

УДК 561.5.016

PSEUDOSCHIZAEA SP. ИЗ РАННЕЙ ЮРЫ ИТАЛИИ: СТРОЕНИЕ И СРАВНЕНИЕ

© 2021 г. М. В. Теклева^{а, *}, С. В. Полевова^б, О. А. Гаврилова^с, Г. Роги^д, М. Нери^е

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^бМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^сБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

^дИнститут наук о Земле, Падуа, Италия

^еМузей естественной истории Виньолы, Виньола, Италия

*e-mail: tekleva@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2019 г.

После доработки 31.03.2020 г.

Принята к публикации 22.05.2020 г.

Исследована дисперсная палиноморфа *Pseudoschizaea* sp. неизвестного родства из юрских отложений Италии с помощью светового, конфокального, флуоресцентного, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов. Проведено сравнение со спорами мхов и грибов, цистами водорослей и яйцами червей. Сходный характер скульптуры поверхности оболочки спор и цист наблюдается у некоторых водорослей и грибов, сходный размерный ранг также обнаружен в этих группах. Поперечная исчерченность однослойной оболочки, наблюдаемая у *Pseudoschizaea*, пока не обнаружена у исследованных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа спор грибов и цист водорослей, хотя в отдельных слоях оболочек некоторых представителей водорослей наблюдаются каналы. Обсуждается возможное родство и экология продуцентов данной палиноморфы.

Ключевые слова: Jurassic, *Pseudoschizaea*, ультраструктура оболочки, цисты водорослей, споры грибов

DOI: 10.31857/S0031031X2102015X

ВВЕДЕНИЕ

Сфероидальные и эллипсоидальные уплощенные палиноморфы с характерным концентрическим ребристым рисунком поверхности и размером около 35–40 мкм представлены в отложениях разной природы, разных географических областей и разного возраста (начиная с палеозоя практически до настоящего времени) и объединяются под родовым названием *Pseudoschizaea* Thiergart et Frantz ex R. Potonie emend. или под группой родов *Pseudoschizaea*, *Circulisporites* de Jersey, *Concentricystes* Rossignol и *Chomotriletes* Naumova. Несмотря на это, данные палиноморфы до настоящего времени были в основном изучены только на световом уровне (СМ), реже с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), и предположения об их родственных связях довольно умозрительны. Это значительно обедняет интерпретацию отложений, где встречаются эти остатки (учитывая их широкое распространение), и понимание экологии и эволюции организмов, которые могли продуцировать подобный тип палиноморф. Возможные интерпретации данной палиноморфы разными авторами включают споры высших растений, цисты водорослей, споры

грибов, яйца ряда групп беспозвоночных (см., напр., обзор в: Scott, 1992). Для аккуратной интерпретации этих палиноморф необходимо их детальное изучение в световых и электронных микроскопах с получением максимального объема информации, что явилось целью настоящей работы.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 17-04-01094 для М.Т. и С.П., исследования в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” БИН РАН проводились в рамках госзадания № ААА-А18-118031690084-9. Авторы благодарны В.Ф. Тарасевич (БИН РАН) и Н.Е. Завьяловой (ПИН РАН) за ценные замечания, М. Брейгиной и Н. Максимова (каф. физиологии растений МГУ) за помощь в работе на флуоресцентном микроскопе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный образец происходит из отложений свиты Ротцо (Rotzo Formation) недалеко от с. Беллори, пров. Верона, северо-восток Италии (рис. 1). Эта свита относится к группе Калкари Гриджи

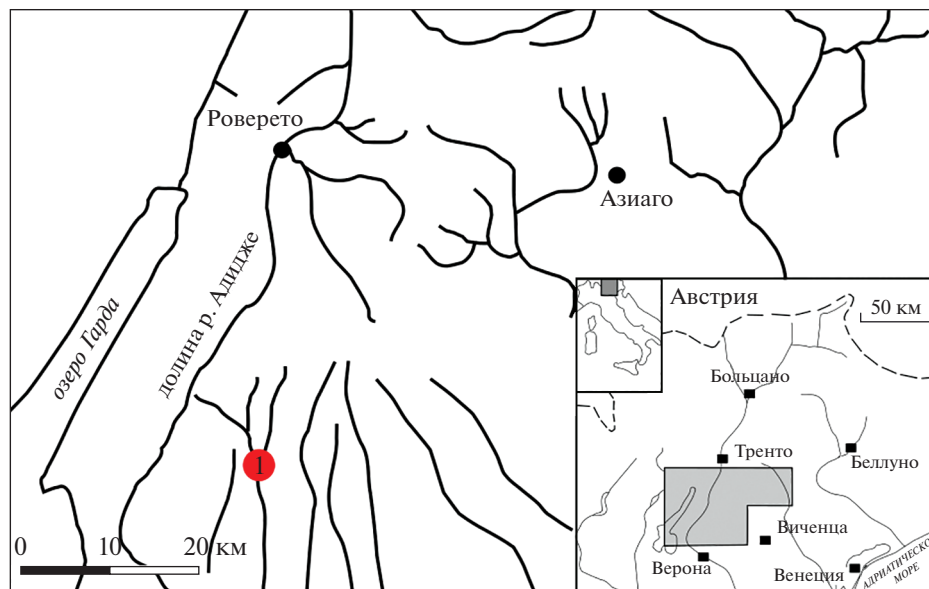


Рис. 1. Карта с расположением местонахождения Беллори (1).

(*Calcarei Grigi*), из нее описаны ископаемые остатки моллюсков, фораминифер, растений из янтаря и отпечатки следов динозавров (Wesley, 1956, 1958; Bosellini et al., 1971; Clari, 1975; Avanzini et al., 2006; Neri et al., 2017). Возраст двух слоев с углистой глиной, содержащих *Pseudoschizaea*, соответствует плинсбаху (см. подробнее в: Neri et al., 2017, 2018; рис. 2). Состав и процентное содержание палинологического комплекса приведены в работе М. Нери с соавт. (Neri et al., 2017). Для палиноморфологического анализа образцы были подготовлены по стандартной методике, отмачиваны и обработаны с помощью HCl, HF и HNO₃. Полученный после промывки и просеивания осадок был заключен в глицерин для дальнейших исследований. Палинологический анализ данного образца выявил содержание гладких и орнаментированных спор, принадлежащих папоротникообразным, и пыльцевых зерен *Circumpolles*.

Образец просматривался под световым микроскопом Olympus CX41, обнаруженные палиноморфы *Pseudoschizaea* переносились поодиночке на новое предметное стекло в каплю глицерина. Дальнейшая обработка для СМ, СЭМ и трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) проведена согласно методике, описанной в монографии Н.Е. Завьяловой с соавт. (Zavialova et al., 2018). Столик для СЭМ с перенесенными на него пыльцевыми зёрнами напылялся золотом и изучался с помощью СЭМ TESCAN VEGA-II XMU (ускоряющее напряжение 30 кВ). Ультратонкие срезы были сделаны с помощью ультратома Leica UC6. Часть срезов были дополнительно контрастированы цитратом свинца и уранил ацетатом и

изучены с помощью ТЭМ Jeol 100 В и Jeol 1011 (ускоряющее напряжение 80 кВ). Другая часть срезов была изучена без дополнительного контрастирования на тех же микроскопах. Пыльцевые зёрна были также изучены с помощью конфокального (КЛСМ) микроскопа LSM 780 [методика описана в работе О.А. Гавриловой с соавт. (Gavrilova et al., 2018)]. Всего было исследовано в СМ, СЭМ и ТЭМ 15 палиноморф.

Споры и цисты водорослей из юрских отложений России и девонских отложений Польши были использованы в сравнительных целях при изучении автофлуоресценции клеточных стенок с помощью флуоресцентного микроскопа (ФМ). Для изучения автофлуоресценции использовали исследовательский микроскоп Axioplan 2 imaging MOT, цифровую камеру AxioCam HRC и пакет программ AxioVision 4.7 (Zeiss, Германия). Флуоресценцию возбуждали ртутной лампой. Для анализа флуоресценции использовали разные блоки фильтров. Для автофлуоресценции возбуждение — в диапазоне 540–552 нм, регистрация — при длинах волн > 590 нм, применяемых при регистрации автофлуоресценции спорополлениновых оболочек современных и ископаемых пыльцы и спор (Matveyeva et al., 2012). Измерения исследованных палиноморф сделаны в СМ, СЭМ и ТЭМ. В статье использована терминология М. Хессе с соавт. (Hesse et al., 2009). В работе применялось оборудование Центра коллективного пользования ПИН РАН (СМ и СЭМ), биологического фак-та МГУ им. М.В. Ломоносова (ТЭМ, ФМ) и Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова (КЛСМ) в Центре коллективного пользования научным

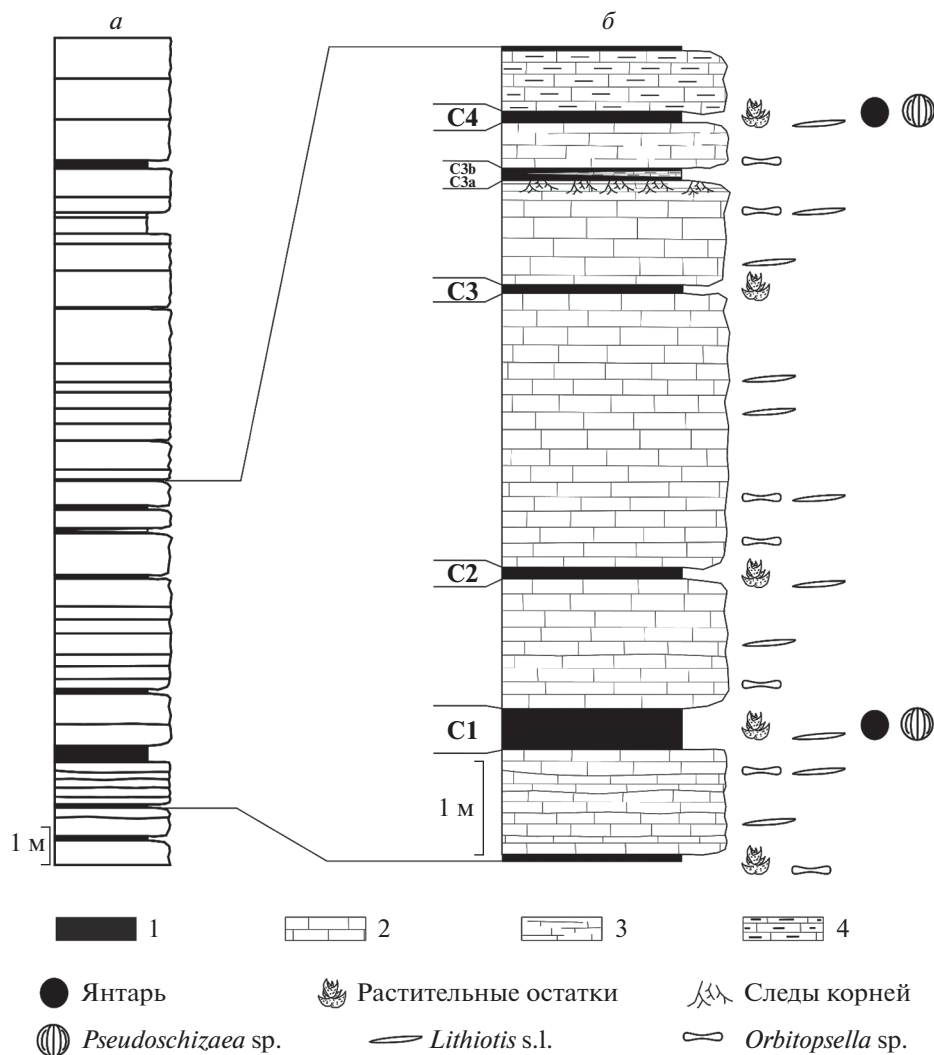


Рис. 2. Схема изученной части разреза: *a* — схема разреза; *б* — часть разреза, содержащая слои с янтарем. Обозначения: 1) глина, богатая органическим веществом и углем, 2) известняк массивный, от серого до желтого цвета, 3) тонкозернистый известняк, 4) мергелевый известняк. C1–C4 — отобранные образцы, C1 — изученный образец.

оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” БИН РАН.

Изученный образец №C1, хранится в Ин-те наук о Земле, Падуя, Италия.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

СМ. Палиноморфа эллипсоидальная (рис. 3, *a*, *б*, *г*) или сфероидальная (рис. 3, *в*, *д*, *е*), 37.3 (30.7–44.8) × 47.0 (42.3–50.8) мкм, уплощенная. Поверхность представлена характерным концентрическим ребристым рисунком, “завернутым” вокруг располагающегося в центральной области эллиптического (редко округлого) участка. На поверхности встречаются редкие, иногда довольно крупные, нерегулярно расположенные перфорации (рис. 4, *a–e*). Никаких следов апертуры или

сходной структуры не выявлено. Оболочка относительно толстая, однослойная.

СЭМ. Размеры палиноморфы в СЭМ: 35.9 (30.4–41.4) × 47.2 (42.8–52.2) мкм. Скульптура поверхности ребристая, с редкими, иногда довольно крупными, нерегулярно расположенными перфорациями (рис. 4, *a–e*), ширина ребер варьирует от 0.14 до 0.21 мкм (рис. 4, *ж–и*).

ТЭМ. Оболочка неравномерной толщины по периметру (рис. 5, *a–г*), в среднем 1.35 (0.2–4.1) мкм. Ультраструктура оболочки состоит из одного гомогенного слоя неравномерной толщины с “зубцами” как с наружной, так и с внутренней сторон. Большая толщина обычно наблюдается в латеральных областях палиноморфы (рис. 5, *д–ж*). Наружные “зубцы” соответствуют ребристому рисунку поверхности, внутренние “зубцы” являются продолжением (противоположным концом) на-

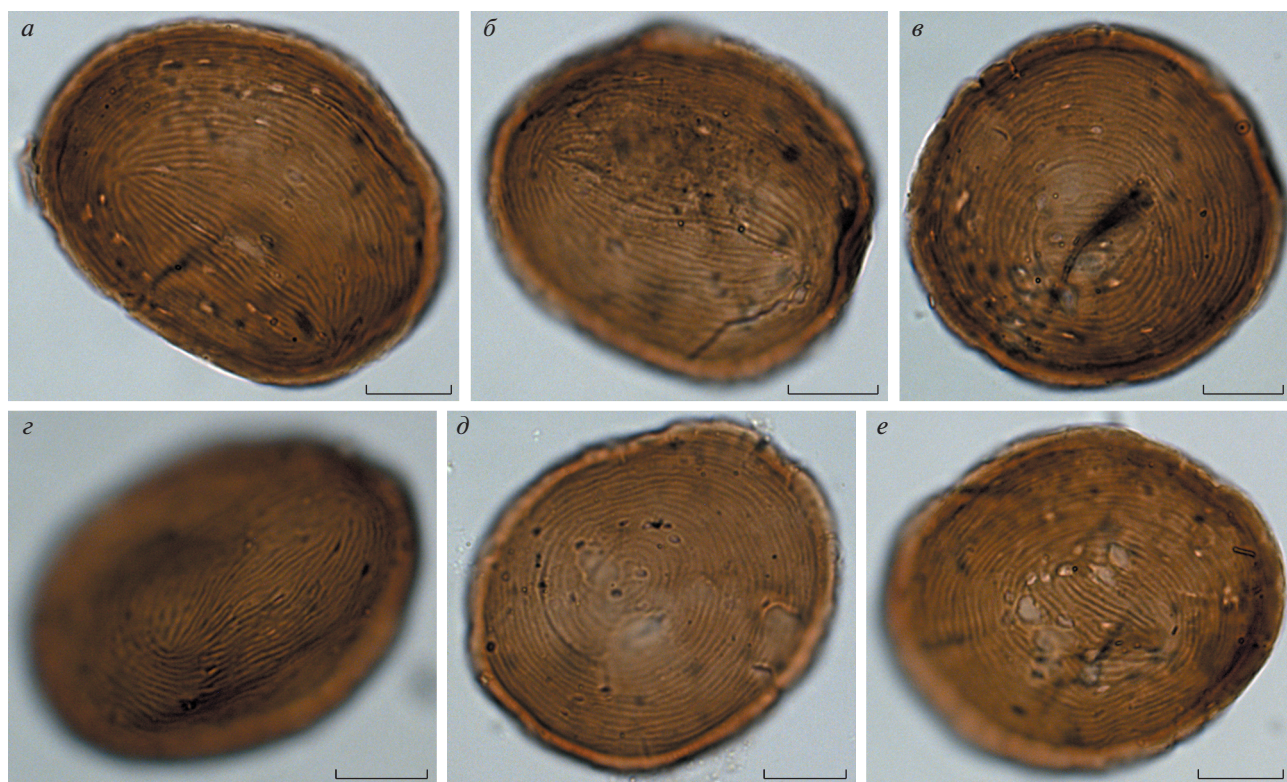


Рис. 3. *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1, СМ: а, б, в — эллипсоидальная форма; г, д, е — сфероидальная форма. Длина масштабной линейки 10 мкм.

ружных “зубцов”. Местами также наблюдается исчерченность сквозь толщу оболочки (рис. 5, д–ж). Ширина “зубцов” 0.3 (0.2–0.4) мкм; в основном, они различимы в местах сгиба в латеральных областях, остальные участки оболочки выглядят однородными. Ковнутри от оболочки местами наблюдаются обрывки бесструктурного слоя — возможно, это несохранившийся внутренний слой оболочки, либо артефакт (рис. 5, д, ж).

КЛСМ. Палиноморфы эллипсоидальные или сфероидальные, уплощенные, поверхность ребристая, ребра тонкие. В СМ и СЭМ у некоторых палиноморф в оболочке просматривались округлые микроотверстия (в числе одного–двух на палиноморфу); возникло предположение, что эти отверстия являются своего рода апертурами. Однако при КЛСМ исследовании серийных оптических срезов (рис. 6, а–д) было выявлено, что это трещины, идущие в разных направлениях и видимые на сгибе фоссилизированной оболочки (рис. 6, о, н). Трещины часто обнаруживаются в оболочке палиноморф (рис. 6, з, и, м). Палиноморфы сплющены неравномерно, внутри часто образуется полость (рис. 6, к, л). Реконструированные из срезов изображения палиноморф демонстрируют ребристую поверхность; ребра тонкие, длинные, в основном однонаправленные, довольно плотно расположенные. КЛСМ выяв-

ляет все признаки поверхности (рис. 6, е, ж), доступные для исследования с помощью СЭМ. КЛСМ привлекали также для помощи в решении еще одного вопроса, а именно — реконструкции внутренней поверхности оболочки (рис. 6, з). На внутренней поверхности реконструированной палиноморфы иногда заметны “зубцы” (рис. 6, з), также иногда обнаруживается “поперечная полосатость” (рис. 6, м–о) оболочки, что может свидетельствовать о том, что оболочка сформирована из ряда узких, близко прилегающих друг к другу “полосок”. Однако, в других случаях оболочка однородная, вероятно, в тех случаях, когда срез проходит вдоль “полосок”.

ФМ. При исследовании автофлуоресценции *Pseudoschizaea* светилась слабо при всех светофильтрах (рис. 7, а, г). Сходную интенсивность ответа демонстрировали исследованные для сравнения ископаемые споры и пыльцевые зерна (рис. 7, б, д), а также водоросли [*Endoscrinium* (Klement) T.F. Vozzhennikova, *Fromea* Cookson et Eisenack, *Pareodinia* Deflandre, *Tubotuberella* Vozzhennikova] (рис. 7, в, е). Заметно отличались по интенсивности автофлуоресценции на разных светофильтрах палиноморфы и фрагменты кутикулы. Кутикулы ярко светились, особенно на длинах волн больше 590 нм в обоих исследованных образцах (рис. 7, д, е).

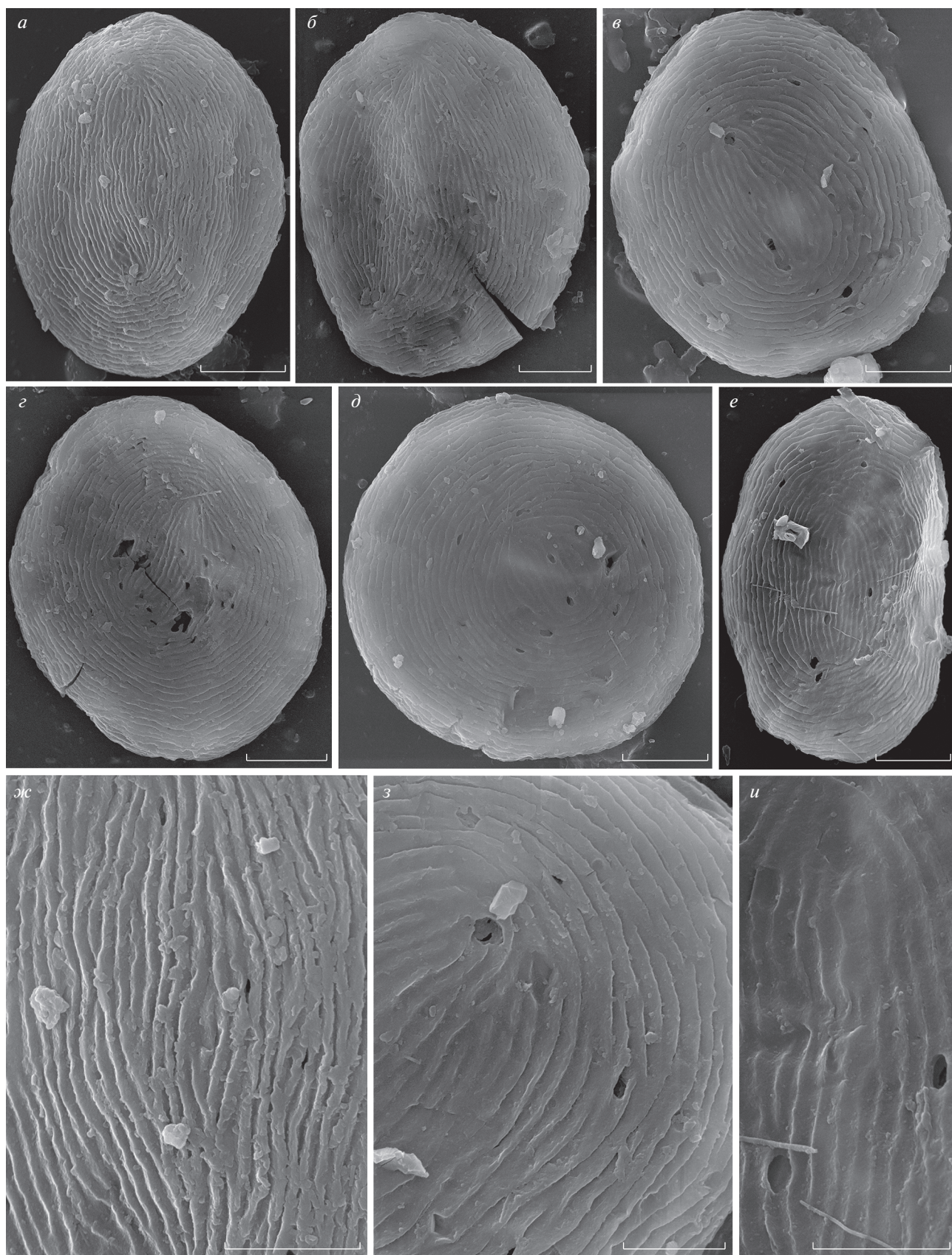


Рис. 4. *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1, СЭМ: *a–e* — общий вид палиноморфы; *ж–и* — участки поверхности при большем увеличении, видны ребра и перфорации. Длина масштабной линейки: *a–e* — 10 мкм; *ж–и* — 5 мкм.

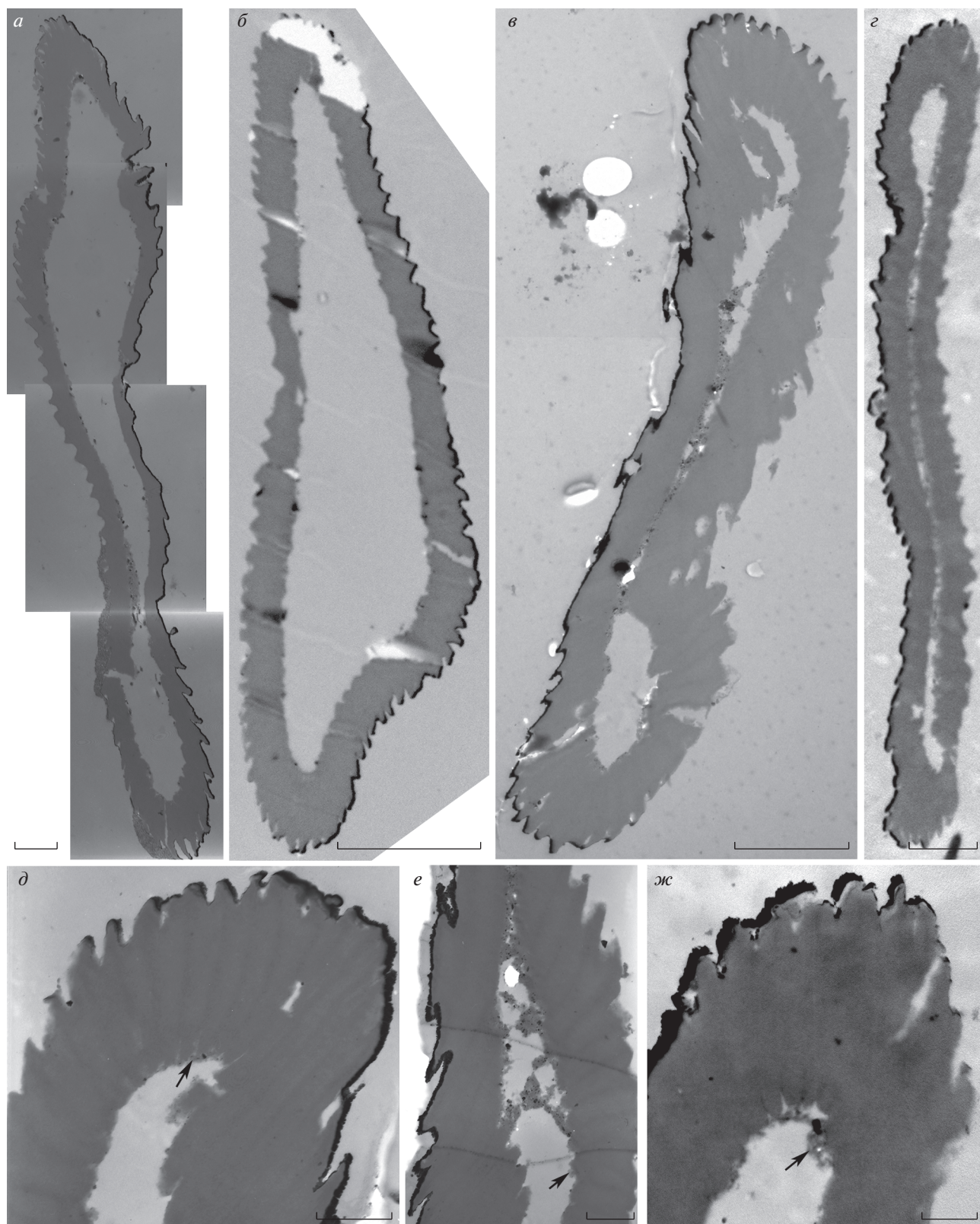


Рис. 5. *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1, ТЭМ: *а–г* – срезы через палиноморфу, общий вид; *д–жс* – участки оболочки, вид на поперечную исчерченность и плохо сохранившийся внутренний слой (стрелка). Длина масштабной линейки: *а, д, е* – 1.25 мкм; *б, в* – 5 мкм; *г* – 2.5 мкм; *жс* – 0.5 мкм.

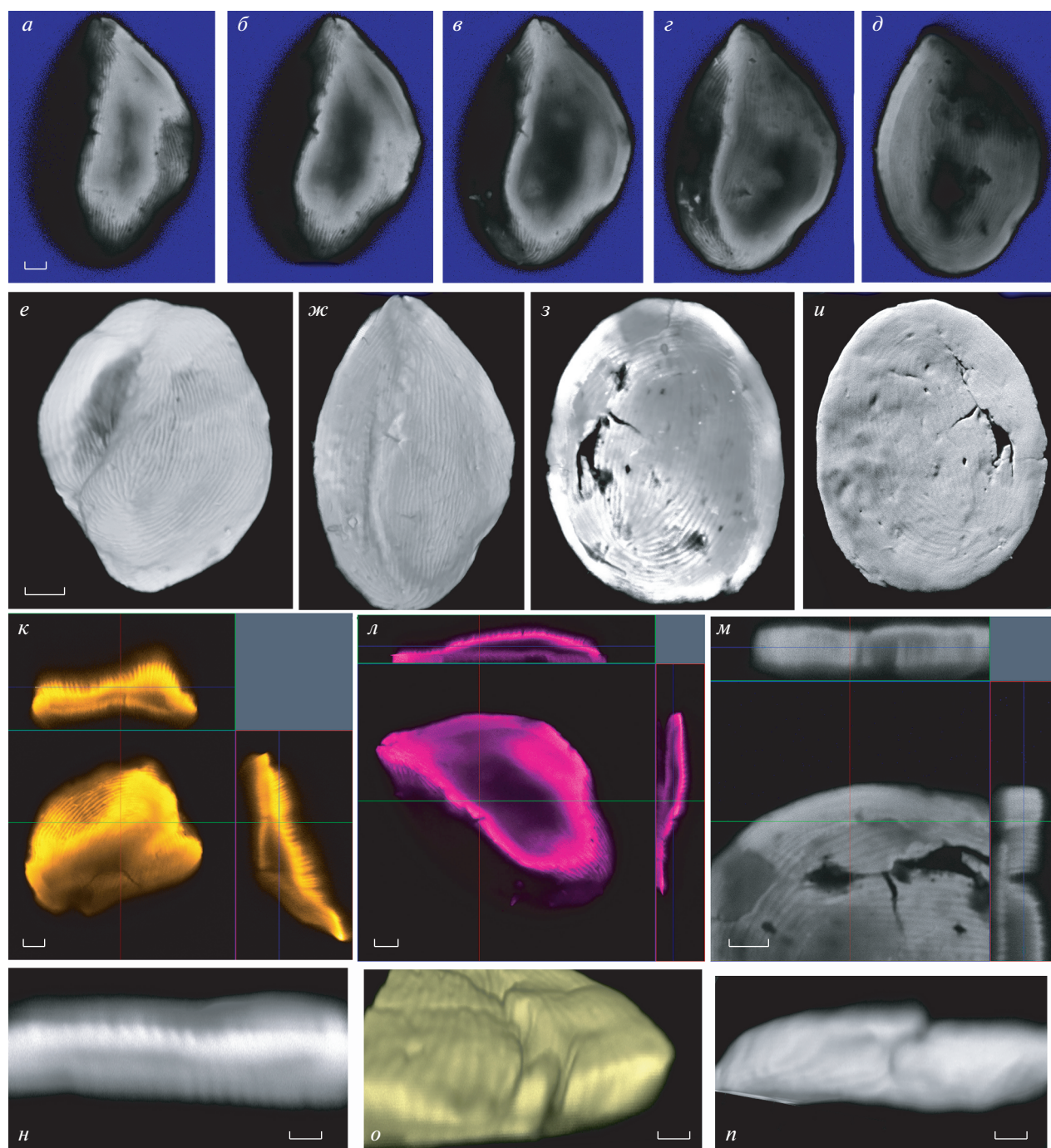


Рис. 6. *Pseudoschizaea* sp., обр. № C1, КЛСМ: *a-d* – серия оптических срезов через одну палиноморфу; *e, ж, и* – общий вид реконструированных палиноморф; *з* – внутренняя поверхность палиноморфы “и”; *к-м* – “ortho”-режим (проекция трехмерных объектов на двумерную поверхность): срезы через три палиноморфы *e, ж, и* соответственно, показывающие оптический срез и две его проекции; *н* – виртуальный срез через реконструированную палиноморфу перпендикулярно длинной оси морфы и ребрам на ее поверхности, *o, n* – реконструированные части палиноморф, показывающие трещины оболочки. Длина масштабной линейки: *a-d, к-м* – 5 мкм; *e-и* – 10 мкм; *н-п* – 2 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отмеченное ранее и отраженное в названии *Pseudoschizaea* сходство со спорами схизейных папоротников не отражает их родственные отно-

шения. Сходство это выражается в характере поверхности палиноморф, однако, у *Pseudoschizaea* отсутствует щель разветвления (и вообще какая-либо апертура) и значительно отличается ультраструктура оболочки. У схизейных никогда не наблюдается исчерченности и внутренних “зуб-

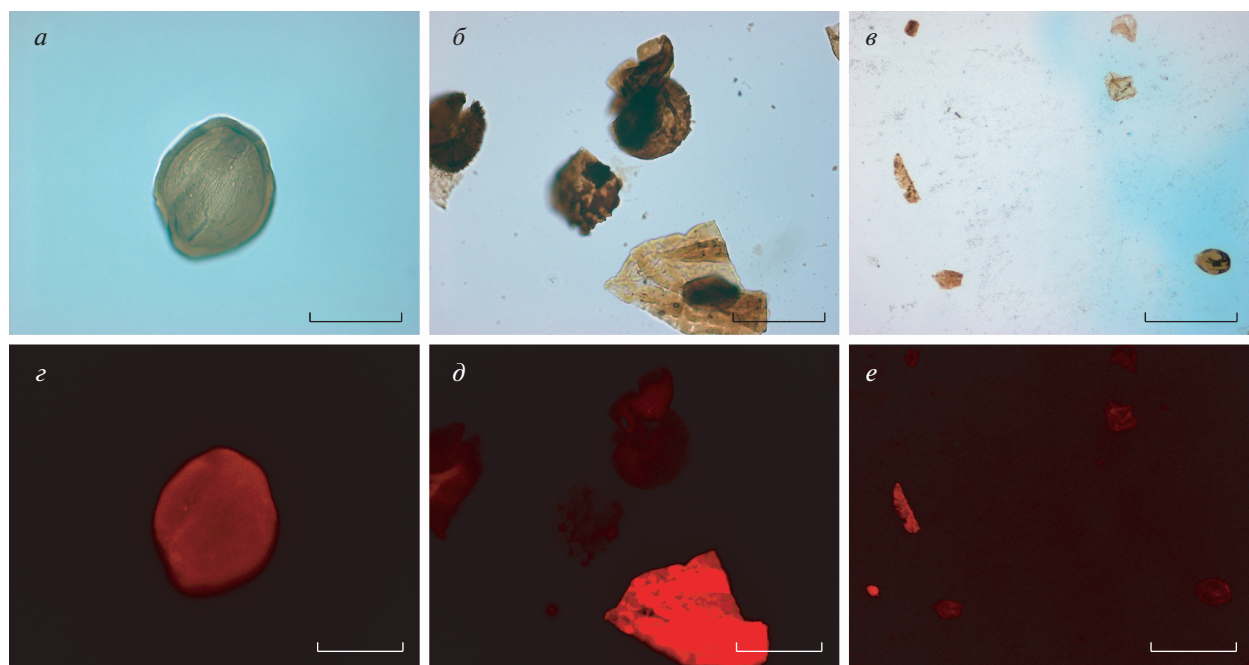


Рис. 7. *a–в* — СМ, *г–е* — ФМ: *a* — *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1; *б* — дисперсные споры и остатки кутикулы из девонских отложений Польши; *в* — остатки кутикулы и водоросли (*Tubotuberella* и *Fromea*) из юрских отложений России; *г* — *Pseudoschizaea* sp., обр. № С1; *д* — дисперсные споры и остатки кутикулы из девонских отложений Польши; *е* — остатки кутикулы и водоросли (*Tubotuberella* и *Fromea*) из юрских отложений России. Длина масштабной линейки: *a, б, г, д* — 30 мкм; *в, е* — 100 мкм.

цов”, характерных для *Pseudoschizaea* (Tryon, Luggardon, 1991; Skog, 1993; Parkinson, 1994, 1995; Ramos Giacosa et al., 2015; Ramos Giacosa, Barakat, 2018). То же можно сказать и про большинство остальных споровых и всех семенных растений: комплекс признаков строения спородермы (отсутствие апертур, выраженной морфологически или ультраструктурно; характерная исчерченность оболочки; ребристость, выраженная как в наружной, так и во внутренней части оболочки) однозначно отвергает принадлежность данного материала к какому-либо остаткам споровых или семенных растений. Поверхность *Pseudoschizaea* мы, вслед за многими исследователями (напр., Christopher, 1976; Scott, 1992), описываем как ребристую; часть других авторов (напр., Milanesi et al., 2006) иногда называют ее струйчатой. Ребристая (plicate) поверхность часто захватывает несколько слоев эктэкины или даже все слои эктэкины, в то время как струйчатая (striate) захватывает лишь покров или его часть. В нашем случае из этих двух терминов “ребристая поверхность” больше подходит для описания *Pseudoschizaea*. Однако, учитывая внутренние “зубцы” оболочки *Pseudoschizaea*, очевидно, что здесь нужен другой, не палинологический термин — например, ленточная, шнуровидная поверхность. В нашем случае “зубцы” проявляются как на наружной, так и на внутренней поверхностях оболочки *Pseudoschizaea*. Можно предположить, что

развитие подобного типа оболочки с перпендикулярными поверхности слоями должно происходить несколько иначе, чем у споровых и семенных растений, у которых слои оболочки формируются параллельно поверхности. Однако на данный момент это невозможно доказать, и необходимы дополнительные данные для интерпретации такого типа оболочки.

Наиболее перспективные кандидаты для сравнения, которые рассматривались и предыдущими исследователями *Pseudoschizaea* — споры мхов, цисты водорослей, споры грибов и яйца беспозвоночных.

Сравнение изученной палиноморфы с мохообразными. Мохообразные (Bryophytes) включают в себя три основные группы: антоцеротовые, печеночники и настоящие мхи. Антоцеротовые — небольшая группа растений, продуцирующих споры средних размеров (10–80 мкм), в основном, одиночные [тетрады известны для единственного представителя рода *Leiosporoceros* Hässel, *L. dussii* (Stephani) Hässel de Menéndez], трилетные (монолетные известны для *L. dussii*). Скульптура может быть шипиковатая, папиллярная, шероховатая, бугорчатая, сетчатая, редко стриятная [у *Hattogioceros striatiporus* (J. Haseg.) J. Haseg.] или гладкая (у *L. dussii*). Экзоспорий обычно толстый, хотя есть представители с довольно тонким экзоспорием (0.4–1.0 мкм), гранулярный. Из пред-

ставителей данной группы с *Pseudoschizaea* сравним только *Hattorioceros striatisporus* (J. Haseg.) J. Haseg. по признакам скульптуры оболочки, но споры данного вида значительно (почти в 3 раза) мельче, и ультраструктура их оболочки пока не изучена (Zhang et al., 2011).

Печеночники — очень разнообразная группа, продуцирует споры одиночные или в тетрадах, крупные, иногда мелкие (от 17 до 130 мкм), но всегда в коробочке имеются и споры, и элатеры (кроме сферокарповых). Тетрадный рубец обычно хорошо виден. Скульптура может быть очень разная, шиповатая и гранулярная, выросты часто очень причудливые, могут соединяться гребнями или формировать сеть. Спородерма толстая (если измерять с шипами), состоит из многих слоев, причем с самого начала формируется как ламеллятная, и эта ламеллярность всегда сохраняется в зрелых оболочках. Споры всех представителей этой группы резко отличаются от изученной палиноморфы *Pseudoschizaea*.

Настоящие мхи — самая обширная группа среди мохообразных. Споры мхов разнообразные, обычно одиночные, иногда в тетрадах, размеры от очень мелких до очень крупных (6–310 мкм), иногда с тетрадным рубцом. Поверхность спор представлена различными типами: от гладкой или гранулярной до бугорчатой и шипиковатой, или даже сетчато-столбиковой. Ультраструктура оболочек спор может быть сложной, многослойной, с участием ламеллярных, гомогенных и гранулярных слоев. Наиболее сложной ультраструктурой оболочек спор характеризуются базальные группы мхов (сфагновые, андреевые). Обычно спородерма довольно тонкая, представлена гранулами наружного периспория и гомогенным экзоспорием. Часто выражено утолщение эндоспория на месте скрытой лезуры, которая не видна ни в СМ, ни в СЭМ. У перины часто встречается волнистая внутренняя поверхность, но перина всегда рыхлая, более или менее гранулярная, обычно не составляет сплошного слоя, выглядит как наваленные гранулы. Перина хорошо развита только у настоящих мхов. Больше всего внутренняя поверхность на срезах у *Pseudoschizaea* сходна с тем, что наблюдается у *Andreaea* Hedw. (Brown et al., 2015). Подобно *Pseudoschizaea*, у мхов иногда наблюдается поперечная исчерченность [напр., *Oedipodium griffithianum* (Dicks.) Schwägr.; Polevova, 2015] в наружном экзоспории, выглядящая как зазоры от слившихся гранул. Внутренний экзоспориум более толстый и гомогенный. В отличие от оболочек спор мхов, у *Pseudoschizaea* весь слой пронизан узкими полостями, которые производят впечатление слипшихся пластин, формирующих рельеф наружной и внутренней поверхностей.

Сравнение изученной палиноморфы с водорослями. Сведений об ультраструктуре спор грибов и цист водорослей значительно меньше. У водорослей рассматриваются в основном цисты и споры (имеющие разные названия у разных групп), гилогониты (ископаемая известковая оболочка харовых водорослей), редко клеточные стенки (в случае некоторых представителей зеленых водорослей). Большинство исследователей относят *Pseudoschizaea* к водорослям, вслед за М. Росси-ньол (Rossignol, 1962) и Ф. Тьегар и У. Франц (Thiergart, Frantz, 1962). Главным образом, рассматриваются *Zygnemataceae* (напр., Zippe, 1998; Scafati et al., 2009 и др.), в частности, *Debarya* Wittrock. Однако характер скульптуры и форма зигоспор *Debarya* резко отличаются от таковых у *Pseudoschizaea*, а внутреннее строение оболочки пока изучено не было (Van Geel, Van der Hammen, 1978; Head, 1992; Kołackzek et al., 2012). Также сходные по отдельным признакам общей морфологии клеточной оболочки и цист виды встречаются у представителей *Chrysophyceae* и *Chlorellaceae*. Ребристая поверхность спор встречается также среди представителей *Oedogoniaceae* и *Characeae* (Van Geel, Van der Hammen, 1978; Zippe, 1998; Tiss et al., 2019). Размеры цист и толщина оболочки также сравнимы с таковыми у *Pseudoschizaea*. Однако характер ребристости совершенно иной, чем у изученной палиноморфы, ультраструктура оболочки у изученных представителей также значительно отличается (Van Geel, Van der Hammen, 1978; Zippe, 1998; Domozych et al., 2010; Tiss et al., 2019). Скульптура поверхности цист, наиболее сходная с таковой у *Pseudoschizaea*, наблюдается у эвгленовых (напр., Hindak et al., 2000; Leander, Farmer, 2000). Размеры цист и толщина оболочки эвгленовых также сравнимы с таковыми у *Pseudoschizaea*. У эвгленовых, подобно *Pseudoschizaea*, наблюдаются перфорации на поверхности оболочки (pellicle pores, напр., Leander, Farmer, 2000), однако, у изученного вида эти перфорации не располагаются так же равномерно, как у эвгленовых, и их меньше. Ископаемая палиноморфа *Moyeria* Thusu со сходной скульптурой поверхности также сближается с эвгленовыми (Gray, Boucot, 1989). П. Строе с соавт. (Strother et al., 2019) изучили ультраструктуру оболочки двух образцов *Moyeria*: *Moyeria* sp. и *M. utisana* Thusu, из верхнего силура Шотландии, и подтвердили отнесение подобных палиноморф к эвгленовым. Ультраструктура оболочки *Moyeria*, проиллюстрированная ими, однослойная, как и у *Pseudoschizaea*, однако, в ней отсутствует характерная поперечная исчерченность и “зубцы”, присущие изученной нами палиноморфе. Однако, учитывая разнообразие эвгленовых, показанное на современном материале, не исключается возможность того, что *Pseudoschizaea* могла также принадлежать к данной группе. Поперечная

исчерченность оболочки, характерная для *Pseudoschizaea*, обнаружена у некоторых слоев оболочки ископаемого таксона *Tasmanites Newton* (Arouri et al., 2000; Vigran et al., 2008; Тельнова, 2012), предположительно принадлежавшего водорослям, однако, морфология *Tasmanites* разительно отличается от таковой *Pseudoschizaea*.

Сравнение изученной палиноморфы со спорами грибов. Споры грибов в подавляющем большинстве характеризуются значительно меньшими размерами, однако, у многих представителей обнаружена весьма сходная скульптура оболочки, особенно у аскоспор видов *Neurospora Shear et B.O. Dodge* (Ascomycota) (напр., Byrne, 1975). Также ребристая поверхность отмечена еще для ряда таксонов, напр., *Ascobolus Pers.*, *Caryospora Leger* (Ascomycota) [см. небольшой обзор по спорам грибов с ребристой поверхностью у Дж. Грэя и А. Боукот (Gray, Boucot, 1989) и обзор ископаемых находок Ascomycota у Т. Тэйлора с соавт. (Taylor et al., 2015)]. Единственные приближающиеся по размерам к *Pseudoschizaea* споры грибов — урединиоспоры — характеризуются шпиковатой скульптурой (напр., Baka et al., 2004). Ультраструктура оболочки простая, обычно гомотенная, в общем, можно сказать, сходная с таковой у *Pseudoschizaea* у ряда представителей, однако нигде не наблюдается подобной поперечной исчерченности и внутренней волнистой поверхности.

Сравнение изученной палиноморфы с яйцами беспозвоночных. Среди беспозвоночных наиболее перспективными для сравнения с исследованной палиноморфой являются яйца представителей *Collembola*, *Nematoda*, *Trematoda* и *Rotifera*. Ультраструктура оболочки яиц известных представителей делает сравнение с *Rotifera* и *Collembola* мало результативным, ввиду существенного различия их строения; размеры яиц представителей этих групп также часто крупнее, и их скульптура демонстрирует иное строение (напр., Gilbert, Wurdack, 1978; Wurdack et al., 1978). Ультраструктура яиц у ряда таксонов червей (особенно, *Trematoda*), хотя в основном, гомотенная, но сходной толщины, и размеры яиц также сопоставимы с размерами *Pseudoschizaea* (напр., Bird, McClure, 1976; Swiderski et al., 2010, 2014; Conn et al., 2018). Плохо сохранившиеся остатки какого-то слоя конутри от оболочки *Pseudoschizaea* также сходны с гранулярным слоем наружной оболочки у представителей червей. Однако поверхность, наблюдаемая обычно у покоящихся яиц червей, в отличие от *Pseudoschizaea*, гладкая.

* * *

Автофлуоресценция также не смогла помочь в уточнения интерпретации *Pseudoschizaea*. Все палиноморфы одинаково слабо светятся, в отличие

от ископаемых кутикул, что не противоречит сопоставлениям как со спорами высших растений, так и с водорослями. Возможно ожидать, что ископаемые оболочки яиц беспозвоночных будут отличаться от палиноморф не меньше кутикул.

Таким образом, выявлены сходные отдельные признаки скульптуры нашей палиноморфы у одного представителя мхов и целого ряда грибов; сходные черты общей морфологии с цистами ряда водорослей. Среди водорослей и мхов есть сходные черты ультраструктуры оболочки цист и спор. На настоящий момент наименее противоречиво выглядит гипотеза принадлежности *Pseudoschizaea* к водорослям, однако, основанная не на сравнении с ранее предложенными *Zygnemataceae*, а с эвгленовыми.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Тельнова О.П. Морфология и ультраструктура девонских прازیнофитов (*Chlorophyta*) // Палеонтол. журн. 2012. № 5. Р. 99–105.
- Arouri K.R., Greenwood P.F., Walter M.R. Biological affinities of Neoproterozoic acritarchs from Australia: microscopic and chemical characterization // Organic Geochem. 2000. V. 31. P. 75–89.
- Avanzini M., Pibelli D., Mietto P. et al. Lower Jurassic (Hettangian–Sinemurian) dinosaur track megasites, southern Alps, Northern Italy // The Triassic – Jurassic Terrestrial Transition / Eds. Harris J.D., Lucas S.G., Spielmann J.A. Albuquerque: New Mexico Museum of Natur. Hist. and Sci. Bull., 2006. P. 207–216.
- Baka Z.A.M., Alwadie H.M., Mostafa Y.S. Comparative morphology of uredinia and urediniospores of six Puccinia species parasitic on Poaceae in Saudi Arabia // Arch. Phytopathol. Plant Protect. 2004. V. 37. № 2. P. 89–101.
- Bird A.F., McClure M.A. The tylenchid (*Nematoda*) egg shell: structure, composition and permeability // Parasitology. 1976. V. 72. P. 19–28.
- Bosellini A., Broglio Loriga C. I “Calcarei Grigi” di Rotzo (Giurassico Inferiore, Altopiano di Asiago) e loro inquadramento nella paleogeografia e nella evoluzione tettonico-sedimentaria delle Prealpi venete // Ann. Univ. Ferrara (Sez. Sci. Geol. e Paleontol.). 1971. V. 5. P. 1–61.
- Brown R.C., Lemmon B.E., Shimamura M. et al. Spores of relictual bryophytes: Diverse adaptations to life on land // Rev. Palaeobot. Palynol. 2015. V. 216. P. 1–17.
- Byrne B.J. Freeze-etch and thin section studies of *Neurospora crassa* ascospores // Protoplasma. 1975. V. 84. P. 357–377.
- Christopher R.A. Morphology and taxonomic status of *Pseudoschizaea* Thiegart and Frantz ex R. Potonié emend. // Micropaleontology. 1976. V. 22. № 2. P. 143–150.
- Clari P. Caratteristiche sedimentologiche e paleontologiche di alcune sezioni dei Calcarei Grigi del Veneto // Mem. Ist. Geol. e Miner. Univ. Padova. 1975. V. 31. P. 1–63.
- Conn D.B., Swiderski Z., Miquel J. Ultrastructure of digenean trematode eggs (Platyhelminthes: Neophora): a review

- emphasizing new comparative data on four European Microphalloidea // *Acta Parasitol.* 2018. V. 63. № 1. P. 1–14.
- Domozych D.S., Sørensen I., Pettolino F.A. et al.* The cell wall polymers of the charophycean green alga *Chara corallina*: immunobinding and biochemical screening // *Int. J. Plant Sci.* 2010. V. 171. № 4. P. 345–361.
- Gavrilova O., Zavialova N., Tekleva M., Karasev E.* Potential of CLSM in studying some modern and fossil palynological objects // *J. Microsc.* 2018. V. 269. № 3. P. 291–309.
- Gilbert J.J., Wurdack E.S.* Species-specific morphology of resting eggs in the Rotifer *Asplanchna* // *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 1978. V. 97. № 3. P. 330–339.
- Gray J., Boucot A.J.* Is *Moyeria* a euglenoid? // *Lethaia*. 1989. V. 22. P. 447–456.
- Head M.J.* Zygosporangia of the Sygnemataceae (Division Chlorophyta) and other freshwater algal spores from the Uppermost Pliocene St. Erth Beds of Cornwall, Southwestern England // *Micropaleontology*. 1992. V. 38. № 3. P. 237–260.
- Hesse M., Halbritter H., Weber M. et al.* Pollen terminology—an illustrated handbook. N. Y.: Springer, 2009. 266 p.
- Hindak A., Wolowki K., Hindakova A.* Cysts and their formation in some neustonic *Euglena* species // *Ann. Limnol.* 2000. V. 36. № 2. P. 83–93.
- Kořacký P., Karpínska-Kořacká M., Worobiec E., Heise W.* *Debaria glyptosperma* (De Bary) Wittrock 1872 (Zygnemataceae, Chlorophyta) as a possible airborne alga—a contribution to its palaeoecological interpretation // *Acta Palaeobot.* 2012. V. 52. № 1. P. 139–146.
- Leander B.S., Farmer M.A.* Comparative morphology of the euglenid pellicle. I. Patterns of strips and pores // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2000. V. 47. № 5. P. 469–479.
- Matveyeva N.P., Polevova S.V., Smirnova A.V., Yermakov I.P.* Sporopollenin accumulation in *Nicotiana tabacum* L. microspore wall during its development // *Cell Tiss. Biol.* 2012. V. 6. P. 293–301.
- Milanesi C., Vignani G., Ciampolini F. et al.* Ultrastructure and DNA sequence analysis of single Concentricystis cells from Alta Val Tiberina Holocene sediment // *J. Archaeol. Sci.* 2006. V. 33. P. 1081–1087.
- Neri M., Kustatscher E., Roghi G.* Megaspores from the Lower Jurassic (Pliensbachian) Rotzo Formation (Monti Lessini, northern Italy) and their palaeoenvironmental implications // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2018. V. 98. P. 97–110.
- Neri M., Roghi G., Ragazzi E., Papazzoni C.A.* Lower Jurassic amber from the Rotzo Formation (Monti Lessini, northern Italy) // *Geobios.* 2017. V. 50. P. 49–63.
- Parkinson B.M.* Morphological and ultrastructural variations in *Schizaea pectinata* (Schizaeaceae: Pteridophyta) // *Bothalia*. 1994. V. 24. № 2. P. 203–210.
- Parkinson B.M.* Spore wall development in *Schizaea pectinata* (Schizaeaceae: Pteridophyta) // *Grana*. 1995. V. 34. P. 217–228.
- Polevova S.V.* Sporoderm ultrastructure of *Oedipodium griffithianum* (Oedipodiopsida, Bryophyta) // *Arctoa*. 2015. V. 23. P. 389–400.
- Ramos Giacosa J.P., Barakat M.C.* Spore morphology and wall ultrastructure of *Actinostachys pennula* (Sw.) Hook. and *A. subtrijuga* (Mart.) C. Presl. (Schizaeaceae) // *Palynology*. 2018. V. 42. P. 483–491.
- Ramos Giacosa J.P., Morbelli M.A., Giudice G.E.* Morphology and ultrastructure of *Schizaea fistulosa* (Schizaeaceae) spores from Chile // *Bol. Soc. Argent. Bot.* 2015. V. 50. № 1. P. 17–22.
- Rosignol M.* Analyse pollinique de sédiments marins Quaternaires en Israël. 2. Sédiments Pleistocènes // *Pollen et Spores*. 1962. V. 4. P. 121–148.
- Scafati L., Melendi D.L., Volkheimer W.* A Danian sub-tropical lacustrine palynobiota from South America (Bororo Formation, San Jorge Basin, Patagonia–Argentina) // *Geol. Acta*. 2009. V. 7. № 1–2. P. 35–61.
- Scott L.* Environmental implications and origin of microscopic Pseudoschizaea Thiergart and Frantz ex R. Potonie emend. in sediments // *J. Biogeogr.* 1992. V. 19. № 4. P. 349–354.
- Skog J.E.* The relationship of the fossil fern *Schizaeaopsis* Berry to modern genera in the Schizaeaceae // *Amer. Fern J.* 1993. V. 83. № 1. P. 20–29.
- Strother P.K., Taylor W.A., van de Schootbrugge B. et al.* Pellicle ultrastructure demonstrates that *Moyeria* is a fossil euglenid // *Palynology*. 2019. published online <https://doi.org/10.1080/01916122.2019.1625457>
- Swiderski Z., Bakhom A.J.S., Młocicki D., Miquel J.* Ultrastructural studies on egg envelopes surrounding the miracidia of *Mediogonimus jourdanei* Mas-Coma et Rocamora, 1978 (Digenea, Microphalloidea, Prosthogonimidae) // *Acta Parasitol.* 2010. V. 55. № 3. P. 245–253.
- Swiderski Z., Poddubnaya L.G., Zhokhov A.E. et al.* Ultrastructural evidence for completion of the entire miracidial maturation in intrauterine eggs of the digenean *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) (Plagiorchiiida: Pleurogenidae) // *Parasitol. Res.* 2014. V. 113. P. 1103–1111.
- Taylor T.N., Krings M., Taylor E.L.* Fossil fungi. Amsterdam: Acad. Press, 2015. 382 p.
- Thiergart F., Frantz U.* Some spores and pollen grains from a Tertiary brown coal deposit in Kashmir // *Palaeobotanist*. 1962. V. 10. P. 84–86.
- Tiss L., Trabelsi K., Kamoun F. et al.* Middle Jurassic charophytes from southern Tunisia: implications on evolution and paleobiogeography // *Rev. Paleobot. Palynol.* 2019. V. 263. P. 65–84.
- Tryon A.F., Lugardon B.* Spores of the Pteridophyta: Surface, Wall Structure, and Diversity Based on Electron Microscope Studies. N. Y.: Springer, 1991. 648 p.
- Van Geel B., Van der Hammen T.* Zygnemataceae in Quaternary Colombian sediments // *Rev. Paleobot. Palynol.* 1978. V. 25. P. 377–392.
- Vigran J.O., Mork A., Forsberg A.W. et al.* Tasmanites algae—contributors to the Middle Triassic hydrocarbon source rocks of Svalbard and the Barents Shelf // *Polar Res.* 2008. V. 27. P. 360–371.
- Wesley A.* Contribution to the knowledge of the flora of the Grey Limestone of Veneto. Part I // *Mem. Ist. Geol. e Mineral. Univ. Padova*. 1956. V. 19. P. 1–69.
- Wesley A.* Contribution to the knowledge of the flora of the Grey Limestone of Veneto. Part II // *Mem. Ist. Geol. e Mineral. Univ. Padova*. 1958. V. 21. P. 1–57.

Wurdack E.S., Gilbert J.J., Jagels R. Fine structure of the resting eggs of the Rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Asplanchna sieboldii* // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1978. V. 97. № 1. P. 49–72.

Zavialova N.E., Tekleva M.V., Polevova S.V., Bogdanov A.G. Electron microscopy for morphology of pollen and spores. Moscow: RIPOL Classic Press, 2018. 334 p.

Zhang L., Zhou L., Li J. The genus *Hattorioceros* (Notothyladaceae) new to China // The Bryologist. 2011. V. 114. № 1. P. 190–193.

Zippe P.A. Freshwater algae from the Mattagami Formation (Albian), Ontario: paleoecology, botanical affinities, and systematic taxonomy // Micropaleontol. 1998. V. 44. Suppl. 1. P. 1–78.

***Pseudoschizaea* sp. from the Early Jurassic of Italy: Fine Structure and Comparison**

M. V. Tekleva, S. V. Polevova, O. A. Gavrilova, G. Roghi, M. Neri

Dispersed palynomorph *Pseudoschizaea* sp. of unknown affinity from the Jurassic of Italy has been studied by means of transmitted light, confocal, fluorescent, scanning and transmission electron microscopy. A comparison with spores of mosses and fungi, algal cysts and worm resting eggs has been conducted. Similar sculpture pattern and size range are observed in some algae and fungi. A cross striation of the wall, discovered for this taxon, is so far unknown for studied with a transmission electron microscope algae and fungi. Possible relationships and ecology of the producers of such type of palynomorphs are discussed.

Keywords: Jurassic, *Pseudoschizaea*, wall ultrastructure, algal cysts, fungal spores