

## 12. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À TRANSMISSION DE L'EXINE PARTIELLEMENT DÉGRADÉES DE GRAINS DE POLLEN DE QUELQUES CYCADALES

M. KEDVES<sub>1</sub>, Á. PÁRDUTZ<sub>2</sub>, ZS. TERBE<sub>1</sub> et E. HORVÁTH<sub>1</sub>

1. Laboratoire de Biologie cellulaire et de Micropaléontologie évolutive de l'Université de Szeged, H-6701, B.P. 993, 2. Laboratoire de Microscopie électronique de l'Institut biophysique du Centre biologique de l'Académie des Sciences de Szeged, H-6701, B.P. 521, Szeged, Hongrie

### Sommaire

Dans cet article nous présentons les résultats suivants obtenus par la microscopie électronique: 1. Ultrastructure des grains de pollen de *Cycas circinalis* dissous partiellement pendant 30 jours à 30 °C par huit solvants organiques: diéthylamine, mercaptoéthanol, méthanol, éthanol, propanol, alcool butylique, i-alcool amylique et glycérine. 2. La dégradation partielle de l'exine avec 2-aminoéthanol et de potassium permanganate a été effectuée en six variantes aux grains de pollen de *Ceratozamia mexicana* et *Encephalartos ferox*. Trois degrés ont été établis dans la dégradation de l'exine. La dégradation moyenne a révélé le système de biopolymère de la sporopollenine de l'exine. 3. Pour étudier la symétrie de biopolymères la dégradation partielle par acide acétique anhydrique, 2-aminoéthanol, et potassium permanganate ont donné les meilleurs résultats. Nous présentons les résultats des rotations d'un pentagone régulier négatif du tectum de *Encephalartos ferox*.

*Mots clés:* Palynologie, Cycadales, actuel, dégradation partielle, MET.

### Introduction

Les grains de pollen des *Cycadales* ont une importance primordiale dans l'évolution des grains de pollen des *angiospermes* en Hémisphère du Nord à l'intérieur de la province des *Normapolles*. Étant donné que la morphologie à la microscopie photonique est ressemblante aux certains grains de pollen des *palmiers*, la méthode de la microscopie électronique à transmission a été utilisée pour les espèces actuelles et les fossiles. Pour l'ultrastructure de grains de pollen actuels citons les travaux suivants: AFZELIUS (1956), UENO (1960), PETTITT (1966), GULLVÁG (1966), ERDTMAN et DUNBAR (1969), SKVARLA et ROWLEY (1970), AUDRAN (1970, 1974, 1978a,b, 1979a,b, 1980, 1981), AUDRAN et MASURE (1976, 1977, 1978), ZAVADA (1983), XI YI-ZHEN et WANG FU-HSIUNG (1989), XI YI-ZHEN (1990), KEDVES (1994). La structure de biopolymère de l'intine a été étudiée par KEDVES (1991), des grains de pollen de *Encephalartos ferox*. En ce qui concerne les formes fossiles, la couche infratectale alvéolaire n'a pas été observée de plusieurs grains de pollen du genre de forme *Cycadopites* (TREVISAN, 1980, KEDVES, 1985, 1990a). Probablement la couche infratectale a été détruite au cours de la fossilisation. Mais il y a un grand nombre de publications concernant les grains de pollen ancien (*Praepollen*) avec une couche infratectale alvéolaire (tubulaire) qui est com-

parable aux *Cycadales*: citons les travaux de MILLAY et TAYLOR (1976), TAYLOR (1982), POORT, VISSCHER et DILCHER (1996).

Le but de notre travail est d'étudier la structure fine des grains de pollen dissous et dégradés partiellement en comparaison des résultats obtenus précédemment aux autres grains de pollen. Continuer des études sur la symétrie de biopolymères sur l'ectexine de ces grains de pollen. On a effectué cette méthode sur un pentagone régulier négatif.

## Matière et méthode

### *Cycas circinalis* L.

La matière des grains de pollen a été prélevée par Mons. I. SZÖLLÖSI du Jardin Botanique de l'Université J.A. de Szeged le 10 Avril, 1997. Les expériences de dissolution sont les suivantes ci-dessous:

Expérience No.: 1/7-811. - 5 mg grain de pollen + 5 ml H<sub>2</sub>O + 0.2 ml diéthylamine.

Expérience No.: 1/7-812. - 5 mg grain de pollen + 5 ml H<sub>2</sub>O + 0.2 ml mercaptoéthanol.

Expérience No.: 1/7-813. - 5 mg grain de pollen + 5 ml méthanol.

Expérience No.: 1/7-814. - 5 mg grain de pollen + 5 ml éthanol.

Expérience No.: 1/7-815. - 5 mg grain de pollen + 5 ml propanol.

Expérience No.: 1/7-816. - 5 mg grain de pollen + 5 ml alcool butylique.

Expérience No.: 1/7-817. - 5 mg grain de pollen + 5 ml i-alcool amylique.

Expérience No.: 1/7-818. - 5 mg grain de pollen + 5 ml glycérine 50%.

Température 30 C°, durée de dissolution 30 jours pour toutes les expériences.

Les échantillons de grains de pollen du genre *Encephalartos* et de *Ceratozamia mexicana* ont été mis à notre disposition par Mons. Dr. P. VORSTER (Institut botanique de l'Université de Stellenbosch, Afrique du Sud).

Numéro des expériences de la dégradation partielle:

1/7-1326 - 1/7-1331 *Encephalartos ferox* BERTOL.

1/7-1332 - 1/7-1337 *Ceratozamia mexicana* BRONGN.

Expérience No.: 1/7-1326 et 1/7-1332: 5 mg grain de pollen + 1 ml 2-aminoéthanol, température: 30 C° durée de la dégradation 24<sup>h</sup>.

Expérience No.: 1/7-1327 et 1/7-1333: 5 mg grain de pollen + 1 ml 2-aminoéthanol, température: 30 C° durée de la dégradation: 48<sup>h</sup>.

Expérience No.: 1/7-1328 et 1/7-1334: 5 mg grain de pollen + 1 ml 2-aminoéthanol, température: 30 C° durée de la dégradation: 72<sup>h</sup>.

Expérience No.: 1/7-1329 et 1/7-1335: 5 mg grain de pollen + 1 ml 2-aminoéthanol,

durée: 24<sup>h</sup>, + 10 ml potassium permanganate 1%, durée: 24<sup>h</sup>, température: 30 C°.

Expérience No.: 1/7-1330 et 1/7-1336: 5 mg grain de pollen + 1 ml 2-aminoéthanol, durée: 48<sup>h</sup>, + 10 ml potassium permanganate 1%, durée: 24<sup>h</sup>, température: 30 C°.

Expérience No.: 1/7-1331 et 1/7-1337: 5 mg grain de pollen + 1 ml 2-aminoéthanol,

durée: 72<sup>h</sup>, + 10 ml potassium permanganate 1%, durée: 24<sup>h</sup>, température: 30 C°.

Chez les grains de pollen de *Encephalartos ferox* on a effectué l'expérience suivante:

No.: 183: 20 mg grain de pollen + 2 ml acide acétique anhydride durée 24<sup>h</sup> + 1 ml 2-aminoéthanol durée: 24<sup>h</sup> + 10 ml potassium permanganate 1% durée: 24<sup>h</sup>, température: 30 C°. Dans ce cas on a utilisé la méthode de la rotation à un biopolymère négatif d'un pentagone régulier.

Pour les études au microscope électronique à transmission, la matière a été fixée par OsO<sub>4</sub> aq. dil. deshydratée et infiltrée dans l'Araldite. Les coupes ultraminces et les études au microscope électronique à transmission ont été faites dans le Laboratoire de Microscopie électronique de l'Institut biophysique du Centre biologique de l'Académie des Sciences de Hongrie. Le Tesla BS-540 (résolution 6-7 Å) et OPTON EM-902 electronmicroscope (résolution 2-3 Å) ont été utilisés.

## Résultats

### 1. *Cycas circinalis* L. (Planche 12.1., figs. 1-5)

La figure 1 sur la Planche 1 représente la coupe transversale du grain de pollen dissous partiellement par diéthylamine. (Expérience No: 1/7-811). L'ectexine est résistante. On peut distinguer deux couches dans l'intine. La membrane cytoplasmique est dissoute, en général le protoplasme est abîmé. L'ectexine n'a pas apparemment changé au cours de la

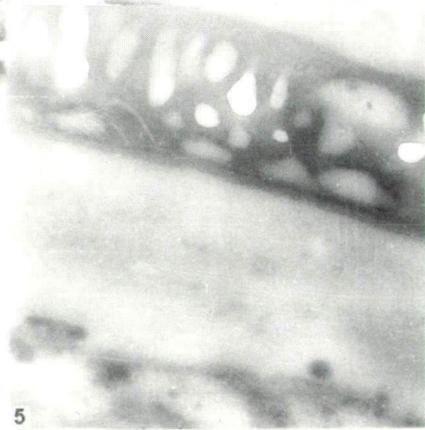
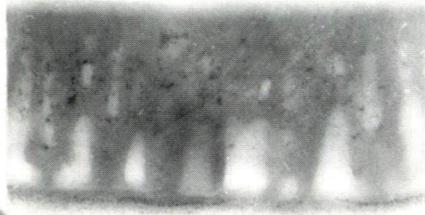
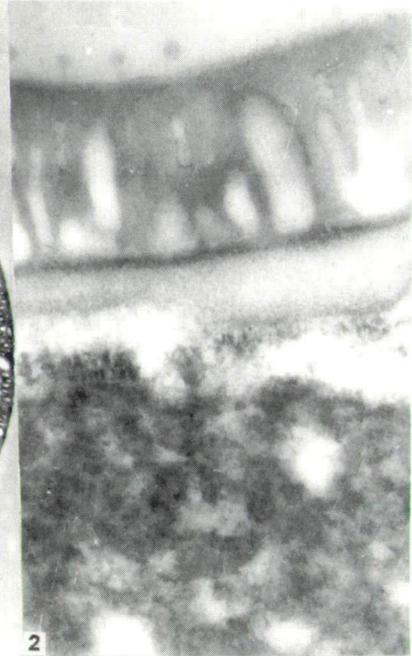
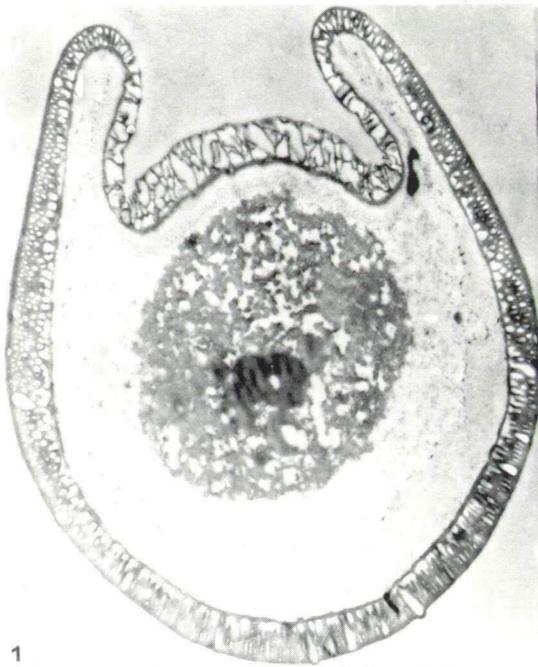


Planche 12.1.

Légende de la Planche 12.1.

1-5. - *Cycas circinalis* L.

1. - Aspect général de l'ultrastructure du coupe transversal du grain de pollen. No. de l'expérience: 1/7-811, numéro du négatif: 6713, x 5,400.
2. - Détail de l'ultrastructure du grain de pollen. No. de l'expérience: 1/7-812, numéro du négatif: 6726, x 36,000.
3. - Détail de l'ultrastructure de la région germinale. No. de l'expérience: 1/7-812, numéro du négatif: 6721, x 10,800.
4. - Détail de l'ultrastructure de l'ectexine. No. de l'expérience: 1/7-814, numéro du négatif: 6739, x 36,000.
5. - Détail de l'ultrastructure de l'ectexine et du protoplasme. No. de l'expérience: 1/7-815, numéro du négatif: 6754, x 36,000.

---

dissolution par mercaptoéthanol (Planche 12.1., fig. 2). Mais la couche extérieure de l'intine est différente par contre, de l'expérience précédente, il y a des granules d'une affinité électronique forte. Les deux couches de l'intine sont délimitées par ces granules. La dégradation du protoplasme y compris la membrane cytoplasmique est aussi nette (Planche 12.1., fig. 3). Après la dissolution par méthanol des changements ont été observés dans les couches de l'intine et du protoplasme. L'alcool éthylique aussi n'a pas changé l'exine mais à l'intine les granules de la partie extérieure sont frappantes, et il y a une ligne de granules aussi à la limite de l'ectintine et l'endintine (Planche 12.1., fig. 4). Une dégradation remarquable a été observée dans le protoplasme. Il est à noter que la structure fine du protoplasme est la moins dégradée après dissolution par alcool propylique (Planche 12.1., fig. 5). L'alcool butylique et i-alcool amylique ont dégradé le protoplasme. Après la dissolution partielle par glycérine diluée l'ultrastructure cellulaire est plus ou moins bien conservée. La membrane cytoplasmique est nette, et les autres couches extérieures et le protoplasme aussi. Mais il est à noter que les organelles du cytoplasme ne sont pas en état bien explicites.

2. *Ceratozamia mexicana* BRONGN. (Planche 12.2., figs. 1,2)

Expérience No: 1/7-1332. - L'ectexine n'a pas dégradé seulement la sole détache nettement de la couche infractale. L'intine et le protoplasme sont dégradés. Le résultat est approximativement le même chez les expériences No.: 1/7-1333 et 1/7-1334. La dégradation a découvert le système de biopolymère de la sporopollenine chez les expériences à partir du 1/7-1335. La dégradation par l'expérience 1/7-1336 est figurée sur la fig. 1 de la Planche 12.2. Une partie de la couche infractale est représentée. Plusieurs sortes de structures des molécules sont mis en évidence. Parmi celles-ci il y a des structures linéaires orientées plus ou moins radialement, qui peuvent être des systèmes hélicoïdaux. Ensuite il y a lieu de mentionner les systèmes moléculaires sensu stricto: parmi ceux-ci il y a des molécules cycliques des pentagones et hexagones réguliers aussi. La fig. 2 de la Planche 12.2. représente un aperçu général du grain de pollen fort dégradé (expérience No.: 1/7-1337). Il y a des résidus de l'ectexine quelques part; la sole est aussi complètement détruite, le protoplasme et l'intine sont homogènes. A haut grossissement, une dégradation du système de biopolymère a été aussi observée.

3. *Encephalartos ferox* BERTOL. (Planche 12.2., figs. 3-9)

3.1. Dégradation partielle des grains de pollen (Planche 12.2., figs. 3-8)

Les expériences 1/7-1326 - 1/7-1328 n'ont pas découvert le système de biopolymère de l'ectexine. Par exemple la photo 3 de la Planche 12.2. illustre une partie de l'ultrastructure de la région germinale du grain de pollen. La structure fine de l'intine est nette. L'aspect général de la région aperturale est représenté sur la photo 4 de la Planche 12.2.,

suivant l'expérience 1/7-1326. La partie intérieure de l'intine est gonflée. La partie extérieure de l'ectintine est mince, et avec une affinité électronique forte. Il y a encore une autre partie de l'ectintine, comme cela on peut distinguer trois couches après ce processus de dégradation. A haut grossissement (Planche 12.2., fig. 5) une dégradation particulière a été observée. On peut distinguer deux couches fort dégradées à la partie extérieure du tectum. Ici les unités du système biopolymère sont frappantes. La plus grande partie du tectum semblait plus ou moins homogène. Mais la couche infratectale est bien dégradée, l'expérience a bien découvert le système de biopolymère du sporopollenine. L'expérience suivante (1/7-1330) a aussi bien découvert le système de biopolymère. La photo 6 sur la Planche 12.2. représente la structure moléculaire de l'infratectum. Ce système est ressemblant ou identique à celui que nous avons démontré précédemment chez la couche infratectale du *Ceratozamia mexicana* (Planche 12.2., fig. 1). Au grossissement du 3,6 millions la structure des molécules sensu strictu est bien observable. Nous présentons un amas de molécules cycliques. Finalement nous publions l'aperçu général de l'ultrastructure du grain de pollen dégradé. Il y a lieu de remarquer que les couches différentes de l'intine sont bien distinctes. L'expérience 1/7-1331 a abîmé partiellement les unités de biopolymère de l'ectexine.

3.2. Études de la symétrie de biopolymère d'un pentagone régulier clair du tectum dégradé partiellement par l'expérience No.: 183 (Planche 12.2., fig. 9).

Dans les travaux antérieurs nous avons utilisé des unités de biopolymères dits positifs, sauf une fois pour la paroi dégradée partiellement d'*Equisetum arvense* (KEDVES et PÁRDUTZ, 1993). Maintenant nous avons découvert le système de biopolymère de l'ectexine et nous avons choisi un pentagone régulier clair pour les opérations de symétrie. Il est fort probable que dans ce cas-là il s'agit d'une biopolymère dégradée, et le cavité a gardé la structure originelle.

Nous avons effectué quatre sortes de rotation suivant les méthodes décrites dans l'étude de KEDVES (1989). Mentionnons encore quelques travaux qui sont importants dans la méthode de l'étude de la symétrie de biopolymère; KEDVES (1990b, 1991), KEDVES, TÓTH et FARKAS (1993).

Résultats:

C.P.5.A.5.5.

Un pentagone régulier clair est apparu entouré d'une zone pentagonale bien limitée.

Autour de cette zone il y en a une autre claire composée de structures de biopolymère des unités cycliques qui peuvent être des pentagones. Cette zone de rotation est entourée d'une partie foncée mais partiellement des autres zones claires sont apparues en conséquence de cette rotation.

C.P.5.B.5.5.

Le résultat de cette rotation est inattendu, étant donné qu'un système de Penrose négatif est apparu. Au milieu aussi il y a un pentagone régulier clair entouré de cinq unités claires. Ensuite ce système est entouré de cinq autres unités qui peuvent être représentées entièrement avec un système de Penrose clair. Ce système est entouré avec d'une zone obscure, mais des parties des autres systèmes clairs sont apparus autour cette zone.

C.P.5.A.5.10.

Ce résultat aussi est intéressant. Une zone claire est apparue avec plusieurs points de symétrie secondaire claire. Mais autour de cette zone il y a 10 points de symétrie noirs au bord de la zone de rotation claire. Cette rotation a résulté de plusieurs cercles (environ cinq) autour du centre qui peuvent être utiles pour les rotations secondaires.

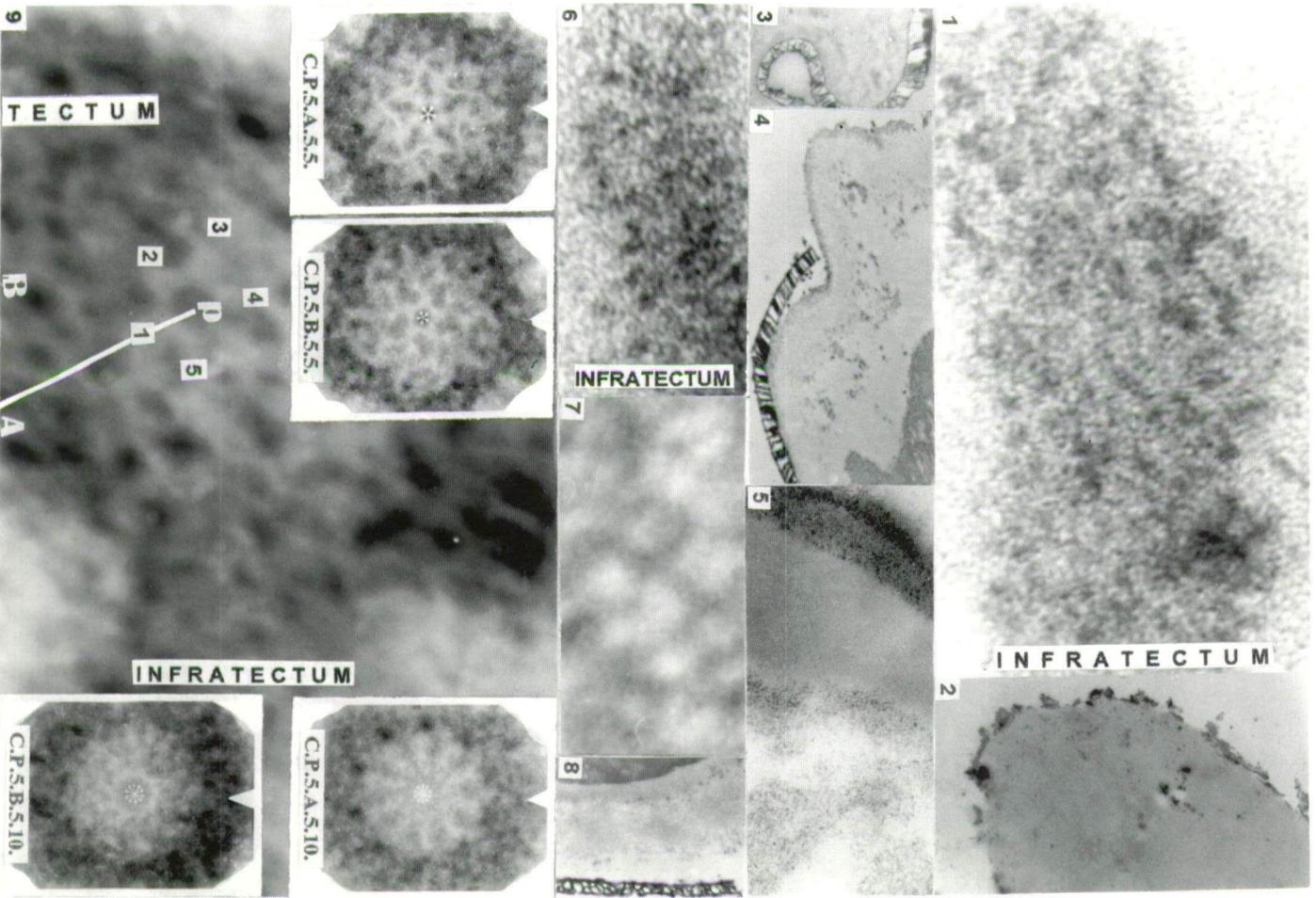


Planche 12.2.

## Légende de la Planche 12.2.

- 1,2. - *Ceratozamia mexicana* BRONGN.
1. - La structure de biopolymère de la couche infratectale dégradée partiellement. No. de l'expérience: 1/7-1336, numéro du négatif: 7426, x 719,800.
2. - Aspect général du grain de pollen dégradé partiellement. La dégradation de l'ectexine est frappant. No. de l'expérience: 1/7-1337, numéro du négatif: 7275, x 3,600.
- 3-9. - *Encephalartos ferox* BERTOL.
3. - Aspect général de l'ultrastructure de la région germinale. No. de l'expérience: 1/7-1326, numéro du négatif: 7025, x 3,600.
4. - Protrusion de l'intine et du protoplasme. No. de l'expérience: 1/7-1329, numéro du négatif: 7270, x 3,600.
5. - La structure de biopolymère du tectum et de la couche infratectale. No. de l'expérience: 1/7-1329, numéro du négatif: 7431, x 108,000.
6. - Détail de la structure de biopolymère de la couche infratectale. No. de l'expérience: 1/7-1330, numéro du négatif: 7422, x 719,800.
7. - Molecular structure cyclique de la couche infratectale. No. de l'expérience: 1/7-1330, numéro du négatif: 7422, x 3,600,000.
8. - Détail de l'exine et du protoplasme dégradée partiellement. No. de l'expérience: 1/7-1331, numéro du négatif: 7217, x 3,600.
9. - Détail du tectum et de la couche infratectale dégradée partiellement, avec les résultats des rotations différentes. No. de l'expérience: 183, numéro du négatif: 8026, x 899,800.

### C.P.5.B.5.10.

En conséquence de cette rotation il y a aussi une zone claire avec beaucoup de cercles des points de symétrie claires et sombres, mais il n'y a pas autour de cette zone un cercle caractéristique avec des points de symétrie obscures.

## Commentaires et Conclusions

1. La dissolution partielle des grains de pollen de *Cycas circinalis* a confirmé une résistance remarquable du système de biopolymère de la paroi externe du grain de pollen. On peut remarquer les altérations de l'intine, la destruction de la membrane cytoplasmique et des organelles du protoplasme. Par contre avec nos expériences sur les grains de pollen de *Platanus hybrida* la dissolution avec la glycérine diluée n'a pas mis en évidence les organelles cytoplasmiques.

2. Les expériences de la dégradation partielle ont découvert le système des biopolymères de l'ectexine des espèces de *Ceratozamia mexicana* et *Encephalartos ferox*. On a mis en évidence plusieurs sortes de systèmes de biopolymère; parmi ceux-ci les systèmes linéaires qui peuvent être aussi des organisations hélicoïdales sont à mentionner. En ce qui concerne la dégradation partielle de l'*Encephalartos ferox* un phénomène particulier a été observé. La partie extérieure du tectum et la couche infratectale ont été dégradées suffisamment pour l'étude des organisations différentes des structures de biopolymères. Jusqu'ici et aux premiers résultats (KEDVES, STANLEY et ROJK, 1974) nous avons établi que la couche infratectale peut être dégradée le plus aisément par les influences expérimentales ou naturelles (au cours des influences de sédimentation). Au haut grossissement nous avons mis en évidence plusieurs sortes de molécules, il y a des molécules cycliques, et dans le futur on va effectuer des rotations moléculaires sur ces unités.

3. Les résultats des rotations sont inattendus, en particulier lorsqu'on a obtenu le système de Penrose négatif en conséquence d'une rotation primaire de l'extinction (B).

En ce qui concerne le grand nombre des points de symétrie qui sont apparus après les rotations primaires il y a la possibilité de plusieurs sortes de rotations secondaires.

### Remerciements

Ces recherches ont été effectuées par le concours du Crédit de l'OTKA, T 031715.

### Bibliographie

- AFZELIUS, B.M. (1956): Electron microscope investigations into exine stratification. - *Grana Palynologica* 1, 22-37.
- AUDRAN, J.C. (1970): Sur l'ultrastructure de la paroi pollinique chez le *Ceratozamia mexicana* (Cycadacées). - *Pollen et Spores* 12, 485-511.
- AUDRAN, J.C. (1974): Aspects ultrastructuraux de l'individualisation des microspores du *Ceratozamia mexicana* (Cycadacées). - *C.R. Acad. Sc. Paris* 278, 1023-1026.
- AUDRAN, J.C. (1978a): Présentation de quelques transformations structurales et texturales des exines de *Cycadales* traitées par l'acétolyse, puis fixées par le permanganate de potassium. - *Ann. des Mines de Belgique* 2, 133-141.
- AUDRAN, J.C. (1978b): Cytobiologie de la microsporogenèse de la palynogenèse et du tapis chez *Ceratozamia mexicana* (Cycadacées). - *Ann. Univ. A.R.E.R.S., Reims* 1978, 16, 1-26.
- AUDRAN, J.C. (1979a): Activité tonoplastique et fragmentation de la vacuole dans la microspore du *Ceratozamia mexicana* (Cycadaceae, *Préspermaphyte*). - *Rev. Cytol. Biol. végét. - Bot.* 1979 2, 7-11.
- AUDRAN, J.C. (1979b): Microspores, pollen grains and tapetum ontogeny in *Ceratozamia mexicana* (Cycadaceae): An ultrastructural study. - *Phytomorphology* 29, 350-362.
- AUDRAN, J.C. (1980): Morphogenèse et altérations provoquées des exines des *Cycadales* apports à une meilleure interprétation de leur infrastructure. - *Rev. Cytol. Biol. végét. - Bot.* 3, 311-353.
- AUDRAN, J.C. (1981): Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana* (Cycadacées): Sporal origin of the exinic sporopollenin in cycads. - *Rev. Palaeobot. Palynol.* 33, 315-345.
- AUDRAN, J.C. et MASURE, E. (1976): Précisions sur l'importance de l'exine chez les *Cycadales* (*Préspermaphytes*). - *Pollen et Spores* 18, 5-26.
- AUDRAN, J.C. et MASURE, E. (1977): Contribution à la connaissance de la composition des sporodermes chez les *Cycadales* (*Préspermaphytes*). Étude au microscope électronique à transmission (M.E.T.) et à balayage (M.E.B.). - *Palaeontographica B*, 162, 115-158.
- AUDRAN, J.C. et MASURE, E. (1978): La sculpture et l'infrastructure du sporoderme de *Ginkgo biloba* comparées à celles des enveloppes polliniques des *Cycadales*. - *Rev. Palaeobot. Palynol.* 26, 363-387.
- ERDTMAN, G. and DUNBAR, A. (1969): On the fine structure of the exine in *Macrozamia reidli*. - *Bot. Soc. Senegal, J. SEN Memorial* vol. 179-189.
- GULLVÁG, B. (1966): The fine structure of some gymnosperm pollen walls. - *Grana Palynologica* 6, 435-475.
- KEDVES, M. (1985): Structural modification of degraded fossil sporomorphs. - *Micropaleontology* 31, 173-178.
- KEDVES, M. (1989): Méthode d'étude des biopolymères de la paroi pollinique à structure quasi-cristalloïde. A method of investigation of the quasi-crystalloid structure of the wall biopolymers. - *Rev. de Micropaléontologie* 32, 226-234.
- KEDVES, M. (1990a): Palynological studies on manganese ore layers in Úrkút (Transdanubia), Hungary. - *Oré Geol. Rev.* 5, 491-507.
- KEDVES, M. (1990b): Quasi-crystalloid basic molecular structure of the sporoderm. - *Rev. Palaeobot. Palynol.* 64, 181-186.
- KEDVES, M. (1991): First observations on the biopolymer organization of the intine. - *Plant Cell Biology and Development* (Szeged) 1, 15-27.
- KEDVES, M. (1994): Transmission electron microscopy of the fossil gymnosperm exines. - Szeged.
- KEDVES, M. and PÁRDUTZ, Á. (1993): Negative quasi-crystalloid biopolymer network from the exospore of *Equisetum arvense* L. - *Plant Cell Biology and Development* (Szeged), 4, 78-80.
- KEDVES, M., STANLEY, E.A. et ROJIK, I. (1974): Observations nouvelles sur l'ectexine des pollens fossiles des Angiospermes de l'Eocène inférieur. - *Pollen et Spores* 16, 425-437.

- KEDVES, M., TÓTH, A. and FARKAS, E. (1993): An experimental investigation of the biopolymer organization of both recent and fossil sporoderms. - *Grana Suppl. 1*, 40-48.
- MILLAY, M.A. and TAYLOR, T.N. (1976): Evolutionary trends in fossil gymnosperm pollen. - *Rev. Palaeobot. Palynol. 21*, 65-71.
- PETTITT, J.M. (1966): Exine structures in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy. - *Bull. of the British Museum (Nat. Hist.) Geology 13*, 221-257.
- POORT, R.J., VISSCHER, H. and DILCHER, D.L. (1996): Zoidogamy in fossil gymnosperms: The centenary of a concept, with special reference to prepollen of late Paleozoic. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93*, 11713-11714.
- ROWLEY, J.R. (1978): A model of exine substructure. - Eleventh Ann. Meeting AASP, Phoenix, Arizona, Abstracts, 31-32.
- ROWLEY, J.R., DAHL, A.O. and ROWLEY, J.S. (1981): Substructure in exine of *Artemisia vulgaris* (*Asteraceae*). - *Rev. Palaeobot. Palynol. 35*, 1-38.
- SKVARLA, J.J. and ROWLEY, J.R. (1970): The pollen wall of *Canna* and its similarity to the germinal apertures of other pollen. - *Amer. J. Bot. 57*, 519-529.
- TAYLOR, T.N. (1982): Ultrastructural studies of paleozoic seed fern sporoderm development. - *Rev. Palaeobot. Palynol. 37*, 29-53.
- TREVISAN, L. (1980): Ultrastructural notes and considerations on *Ephedripites*, *Eucommiidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments of Southern Tuscany (Italy). - *Pollen et Spores 22*, 85-132.
- UENO, J. (1960): On the fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen. - *Biól. J. Nara Women's University 10*, 19-25.
- WANG FU-HSIUNG (1990): Microsporogenesis in cycads and *Ginkgo*. - *Microspores Evolution and Ontogeny*, Academic Press, 147-155.
- WITTBORN, J., RAO, A.R., EL-GHAZALY, G. and ROWLEY, J.R. (1998): Nanoscale Similarities in the Substructure of the Exines of *Fagus* Pollen Grains and *Lycopodium* Spores. - *Annals of Botany 82*, 141-145.
- XI, YI-ZHEN (1990): Ultrastructure of exine of *Cycas panzhihuanensis* and *Ginkgo biloba*. - *Yushania 7*, 81-90.
- XI, YI-ZHEN and WANG FU-HSIUNG (1989): Pollen exine ultrastructure of extant Chinese gymnosperms. - *Cathaya 1*, 119-142.
- ZAVADA, M.S. (1983): Pollen wall development of *Zamia floridiana*. - *Pollen et Spores 25*, 287-304.