

# АДАПТИВНАЯ РОЛЬ НОВОГО ТИПА СКУЛЬПТУРЫ ПОЗДНЕВИЗЕЙСКИХ МИОСПОР – ГИПОТЕЗА ФОТОКОНТРОЛЯ

Д.А. Мамонтов, О.А. Орлова, О.А. Гаврилова<sup>1</sup>

197376, Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.А. Комарова<sup>1</sup>

Работа посвящена изучению адаптивной роли сложного типа скульптуры, установленного нами ранее [1] на монотопной выборке комплексатных миоспор *Microreticulatisporites*-type из отложений михайловского горизонта (нижний карбон, верхний визе) Калужской области. Исследование особенностей орнаментации миоспор проходило последовательно в световом (СМ), электронном сканирующем (СЭМ) и конфокальном лазерном микроскопах (КЛСМ) на одних и тех же экземплярах. Новый тип скульптуры обозначен нами как *метаретикулоидный* и представляет собой систему протяженных мурей, соединяющихся в полигональные ячейки, в центре которых зияют округлые ямки (скробикулы), имеющие воронкообразную форму в продольном сечении. Метаретикулоидный орнамент резко выделяется из числа известных скульптур позднепалеозойских миоспор [2], что послужило поводом для исследования его предполагаемого адаптивного значения.

Как известно первичными функциями спородермы современных и ископаемых спор является защита протопласта от: механических повреждений, кратковременных колебаний влажности, вредоносного ультрафиолетового излучения В, бактериальной и грибной деструкции. В процессе морфологической эволюции миоспор возникли производные функции (экзаптации) спородермы, реализующиеся на базе ранее сформированных скульптурных признаков (принцип смены функций Дорна): рассеивание в пространстве, устойчивость против поедания палинофагами, детритофагами и растительноядными животными, сохранение протопласта в течение длительного времени и контроль прорастания гаметофита [3]. Принимая во внимание ансамбль функций спородермы, нами проведено сопоставление изученных миоспор со спорами сходной морфологии у современных споровых растений. Ископаемая метаретикулоидная скульптура морфологически близка орнаментации спор двух родов современных плауновидных *Lycopodiaceae* (*Phlegmariurus*, *Huperzia*), а также обнаруживает сходство с орнаментацией спор у четырех тропических родов папоротниковидных: *Ophioglossaceae* (*Botrychium*, *Ophioglossum*), *Gleicheniaceae* (*Dicranopteris*) и *Loxomataceae* (*Loxoma*) [4]. Споры этих растений не содержат хлорофилла, а произрастают исключительно во влажной почве в симбиотической связи с микоризными грибами и при попадании на них инфракрасного света определенной интенсивности. Известно, что прорастание спор

некоторых современных папоротников контролируется деятельностью фоторецепторных пигментов (фитохромов) в ответ на изменения интенсивности и качества падающего света [5, 6, 7, 8, 9]. Например, пучок инфракрасного света (дальней области) активирует фитохромы способствующие прорастанию спор *Ophioglossum* [9]. В тоже время при размыве почв и попадании на такие споры дневного (белого) света фитохромы выступают в качестве ингибитора роста гаметофита, сигнализируя о неблагоприятных условиях среды. В почве произрастание не зеленых спор направляется интенсивностью пучка волн инфракрасной области спектра (красный и дальний красный). Его интенсивность напрямую зависит от фокусировки, которую, по-видимому, усиливали воронкообразные скробиккулы метаретикулоидной скульптуры либо капельки влаги внутри них. Таким образом, интенсивность пучка инфракрасного света падающего на экзоспории могла возрасти в скробиккулах и глубоких ячейках на поверхности миоспор, что ускорило регистрацию фотосигналов на фитохромах и, тем самым, увеличивало скорость прорастания гаметофита.

Кроме функции фотоконтроля метаретикулоидная скульптура могла играть роль гармомегата, о чем говорит тонкий экзоспорий (1,5-3 мкм), наличие большого числа скробиккул на поверхности спор и вертикальных каналов в спородерме. Эти признаки, по-видимому, повышали гибкость экзоспория, способствуя быстрому сжиманию оболочки при колебаниях влажности снаружи. Отметим, что многие из изученных экземпляров сохранились в сжатом состоянии без разрывов оболочки и с нераскрытой щелью разверзания.

Исходя из сказанного выше, адаптивная роль метаретикулоидной скульптуры предположительно характеризуется функцией гармомегата и фотоконтроля произрастания гаметофита в подземных (почвенных) условиях.

## Литература

1. Мамонтов Д.А., Орлова О.А. Морфометрический анализ миоспор со сложной скульптурой из визейских отложений Московской синеклизы // Актуальные проблемы современной палинологии: Материалы XIV Всероссийской палинологической конференции, посвященной памяти В.П. Гричука. Географический факультет МГУ Москва, 2017. С. 175–178.
2. Burger D. Guide to Genera File of Fossil Spores and Pollen of Jansonius & Hills (1976) // Australian Geological Survey Organisation. 1994. Record 46. 36 P.
3. Wellman Ch. Origin, function and development of the spore wall in early land plants // The Evolution of Plant Physiology. 2004. Elsevier Academic Press. London. PP. 43-60.

4. Tryon A.F & Lugardon B. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. 1991. Springer-Verlagm, New York.
5. Lloyd R.M. & Klekowski E. J. Spore Germination and Viability in Pteridophyta: Evolutionary Significance of Chlorophyllous Spores // *Biotropica*. 1970. V. 2, No 2, PP. 129-137.
6. Raghavan V. Cytology, Physiology, and Biochemistry of Germination of Fern Spores // *International Review of Cytology*. 1980. V. 62. PP. 69 – 118.
7. Furuya M. Photocontrol of spore germination and elementary processes of development in fern gametophytes // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Science*. 1985. V. 86, PP. 13-19.
8. Perez-Garcia B, Orozco-Segovia A., Riba R. The effects of white fluorescent light, far-red light, darkness, and moisture on spore germination of *Lygodium heterodoxum* (Schizaeaceae) // *American Journal of Botany*. 1994. V. 81, № 11, PP. 1367-1369.
9. Whittier D.P. Red light inhibition of spore germination in *Ophioglossum crotalophoroides* // *Canadian Journal of Botany*. 2004. V.84, PP. 1156-1158.