

УДК 581.45 : 561.5 : 551.763

© Н. П. Маслова, Н. В. Горденко, Л. Д. Волкова

**ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ
PLATANUS ACERIFOLIA (PLATANACEAE)
И ИХ ЗНАЧЕНИЕ (КУТИКУЛЯРНОГО АНАЛИЗА)
ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЛОВЫХ ЛИСТЬЕВ
ПЛАТАНОВОГО ОБЛИКА**

N. P. MASLOVA, N. V. GORDENKO, L. D. VOLKOVA.
EPIDERMAL STRUCTURE OF LEAVES IN *PLATANUS ACERIFOLIA* (PLATANACEAE)
AND THE SIGNIFICANCE OF CUTICULAR ANALYSIS FOR IDENTIFICATION
OF THE CRETACEOUS PLATANIDS

Палеонтологический институт РАН
117497 Москва, ул. Профсоюзная, 123
Факс (495) 339-12-66
E-mail: paleobotany_ns@yahoo.com; gordynat@mail.ru
Поступила 17.5.2007

У современного растения *Platanus acerifolia* Willd. показана вариабельность кутикулярно-эпидермальных признаков листьев, которая зависит от их расположения в кроне дерева. Наряду с подтверждением общеизвестных представлений о различиях в признаках эпидермы у световых у теневых листьев (закон Заленского) на примере *P. acerifolia* выявляется корреляция ряда эпидермальных признаков с формой листовой пластинки.

Ключевые слова: морфология, кутикулярно-эпидермальный анализ, систематика, *Platanaceae*, современные и ископаемые покрытосемянные.

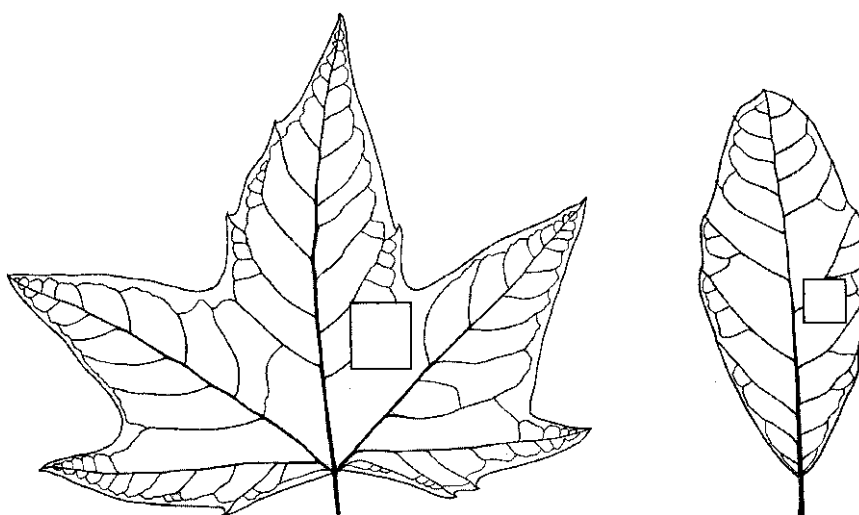
Недавно проведенные нами исследования морфологии листьев современного вида *Platanus acerifolia* Willd. (Маслова и др., 2008) показали значительную изменчивость практически всех макроморфологических признаков листа. На основании формы листовой пластинки были выделены 3 основных морфотипа: 1) цельные листовые пластинки с перистым краспедодромным (в случае зубчатого края пластинки листа) или каптодромным (в случае цельного края пластинки листа) жилкованием; 2) асимметричные листовые пластинки с формирующейся лопастью только с одной стороны; 3) лопастные листовые пластинки с различной глубиной синусов между лопастями, цельным или зубчатым краем. Эти типы приурочены к различным участкам кроны дерева. Показана необходимость использования представления о высокой степени морфологической изменчивости листьев современного платана при определении таксономической принадлежности меловых листьев платанового облика.

Ранее эпидерма рода *Platanus* L. изучалась преимущественно с помощью светового микроскопа (Baas, 1969; Krassilov, 1973; Brett, 1979; Metcalfe, Chalk, 1979; Hably, 1980; Upchurch, 1984; Kvaček, Manchester, 2004). Данных, полученных при помощи сканирующей микроскопии, значительно меньше (Маслова, 1997; Kvaček et al., 2001; Carpenter et al., 2005). В статье представлены результа-

ты исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа кутикулярно-эпидермальных признаков *P. acerifolia* с целью выявления их возможных вариаций у листьев различных морфотипов, располагающихся в различных частях кроны и соответственно подвергающихся воздействию различных микроклиматических условий. Поскольку кутикулярно-эпидермальные данные все чаще используются для более точной диагностики ископаемого листового материала, знание пределов индивидуальной изменчивости этих признаков имеет особое значение.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили листья *Platanus acerifolia*, являющегося гибридным видом (*P. occidentalis* L. × *P. orientalis* L.) и обладающего самой высокой степенью полиморфности листовых пластинок в пределах рода. Гербарный материал, послуживший основой для настоящего исследования, был собран в Анапе (Краснодарский край) летом 2004—2006 гг. Листья, собранные с определенного дерева и побега, этикетировались. Изучение кутикулярно-эпидермальных признаков выполнялось у листьев, собранных как внутри кроны дерева, так и по ее периферии. Для исследования вырезались участки листовой пластинки, расположенные в ее центральной части (см. рисунок). Исследованы следующие типы листьев: 1) мелкие лопастные листья с плотной, грубой текстурой, располагающиеся на вершине побегов в верхней части кроны; 2) крупные лопастные листья с нежной бумажистой текстурой, располагающиеся внутри кроны; 3) лопастные листья средних размеров с промежуточными типом текстуры, располагающиеся в центре побегов в центральной части кроны; 4) цельные листья с нежной текстурой, располагающиеся в глубине кроны. Фотографии сделаны при помощи сканирующего электронного микроскопа CamScan.



Лопастной и цельный листья *Platanus acerifolia*.

Прямоугольником отмечен фрагмент листа, взятый для кутикулярно-эпидермального анализа.

Результаты исследования

Как было показано ранее нами (Маслова и др., 2008), вариационный ряд форм листовой пластинки *P. acerifolia* включает весь спектр вариантов, присущих роду *Platanus* в целом — от цельных листовых пластинок до лопастных с различной степенью выраженности лопастности. Исходя из полученных данных по распределению разных морфотипов листьев в пределах кроны одного дерева, мы изучили особенности кутикулярно-эпидермального строения для листьев, сформировавшихся в различных микроклиматических условиях. В результате было выделено 4 группы листьев *P. acerifolia*, основанные на особенностях морфологии и кутикулярно-эпидермального строения.

Группа 1 (табл. I, 1—4). Мелкие лопастные листья с плотной, грубой текстурой, располагающиеся на вершинах побегов в верхней части кроны (условия повышенного освещения, иссушения под действием ветра и пониженного водоснабжения). Внешне листья этой группы заметно отличаются от других листьев более толстыми, грубыми листовыми пластинками с хорошо развитой сетью достаточно мощных жилок и сильным опушением. Листья гипостоматные.

Верхняя поверхность листовой пластинки. Кутикула достаточно мощная, ее наружная поверхность относительно гладкая; редкая складчатость, ориентированная преимущественно вдоль длинных осей основных клеток эпидермы, слабо выражена.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки неправильно четырехугольные или полигональные, 10—20 × 20—40 мкм, с более или менее прямыми утолщенными антиклинальными стенками и неотчетливо продольно складчатыми периклинальными стенками. В костальной зоне клетки четырехугольные, вытянутые вдоль оси жилки. Трихомы многочисленные, в числе 20—30 на 2 мм² поверхности листа, расположенные как на жилках, так и более или менее равномерно в пределах ареол. Различается два вида трихом — канделяброброобразные (после опадания остаются округлые основания) и округлые (железистые). Диаметр основания канделяброброобразных трихом равен 12—18 мкм, диаметр головчатых железистых трихом — 27—30 мкм.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Кутикула относительно мощная, ее наружная поверхность мелкоскладчатая, при этом складки располагаются большей частью параллельно длинной оси клеток.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки полигональные или неправильно четырехугольные, 10—20 × 20—30 мкм, антиклинальные стенки клеток прямые, наружные периклинальные стенки продольно мелкоскладчатые. В костальной зоне преобладают вытянутые четырехугольные клетки. Устьица беспорядочно ориентированные, большей частью широкоовальные, реже почти округлые, размером от 15 × 30 до 30 × 35 мкм. Устьичный аппарат аномоцитный, в числе около 50 на 1 мм² поверхности листа. Побочные клетки в числе 5—6. Замыкающие клетки устьиц приподняты над поверхностью эпидермиса, образуя в рельефе кольцообразное возвышение. Часто вокруг этого возвышения образуются концентрические складки. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. У отдельных более крупных устьиц наблюдаются многочисленные радиально расходящиеся мелкие параллельные складки кутикулы, перпендикулярные их длинной оси. Трихомы достаточно многочисленные, в числе 10—20 на 1 мм² поверхности листа, большей частью приуроченные к жилкам листа. Отмечаются основания канделяброброобразных трихом диаметром 15—20 мкм и округлые, железистые трихомы диаметром до 30 мкм.

Группа 2 (табл. I, 5—8). Крупные лопастные листья с нежной бумажистой текстурой, располагающиеся внутри кроны (условия пониженного освещения, иссушения под действием ветра и относительно меньшего водоснабжения). Текстура этих листьев тонкая, бумажистая, сеть жилкования достаточно редкая, видимое опушение отсутствует. Листья гипостоматные.

Верхняя поверхность листовой пластинки. Кутикула относительно тонкая, ее наружная поверхность обнаруживает отчетливую складчатость, ориентированную преимущественно вдоль длинных осей основных клеток эпидермы. Основания трихом окружены радиально расположенными кутикулярными складками.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки большей частью четырехугольные, $15\text{—}30 \times 25\text{—}40$ мкм, антиклинальные клеточные стенки утолщенные, прямые или слабо вогнутые, наружные периклинальные стенки продольно мелкоскладчатые. Клетки костальной зоны четырехугольные, вытянутые вдоль оси жилки. Трихомы в числе около 20 на 1 мм^2 поверхности листа, в основном расположены вблизи жилок листа. Диаметр основания канделябробразных трихом равен $15\text{—}20$ мкм.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Кутикула тонкая, ее наружная поверхность мелкоскладчатая, складки располагаются большей частью параллельно длинной оси клеток.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки неправильно четырехугольные, $15\text{—}20 \times 40\text{—}45$ мкм, антиклинальные клеточные стенки прямые или слабо изогнутые, наружные периклинальные стенки продольно мелкоскладчатые. К костальной зоне приурочены продольно вытянутые четырехугольные клетки. Устьица беспорядочно ориентированы, от широкоовальных до округлых, размером от 25×40 до 20×20 мкм. Устьичный аппарат аномоцитный, в числе $20\text{—}30$ на 1 мм^2 поверхности листа. Побочные клетки в числе $5\text{—}6$. Замыкающие клетки устьиц приподняты над поверхностью эпидермы, образуя в рельефе более или менее отчетливое кольцообразное возвышение. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. У более крупных устьиц вокруг кольцообразного возвышения имеется несколько дистальных кольцообразных складок, часто волнистых. У них также наблюдаются многочисленные радиально расходящиеся мелкие параллельные складки кутикулы, перпендикулярные их длинной оси. Трихомы относительно малочисленные, в числе $5\text{—}6$ на 1 мм^2 поверхности листа, большей частью приуроченные к жилкам листа. Преобладают основания канделябробразных трихом диаметром до 20 мкм, округлые, железистые трихомы диаметром $20\text{—}30$ мкм встречены значительно реже.

Группа 3 (табл. II, 1—4). Лопастные листья средних размеров, располагающиеся в центре побегов в центральной части кроны (условия среднего освещения, иссушения под действием ветра и относительно меньшего водоснабжения). Листья этой группы характеризуются промежуточным типом текстуры, средней степенью выраженности жилкования. Листья гипостоматные.

Верхняя поверхность листовой пластинки. Наружная поверхность кутикулы гладкая, с редкой продольной складчатостью, ориентированной вдоль длинной оси основных клеток эпидермы.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки четырехугольные или полигональные, $20\text{—}30 \times 25\text{—}40$ мкм, с более или менее прямыми антиклинальными стенками и редкой продольной складчатостью на периклинальных стенках. В костальной зоне клетки четырехугольные, вытянутые вдоль оси

жилки. Трихомы в числе около 10 на 1 мм² поверхности листа, расположенные как на жилках, так и более или менее равномерно в пределах ареол. Округлые основания канделяброобразных трихом диаметром 10—15 мкм в основном приурочены к жилкам. Реже встречаются головчатые железистые трихомы диаметром до 28 мкм, расположенные в пределах ареолы вне жилок.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Наружная поверхность кутикулы продольно тонкоскладчатая.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки полигональные или четырехугольные, 10—20 × 15—35 мкм, антиклинальные клеточные стенки прямые, периклинальные стенки продольно тонкоскладчатые. Клетки костальной зоны четырехугольные, вытянутые в длину. Устьица ориентированы беспорядочно, широкоовальные или округлые, размером от 35 × 30 до 20 × 20 мкм. Устьичный аппарат аномоцитный, в числе 30—40 на 1 мм² поверхности листа. Побочные клетки в числе 5—6. Замыкающие клетки устьиц приподняты над поверхностью эпидермы, образуя в рельефе отчетливое кольцеобразное возвышение. У некоторых устьиц вокруг кольцеобразного возвышения имеются дистальные волнистые, кольцеобразные складки. У многих устьиц наблюдаются многочисленные радиально расходящиеся мелкие параллельные складки кутикулы, перпендикулярные их длинной оси. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. Трихомы в числе до 10 (8) на 1 мм² поверхности листа, большей частью располагаются вблизи жилок листа. Встречаются как основания канделяброобразных трихом диаметром до 20 мкм, так и железистые трихомы диаметром 30—35 мкм.

Группа 4 (табл. II, 5—8). Цельные листья, располагающиеся в глубине кроны (условия пониженного освещения, иссушения под действием ветра и относительно большего водоснабжения). Отличительными особенностями этой группы листьев являются нежная текстура листовой поверхности и очень тонкая сеть жилкования. Листья эпистоматные (устьица встречаются группами, в основном приурочены к жилкам).

Верхняя поверхность листовой пластинки. Кутикула тонкая, покрыта частыми тонкими разнонаправленными в пределах периклинальных клеточных стенок складками; наблюдаются радиально расположенные кутикулярные складки, расходящиеся от устьиц и оснований трихом.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки амебовидные, 30—35 × 40—45 мкм, антиклинальные клеточные стенки извилистые, амплитуда извилистости 10—15 мкм. Наружные периклинальные стенки орнаментированы разнонаправленными тонкими складками. Форма клеток в костальной зоне практически не меняется. Аномоцитные устьица редкие, приуроченные к жилкам или сгруппированные по нескольку в пределах ареолы. Трихомы малочисленные, в числе 2—4 на 1 мм² поверхности листа, основания канделяброобразных трихом, расположенные, в основном на жилках, диаметром 15—30 мкм.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Кутикула тонкая, складчатость на основных клетках эпидермы практически не выражена. Тонкая складчатость наблюдается преимущественно на побочных и на клетках костальных зон.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки разнообразны по форме — от четырехугольных или полигональных до амебовидных размером 8—10 × 20—25 мкм, антиклинальные клеточные стенки в различной степени извилистые. В костальной зоне клетки практически неотличимы от основных клеток эпидермы, иногда более или менее продольно вытянутые. Устьица беспорядочно ориентированы, от овальных до округлых, размером от 20 × 35 до

12 × 12 мкм. Устьичный аппарат преимущественно аномоцитный, в числе 60—70 на 1 мм² поверхности листа. Кроме аномоцитного, редко присутствует парацитный устьичный аппарат. Побочные клетки в числе 4—7. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Наряду с устьицами, приподнимающимися над уровнем поверхности основных клеток эпидермы, присутствуют устьица более тонко кутикулизованные, окруженные тонкими кольцевыми кутикулярными складками. Некоторые из этих мелких устьиц, по-видимому, abortивные, с недоразвитыми апертурами, что придает им сходство с основаниями трихом. Имеются сближенные устьица с граничащими замыкающими клетками. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. Встречаются отдельные значительно более крупные устьица, сильно приподнятые над побочными клетками, от которых радиально расходятся складки кутикулы, перпендикулярные длинной оси устьица и орнаментированные более мелкими параллельными складками. Трихомы малочисленные, в числе 2—3 на 1 мм² поверхности листа, большей частью приуроченные к жилкам листа. Встречаются основания канделябробразных трихом диаметром 10—15 мкм, а также округлые, железистые трихомы диаметром до 25 мкм.

Обсуждение результатов исследования

Все изученные группы листьев *P. acerifolia* в целом характеризуются единым планом строения эпидермы. Различия касаются таких признаков, как степень извилистости и толщина антиклинальных стенок основных клеток эпидермы, тип и диаметр оснований трихом, степень и тип складчатости кутикулы нижней и верхней поверхностей листовой пластинки. Также наблюдаются вариации в размерных и количественных характеристиках эпидермальных структур. Данные, касающиеся особенностей кутикулярно-эпидермального строения листьев различных морфотипов *P. acerifolia*, сведены в таблицу.

Особенности кутикулярного покрова. Мощностъ кутикулы листьев *P. acerifolia* неодинаковы у разных морфотипов листьев. Наиболее развитой кутикулой характеризуются мелкие лопастные листья с плотной, грубой текстурой, сосредоточенные на вершине побегов в верхней части кроны (группа 1), у которых, в свою очередь, кутикула более толстая на верхней поверхности листа. Очертания клеточных стенок в этом случае практически не просматриваются. Кроме того, поверхность листа более или менее равномерно покрыта параллельными стриятными складками, радиально расходящимися от оснований трихом. Самая тонкая кутикула отмечена на нижней поверхности листа цельных листьев, расположенных в глубине кроны (группа 4). Радиальная складчатость наблюдается у этих листьев только вокруг более крупных устьиц или оснований трихом. Листья этой группы имеют также характерную очень мелкую извилистую складчатость кутикулы верхней поверхности листа, разнонаправленную в пределах периклинальных клеточных стенок.

По литературным данным (Carpenter et al., 2005), кутикула всех видов *Platanus* (даже у вечнозеленого *P. kerrii* Gagnep.) тонкая особенно на нижней стороне листа, у видов *P. orientalis* и в меньшей степени *P. acerifolia* складчатость более выражена на нижней поверхности, чем на верхней. По нашим наблюдениям, у цельных листьев, расположенных в глубине кроны (группа 4), кутикула верхней поверхности листа несет заметную складчатость, радиально расходящуюся от оснований трихомом и редко встречающихся устьиц, а, кроме того, характерную очень мелкую извилистую складчатость, разнонаправленную в пределах периклинальных

Особенности кутикулярно-эпидермального строения листьев различных морфотипов *Platanus acerifolia*

Признаки Морфотипы листьев	Складчатость кутикулы	Эпидерма верхней поверхности листа						устьица
		форма основных клеток	размер основных клеток, мкм	антиклинальные клеточные стенки	число на 1 мм ²	трихомы канделябро-видные, диаметр, мкм	железистые, диаметр, мкм	
Группа 1	Радиальная от основания трихом (++)	Неправильно четырехугольные или полигональные	10—20 × 20—40	Прямые	20—30	12—18	27—30	—
Группа 2	То же (++)	Неправильно четырехугольные	15—30 × 25—40	Прямые или слабо изогнутые	20	15—20	—	—
Группа 3	То же (+)	Полигональные или четырехугольные	20—30 × 25—40	Прямые	10	10—15	До 28	—
Группа 4	То же (+), а также мелкая складчатость, параллельная длинной оси клеток	Амебовидные	30—35 × 40—50	Извилистые	2—4	15—30	—	+

Продолжение таблицы

Признаки Морфотипы листьев	форма основных клеток	размер основных клеток, мкм	Эпидерма нижней поверхности листа						устьица	
			антиклинальные клеточные стенки	число на 1 мм ²	канделябро-видные, диаметр, мкм	железистые, диаметр, мкм	число на 1 мм ²	форма	размер, мкм	
Группа 1	Полигональные или неправильно четырехугольные	10—20 × 20—30	Прямые	10—20	15—20	до 30	50	Широкоовальные или почти округлые	15 × 30 (30 × 35)	
Группа 2	Неправильно четырехугольные	15—20 × 40—45	Прямые или слабо изогнутые	5—6	20	20—30	20—30	То же	25 × 40 (20 × 20)	
Группа 3	Полигональные или четырехугольные	10—20 × 15—35	Прямые	до 10 (8)	20	30—35	30—40	»	30 × 35 (20 × 20)	
Группа 4	От четырехугольных и полигональных до амебовидных	8—10 × 20—25	Извилистые	2—3	10—15	до 25	60—70	От овальных до округлых	20 × 35 (12 × 12)	

Примечание. «—» — признак отсутствует, «+» — признак выражен, «+++» — признак хорошо выражен.

клеточных стенок. По этим признакам листья этого морфотипа существенно отличаются от листьев других морфотипов.

Основные клетки эпидермы листа. Клетки эпидермы как верхней, так и нижней поверхностей листа несколько различаются по форме и размерам у разных выделенных морфотипов. Преобладание четырехугольных клеток с утолщенными прямыми или слегка изогнутыми стенками отмечено в эпидерме крупных лопастных листьев с нежной бумажистой текстурой, расположенных внутри кроны (группа 2). У лопастных листьев групп 1 и 3, различающихся расположением в кроне, форма клеток эпидермы варьирует от четырехугольной до полигональной, антиклинальные стенки преимущественно прямые, реже слабо извилистые. Заметно обособляется по форме клеток эпидермы группы 4. Амебовидные клетки эпидермы верхней поверхности листа имеют значительную амплитуду извилистости (10—15 мкм), клетки нижней поверхности листа варьируют от четырехугольных, полигональных с волнистыми антиклинальными стенками до амебовидных. Таким образом, в пределах одного дерева отмечается значительная вариабельность формы клеток эпидермы листа, а также широкий диапазон изменчивости антиклинальных стенок клеток — от прямых до сильно извилистых.

Различие форм клеток эпидермы нижней поверхности листьев в пределах одной особи в зависимости от расположения на побеге было показано для *Quercus pedunculata* Ehrh. (Заленский, 1904). Клетки с сильно извилистыми стенками (до амебовидных) были встречены в эпидерме листьев ветви третьего порядка в нижней части кроны, в то время как верхушечные листья характеризовались прямыми антиклинальными стенками клеток эпидермы. Такая вариабельность клеточных стенок связывалась автором с различным вертикальным положением листьев в кроне дерева, и вследствие этого различным уровнем водоснабжения. Также описаны различия в степени извилистости клеточных стенок теневых и световых листьев (Шенников, 1950). Как показано нами на примере листьев *P. acerifolia*, собранных с одного дерева, форма клеток эпидермы и степень извилистости их стенок могут существенно меняться в зависимости от места расположения листа в кроне дерева.

На материале *P. acerifolia* мы отмечаем относительно независимое от этих внешних факторов (уровень освещения и водоснабжения) проявление извилистости клеточных стенок у листьев одной особи — извилистые клеточные стенки имеются как у «теневых» (растущих в центре кроны), так и у «световых» (растущих на прикорневых побегах и у пневой поросли) листьев группы 4. Таким образом, проявление признака извилистости клеточных стенок у *P. acerifolia* прямо коррелирует с формой листовой пластинки — сильно извилистые антиклинальные стенки клеток имеют только цельные морфотипы листьев.

Необходимо отметить также, что у листьев группы 4 форма клеток эпидермы верхней и нижней поверхности листа несколько различны — эпидерма верхней поверхности составлена исключительно амебовидными клетками, в то время как нижняя эпидерма представлена большей частью полигональными (четырёхугольными) клетками, реже — амебовидными. Это противоречит мнению Р. Ваас (1969) об идентичности эпидермальных клеток обеих поверхностей листьев *Platanus*.

Устьица. Большинство листьев *P. acerifolia* гипостоматные, однако цельные листья, располагающиеся в глубине кроны (группа 4), эпистоматные, имеют редкие устьица, как правило расположенные в области жилок или сгруппированные по несколько в пределах ареолы.

Вариации признаков устьичных комплексов у *P. acerifolia* касаются типа устьичного аппарата, характера развития кутикулярного покрова замыкающих кле-

ток, форма устьиц, их размеров и числа на единицу поверхности. Доминирующим типом устьичного аппарата является аномоцитный, однако встречаются и парацитные устьица. В целом устьичный аппарат рода *Platanus* классифицируется как аномоцитный (Metcalfе, Chalk, 1950). В. А. Красилов (Krassilov, 1973) также описывает устьица у *Platanus* как аномоцитные, но указывает, что нередко встречается пара узких парацитных вспомогательных клеток. E. Fryns-Claessens и W. Van Cottem (1973) отнесли устьица *Platanus kerrii*, описанные Baas (1969), к циклоцитному типу. D. Brett (1979) описал устьица современного *P. orientalis* как плейопарацитные. Carpenter с соавт. (2005) показали, что виды современного *Platanus* характеризуются аномоцитным, латероцитным, а также иногда парацитным типом устьичного аппарата.

J. Van Horn и D. L. Dilcher (1975) отметили, что у *Platanus* замыкающие клетки слегка приподнимаются над побочными. Изучение эпидермы современного *P. occidentalis* (Маслова, 1997) показало, что замыкающие клетки устьиц существенно приподняты над поверхностью основных клеток эпидермы, образуя цилиндрические (в плане кольцеобразные) возвышения. Большая часть устьиц *P. acerifolia* также характеризуется такой особенностью устьичного аппарата, однако наряду с устьицами с развитым цилиндрическим возвышением у листьев группы 2 и 4 присутствуют устьица с более тонко кутикулизованными замыкающими клетками, не выступающими над поверхностью эпидермы и окруженными дистальными кольцевыми кутикулярными складками.

У *P. acerifolia* устьица имеют преимущественно широкоовальную форму, однако у листьев группы 4 форма устьиц варьирует от овальных (20×35 мкм) до округлых (12×12 мкм). Листья этой группы по сравнению с листьями других изученных нами групп характеризуются также более широкими пределами изменчивости размеров устьиц, максимальным числом устьиц на 1 мм^2 (60—60 против минимального 20—30 у листьев группы 2), а также редкими парацитными устьицами. Листья группы 4 в основном располагаются внутри кроны дерева, т. е. в условиях относительно меньшего освещения и иссушения под действием потоков воздуха. Значительно большее по сравнению с другими морфотипами листьев число устьиц на единицу поверхности листа у листьев группы 4 противоречит устоявшемуся мнению о более редких устьицах в эпидерме теневых листьев (Заленский, 1904; Горьшина, 1979; Лотова, 2000).

Трихомы. Все виды *Platanus* обладают канделябровидными трихомами, которые имеют различную плотность и опадаемость среди видов (Baas, 1969; Nixon, Poole, 2003). Они могут формировать опушенный покров, который полностью скрывает устьица, что является важным фактором для регуляции транспирации. Baas (1969) показал присутствие у *Platanus* также и железистых трихом, но отметил, что трихомы такого типа открываются на очень ранних стадиях развития листа и не могут быть найдены у зрелых листьев. Однако С. Metcalfе и L. Chalk (1979) показал наличие железистых трихом у *Platanus* и на более поздних стадиях развития листа. Крупный пельтатный железистый тип трихом был описан у ископаемых платановых листьев. Этот признак стал одним из основных диагностических признаков, характеризующих вымерший подрод *Glandulosa* (Kvaček et al., 2001; Kvaček, Manchester, 2004).

Эпидерма листьев *P. acerifolia* несет как канделябровидные, так и железистые трихомы. Сложные трихомы (развивающиеся на контакте двух или более клеток), отрываясь, оставляют, как правило, утолщенное округлое основание, простые (развивающиеся на одной клетке) — цилиндрические папилловидные ножки. Железистые трихомы характеризуются различной степенью кутикулизации, в результате

чего имеют либо почти цилиндрическую (при более сильной кутинизации) или округлую, в разной степени сплюснутую (при менее выраженной кутинизации) форму. Молодые железистые трихомы имеют, как правило, куполовидную форму, постепенно меняющуюся на головчатую, на более поздних стадиях могут появляться короткие ножки. По наибольшему числу трихом на единицу поверхности листа обособляется группа 1, что, в целом, отражает известную тенденцию большего опушения листьев, подвергающихся повышенному освещению (Заленский, 1904; Горышина, 1979; Лотова, 2000). Следует отметить, что железистые трихомы не встречены в эпидерме верхней поверхности листьев групп 2 и 4 («теневые» листья). Диаметр канделябровидных трихом эпидермы верхней поверхности листьев примерно одинаков в группах 1—3, в то время как в группе 4 такие трихомы имеют различные по диаметру основания — от 15 до 30 мкм. В эпидерме нижней поверхности листьев группы 4 канделябровидные трихомы имеют значительно меньшие по сравнению с листьями других групп диаметры оснований.

Значение кутикулярно-эпидермальных признаков при определении таксономической принадлежности меловых листьев платанового облика

Проблема разграничения и идентификации меловых листьев платанового облика стоит достаточно остро в силу того, что такие листья, с одной стороны, обладают высокой степенью изменчивости различных морфологических признаков, а, с другой стороны, морфотип листа, наиболее характерный для видов подрода *Platanus* современного рода *Platanus*, возникнув в раннем мелу, остался до настоящего времени в общих чертах неизменным. Более подробно эта ситуация рассматривалась нами ранее (Маслова и др., 2005; Maslova, 2007; Маслова и др., 2008). Здесь отметим, что определение меловых дисперсных листьев платанового облика исключительно по морфологическим признакам (большей частью, по комбинациям одних и тех же признаков) не приводит к истинному пониманию таксономического разнообразия древних *Platanaceae*.

Для более точной диагностики ископаемого листового материала все чаще используются кутикулярно-эпидермальные данные. До недавнего времени подобные сведения были достаточно фрагментарны, а подчас и противоречивы. Например, листья, обладающие типичной «платановой» морфологией, подчас демонстрировали отличные от платановых особенности эпидермального строения. Так, сеноманский *Platanus cuneifolia* (Bronn) Jarmolenko по эпидермальным признакам сближался с сем. *Menispermaceae* (Rüffle, 1968). Морфологически сходные с *Platanus* листья, ассоциируемые с меловыми тычиночными соцветиями рода *Sarbaya*, имеют эпидермальные признаки, характерные для современного *Quercus ilex* L. и некоторых ископаемых *Fagaceae* (Алексеевко, Красилов, 1980; Krassilov, Shilin, 1995). Позднемеловой *Protophyllum ignatianum* Krysht. et Baik., по признакам общей морфологии листа сближаемый с платановыми и частично с гаммелидовыми, по эпидермальному строению, по мнению Красилова, близок к роду *Liquidambar* сем. *Hamamelidaceae* (Krassilov, 1973).

Нередко данные кутикулярно-эпидермального анализа способствуют более точной диагностике листового материала. Так, на основании кутикулярно-эпидермальных признаков была установлена принадлежность к сем. *Platanaceae* родов *Platimeliphyllum* N. Maslova (Маслова, 2002) и *Arthollia* Golovneva et Herman (Maslova, 2003). Сильно различающиеся по внешней морфологии листовые морфотипы из цагайской свиты Амурской обл. на основании идентичности эпидермальных

признаков были отнесены Красиловым (1976) к одному виду «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry emend. R. W. Brown.

Предпринята попытка применения кутикулярного анализа для родовой диагностики дисперсных меловых листьев платанового облика (Golovneva, 2003; Головнева, 2004, 2007). К сожалению, к настоящему времени обнаружен только один род *Tasymia* Golovneva, отнесенный к сем. *Platanaceae* (Головнева, 2008), однако, как следует из более ранних публикаций (Головнева, 2004), на основании кутикулярно-эпидермальных различий среди платановых Лено-Вилуйской и Чулымо-Енисейской впадин были выделены 2 новых рода, 3 новых вида и 16 новых комбинаций. Автором сделан вывод о значительно более высоко разнообразии кутикулярно-эпидермальных структур меловых платановых по сравнению с современным родом *Platanus*. Относительно таксономической самостоятельности рода *Tasymia* возникают определенные сомнения. Макроморфологические признаки этих листьев практически укладываются в пределы изменчивости современного рода *Platanus*, эпидермальные же отличия, как указывает автор рода, заключаются в большем числе железистых трихом, большей степени их кутинизации, а также наличии кутинизированного кольца в основании трихом и формировании у трихом ножки. Количественные и размерные характеристики эпидермальных структур, однако, большей частью имеют зависимость от тех или иных экологических факторов, а потому не могут иметь решающего значения при установлении таксономической принадлежности листьев. В то же время остальные признаки также не являются уникальными и описаны для листьев современных видов *Platanus* (например, Carpenter et al., 2005). Как справедливо отмечает Головнева (Golovneva, 2005; Головнева, 2007), эпидерма у всех платановых имеет в общих чертах сходный план строения, а отдельные виды и роды различаются по незначительным кутикулярно-эпидермальным признакам. В связи с этим выделение новых родов ископаемых платановых на основании комбинаций известных признаков (в том числе кутикулярно-эпидермальных) кажется нам неоправданным. Такой подход только увеличивает число родов, диагностические признаки которых в значительной мере перекрываются. Возникшая при этом таксономическая «инфляция» не способствует пониманию истинного таксономического разнообразия ископаемых платановых.

Как показано нами на примере листьев *P. acerifolia*, кутикулярно-эпидермальные признаки могут существенно меняться в зависимости от места расположения листа в кроне дерева. Также наблюдаются различия (не только количественные, но и качественные) в кутикулярно-эпидермальных характеристиках листьев различных морфотипов *P. acerifolia*. Так например, основные клетки эпидермы цельных листьев группы 4, располагающихся в глубине кроны в основании побегов (а следовательно, имеющих пониженный по сравнению с другими листьями световой фон), имеют сильно извилистые антиклинальные стенки (до амебовидных форм) в отличие от клеток эпидермы лопастных листьев группы 1, располагающихся по периферии кроны (более сильный световой фон), что согласуется с полученными ранее данными (Заленский, 1904; Горышина, 1979; Лотова, 2000). Однако цельные листья *P. acerifolia*, расположенные в основании побегов-волчков и пневой поросли (повышенный световой фон), также имеют сильно извилистые стенки основных клеток верхней и нижней эпидермы, отличаясь от листьев этого морфотипа, растущих на обычных побегах (пониженный световой фон., более толстыми антиклинальными стенками клеток, большим числом трихом, а также более плотной текстурой листа и более мощными вторичными и третичными жилками. Следовательно, можно сделать вывод о значительно более сложной, нежели исключительно

экологической, предопределенности эпидермальных признаков. В случае *P. acerifolia* мы отмечаем корреляцию формы листовой пластинки и извилистости антиклинальных стенок основных клеток эпидермы.

Исследованиями ряда авторов (Kvaček et al., 2001) показано, что основные клетки эпидермы современных видов *Platanus* имеют прямые или слегка извилистые антиклинальные стенки, однако ископаемые виды *P. neptuni* (Ettingshausen) Bůžek, Holy et Kvaček, *P. fraxinifolia* (Johnson et Gilmore) Walther и *P. bella* (Heer) Kvaček, Manchester et Guo, имеющие цельные листовые пластинки, характеризуются волнистыми (до глубоко волнистых, амёбовидных) клеточными стенками. При этом у позднеэоценового—позднемиоценового *P. neptuni* (Kvaček, Manchester, 2004) меньшая волнистость антиклинальных клеточных стенок наблюдается у мелких (по мнению авторов, предположительно световых) листьев, большая — у теневых листьев. Сходную с листьями *P. acerifolia* (группа 4) картину демонстрируют цельные листья раннепалеоценового вида *Platimeliphyllum valentinii* Kodrul et N. Maslova (Kodrul, Maslova, 2007), отличающегося сильно извилистыми антиклинальными стенками основных клеток эпидермы верхней поверхности листа, а также сходным с *P. acerifolia* спектром форм основных клеток нижней эпидермы — от четырехугольных или полигональных до амёбовидных. Листья *Platimeliphyllum valentinii* характеризуются рядом признаков, присущих как представителям *Platanaceae*, так и *Hamamelidaceae*, а также ассоциируют с различными репродуктивными структурами, проявляющими признаки обоих семейств (Маслова, Кодрул, 2003; Маслова и др., 2007).

У листьев разных морфотипов в пределах одного дерева у *P. acerifolia* кроме различий в форме и степени извилистости антиклинальных стенок основных клеток эпидермы наблюдаются варианты в числе, размерах, степени кутикулизации трихомов, числе и особенностях строения устьиц. Таким образом, найденные в ископаемом состоянии листья различных морфотипов *P. acerifolia*, как бы собранные с одного дерева, по макроморфологическим (Маслова и др., в печати), а так же по кутикулярно-эпидермальным признакам, могли бы быть отнесены к различным таксонам покрытосемянных растений.

Исследования G. Upchurch (1984) показали, что характерные для сем. *Platanaceae* кутикулярно-эпидермальные признаки сформировались уже в альбе. Изученные этим исследователем кутикулы меловых листьев платанового облика, а также листьев *Sapindopsis* демонстрировали особенности, присущие *Platanaceae* (преимущественно аномоцитный тип устьичного аппарата, характер трихом, радиально расходящиеся от устьиц и оснований трихом кутикулярные складки, железистые трихомы). Upchurch (1984) и Kvaček et al. (2001) описали основания трихом *Platanus* с округлым рубцом, расположенные на контакте двух или более нижележащих эпидермальных клеток, что также известно и для некоторых других вымерших платановых (Kvaček, Manchester, 2004). Подробное описание типов эпидермальных структур у ряда видов современного платана в сравнении с таковыми у представителей сем. *Platanaceae* давно в обстоятельной работе Carpenter et al. (2005).

Таким образом, анализ литературных данных, а также наши собственные исследования показывают, что сформировавшийся в раннем мелу комплекс кутикулярно-эпидермальных признаков, свойственных сем. *Platanaceae*, не претерпев существенных изменений, остался в целом стабильным до настоящего времени. Видовые различия по признакам строения эпидермы в пределах современного рода практически не выражены, в то время как вымершие представители *Platanus* внесли в копилку эпидермальных признаков рода довольно существенный вклад (на ископаемом материале в составе рода *Platanus* выделен подрод *Grandulosa*

(Kvaček et al., 2001), по эпидермальным признакам характеризующийся относительно крупными пельтатными железистыми трихомами и сильно извилистыми антиклинальными стенками основных клеток эпидермы). Отметим, что авторы подрода *Glandulosda* справедливо не преувеличивали значимость эпидермальных отличий ископаемых находок, рассматривая их в рамках рода *Platanus*. Так или иначе, все известные на сегодняшний день кутикулярно-эпидермальные признаки или их комбинации у ископаемых листьев платанового облика укладываются в пределы изменчивости рода *Platanus* и не могут служить надежным критерием для их родовой и видовой диагностики, определяя лишь их принадлежность или близость к сем. *Platanaceae*.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00687), гранта президента РФ по поддержке молодых ученых кандидатов наук № МК-2669.2007.5, гранта PalSIRP Sepkoski Grants RUG1-1648-XX-06.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Т. М., Красилов В. А. Строение эпидермиса и систематическое положение дубов с лопастными листьями из миоцена Приморья // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 118—124.
- Головнева Л. Б. Позднемиоценовая флора Сибири: филогения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2004. 54 с.
- Головнева Л. Б. Новый род платановых *Tasytia* (покрытосемянные растения) из турона Сибири // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 86—95.
- Горьшина Т. К. Экология растений. М., 1979. 368 с.
- Заленский В. П. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевск. политехн. ин-та. Т. 4. 1904. 209 с.
- Красилов В. А. Цагайская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.
- Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2000. 528 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., Волкова Л. Д., Горденко Н. В. Морфологическая изменчивость листьев *Platanus acerifolia* Willd. (*Platanaceae*) и подходы к определению меловых дисперсных листьев платанового облика // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 00—00.
- Маслова Н. П., Моисеева М. Г., Герман А. Б., Квачек И. Существовали ли платановые в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98—110.
- 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 *Bogutchanthus* gen. nov. (*Natamelidales*) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 89—103.
- Шенников А. П. Экология растений. М., 1950. 375 с.
- Baas P. Comparative anatomy of *Platanus kerrii* Gagnep. // Bot. J. Linn. Soc. 1969. Vol. 62. P. 413—421.
- Brett D. W. Ontogeny and classification of the stomatal complex of *Platanus* L. // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. P. 249—251.
- Carpenter R. J., Hill R. S., Jordan G. J. Leaf cuticular morphology links *Platanaceae* and *Proteaceae* // Int. J. Plant Sci. 2005. Vol. 166. N 5. P. 843—855.
- Fryns-Claessens E., Van Cothtem W. A new classification of the ontogenetic types of stomata // Bot. Rev. 1973. Vol. 39. P. 71—138.
- Golovneva L. B. Evolution of the Cretaceous platanoid plants of Siberia based on leaf morphology and cuticular patterns // Abstr. 16 Int. Symp. «Biodiversity and evolutionary biology». Frankfurt am Main, 2003. P. 36.

- Golovneva L. B.* Cuticular features of fossil *Platanaceae* and their taxonomical importance // XVII Int. Bot. Congr. Abstr. Vienna, 2005. P. 185.
- Hably L.* *Platanus neptunii* (Ett.) Bůžek, Holy et Kvaček in the Hungarian Oligocene // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 1980. T. 26. N 3—4. P. 299—316.
- 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. Vol. 41. N 11. P. 1108—1117.
- Krassilov V. A.* Cuticular structure of Cretaceous angiosperms from Far East of the USSR // Palaeontographica. Abt. B. Bd 142. Liefg. 4—6. 1973. S. 105—116.
- Krassilov V. A., Shilin P. V.* New platanoid staminate heads from the Mid—Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Paleobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 207—211.
- Kvaček Z., Manchester S. R., Guo Shuang-xing.* Trifoliolate leaves of *Platanus bella* (Heer) comb. n. from the Paleocene of North America, Greenland, and Asia and their relationships among extant *Platanaceae* // Int. J. Plant. Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 441—458.
- 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. Vol. 244. P. 1—29.
- Maslova N. P.* Extinct and extant *Platanaceae* and *Hamamelidaceae*: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2003. N 5. Suppl. P. 467—589.
- Maslova N. P.* Isomorphic polymorphism in the *Platanaceae* and *Altingioideae* and the problem of their relationship // Paleontol. J. 2007. Vol. 41. N 11. P. 1118—1137.
- Metcalf C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 1. 724 p.
- Metcalf C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. 2 nd ed. Oxford, 1979. Vol. 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. 812 p.
- Nixon K. C., Poole J. M.* Revision on the Mexican and Guatemalan species of *Platanus* (*Platanaceae*) // Lundellia. 2003. N 6. P. 103—137.
- Rüffle L.* Merkmalskomplexe bei älteren Angiospermen—Blütern und die Kutikula von *Credneria* Zenker (*Menispermaceae*) // Palaeontographica. Abt. B. Bd 123. Liefg. 1—6. 1968. S. 123—145
- Upchurch G. R.* Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 522—550.
- Van Horne J., Dilcher D. L.* Foliar morphology of *Platanus* // Proc. Indiana Acad. Sci. Abstract. 1975. Vol. 84. P. 69—70.

SUMMARY

A variability is revealed in cuticular and epidermal traits of leaved of a recent species *Platanus acerifolia* Willd., depending on their position on a tree crown. Along with acknowledgement of the concepts of difference of epidermis traits in sun shade leaves (Zalensky's law), the correlation of some epidermis traits with a leaf blade shape is revealed in *P. acerifolia*.