004). Остатки, описанные под видовым названием *Mayoa portugallica*, представляют собой комки многочисленных однотипных пыльцевых зерен на таком маленьком фрагменте кутикулы, что его оказалось невозможным как-то интерпретировать, и поэтому *M. portugallica* была отнесена к Spathiphyllaeae (Monsteroideae, Araceae) исключительно на основании признаков пыльцы – мелкой, безпертурной, с разнонаправленной ребристостью, очень похожей на пыльцевые зерна современного *Holochlamys* (Grayum, 1992; Hesse et al., 2000). *Lagenella* отличается наличием борозды и более эллипсоидальной формой и, возможно, ультраструктурой спородермы. По общей морфологии пыльца *Lagenella* очень сходна с некоторыми представителями ароидных, а *in situ* ее пока что не находили. Тем не менее, по ультраструктуре эскины отличия есть. Основываясь на наличии равномерно толстой предположительно ламеллятной эндэксины и гранулярного подпокровного слоя (рис. 10: 18), Tekleva и Roghi (2018) полагают, что *Lagenella* ближе к *Vittatina*-подобной пыльце и не принадлежала покрытосе-

менным. Авторы настоящей статьи согласны с этим выводом, как и с тем, что *M. portugallica* относится к ароидным.

Как мы видим, ребристые пыльцевые зерна из домеловых отложений проявляют значительное сходство с ребристыми пыльцевыми зернами некоторых представителей покрытосеменных. Не удастся назвать четкие критерии, отличающие все домеловые ребристые пыльцевые зерна, принадлежавшие, как мы считаем, голосеменным, от ребристых пыльцевых зерен любых представителей покрытосеменных. Хотя в определенной степени критерии Doyle с соавторами работают и в этом случае: если эктэксина и описывается у домеловых ребристых как столбиковая, при внимательном рассмотрении она корректно интерпретируется как гранулярная; часто встречается равномерно толстая многоламеллятная эндэксина, тогда как у покрытосеменных она неизвестна. Однако у ребристых пыльцевых зерен и голосеменного и покрытосеменного происхождения обычно гранулярная эктэксина, а эндэксина у домеловых ребристых может быть неламеллятной (что, по крайней мере, в некоторых случаях, может объясняться особенностями сохранности). Тем не менее, сравнивая каждый домеловой ребристый палинотип с наиболее сходной пыльцой покрытосеменных, различия найти удастся. Кроме того, домеловые ребристые пыльцевые зерна, так же, как и сетчатая пыльца, встречаются в отложениях спорадически. И эти находки не складываются в эволюционную последовательность, которая бы соответствовала филогенетическим реконструкциям для соответствующих групп покрытосеменных. Инситу находок, к сожалению, очень мало, но имеющиеся ассоциации с макроостатками также указывают на голосеменное происхождение.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известные домеловые находки пыльцевых зерен с признаками покрытосеменных не могут служить подтверждением более раннего появления покрытосеменных. Имеющийся массив палинологических данных настолько значителен, что едва ли новые находки смогут изменить этот вывод. Полученные данные по ультраструктуре эскины не противоречат голосеменной интерпретации таких пыльцевых зерен. В тех случаях, когда для таких палинотипов есть информация о связи с макроостатками, она также указывает на принадлежность к голосеменным. В отложениях такая пыльца встречается спорадически, в очень небольших количествах. Чтобы такие находки могли быть доказательством раннего появления покрытосеменных, они должны складываться в цепь находок, соответствующую реконструированной эволюционной последовательности, то-

гда как на деле они выглядят единичными звеньями не из самого начала цепи. Из имеющихся домеловых находок пыльцы покрытосеменного облика наиболее интригующие – сетчатые пыльцевые зерна из триаса. Мы считаем, что у покрытосеменных сетчатая пыльца так широко распространялась, поскольку она присутствовала у их первых предшественников. Интересны причины ее неоднократного появления у домеловых голосеменных, в связи чем целесообразно получить дополнительные данные по ультраструктуре экзины такой пыльцы, крайне желательны находки *in situ* и получение информации о биологии материнских растений.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны за помощь в получении литературы Jean Dejax и Emmanuel Côté (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France), James Doyle (University of California, Davis, USA) и Evelyn Kustatscher (Museum of Nature South Tirol, Italy); за разрешение воспроизвести иллюстрацию Silvia Ulrich (University Vienna) из Halbritter et al. (2018), Michael Zavada (University of Texas) из Taylor, Zavada (1986), Susanne Feist-Burkhardt (University of Geneva) из Hochuli, Feist-Burkhardt (2013), Тамаре Суровой из Chlonova, Surova (1988), Bruce Cornet из Cornet (1989), James Doyle из Doyle et al. (1975) и Doyle, Hutton (1991), Mario Coiro (Université de Fribourg) из Coiro et al. (2019), Palaeontological Association и Jo Hellowell из Hughes (1961); за предоставленное фото *Oculipollis* – France Polette (Université de Rennes 1), за найденный в архивах лаборатории оригинал светового фото, сделанного Peter Hochuli для статьи Hochuli, Feist-Burkhardt (2013), – Elke Schneebeli-Hermann (University of Zurich); за неопубликованные совместные с Завьяловой) фото пыльцы из группы *Circumpolles* – Guido Roghi (Padua University); за фотографии *Eucommia* из Информационной системы... (2021) и дополнительное фотографирование пыльцы *Welwitschia* – Елене Северовой (МГУ); за фото скола пыльцы *Achillea* – Светлане Полевой (МГУ); за ценные замечания, позволившие улучшить текст статьи, – Дмитрию Соколову (МГУ). Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (проект № 19-04-00498).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Afonin S.A., Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 2007. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic. – *African Invertebrates*. 48 (1): 3–11.

Alvin K.L. 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 37: 71–98. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(82\)90038-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(82)90038-0)

Balme B.E. 1995. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 87 (2–

4): 81–323. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)93235-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)93235-X)

Barnard P.D. 1968. A new species of *Masculostrobos* Seward producing *Classopollis* pollen from the Jurassic of Iran. – *Bot. J. Linn. Soc.* 61 (384): 167–176. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00114.x>

Batten D.J., Koppelhus E.B. 1996. Biostratigraphic significance of uppermost Triassic and Jurassic miospores in Northwest Europe. – In: *Palynology: principles and applications*. AASP. Vol. 2. Texas. P. 795–806.

Batten D.J., Dutta R.J. 1997. Ultrastructure of exine of gymnospermous pollen grains from Jurassic and basal Cretaceous deposits in Northwest Europe and implications for botanical relationships. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99 (1): 25–54. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(97\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(97)00036-5)

Bolinder B., Norbäck Ivarsson L., Humphreys A.M., Ickert-Bond S.M., Fang H., Hoorn C., Rydin C. 2016. Pollen morphology of *Ephedra* (Gnetales) and its evolutionary implications. – *Grana*. 55 (1): 24–51. <https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1066424>

Brenner G.J. 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. – *Maryl. Dep. Geol. Mines and Water Res., Bull.* 27: 1–215. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(67\)90215-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(67)90215-1)

Brenner G.J. 1967. The gymnospermous affinity of *Eucommiidites* Erdtman, 1948. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 5: 123–127.

Brenner G.J., 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel. – In: *Flowering plant origin, evolution and phylogeny* P. 91–115. Boston, MA.

Budd G.E., Mann R.P., Doyle J.A., Coiro M.P., Hilton J. 2021. Fossil data do not support a long Pre-Cretaceous history of flowering plants. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.02.16.431478>

Chlonova A.F., Surova T.D. 1988. Pollen wall ultrastructure of *Clavatiipollenites incisus* Chlonova and two modern species of *Ascarina* (Chloranthaceae). – *Pollen et Spores*. 30(1): 29–44.

Coiro M., Doyle J.A., Hilton J. 2019. How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? – *New Phytol.* 223 (1): 83–99. <https://doi.org/10.1111/nph.15708>

Cornet B. 1989. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond rift basin of Virginia, USA. – *Palaeontographica*. Abt. 213 (1–3): 37–87.

Cornet B., Habib D. 1992. Angiosperm-like pollen from the ammonite-dated Oxfordian (Upper Jurassic) of France. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 71 (1–4): 269–294. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90167-F](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90167-F)

Cornet B., Traverse A. 1975. Palynological contributions to the chronology and stratigraphy of the Hartford Basin in Connecticut and Massachusetts. – *Geoscience and man*. 11 (1): 1–33. <https://doi.org/10.1080/00721395.1975.9989753>

Couper R.A. 1956. Evidence of a possible gymnospermous affinity for *Tricolpites troedssonii* Erdtman – *New Phytol.* 55: 280–285. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1956.tb05286.x>

Doyle J.A. 2009. Evolutionary significance of granular exine structure in the light of phylogenetic analyses. –

- Rev. Palaeobot. Palynol. 156 (1–2): 198–210.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.08.001>
- Doyle J.A. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. – Annual review of earth and planetary sciences. 40: 301–326.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105313>
- Doyle J.A., Hotton C.L. 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. – In: Pollen and spores: patterns of diversification. Systematics Association Special Volume, 44. Clarendon. P. 169–195
- Doyle J.A., Van Campo M., Lugardon B. 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. – Pollen et spores. XVII (3): 429–485.
- [Efremova] Ефремова Г.Д. 1967. Спорово-пыльцевой комплекс кунгурских отложений Западного Примуроджарья. – Труды ВНИГНИ. LI: 63–72.
- Erdtman G. 1948. Did dicotyledonous plants exist in Early Jurassic times? – Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar. 70 (2): 265–271.  
<https://doi.org/10.1080/11035894809454085>
- Friedman W.E. 2009. The meaning of Darwin’s “abominable mystery”. – Am. J. Bot. 96 (1): 5–21.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800150>
- Friis E.M., Pedersen K.R. 1996. *Eucommiithecra hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. – Grana. 35: 104–112.  
<https://doi.org/10.1080/00173139609429480>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. – Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol. 232 (2–4): 251–293.  
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 101: 16565–16570.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0407174101>
- Fu Q., Diez J.B., Pole M., Ávila M.G., Liu Z.J., Chu H., Hou Y., Yin P., Zhang G.Q., Du K., Wang X. 2018. An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China. – Elife. 7: e38827.  
<https://doi.org/10.7554/eLife.38827>
- Gibbs P.E., Ferguson I.K. 1987. Correlations between pollen exine sculpturing and angiosperm self-incompatibility systems – a reply. – Plant Syst. Evol. 157 (3–4): 143–159.  
<https://doi.org/10.1007/BF00936194>
- [Gomankov, Meyen] Гоманьков А.В., Мейен С.В. 1986. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М. 175 с.
- Grayum M.H. 1992. Comparative external pollen ultrastructure of the Araceae and putatively related taxa. – Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. 43: 1–167.
- Güebeli A.A., Hochuli P.A., Wildi W. 1984. Lower Cretaceous turbiditic sediments from the Rif chain (Northern Morocco)—palynology, stratigraphy and palaeogeographic setting. – Geologische Rundschau. 73 (3): 1081–1114.  
<https://doi.org/10.1007/BF01820889>
- Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. 2018. Illustrated pollen terminology. Springer. 483 с.
- Hesse M. 1984. Pollenkitt is lacking in Gnetatae: *Ephedra* and *Welwitschia*; further proof for its restriction to the angiosperms. – Pl. Syst. Evol. 144: 9–16.  
<https://doi.org/10.1007/BF00990796>
- Hesse M. 2000. Pollen wall stratification and pollination. – In: Pollen and pollination. Vienna. P. 1–17.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_1)
- Hesse M., Zetter R. 2007. The fossil pollen record of Araceae. – Plant Syst. Evol. 263: 93–115.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0468-z>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H.-M. 1999. Pollen walls of Araceae, with special reference to their fossilization potential. – Grana. 38: 203–209.  
<https://doi.org/10.1080/001731300750044582>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H. 2000. A comparative study of the polylicate pollen types in Arales, Laurales, Zingiberales and Gnetales. – In: Pollen and Spores: Morphology and Biology. Kew. P. 227–239.
- Hluštík A., Konzalova M. 1976. *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch (Cupressaceae) from the Cenomanian of Bohemia, a new plant producing *Classopollis* pollen. – In: Evolutionary Biology. Prague. P. 125–131.
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2004. A boreal early cradle of angiosperms? Angiosperm-like pollen from the Middle Triassic of the Barents Sea (Norway). – Journal of Micropalaeontology. 23 (2): 97–104.  
<https://doi.org/10.1144/jm.23.2.97>
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2013. Angiosperm-like pollen and *Afropollis* from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (northern Switzerland). – Frontiers in plant science. 4: 344.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00344>
- Hofmann C.C., Zetter R. 2010. Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timerdyakh Formation, Vilui Basin (Siberia). – Grana 49 (3): 170–193.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.512364>  
<https://paleobotany.ru/palynodata>
- Hughes N.F. 1961. Further interpretation of *Eucommiidites* Erdtman 1948. – Palaeontology. 4 (2): 292–299.
- Hughes N.F. 1994. The enigma of angiosperm origins. Cambridge. 303 p.
- Hughes N.F., McDougall A.B. 1994. Search for antecedents of Early Cretaceous monosulcate columellate pollen. – Rev. Palaeobot. Palynol. 83 (1–3): 175–183.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)90067-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90067-1)
- Information system of plant morphology and anatomy, 2021 / Информационная система идентификации растительных объектов на основе карпологических, палинологических и анатомических данных, 2021. <http://botany-collection.bio.msu.ru/>
- Kawahara A.Y., Plotkin D., Espeland M., Meusemann K., Toussaint E.F., Donath A., Gimnich F., Fransen P.B., Zwick A., Reis M., Barber J.R., Peters R.S., Liu S., Zhou X., Mayer C., Podsiadlowski L., Storer C., Yack J.E., Misof B., Breinholt J.W. 2019. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflyflies and moths. – Proceedings of the National Academy of Sciences. 116 (45): 22657–22663.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1907847116>



- [Koloda] Колода Н.А. 1996. Новое в систематике пермской квазимоносаккатной пыльцы. — Труды Геол. института Коми РАН. 89: 49–59.
- [Krassilov] Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука. 262 с.
- Krassilov V.A., Tekleva M.V., Meyer-Melikian N.R., Rasnitsyn A.P. 2003. New pollen morphotype from gut compression of a Cretaceous insect, and its bearing on palynomorphological evolution and palaeoecology. — *Cret. Res.* 24: 149–156.  
[https://doi.org/10.1016/S0195-6671\(03\)00029-6](https://doi.org/10.1016/S0195-6671(03)00029-6)
- Kurmann M.H., Zavada M.S. 1994. Pollen morphological diversity in extant and fossil gymnosperms. — In: Ultrastructure of fossil spores and pollen. Kew. P. 123–137.
- Kuyil O.S., Muller J., Waterbolk H.T. 1955. The application of palynology to oil geology, with special reference to western Venezuela — *Geologie en Mijnbouw. New series.* 17 (3): 49–76.
- Kvaček J., Doyle J.A., Endress P.K., Daviero-Gomez V., Gomez B., Tekleva M. 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: A possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. *Taxon.* 65 (6): 1345–1373.
- Kvaček J., Pacltová B. 2001. *Bayerithecra hughesii* gen. et sp. nov., a new *Eucommiidites*-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. — *Cret. Res.* 22: 695–704.  
<https://doi.org/10.1006/cres.2001.0285>
- Le Thomas A., Lugardon B. 1976. De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées. — *Adansonia. Ser. 2.* 15 (4): 543–572.
- Li H.T., Yi T.S., Gao L.M., Ma P.F., Zhang T., Yang J.B., Gitzendanner M.A., Fritsch P.W., Cai J., Luo Y., Wang H. 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. — *Nature Plants.* 5 (5): 461.  
<https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>
- Magallón S., Gómez-Acevedo S., Sánchez-Reyes L.L., Hernández-Hernández T., 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. — *New Phytol.* 207 (2): 437–453.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13264>
- [Malyavkina] Малявкина В.С. 1949. Определитель спор и пыльцы. Юра–мел. — Труды ВНИГРИ. Новая серия. 33: 1–137.
- Meyen S.V. 1997. Permian conifers of Western Angaralands. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 96: 351–447.  
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(96\)00046-2](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(96)00046-2)
- [Meyer-Melikian et al.] Мейер-Меликян Н.Р., Афонин С.А., Гоманьков А.В. 1998. Ультраструктура пыльцевых зерен некоторых хвойных из пермских отложений Русской платформы. — *Бот. журн.* 83 (3): 1–8.
- Nathorst A.G. 1878. Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Stuttgart. P. 1–78.
- Osborn J.M., Taylor T.N., de Lima M.R. 1993. The ultrastructure of fossil ephedroid pollen with gnetalean affinities from the Lower Cretaceous of Brazil. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 77: 171–184.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90003-D](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90003-D)
- Pedersen K.R., Crane P.R., Friis E.M. 1989. Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. — *Grana.* 28: 279–294.  
<https://doi.org/10.1080/00173138909427441>
- [Petrosyants, Bondarenko] Петросьянц М.А., Бондаренко Н.М. 1983. Характерные и коррелятивные таксоны пыльцы голосеменных (поздний мел – палеоген). Пыльца хейролепидиевых. Синописис. М. 80 с.
- Pettitt J.M., Chaloner W.G. 1964. The ultrastructure of the Mesozoic pollen *Classopollis*. — *Pollen et spores.* 6 (2): 611–620.
- Pflug H. D. 1953. Zur Entstehung und Entwicklung des angiospermiden Pollens in der Erdgeschichte. — *Palaeontographica.* B 95 (4–6): 60–171.
- Pocock S.A.J., Vasanthi G., Venkatachala B.S. 1990. Pollen of Circumpolles — an enigma or morphotrends showing evolutionary adaptation. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 65: 179–193.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90069-U](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90069-U)
- Pocock S.A.J., Vasanthi G. 1988. *Cornetipollis reticulata*, a new pollen with angiospermid features from Upper Triassic (Carnian) sediments of Arizona (U.S.A.), with notes on *Equisetosporites*. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 55: 337–356.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(88\)90092-9](https://doi.org/10.1016/0034-6667(88)90092-9)
- Pott C., McLoughlin S. 2009. Bennettitalean foliage in the Rhaetian–Bajocian (latest Triassic–Middle Jurassic) floras of Scania, southern Sweden. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 158 (1–2): 117–166.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.004>
- Reymanówna M. 1968. On seeds containing *Eucommiidites troedssonii* pollen from the Jurassic of Grójec, Poland. — *Bot. J. Linn. Soc.* 61: 147–152.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00112.x>
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Pettitt J.M. 1992. Pollen wall development in *Eucommia ulmoides* (Eucommiaceae). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 70 (4): 297–323.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90069-S](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90069-S)
- Sannier J., Baker W.J., Anstett M.C., Nadot S. 2009. A comparative analysis of pollinator type and pollen ornamentation in the Araceae and the Araceae, two unrelated families of the monocots. — *BMC research notes.* 2 (1): 1–11.
- Silvestro D., Bacon C.D., Ding W., Zhang Q., Donoghue P.C., Antonelli A., Xing Y. 2021. Fossil data support a pre-Cretaceous origin of flowering plants. *Nature Ecology and Evolution*, 1–9.  
<https://doi.org/10.1038/s41559-020-01387-8>
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., El E.S., Rudall P.J., Bateman R.M. 2019. Supposed Jurassic angiosperms lack pentamery, an important angiosperm-specific feature. — *New Phytol.* 228 (2): 420–426.  
<https://doi.org/10.1111/nph.15974>
- Sun G., Dilcher D.L., Zheng S., Zhou Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. — *Science.* 282 (5394): 1692–1695.  
<https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1692>
- [Tarasevich] Тарасевич В.Ф. 2002. Морфология и ультраструктура пыльцы трибы Spathiphyllaeae в связи с ее положением в семействе Araceae. — В кн.: Ма-

- териалы X Всероссийской палинологической конференции “Методические аспекты палинологии”. М. С. 246–248.
- [Tarasevich] Tarasevich В.Ф. 2008. Об эволюционных уровнях в семействе Агасеае по палинологическим данным. — В кн.: Палинология: Стратиграфия и геоэкология. Т. 1. СПб. С. 115–121.
- Tarasevich V.F., Zhilin S.G. 1999. On monosulcate and disulcate pollen grains from the Albian-Turonian Kazakhstan. — *Acta Palaeobot. Suppl.* 2: 211–217.
- Taylor T.N., Zavada M.S. 1986. Developmental and Functional aspects of fossil pollen. — In: *Pollen and Spores: Form and Function*. London. P. 165–178.
- Taylor E.L., Taylor T.N., Krings M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. New York. 1230 p.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A. 2009. Comparative pollen morphology and ultrastructure of modern and fossil gnetophytes — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 130–138.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.12.007>
- Tekleva M.V., Roghi G. 2018. *Lagenella martini* from the Triassic of Austria — exine structure and relationships with other striate palynomorphs. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 258: 13–21.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.06.011>
- Tekleva M.V., Krassilov V.A., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. 2006. Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities. — *Acta Palaeobot.* 46 (2): 137–155.
- Tekleva M.V., Polevova S.V., Zavalova N.E. 2007. On some peculiarities of sporoderm structure in members of the Cycadales and Ginkgoales. — *Paleontological Journal.* 41 (11): 1162–1178.  
<https://doi.org/10.1134/S0031030107110159>
- Tekleva M.V., Stephenson M.H., Zavalova N.E. 2019. The exine ultrastructure of *Pretricolpites bharadwajii* from the Permian of Jordan. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 268: 19–28.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.05.003>
- Traverse A. 2004. Proposal to conserve the fossil pollen morphogeneric name *Classopollis* against *Corollina* and *Circulina*. — *Taxon.* 53: 847–848.  
<https://doi.org/10.2307/4135468>
- Traverse A. 2007. *Paleopalynology*. Dordrecht. 813 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5610-9>
- Traverse A., Cornet B., Ames H.T. 1975. A new look at the “*Classopollis-Circulina*” taxonomic — nomenclatural problem. *Geosci. Man.* 11: 159–160.
- Trevisan L. 1988. Angiosperm pollen (monosulcate-trichotomosulcate phase) from very early Lower Cretaceous rocks of Southern Tuscany, Italy. — In: *Abstr 7 Int Palynol Congr. Brisbane.* P. 165.
- Utting J. 1994. Palynostratigraphy of Permian and Lower Triassic rocks, Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago (Vol. 478). Geological Survey of Canada Bulletin. Ottawa. 107 p.  
<https://doi.org/10.4095/194811>
- Van Erve A.W. 1982. Nomenclatural note on *Corollina* Mal'yavkina, 1949 (fossil-pollen dispersae) — *Taxon.* 31 (3): 546–548.  
<https://doi.org/10.1002/j.1996-8175.1982.tb03553.x>
- Van der Merwe J.J.M., Van Wyk A.E., Kok P.D.F. 1990. Pollen types in the Lauraceae. — *Grana* 29: 185–196.  
<https://doi.org/10.1080/00173139009427751>
- Vasanthi G., Cornet B., Pocock S.A.J. 2004. Evolution of proangiosperms during Late Triassic: pre-Cretaceous pollen trends towards mono- and dicotyledonous taxa diversification. — *Geophytology.* 33 (1–2): 99–113.
- Walker J.W., Walker A.G. 1984. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. — *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71: 464–521.  
<https://doi.org/10.2307/2399035>
- Yang W., Li S., Jiang B. 2007. New evidence for Cretaceous age of the feathered dinosaurs of Liaoning: zircon U-Pb SHRIMP dating of the Yixian Formation in Sihetun, northeast China. — *Cret. Res.* 28 (2): 177–182.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.05.011>
- Zavada M.S. 1984. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms. — *Plant Syst. Evol.* 147 (1–2): 63–78.  
<https://doi.org/10.1007/BF00984580>
- Zavada M. S. 2004. The earliest occurrence of angiosperms in southern Africa. — *South African Journal of Botany.* 70 (4): 646–653.  
[https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30205-2](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30205-2)
- Zavalova N.E. 2015. Evolutionary transformations of sporoderm ultrastructure in certain monophyletic lineages of higher plants. — *Botanica Pacifica.* 4 (2): 49–57.  
<https://doi.org/10.17581/bp.2015.04213>
- Zavalova N., Blumenkemper P., Kerp H., Hamad A. A., Bomfleur, B. 2020. A lyginopterid pollen organ from the upper Permian of the Dead Sea region. — *Grana.* 1–16.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2020.1772360>
- Zavalova N., Buratti N., Roghi G. 2010a. The ultrastructure of some Rhaetian Circumpolles from southern England. — *Grana.* 49 (4): 281–299.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.522253>
- Zavalova N.E., Gomankov A.V. 2009. Occurrence of angiosperm-like ultrastructural features in gymnosperm pollen from the Permian of Russia. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 79–89.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.02.002>
- Zavalova N.E., Markevich V.S., Bugdaeva E.V., Polevova S.V. 2011. The ultrastructure of fossil dispersed monosulcate pollen from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia. — *Grana.* 50: 182–201.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2011.611530>
- Zavalova N., Meyer-Melikian N.R., Gomankov A.V. 2001. Ultrastructure of some Permian pollen grains from the Russian Platform. — In: *Proceedings of the IX International Palynological Congress, Houston, Texas, USA.* P. 99–114.
- [Zavalova et al.] Завьялова Н.Е., Полевова С.В., Моисеенко А.В., Орлова О.А. 2019. Возможность применения ТЭМ-томографии для изучения ультраструктуры ископаемых спородерм. — В кн.: *Тезисы X чтений памяти А.Н. Криштофовича.* СПб. С. 26.

- Zavialova N.E., Roghi G. 2005. Exine morphology and ultrastructure of *Duplicisporites* from the Triassic of Italy. — Grana. 44 (4): 337–342.  
<https://doi.org/10.1080/00173130500354523>
- Zavialova N.E., Tekleva M.V., Smirnova S.B., Mroueh M. 2010b. Exine ultrastructure in pollen grains of *Classopollis* Pflug from the Cretaceous of Lebanon — Paleontological Journal. 44 (10): 1353–1367.  
<https://doi.org/10.1134/S0031030110100126>
- Zavialova N., Tekleva M., Stephenson M. 2019. The Permian through the eyes of pollen morphologists. Permophiles. 67: 9–11.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H. 2011. Exine ultrastructure of in situ peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications. — Rev. Palaeobot. Palynol. 168: 7–20.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.09.007>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. 2016. Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus manis* Harris, 1941 from the Jurassic of England. — Rev. Palaeobot. Palynol. 225: 33–42.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.11.003>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J., Zavada M. 2009. The pollen ultrastructure of *Williamsoniella coronata* Thomas (Bennettitales) from the Bajocian of Yorkshire. — Int. J. Plant Sci.: 170 (9): 1195–1200.  
<https://doi.org/10.1086/605873>

## ANGIOSPERM FEATURES IN PRE-CRETACEOUS POLLEN

N. E. Zavialova<sup>a,#</sup> and M. V. Tekleva<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> A.A. Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences  
 Profsoyuznaya Str., 123, Moscow, 117647, Russia

<sup>#</sup>e-mail: zavial@mail.ru

<sup>##</sup>e-mail: tekleva@mail.ru

Dispersed pollen grains are the most likely source of information about a possible hidden period of angiosperm history, since they are numerous, diverse, and transported for long distances; in addition, a wealth of information has been accumulated on palynological assemblages. We reviewed angiosperm-like pollen reported from the deposits that lack angiosperm macroremains. The general morphology, sculpture, exine ultrastructure, as well as some available data on associations with macroremains allow us to interpret with sufficient confidence an overwhelming majority of such finds as gymnosperm pollen. They occur sporadically in the paleontological record without forming a chain that would have corresponded to any reconstructed evolutionary sequence; they rather represent detached and quite advanced links of this chain. On the other hand, the consecutive appearance of angiosperm pollen types in the Cretaceous nicely agrees with the molecular phylogeny reconstructed for the group. The finds of Pre-Cretaceous reticulate pollen seem the most controversial; however, those from the Permian are also known from conifer sporangia, and a gymnosperm variant of the endexine was revealed in one of Triassic reticulates.

*Keywords:* dispersed pollen grains, LM, SEM, TEM, fossils, angiosperms

### ACKNOWLEDGMENTS

We are thankful for help with literature to Jean Dejax and Emmanuel Côté (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France), James Doyle (University of California, Davis, USA), and Evelyn Kustatscher (Museum of Nature South Tirol, Italy); for permission to reproduce illustrations to Silvia Ulrich (University Vienna) from Halbritter et al. (2018), Michael Zavada (University of Texas) from Taylor, Zavada (1986), Susanne Feist-Burkhardt (University of Geneva) from Hochuli, Feist-Burkhardt (2013), Tamara Surova from Chlonova, Surova (1988), Bruce Cornet from Cornet (1989), James Doyle from Doyle et al. (1975) and Doyle, Hutton (1991), Mario Coiro (Université de Frébourg) from Coiro et al. (2019), Palaeontological Association and Jo Hellawell from Hughes (1961); for a photo of *Oculipollis* to France Polette (Université de Rennes 1); for a photo once made by Peter Hochuli for Hochuli, Feist-Burkhardt (2013) and found in laboratory archive in publicable resolution to Elke Schneebeli-Hermann (University of Zurich); for photos of Circumpolles pollen (unpublished ma-

terials of collaborative study with Natalia Zavialova) to Guido Roghi (Padua University); for photos of *Eucommia* from Information system... (2021) and photographing *Welwitschia* pollen to Elena Severova (MSU); for photographing of a thick section of *Achillea* pollen to Svetlana Polevova (MSU); and for valuable comments on the manuscript to Dmitry Sokoloff (MSU). The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project No. 19-04-00498.

### REFERENCES

- Afonin S.A., Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 2007. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic. — African Invertebrates. 48 (1): 3–11.
- Alvin K.L. 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. — Rev. Palaeobot. Palynol. 37: 71–98.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(82\)90038-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(82)90038-0)
- Balme B.E. 1995. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. — Rev. Palaeobot. Palynol. 87 (2–

- 4): 81–323.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)93235-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)93235-X)
- Barnard P.D. 1968. A new species of *Masculostrobis* Seward producing *Classopollis* pollen from the Jurassic of Iran. — *Bot. J. Linn. Soc.* 61 (384):167–176.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00114.x>
- Batten D.J., Koppelhus E.B. 1996. Biostratigraphic significance of uppermost Triassic and Jurassic miospores in Northwest Europe. — In: *Palynology: principles and applications*. AASP. Vol. 2, Texas. P. 795–806.
- Batten D.J., Dutta R.J. 1997. Ultrastructure of exine of gymnospermous pollen grains from Jurassic and basal Cretaceous deposits in Northwest Europe and implications for botanical relationships. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99 (1): 25–54.  
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(97\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(97)00036-5)
- Bolinder B., Norbäck Ivarsson L., Humphreys A.M., Ickert-Bond S.M., Fang H., Hoorn C., Rydin C. 2016. Pollen morphology of *Ephedra* (Gnetales) and its evolutionary implications. — *Grana.* 55 (1): 24–51.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1066424>
- Brenner G.J. 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. — *Maryl. Dep. Geol. Mines and Water Res. Bull.* 27: 1–215.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(67\)90215-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(67)90215-1)
- Brenner G.J. 1967. The gymnospermous affinity of *Eucommiidites* Erdtman, 1948. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 5: 123–127.
- Brenner, G.J. 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel. — In: *Flowering plant origin, evolution and phylogeny* Boston, MA. P. 91–115.
- Budd G.E., Mann R.P., Doyle J.A., Coiro M.P., Hilton J. 2021. Fossil data do not support a long Pre-Cretaceous history of flowering plants. *bioRxiv*.  
<https://doi.org/10.1101/2021.02.16.431478>
- Chlonova A.F., Surova T.D. 1988. Pollen wall ultrastructure of *Clavatipollenites incisus* Chlonova and two modern species of *Ascarina* (Chloranthaceae). — *Pollen et Spores.* 30 (1): 29–44.
- Coiro M., Doyle J.A., Hilton J. 2019. How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? — *New Phytol.* 223 (1): 83–99.  
<https://doi.org/10.1111/nph.15708>
- Cornet B. 1989. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond rift basin of Virginia, USA. — *Palaeontographica. Abt.* 213 (1–3): 37–87.
- Cornet B., Habib D. 1992. Angiosperm-like pollen from the ammonite-dated Oxfordian (Upper Jurassic) of France. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 71 (1–4): 269–294.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90167-F](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90167-F)
- Cornet B., Traverse A. 1975. Palynological contributions to the chronology and stratigraphy of the Hartford Basin in Connecticut and Massachusetts. — *Geoscience and man.* 11 (1): 1–33.  
<https://doi.org/10.1080/00721395.1975.9989753>
- Couper R.A. 1956. Evidence of a possible gymnospermous affinity for *Tricolpites troedssonii* Erdtman — *New Phytol.* 55: 280–285.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1956.tb05286.x>
- Doyle J.A. 2009. Evolutionary significance of granular exine structure in the light of phylogenetic analyses. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 198–210.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.08.001>
- Doyle J.A. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. — *Annual review of earth and planetary sciences.* 40: 301–326.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-1053A13>
- Doyle J.A., Hotton C.L. 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. — In: *Pollen and spores: patterns of diversification*. Systematics Association Special Volume, 44. Clarendon. P. 169–195.
- Doyle J.A., Van Campo M., Lugardon B. 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. — *Pollen et spores.* XVII (3): 429–485.
- Efremova G.D. 1967. Sporovo-pyl'tsevoi kompleks kungurskikh otlozhenii Zapadnogo Primugodzharya. [A spore and pollen assemblage from the Kungurian of the Western Cis-Mugojars]. — *Trudy VNIGNI.* LII: 63–72.
- Erdtman G. 1948. Did dicotyledonous plants exist in Early Jurassic times? — *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar.* 70 (2): 265–271.  
<https://doi.org/10.1080/11035894809454085>
- Friedman W.E. 2009. The meaning of Darwin's "abominable mystery". — *Amer. J. Bot.* 96 (1): 5–21.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800150>
- Friis E.M., Pedersen K.R. 1996. *Eucommiitheca hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. — *Grana.* 35: 104–112.  
<https://doi.org/10.1080/00173139609429480>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. — *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101: 16565–16570.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0407174101>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. — *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* 232 (2–4): 251–293.  
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006>
- Fu Q., Diez J.B., Pole M., Ávila M.G., Liu Z.J., Chu H., Hou Y., Yin P., Zhang G.Q., Du K., Wang X. 2018. An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China. — *Elife.* 7: e38827.  
<https://doi.org/10.7554/eLife.38827>
- Gibbs P.E., Ferguson I.K. 1987. Correlations between pollen exine sculpturing and angiosperm self-incompatibility systems—a reply. — *Plant Syst. Evol.* 157 (3–4): 143–159.  
<https://doi.org/10.1007/BF00936194>
- Gomankov A.V., Meyen S.V. 1986. Tatarinovaya flora (sostav i rasprostranenie v pozdnei permi Evrazii). [Tatarina flora (composition and distribution in Late Permian of Eurasia)]. Moscow. 175 p. (In Russ.)
- Grayum M.H. 1992. Comparative external pollen ultrastructure of the Araceae and putatively related taxa. — *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.* 43: 1–167.
- Güebeli A.A., Hochuli P.A., Wildi W. 1984. Lower Cretaceous turbiditic sediments from the Rif chain (Northern Morocco)—palynology, stratigraphy and palaeogeographic setting. — *Geologische Rundschau.* 73 (3):

- 1081–1114.  
<https://doi.org/10.1007/BF01820889>
- Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. 2018. Illustrated pollen terminology. Springer. 483 p.
- Hesse M. 1984. Pollenkitt is lacking in Gnetatae: *Ephedra* and *Welwitschia*; further proof for its restriction to the angiosperms. — *Pl. Syst. Evol.* 144: 9–16.  
<https://doi.org/10.1007/BF00990796>
- Hesse M. 2000. Pollen wall stratification and pollination. — In: *Pollen and pollination*. Vienna. P. 1–17.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_1)
- Hesse M., Zetter R. 2007. The fossil pollen record of Araceae. — *Plant Syst. Evol.* 263: 93–115.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0468-z>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H.-M. 1999. Pollen walls of Araceae, with special reference to their fossilization potential. — *Grana*. 38: 203–209.  
<https://doi.org/10.1080/001731300750044582>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H. 2000. A comparative study of the polyplcate pollen types in Arales, Laurales, Zingiberales and Gnetales. — In: *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Kew. P. 227–239.
- Hlušák A., Konzalova M. 1976. *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch (Cupressaceae) from the Cenomanian of Bohemia, a new plant producing *Classopollis* pollen. — In: *Evolutionary Biology*. Prague. P. 125–131.
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2004. A boreal early cradle of angiosperms? Angiosperm-like pollen from the Middle Triassic of the Barents Sea (Norway). — *Journal of Micropalaeontology*. 23 (2): 97–104.  
<https://doi.org/10.1144/jm.23.2.97>
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2013. Angiosperm-like pollen and *Afropollis* from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (northern Switzerland). — *Frontiers in plant science*. 4: 344.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00344>
- Hofmann C.C., Zetter R. 2010. Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timerdyakh Formation, Vilui Basin (Siberia). — *Grana* 49 (3): 170–193.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.512364>  
<https://paleobotany.ru/palynodata>
- Hughes N.F. 1961. Further interpretation of *Eucommiidites* Erdtman 1948. — *Palaeontology*. 4 (2): 292–299.
- Hughes N.F. 1994. The enigma of angiosperm origins. Cambridge. 303 p.
- Hughes N.F., McDougall A.B. 1994. Search for antecedents of Early Cretaceous monosulcate columellate pollen. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 83 (1–3): 175–183.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)90067-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90067-1)
- Information system of plant morphology and anatomy, 2021. <http://botany-collection.bio.msu.ru/>
- Kawahara A.Y., Plotkin D., Espeland M., Meusemann K., Toussaint E.F., Donath A., Gimmich F., Fransen P.B., Zwick A., Reis M., Barber J.R., Peters R.S., Liu S., Zhou X., Mayer C., Podsiadlowski L., Storer C., Yack J.E., Misof B., Breinholt J.W. 2019. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 116 (45): 22657–22663.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1907847116>
- Koloda N.A. 1996. Novoe v sistematike permskoj kvazimonosakkatnoj pyl'cy. [New in systematics of Permian quasimonosaccate pollen]. — *Trudy Geol. instituta Komi RAN*. 89: 49–59 (In Russ.).
- Krassilov V.A. 1989. Proiskhozhdenie i rannaya evolutsiya tsvetkovykh rastenii. [Origin and early evolution of angiosperms]. Moscow: Nauka Press. 262 p. (In Russ.).
- Krassilov V.A., Tekleva M.V., Meyer-Melikian N.R., Rasnitsyn A.P. 2003. New pollen morphotype from gut compression of a Cretaceous insect, and its bearing on palynomorphological evolution and palaeoecology. — *Cret. Res.* 24: 149–156.  
[https://doi.org/10.1016/S0195-6671\(03\)00029-6](https://doi.org/10.1016/S0195-6671(03)00029-6)
- Kurmann M.H., Zavada M.S. 1994. Pollen morphological diversity in extant and fossil gymnosperms. — In: *Ultrastructure of fossil spores and pollen*. Kew. P. 123–137.
- Kuyl O.S., Muller J., Waterbolk H.T. 1955. The application of palynology to oil geology, with special reference to western Venezuela — *Geologie en Mijnbouw*. New series. 17 (3): 49–76.
- Kvaček J., Doyle J.A., Endress P.K., Daviero-Gomez V., Gomez B., Tekleva M. 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: A possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. *Taxon*. 65 (6): 1345–1373.
- Kvaček J., Pacltová B. 2001. *Bayeritheca hughesii* gen. et sp. nov., a new *Eucommiidites*-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. — *Cret. Res.* 22: 695–704. <https://doi.org/10.1006/cres.2001.0285>
- Le Thomas A., Lugardon B. 1976. De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées. — *Adansonia*. Ser. 2. 15 (4): 543–572.
- Li H.T., Yi T.S., Gao L.M., Ma P.F., Zhang T., Yang J.B., Gitzendanner M.A., Fritsch P.W., Cai J., Luo Y., Wang H. 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. — *Nature Plants*. 5 (5): 461.  
<https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>
- Magallón S., Gómez-Acevedo S., Sánchez-Reyes L.L., Hernández-Hernández T., 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. — *New Phytol.* 207 (2): 437–453. <https://doi.org/10.1111/nph.13264>
- Malyavkina V.S. 1949. Opredelitel' spor i pyl'cy. Jura-mel. [Guide of spores and pollen. Jurassic-Cretaceous]. — *Trudy VNIGRI*. Novaja serija. 33: 1–137 (In Russ.).
- Meyen S.V. 1997. Permian conifers of Western Angaralands. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 96: 351–447.  
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(96\)00046-2](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(96)00046-2)
- Meyer-Melikian N.R., Afonin S.A., Gomankov A.V. 1998. Pollen ultrastructure of some conifers from Permian deposits of Russian platform. — *Bot. Zhurn.* 83 (3): 1–8 (In Russ.).
- Nathorst A.G. 1878. Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Stuttgart. p. 1–78.
- Osborn J.M., Taylor T.N., de Lima M.R. 1993. The ultrastructure of fossil ephedroid pollen with gnetalean affinities from the Lower Cretaceous of Brazil. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 77: 171–184.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90003-D](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90003-D)
- Pedersen K.R., Crane P.R., Friis E.M. 1989. Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. — *Grana*. 28:

- 279–294.  
<https://doi.org/10.1080/00173138909427441>
- Petrosyants M.A., Bondarenko N.M. 1983. Kharakternye i korrelyativnye taksony pyl'cy golosemennyh (pozdnij mel – paleogen). Pyl'ca hejrolepidievyh. Sinopsis. [Characteristic and correlative taxa of gymnosperm pollen (late Cretaceous – Paleogene). Cheirolepidiaceae pollen. Synopsis]. Moscow. 80 p. (In Russ.)
- Pettitt J.M., Chaloner W.G. 1964. The ultrastructure of the Mesozoic pollen *Classopollis*. – *Pollen et spores*. 6 (2): 611–620.
- Pflug H.D. 1953. Zur Entstehung und Entwicklung des angiospermiden Pollens in der Erdgeschichte. – *Palaeontographica*. B 95 (4–6): 60–171.
- Pocock S.A.J., Vasanthi G., Venkatachala B.S. 1990. Pollen of Circumpolles – an enigma or morphotrends showing evolutionary adaptation. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 65: 179–193.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90069-U](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90069-U)
- Pocock S.A.J., Vasanthi G. 1988. *Cornetipollis reticulata*, a new pollen with angiospermid features from Upper Triassic (Carnian) sediments of Arizona (U.S.A.), with notes on *Equisetosporites*. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 55: 337–356.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(88\)90092-9](https://doi.org/10.1016/0034-6667(88)90092-9)
- Pott C., McLoughlin S. 2009. Bennettitalean foliage in the Rhaetian–Bajocian (latest Triassic–Middle Jurassic) floras of Scania, southern Sweden. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 158(1–2): 117–166.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.004>
- Reymanówna M. 1968. On seeds containing *Eucommiidites troedssonii* pollen from the Jurassic of Grójec, Poland. – *Bot. J. Linn. Soc.* 61: 147–152.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00112.x>
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Pettitt J.M. 1992. Pollen wall development in *Eucommia ulmoides* (Eucommiaceae). – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 70 (4): 297–323.  
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90069-S](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90069-S)
- Sannier J., Baker W.J., Anstett M.C., Nadot S. 2009. A comparative analysis of pollinator type and pollen ornamentation in the Araceae and the Arecaceae, two unrelated families of the monocots. – *BMC research notes*. 2 (1): 1–11.
- Silvestro D., Bacon C.D., Ding W., Zhang Q., Donoghue P.C., Antonelli A., Xing Y. 2021. Fossil data support a pre-Cretaceous origin of flowering plants. *Nature Ecology and Evolution*, 1–9.  
<https://doi.org/10.1038/s41559-020-01387-8>
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., El E.S., Rudall P.J., Bateman R.M. 2019. Supposed Jurassic angiosperms lack pentamery, an important angiosperm-specific feature. – *New Phytol.* 228 (2): 420–426.  
<https://doi.org/10.1111/nph.15974>
- Sun G., Dilcher D.L., Zheng S., Zhou Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. – *Science*. 282 (5394): 1692–1695.  
<https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1692>
- Tarasevich V.F. 2002. Morfologija i ul'trastruktura pyl'cy tribu Spathiphyllae v svjazi s ejo polozheniem v semejstve Araceae. [Pollen morphology and ultrastructure of the tribe Spathiphyllae in connection to its position in the Araceae] – In: *Materialy X Vserossijskoj palinologičeskoj konferencii “Metodicheskie aspekty palinologii”*. Moscow. P. 246–248 (In Russ.).
- Tarasevich V.F. 2008. Ob jevoljucionnyh urovnjah v semejstve Araceae po palinologičeskim dannym [On evolutionary levels in the family Araceae based on palynological data]. – In: *Palinologija: Stratigrafija i Geojekologija*. Vol. 1. Saint-Petersburg. P. 115–121 (In Russ.).
- Tarasevich V.F., Zhilin S.G. 1999. On monosulcate and disulcate pollen grains from the Albian-Turonian Kazakhstan. – *Acta Palaeobot. Suppl.* 2: 211–217.
- Taylor T.N., Zavada M.S. 1986. Developmental and Functional aspects of fossil pollen. – In: *Pollen and Spores: Form and Function*. London. P. 165–178.
- Taylor E.L., Taylor T.N., Krings M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. New York. 1230 p.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A. 2009. Comparative pollen morphology and ultrastructure of modern and fossil gnetophytes – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 130–138.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.12.007>
- Tekleva M.V., Roghi G. 2018. *Lagenella martini* from the Triassic of Austria – exine structure and relationships with other striate palynomorphs. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 258: 13–21.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.06.011>
- Tekleva M.V., Krassilov V.A., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. 2006. Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities. – *Acta Palaeobot.* 46 (2): 137–155.
- Tekleva M.V., Polevova S.V., Zavialova N.E. 2007. On some peculiarities of sporoderm structure in members of the Cycadales and Ginkgoales. – *Paleontological Journal*. 41 (11): 1162–1178.  
<https://doi.org/10.1134/S0031030107110159>
- Tekleva M.V., Stephenson M.H., Zavialova N.E. 2019. The exine ultrastructure of *Pretricolpipollenites bharadwajii* from the Permian of Jordan. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 268: 19–28.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.05.003>
- Traverse A. 2004. Proposal to conserve the fossil pollen morphogeneric name *Classopollis* against *Corollina* and *Circulina*. – *Taxon*. 53: 847–848.  
<https://doi.org/10.2307/4135468>
- Traverse A. 2007. *Paleopalynology*. Dordrecht. 813 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5610-9>
- Traverse A., Cornet B., Ames H.T. 1975. A new look at the “*Classopollis*–*Circulina*” taxonomic – nomenclatural problem. *Geosci. Man*. 11: 159–160.
- Trevisan L. 1988. Angiosperm pollen (monosulcate–trichotomosulcate phase) from very early Lower Cretaceous rocks of Southern Tuscany, Italy. – In: *Abstr 7 Int Palynol Congr. Brisbane*. P. 165.
- Utting J. 1994. Palynostratigraphy of Permian and Lower Triassic rocks, Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago (Vol. 478). Geological Survey of Canada Bulletin. Ottawa. 107 p. <https://doi.org/10.4095/194811>
- Van Erve A.W. 1982. Nomenclatural note on *Corollina* Maylavkina, 1949 (fossil-pollen dispersae) – *Taxon*.

- 31 (3): 546–548.  
<https://doi.org/10.1002/j.1996-8175.1982.tb03553.x>
- Van der Merwe J.J.M., Van Wyk A.E., Kok P.D.F. 1990. Pollen types in the Lauraceae. – *Grana*. 29: 185–196.  
<https://doi.org/10.1080/00173139009427751>
- Vasanthy G., Cornet B., Pocock S.A.J. 2004. Evolution of proangiosperms during Late Triassic: pre-Cretaceous pollen trends towards mono- and dicotyledonous taxa diversification. – *Geophytology*. 33 (1–2): 99–113.
- Walker J.W., Walker A.G. 1984. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. – *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71: 464–521.  
<https://doi.org/10.2307/2399035>
- Yang W., Li S., Jiang B. 2007. New evidence for Cretaceous age of the feathered dinosaurs of Liaoning: zircon U-Pb SHRIMP dating of the Yixian Formation in Sihetun, northeast China. – *Cret. Res.* 28 (2): 177–182.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.05.011>
- Zavada M.S. 1984. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms. – *Plant Syst. Evol.* 147 (1–2): 63–78.  
<https://doi.org/10.1007/BF00984580>
- Zavada M.S. 2004. The earliest occurrence of angiosperms in southern Africa. – *South African Journal of Botany*. 70 (4): 646–653.  
[https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30205-2](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30205-2)
- Zavialova N.E. 2015. Evolutionary transformations of sporoderm ultrastructure in certain monophyletic lineages of higher plants. – *Botanica Pacifica*. 4 (2): 49–57.  
<https://doi.org/10.17581/bp.2015.04213>
- Zavialova N., Blumenkemper P., Kerp, H., Hamad A.A., Bomfleur B. 2020. A lyginopterid pollen organ from the upper Permian of the Dead Sea region. *Grana*, 1–16.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2020.1772360>
- Zavialova N., Buratti N., Roghi G. 2010a. The ultrastructure of some Rhaetian Circumpolles from southern England. – *Grana*. 49 (4): 281–299.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.522253>
- Zavialova N.E., Gomankov A.V. 2009. Occurrence of angiosperm-like ultrastructural features in gymnosperm pollen from the Permian of Russia. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 79–89.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.02.002>
- Zavialova N.E., Markevich V.S., Bugdaeva E.V., Polevova S.V. 2011. The ultrastructure of fossil dispersed monosulcate pollen from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia – *Grana*. 50: 182–201.  
<https://doi.org/10.1080/00173134.2011.611530>
- Zavialova N., Meyer-Melikian N.R., Gomankov A.V. 2001. Ultrastructure of some Permian pollen grains from the Russian Platform. – In: Proceedings of the IX International Palynological Congress, Houston, Texas, USA. p. 99–114.
- Zavialova N.E., Polevova S.V., Moiseenko A.V., Orlova O.A. 2019. Vozmozhnost' primeneniya TEM-tomografii dlja izuchenija ul'trastrukturny iskopaemyh sporoderm [Possibilities of the application of TEM-tomography for study of fossil sporoderm ultrastructure]. – In: Tezisy X chtenij pamjati A.N. Krishtofoviča. Saint-Petersburg. P. 26 (In Russ.).
- Zavialova N.E., Roghi G. 2005. Exine morphology and ultrastructure of *Duplicisporites* from the Triassic of Italy. – *Grana*. 44 (4): 337–342.  
<https://doi.org/10.1080/00173130500354523>
- Zavialova N.E., Tekleva M.V., Smirnova S.B., Mroueh M. 2010b. Exine ultrastructure in pollen grains of *Classopollis* Pflug from the Cretaceous of Lebanon – *Paleontological Journal*. 44 (10): 1353–1367.  
<https://doi.org/10.1134/S0031030110100126>
- Zavialova N., Tekleva M., Stephenson M. 2019. The Permian through the eyes of pollen morphologists. *Permophiles*. N 67: 9–11.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H. 2011. Exine ultrastructure of in situ peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 168: 7–20.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.09.007>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H. A. 2016. Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus manis* Harris, 1941 from the Jurassic of England – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 225: 33–42.  
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.11.003>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J., Zavada M. 2009. The pollen ultrastructure of *Williamsoniella coronata* Thomas (Bennettitales) from the Bajocian of Yorkshire. *Int. J. Plant Sci.* 170 (9): 1195–1200.  
<https://doi.org/10.1086/605873>