

ЭВОЛЮЦИЯ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА PLATANACEAE

М.В. Теклёва, Н.П. Маслова, Т. Денк

EVOLUTION OF PALYNOLOGICAL CHARACTERS IN THE FAMILY PLATANACEAE

M.V. Tekleva, N.P. Maslova, Th. Denk

Семейство Platanaceae в настоящее время включает единственный род *Platanus*, представленный 2 под родами (*Platanus* и *Castaneophyllum* Leroy) и 7 видами (Nixon, Poole, 2003). Третий, недавно выделенный под род рода *Platanus* — *Glandulosa* (Kvaček et al., 2001) — включает только ископаемых представителей (*Platanus bella* (Heer) Kvaček, Manchester et Guo, *P. fraxinifolia* (Johnson et Gilmore) Walter и *P. neptunii* (Ettings.) Bůžek, Holý et Kvaček). Несмотря на монотипность современного семейства Platanaceae, платановые были широко представлены в геологическом прошлом, и сегодня это семейство является наиболее полно изученным среди ранних цветковых. Ископаемые Platanaceae и сближаемые с ними представители (платаноиды), описанные по репродуктивным структурам, насчитывают 17 родов (Maslova, in press), что даёт возможность изучить эволюцию этой группы и проследить изменения отдельных признаков внутри неё.

С помощью светового (СМ) и электронных сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов были исследованы пыльцевые зёрна всех видов современного платана и 7 ископаемых родов платаноидов.

Пыльцевые зёрна платановых мелкие, трёхбороздные, редко трёхборозднооровидные, полупокровные, сетчатые, столбиковые, с гранулярной эндэксиной. При анализе палинологических данных мы сосредоточили внимание на тех признаках, которые описаны или проиллюстрированы в опубликованных работах, и попытались выявить ключевые признаки и их распределение внутри группы. Это: размеры пыльцевых зёрен, скульптура экзины, характер ячей ретикулума вблизи области апертур, толщина эктэксины и отдельных её слоёв, строение эндэксины.

Размеры. Несмотря на основную тенденцию увеличения размеров пыльцевых зёрен у представителей Platanaceae в направлении от ранне-меловых таксонов к ныне живущим видам (Friis et al., 1988), современный *Platanus* характеризуется довольно мелкими пыльцевыми зёрнами. Ряд авторов (Friis et al., 1988 и др.) отмечает различия в размере пыльцевых зёрен в зависимости от химической обработки материала. Адекватное сравнение размеров пыльцевых зёрен также может быть затруднено вследствие измерения различными «методами»: измерения в СЭМ могут

в ряде случаев значительно отличаться от измерений, сделанных под СМ (Denk, Tekleva, 2006).

Скульптура поверхности. Хотя семейство Platanaceae было более разнообразным по общей морфологии репродуктивных структур в мелу и начале кайнозоя, набор скульптурных типов пыльцевых зёрен значительно не изменился. Рассматриваемая группа характеризуется сетчатой (ретикулятной) скульптурой поверхности экзины; можно выделить несколько типов ретикулула: мелкосетчатый, крупносетчатый и переходные между ними типы, ямчато-сетчатый. У меловых видов обнаружены все эти типы, но каждый таксон характеризуется единым типом ретикулула. Возможно, что степень разнообразия палиноморфологических признаков у них была более ограниченной, чем у современных видов. Так, у современных платанов разные типы ретикулула встречаются даже в пределах одного вида, а крупносетчатая скульптура пыльцевых зёрен современных видов в ряде случаев может представлять собой результат разомкнутости ячей мелкосетчатой скульптуры. Необходимо отметить, что среди меловых представителей встречаются скульптурные типы, не обнаруженные у современного платана (своеобразная крупносетчатая скульптура у *Platananthus hueberi* Friis, Crane et Pedersen; ямчато-сетчатая — у *Aquia brookensis* Crane, Pedersen, Friis et Drinnan).

Пыльцевые зёрна современных платанов характеризуются в большинстве случаев более или менее треугольными в поперечном сечении гребнями ретикулула. На соединении трёх (иногда двух) сторон многоугольных ячей ретикулула находятся характерные «кончики» (tips). Подобное строение ретикулула наблюдается и у ряда раннемеловых видов, но в менее чёткой форме. Данный признак строения гребней ретикулула, по видимому, приурочен к определённом сетчатому типу скульптуры и не является таксономическим (Wanntorp et al., 2004).

Характер ячей ретикулула вблизи области апертур. У современного *Platanus* при переходе от безапертурных к апертурным районам пыльцевого зерна скульптура его поверхности не меняется, и вблизи борозд часть ячей остаётся разомкнутыми. Свободные окончания ячей и отдельные столбики могут «перемешиваться» со скульптурными элементами апертурной мембраны. У ряда ископаемых таксонов переход от безапертурных к апертурным районам выражен более чётко. У пыльцевых зёрен *Platananthus hueberi* характер ретикулула резко меняется вблизи борозд: там ретикулум состоит из узкого ряда более мелких ячей (Friis et al., 1988; Friis, Pedersen, 1996). Ретикулум пыльцевых зёрен *Hamatia* характеризуется постепенным уменьшением размеров ячей на границе безапертурных и апертурных районов (Pedersen et al., 1994). Другой тип перехода к апертурному району был обнаружен у ряда позднемеловых и ранне-кай-

нозойских видов, у которых ретикулум формирует отчётливый сплошной спорополлениновый тяж. Впервые это было отмечено и описано у *Archaranthus krassilovii* Maslova et Kodrul (Маслова, Кодрул, 2003). При анализе литературы мы обнаружили сходные структуры у *Platananthus scanicus* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988; Friis, Pedersen, 1996), *P. speirsae* Pigg et Stockey (Pigg, Stockey, 1991) и *P. synandrus* Manchester (Manchester, 1986).

Толщина эктэскины и отдельных её слоёв. Хотя эктэскина современных и ископаемых платановых демонстрирует высокую степень структурного сходства, нами было обнаружено, что доля толщины подстилающего слоя в общей толщине эктэскины значительно меньше у современных видов *Platanaceae* (около 0,3–0,4 мкм), в то время как у ископаемых представителей семейства эта величина может колебаться у разных таксонов от 0,2 до 0,7 мкм, но в основном составляет 0,4–0,5 мкм.

Строение эндэскины. Вся группа характеризуется довольно схожей структурой эндэскины. Она более электронно-плотная, чем эктэскина, гомогенная в безапертурных районах и слоистая или ламеллярно-гранулярная в апертурных районах. У исследованных современных видов нами было обнаружено 2 ультраструктурных типа эндэскины, по-видимому, отражающие разные стадии развития, описанные М. Суарез-Сервера с соавторами (Suárez-Cervera et al., 1995) у *P. × acerifolia* L. У ацетолизированных современных пыльцевых зёрен структура эндэскина неясная (Zavada, Dilcher, 1986), но очевидно, что она не типично гранулярного типа, как у ископаемых и неацетолизированных современных пыльцевых зёрен. Для эндэскины ископаемых видов характерна двуслойность, выдержанная либо по всему периметру пыльцевого зерна (*Chemurnautia*, *Archaranthus*, *Platanus quedlinburgensis* Pacltova emend. Tschan, Denk et von Balthazar), либо появляющаяся только в области апертур (*Aquia*, *Hamatia*, *Platananthus potomacensis* Friis, Crane et Pedersen, *P. hueberi* и *P. scanicus*). По-видимому, эндэскина платановых чувствительна к ацетоллизной обработке, и её структура может сильно деформироваться, поэтому в сравнительном плане необходимо изучение также неацетоллизированного материала.

В целом сопоставление пыльцевых зёрен современных платановых и ископаемых платаноидов показало, что несмотря на высокую степень их единообразия, всё же выделяются признаки (скульптура эскины, её характер вблизи борозд и доля толщины подстилающего слоя в эктэскине), являющиеся диагностическими для отдельных таксонов и иллюстрирующие устойчивые эволюционные тенденции внутри рассматриваемой группы.

Список литературы

- Маслова Н.П., Кодрул Т.М. 2003. *Archaranthus* gen. nov. — новое соцветие платановых из маастрихт-палеоценовых отложений Амурской области // Палеонтол. журн. Вып. 1. С. 92–100.
- Denk T., Tekleva M.V. 2006. Comparative pollen morphology and ultrastructure of *Platanus*: implications for phylogeny and evaluation of the fossil record // Grana. Vol. 45. P. 195–221.
- Friis E. M., Pedersen K. R. 1996. Angiosperm pollen *in situ* in Cretaceous reproductive organs // Jansonius J., McGregor D.C. (eds.). Palynology: principles and applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Vol. 1. P. 409–426.
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. 1988. Reproductive structures of Cretaceous Platanaceae // Biologiske Skrifter. Vol. 31. P. 1–55.
- Hoffmann C.-C., Zetter R., Draxler I. 2002. Pollen- und Sporenvergesellschaftungen aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Niederösterreich) // Beitr. Paläontologie. Bd. 27. S. 17–43.
- Kvaček Z., Manchester S.R., Guo Shuang-xing. 2001. Trifoliolate leaves of *Platanus bella* (Heer) comb. n. from the Paleocene of North America, Greenland, and Asia and their relationships among extinct and extant Platanaceae // Int. J. Plant Sci. Vol. 162. No. 2. P. 441–458.
- Manchester S.R. 1986. Vegetative and reproductive morphology of an extinct plane tree (Platanaceae) from the Eocene of Western North America // Bot. Gaz. Vol. 147. P. 200–226.
- Maslova N.P. 2010. Problems in the systematics of fossil platanoids and hamamelids // Paleontol. J. Supplement. (in press).
- Nixon K.C., Poole J.M. 2003. Revision of the Mexican and Guatemalian species of *Platanus* (Platanaceae) // Lundellia. Vol. 6. P. 103–137.
- Pedersen K.R., Friis E.M., Crane P.R., Drinnan A.N. 1994. Reproductive structures of an extinct platanoid from the Early Cretaceous (latest Albian) of eastern North America // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 80. P. 291–303.
- Pigg K.B., Stockey R.A. 1991. Platanaceous plants from the Paleocene of Alberta, Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 70. P. 125–146.
- Suárez-Cervera M., Marquez J., Seoane-Camba J. 1995. Pollen grains and Ubish body development in *Platanus acerifolia* // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 85. P. 63–84.
- Wanntorp L., Praglowski J., Grafström E. 2004. New insights into the pollen morphology of the genus *Gunnera* // Grana. Vol. 43. P. 15–21.
- Zavada M.S., Dilcher D.L. 1986. Comparative pollen morphology and its relationship to phylogeny of pollen in the Hamamelidae // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 73. P. 348–381.

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет
Ботанический сад
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
СЕКЦИЯ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ РАЕН

**ХII МОСКОВСКОЕ СОВЕЩАНИЕ
ПО ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ,
посвящённое
250-летию со дня рождения
Георга-Франца Гофмана**

Материалы
(Москва, 2–7 февраля 2010 г.)

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2010