

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПЛАТАНОИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ЛИСТЬЯМ И РЕПРОДУКТИВНЫМ ОРГАНАМ: ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ НАХОДКОВ

Маслова Н.П.

Москва, Палеонтологический институт РАН

В палеоботанических исследованиях последних лет значительный интерес представляют ставшие уже далеко не единичными факты совместного нахождения в меловых и палеогеновых отложениях находок платаноидных листьев и репродуктивных структур. Найденные порознь такие находки долгое время на основании внешнего сходства относились к современному роду *Platanus* L. Внедрение в палеоботанические исследования методов электронной микроскопии позволило получить новую, недоступную ранее для изучения, информацию о строении флоральных и листовых структур и в итоге пересмотреть представление о широком распространении современных таксонов в меловых отложениях. Было показано, что таксономическое разнообразие внешне сходных ископаемых платаноидных репродуктивных структур было существенно выше, они характеризуются микроструктурными признаками, сближающими их как с платановыми (Manchester, 1986; Friis et al., 1988; Crane et al., 1993; Pedersen et al., 1994; Krassilov, Shilin, 1995; Magallón-Puebla-Puebla et al., 1997; Маслова, 1997, 2002; Маслова, Кодрул, 2003; Mindell et al., 2006), так и с гамамелидовыми (Maslova, Krassilov, 1997; Маслова, Головнева, 2000; Maslova, Golovneva, 2000; Zhou et al., 2001; Маслова, Герман, 2004, 2006). Такие находки также могут совмещать в себе признаки обоих этих семейств (Crepet et al., 1992; Maslova et al., 2005; Маслова и др., 2007). Особо примечателен тот факт, что листья типичного для современного подрода *Platanus* морфотипа ассоциируют в захоронениях, начиная с альба, с репродуктивными структурами, относимыми к различным родам и даже семействам. Несмотря на то, что репродуктивные структуры и листья практически никогда не встречаются в органической связи, их повторяющееся совместное нахождение в одном слое, на одних и тех же штуфах породы позволяет предположить принадлежность этих органов одному растению. Кроме того, примеры таких ассоциаций органов растений известны теперь из отложений различных временных диапазонов.

Платаноидные листья, как правило, отличаются очень высоким полиморфизмом, что значительно затрудняет их родовую и даже семейственную диагностику. Эпидермальные признаки, призванные облегчить задачу идентификации листового материала, не всегда доступны для исследования и часто противоречивы. Учитывая также тот факт, что одни и те же листовые морфотипы встречаются в меловых отложениях совместно с различными репродуктивными структурами, часть из таких находок было предложено определять по морфологической (не связанной с естественной, Красилов, 1979) системе (Маслова и др., 2005).

Среди известных находок совместно захороненных платаноидных листьев и репродуктивных структур можно выделить ряд групп. Первую группу составляют ассоциации листьев рода *Ettingshausenia* Stiehler (1) и головчатых соцветий и соплодий, относимых к платановым (Красилов, 1976; Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2006), гамамелидовым (Маслова, Герман, 2004), а также совмещающих признаки обоих семейств (Maslova et al., 2005). Характерные для подрода *Platanus* лопастные листья *P. basicordata* Budants., *Platanaceae* (2) ассоциируют с типичными для современного платана репродуктивными структурами *P. stenocarpa* N. Maslova (Маслова, 1997). Среди лопастных форм, листья рода *Macginitiea* Manchester, *Platanaceae* (3) ассоциируют с репродуктивными структурами, также относимыми к платановым (Manchester, 1986). Морфологически сходные с *Macginitiea* лопастные листья *Platanus nobilis* Newb. s.s. (4) также встречаются в ассоциации с соцветиями тех же родов (Pigg, Stockey, 1991).

Цельные листья родов *Platimeliphyllum* N. Maslova (5) и *Evaphyllum* N. Maslova (6) характеризуются комплексом признаков, присущих как платановым, так и гамамелидовым. Листья различных видов *Platimeliphyllum* ассоциируют с принципиально разными репродуктивными структурами, относимыми как к семейству платановых (Маслова, 2002; Маслова, Кодрул, 2003), так и определенными лишь до порядка *Hamamelidales* (Kodrul, Maslova, 2007; Маслова и др., 2007). Листья рода *Evaphyllum* встречены совместно с соплодиями, отнесенными к гамамелидовым (Maslova, Krassilov, 1997).

Полиморфный ископаемый вид платана *Platanus neptuni* (Ettings.) Bůžek, Holč et Kvaček имеет как простые цельные, так и сложные листья, последние известны только в ископаемом состоянии. Листья *P. neptuni* (7) в ряде местонахождений ассоциируют со своеобразными соцветиями и соплодиями *P. neptuni* (Kvaček, Manchester, 2004). Сложные листья имеют также роды *Sapindopsis* Fontaine (8) и *Platanites* Forbes (9), тоже встреченные в ассоциации с различными репродуктивными структурами (Crane et al., 1988; Crane et al., 1993).

Анализ фактов совместного захоронения платаноидных листьев и репродуктивных структур показывает, что листья рода *Ettingshausenia* в определенном временном интервале (с позднего альба – сеномана до, по крайней мере, раннего палеоцена) ассоциировались с репродуктивными структурами, отнесенными как к *Platanaceae*, так и к *Hamamelidaceae*, а также проявляющими признаки обоих семейств. Такая ситуация, с одной стороны, подтверждает неправоту отнесения подобных меловых листьев к современному роду *Platanus*, что являлось обычной практикой в палеоботанических исследованиях до последнего времени, а с

другой – иллюстрирует положение о большем эволюционном консерватизме листовых структур по сравнению с репродуктивными.

Сходная картина отмечается и для листьев рода *Platimeliphyllum*, которые во временном интервале с маастрихт – дания по ранний эоцен ассоциировали с тычиночными соцветиями, принадлежащими трем различным родам, принадлежащим как к *Platanaceae* (*Chemurnautia* N. Maslova; Маслова, 2002 и *Archaranthus* N. Maslova et Kodrul; Маслова, Кодрул, 2003), так и совмещающим признаки *Platanaceae* и *Hamamelidaceae* (*Bogutchanthus* N. Maslova, Kodrul et Tekleva; Маслова и др., 2007). Принципиально разнородные по микро-морфологии соцветия (*Chemurnautia*, *Archaranthus* и *Bogutchanthus*), ассоциирующие с листьями одного морфотипа (*Platimeliphyllum*), также подтверждают положение о морфологическом стабильности платаноидных листьев и, соответственно, большем эволюционном консерватизме листьев по сравнению с более лабильными репродуктивными структурами.

Наряду с фактами ассоциации одних и тех же листьев с различными репродуктивными структурами существуют исследования, демонстрирующие противоположную ситуацию, когда одни и те же репродуктивные структуры определены в сочетании с различными родами листьев. Сказанное касается находок соцветий и соплодий родов *Platananthus* Manchester и *Macginicarpa* Manchester и листьев *Macginitiea* (Manchester, 1986) и *Platanus nobilis* s.s. (Pigg, Stockey, 1991). Такое совместное нахождение в захоронениях одних и тех же репродуктивных структур и морфологически близких листовых морфотипов, имеющих переходные формы, может быть одним из аргументов в пользу объединения этих листьев в один род.

Задача определения систематической принадлежности совместных находок ископаемых платаноидных листьев и репродуктивных структур напрямую связана с более общей проблемой систематики и филогении современных семейств *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*. Предложенная недавно система цветковых растений, базирующаяся на молекулярных данных (APG, 2003), упразднила порядок *Hamamelidales*, расположив семейства *Platanaceae* и *Hamamelidaceae* соответственно в пределах порядков *Proteales* и *Saxifragales*, разрушив тем самым сложившееся ранее представление (Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1981) о возможном родстве этих семейств. Новый взгляд на систематическое положение семейств *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*, основанный на молекулярных данных, хоть и безоговорочно принят многими исследователями, все же пока не находит должного подтверждения в палеонтологической летописи. Напротив, палеоботанические данные свидетельствуют о возможном происхождении этих двух семейств от общей полиморфной группы, возможно, на уровне вымерших семейств, широко распространенной в меловых отложениях.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00687), гранта PalSIRP Sepkoski Grants RUG1-1648-XX-06 (Mod 01) и гранта Systematic Research Funding of the Linnean Society.

Литература

- Красилов В.А. Цагайская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.
 Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М., 1979. 182 с.
 Маслова Н.П. Род *Platanus* L. (*Platanaceae* Dumortier) в палеоцене Камчатки // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 88–93.
 Маслова Н.П. Новое раннепалеогеновое растение семейства *Platanaceae* (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 89–101.
 Маслова Н.П., Герман А.Б. Новые находки ископаемых *Hamamelidales* и проблема филогенетических взаимоотношений платановых и гаммелидовых // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 94–105.
 Маслова Н.П., Герман А.Б. Совместная находка соплодий *Friisicarpus* nom. nov. (*Platanaceae*) и листьев платанового облика в сеномане Западной Сибири // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 103–106.
 Маслова Н.П., Головнева Л.Б. *Lindacarpa* gen. et sp. nov. – новое соплодие гаммелидовых из верхнего мела Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2000. № 4. С. 100–106.
 Маслова Н.П., Кодрул Т.М. *Archaranthus* gen. nov. – новый род платановых из маастрихт-палеоценовых отложений Амурской области // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 92–100.
 Маслова Н.П., Кодрул Т.М., Теклева М.В. Новое тычиночное соцветие *Boguchanthus* gen. nov. (*Hamamelidales*) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 89–103.
 Маслова Н.П., Моисеева М.Г., Герман А.Б., Квачек И. Существовали ли платаны в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98–110.
 Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.
 Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of the flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 2003. V. 141. P. 399–436.
 Crane P.R., Manchester S.R., Dilcher D.L. Morphology and phylogenetic significance of the angiosperm *Platanites hybridicus* from the Palaeocene of Scotland // Palaeontology. 1988. V. 31. P. 503–517.
 Crane P.R., Pedersen K.R., Friis E.M., Drinnan A.N. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with *Sapindopsis* leaves from the Potomac Group of Eastern North America // Syst. Bot. 1993. V. 18. N 2. P. 328–324.
 Crepet W.L., Nixon K.C., Friis E.M., Freudenstein J.V. Oldest fossil flowers of hamamelidaceous affinity, from the Late Cretaceous of New Jersey // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1992. V. 89. P. 8986–8989.

- Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New-York, 1981. 1262 p.
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. Reproductive structures of Cretaceous *Platanaceae* // Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskab Biol. Skrifter. 1988. V. 31. P. 1–55.
- Kodrul T.M., Maslova N.P. A new species of the genus *Platimeliphyllum* N. Maslova from the Paleocene of the Amur Region, Russia // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 11. P. 1108–1117.
- Krassilov V.A., Shilin P.V. New platanoid staminate heads from the Mid – Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 85. P. 207–211.
- Kvaček Z., Manchester S.R. Vegetative and reproductive structures of the extinct *Platanus neptuni* from the Tertiary of Europe and relationships within the *Platanaceae* // Plant Syst. Evol. 2004. V. 244. P. 1–29.
- Magallón-Puebla S., Herendeen P.S., Crane P.R. *Quadriplatanus georgianus* gen. et sp. nov.: staminate and pistillate platanaceous flowers from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, U.S.A. // Int. J. Plant Sci. 1997. V. 158. № 3. P. 373–394.
- Manchester S.R. Vegetation and reproductive morphology of an extinct plane tree (*Platanaceae*) from the Eocene of Western North America // Bot. Gaz. 1986. V. 147. P. 200–226.
- Maslova N.P., Golovneva L.B. A hamamelid inflorescence with in situ pollen grains from the Cenomanian of Eastern Siberia // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 1. P. 40–49.
- Maslova N.P., Golovneva L.B., Tekleva M.V. Inflorescences of *Kasicarpa* gen. nov. (*Hamamelidales*) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym-Enisey depression, western Siberia, Russia // Acta Palaeobotanica. 2005. V. 45. № 2. P. 121–137.
- Maslova N.P., Krassilov V.A. New hamamelid infructescences from the Palaeocene of Western Kamchatka, Russia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. V. 97. P. 67–78.
- Mindell R.A., Stockey R.A., Beardt G. Anatomically preserved staminate inflorescences of *Gynoplatananthus oysterbayensis* gen. et sp. nov. (*Platanaceae*) and associated pistillate fructifications from the Eocene of Vancouver Island, British Columbia // Int. J. Plant Sci. 2006. V. 167. № 3. P. 591–600.
- Pedersen K.R., Friis E.M., Crane P.R., Drinnan A.N. Reproductive structures of an extinct platanoid from the Early Cretaceous (Latest Albian) of eastern North America // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. V. 80. P. 291–303.
- Pigg K.B., Stockey R.A. Platanaceous plants from the Paleocene of Alberta, Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. V. 70. № 1/2. P. 125–146.
- Zhou Z.K., Crepet W.L., Nixon K.C. The earliest fossil evidence of the *Hamamelidaceae*: Late Cretaceous (Turonian) inflorescences and fruits of *Altingioideae* // Am. J. Bot. 2001. V. 88. № 5. P. 753–766.

МЕЗОЗОЙСКИЙ РОД *PODOCARPOPHYLLUM* GOMOLITZKY (*CONIFERALES*)

Носова Н.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В мезозойских отложениях часто встречаются линейные листья и их фрагменты. Линейные листья с одной жилкой, эпидермальное строение которых не известно, обычно описываются как род хвойных неопределенного систематического положения – *Pityophyllum* Nathorst (Nathorst, 1897).

Подобные линейные листья были обнаружены в среднеюрских отложениях Ангрена. Хорошая сохранность позволила Н.П. Гомолицкому изучить их эпидермальное строение и описать новый род *Podocarpophyllum* Gomolitzky и новый вид – *P. singulare* Gomolitzky (Гомолицкий, 1962). Как и для большинства хвойных, для листьев *Podocarpophyllum* характерно расположение устьиц двумя полосами на нижней поверхности листа с обеих сторон от центральной жилки.

Гомолицкий, описывая листья *P. singulare*, отметил их сходство с листьями *Elatocladus mesozoica* Kiritchkova (Киричкова, 1960) из среднеюрских отложений Челябинской области (Восточный Урал). Мы провели ревизию уральских образцов и обнаружили эпидермальные признаки, позволившие отнести листья *E. mesozoica* к роду *Podocarpophyllum*, сделав новую комбинацию *Podocarpophyllum mesozoicum* (Kiritchkova) comb. nov. Листья *P. mesozoicum* comb. nov. имеют одинаковые эпидермальные признаки с листьями *P. singulare*, а именно: сильная кутинизация клеток устьичных полос и наличие узких удлиненных, иногда веретеновидных клеток нижней и верхней эпидермы с закругленными углами. Однако у листьев *P. singulare* иногда встречаются клетки с крупно-извилистыми антиклинальными стенками, чего не наблюдается у уральских листьев. Кроме того, в отличие от *P. singulare*, у листьев *P. mesozoicum* comb. nov. удлиненные клетки в устьичных полосах и вдоль них с четким кутикулярным валиком.

При изучении многочисленных фитолем линейных листьев из нижнеюрских отложений полуострова Мангышлак (Западный Казахстан) были обнаружены листья, признаки эпидермального строения которых соответствуют диагнозу рода *Podocarpophyllum*. Основываясь на значительном отличии формы основных клеток эпидермы от типового вида, мы выделили новый вид – *P. kazachstanicum* sp. nov. Листья этого вида отличаются от остальных меньшей шириной – 1–2 мм, а не 3–5 мм, как у *P. singulare*, и 2–3 мм – у *P. mesozoicum* comb. nov.; кроме этого у листьев *P. kazachstanicum* sp. nov. жилка видна только после частичной мацерации. Мы полагаем, что последний признак связан с сохранностью ископаемого материала. Для