На правах рукописи

МАСЛОВА Наталья Павловна

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПЛАТАНОИДОВ И ГАМАМЕЛИД

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 2008

Работа выполнена в Палеонтологическом институте РАН

Научный консультант:

Доктор геолого-минералогических наук,
профессор В.А. Красилов

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук,
Д.Д. Соколов

Доктор биологических наук,
профессор А.П. Расницын

Доктор геолого-минералогических наук,
А.Л. Юрина

Ведущая организация: Геологический институт РАН

Защита состоится 12 ноября 2008 г. в часов на заседании Диссертационного Совета Д 002. 212. 01 по защите диссертаций в Палеонтологическом институте РАН по адресу: 117647, Москва, Профсоюзная ул., 123, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН (Москва, Ленинский проспект, 33)

Автореферат разослан «___»_____ 2008 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета,
кандидат геолого-минералогических наук,
Ю.Е. Демиденко

ВВЕДЕНИЕ

Семейства Platanaceae и Hamamelidaceae вызывают интерес палео- и необотаников в силу того, что в системах А.Л. Тахтаджяна (1966, 1987) и А. Кронквиста (Cronquist, 1981) они объединены в порядок Hamamelidales, занимающий узловое положение в филогенетическом древе двудольных растений. В этих системах Hamamelidales является связующим между группами цветковых, приближаемых к основанию филогенетического древа, и группой более высоко организованных порядков “сережкоцветных”.

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, что практически исключило их возможное близкое родство. Ставшие уже достаточно представительными палеоботанические данные по этим группам практически не отражены в современном варианте этой системы. Причиной такой недооценки палеоботанической информации, вероятно, является тот факт, что такие данные в значительной мере искусственно укладываются в существующие системы современных цветковых. При этом за гранью анализа оказываются ранние представители покрытосеменных растений, своеобразие которых могло бы значительно дополнить представления о морфологическом разнообразии группы в целом. Новый взгляд на систематическое положение семейств Platanaceae и Hamamelidaceae, основанный на молекулярных данных, хотя и безоговорочно принят большинством исследователей, все же пока не находит должного подтверждения в палеонтологической летописи. Напротив, палеоботанические данные свидетельствуют о возможном происхождении этих двух семейств от общей полиморфной группы, широко распространенной в мелу.

Первые палеоботанические сведения о гамамелиецветных представляют собой описания листовых остатков и соцветий с характерной морфологией, определенные современными родами (Newberry, 1868; Lesquereux, 1892 и др.). В силу достаточно мелких размеров флоральные структуры гамамелиецветных не всегда могут быть однозначно гомологизированы даже на современном материале, а при изучении ископаемого материала возникали еще большие трудности при идентификации тех или иных структур. С началом применения в палеоботанических исследованиях новейших достижений техники (электронная сканирующая и трансмиссионная микроскопия) появилась реальная возможность провести ревизию накопившегося материала по ископаемым цветковым на основании всех доступных к изучению макроморфологических и микроструктурных признаков вегетативной и репродуктивной сфер. Головчатые соцветия и соплодия платаноидов и гамамелид потенциально представляют большой интерес для эволюционных исследований в силу того, что их флоральные структуры претерпели значительные изменения и существенно отошли от исходных морфотипов. В то время как у современных представителей семейств Platanaceae и Hamamelidaceae репродуктивные структуры значительно различаются внешне, их ископаемые представители обладают практически идентичными макроморфологически головчатыми соцветиями и соплодиями, а их принципиальные отличия выявляются исключительно на микроморфологическом уровне.

Предыдущие палеоботанические исследования показали, что монотипное ныне семейство Platanaceae в геологическом прошлом представляло собой обширную группу, игравшую значительную роль в формировании растительного покрова Северного полушария в мелу и кайнозое (Bůžek et al., 1967; Kvaček, 1970; Вахрамеев, 1976; Красилов, 1976; Hickey, Doyle, 1977; Manchester, 1986; Crane et al., 1988; Friis et al., 1988; Pigg, Stockey, 1991, Маслова, 1997, 2002 а и др.). Относительно геологических предшественников более разнообразного современного семейства Hamamelidaceae данных несоизмеримо меньше (Endress, Friis, 1991; Magallón-Puebla et al., 1996, 2001; Maslova, Krassilov, 1997; Maslova, Golovneva, 2000; Маслова, Головнева, 2000; Zhou et al., 2001 и др.). Необходимо отметить, что исследователи относили все вновь появляющиеся находки листьев и репродуктивных структур, макроморфологически и отчасти микроморфологически сходные с таковыми у современных представителей, к

современным семействам, тем самым непомерно расширив их рамки без соответствующей корректировки диагнозов семейств.

Кроме этого, наряду с растущим числом ископаемых находок репродуктивных структур и листовых остатков, отнесенных к семействам Platanaceae и Hamamelidaceae, появились данные об устойчивых ассоциациях платаноидных листьев и репродуктивных структур, проявляющих признаки как платановых (Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, 2002 а; Маслова, Кодрул, 2003; Маслова, Герман, 2006), так и гамамелидовых (Маслова, Герман, 2004), а также совмещающих признаки обоих семейств (Maslova et al., 2005; Маслова и др., 2007). Все это дает основания для пересмотра систематического положения имеющихся палеоботанических находок платаноидов и гамамелид в пользу выделения новых вымерших семейств в противовес сложившимся представлениям о широком присутствии в мелу представителей современных семейств.

Актуальность темы. Господствующие ныне представления о систематике и филогении цветковых растений, основанные на молекулярно-генетических данных, в настоящее время практически не имеют какой-либо альтернативы, что исключает и их продуктивное развитие, и решение проблемы в более широком смысле. В последние десятилетия научные знания о древних представителях флоры значительно обогатились за счет привлечения, в первую очередь, сведений о флоральных структурах, признаки которых являются основополагающими для ботанических систематических и филогенетических построений. Благодаря появлению таких данных возникла реальная возможность анализировать время возникновения того или иного признака, процесс его становления и/или исчезновения, прослеживать возможные переходные формы признаков, их филогенетические тенденции. Сопоставление палеоботанических находок с современными таксонами позволяет теперь более обоснованно судить о их возможных родственных связях. В настоящей работе делается попытка обобщения имеющихся данных о современных представителях семейств Platanaceae и Hamamelidaceae и их геологических предшественниках, и на его основе представляется альтернативная система древних представителей этих групп, основанная на палеоботанических данных. Имеющиеся на сегодняшний день палеоботанические свидетельства позволяют на новом уровне подойти к проблеме морфологии, систематики и филогении семейств Platanaceae и Hamamelidaceae.

Цели и задачи исследования. Целью данной работы является разработка систематики древних платаноидов и гамамелид, выяснение закономерностей их эволюционных взаимоотношений. В этой связи были поставлены следующие задачи: (1) таксономическая ревизия меловых и кайнозойских гамамелиецветных на основе макро- и микроструктурного изучения их листовых и репродуктивных органов; (2) изучение пределов изменчивости морфологических и эпидермальных признаков листьев современных таксонов с целью их дальнейшего использования в качестве модели при изучении соответствующих пределов у ископаемых форм; (3) построение гомологических рядов признаков репродуктивной сферы древних платаноидов и гамамелид с целью выявления их возможных родственных связей; (4) выявление основных эволюционных тенденций в развитии признаков вегетативной и репродуктивной сфер; (5) построение для исследуемых групп филогенетических схем, опирающихся на палеоботанические свидетельства хронологической последовательности появления и переходных форм признаков репродуктивной сферы.

Научная новизна. Впервые ископаемые находки репродуктивных структур древних платаноидов и гамамелид привлечены для построения системы, включающей новый вымерший порядок и новые вымершие семейства. Предложено выделение в составе семейства Platanaceae двух новых подсемейств - Gynoplatananthoideae subfam. nov. и Platanoideae subfam. nov. Ранее относимые к Platanaceae роды, характеризующиеся 4-мерными цветками, выделены в новое семейство Bogutchanthaceae fam. nov. Репродуктивные структуры, характеризующиеся мономерным строением цветка, объединены в новый порядок Sarbaicarpales ordo. nov. На основании имеющихся палеоботанических находок листовых и репродуктивных структур, сочетающих основные диагностические признаки обоих семейств, повторяющихся фактов совместного нахождения в захоронениях различных органов растений, относимых к различным семействам, общности филогенетических тенденций в развитии флоральных

признаков, а также наблюдаемого явления изоморфного полиморфизма сделан вывод о близких родственных связях современных Platanaceae и Hamamelidaceae, произошедших от единой полиморфной группы, существовавшей в мелу. Выделено 20 новых видов, 13 новых родов, 2 новых подсемейства, 3 новых семейства, 1 новый порядок.

Защищаемые положения. 1. Морфологические и эпидермальные признаки полиморфных листьев типичного платанового облика сформировались в позднем альбе и остались принципиально неизменными до настоящего времени, указывая на морфологический стазис таких листьев, сочетающийся с высоким уровнем их изменчивости. С учетом ассоциации с принципиально различными репродуктивными структурами, платаноидные листья предлагается классифицировать в морфологической системе, независимой от естественной системы покрытосеменных растений.

2. Предлагается новая система ископаемых платаноидов и гамамелид, основанная на находках репродуктивных структур и включающая два порядка: Hamamelidales с двумя современными семействами Platanaceae (подсемейства Platanoideae subfam. nov. и Gynoplatanthoideae subfam. nov.) и Hamamelidaceae и с вымершим семейством Bogutchanthaceae fam. nov., и вымерший новый порядок Sarbaicarpales ordo. nov. с двумя новыми семействами (Sarbaicarpaceae fam. nov. и Kasicarpaceae fam. nov.).

3. Семейства Platanaceae и Hamamelidaceae имеют общее происхождение, о чем свидетельствуют: (1) сходство филогенетических тенденций в развитии признаков, включая изоморфный полиморфизм целого ряда макро- и микроморфологических признаков вегетативной и репродуктивной сферы, (2) формирование сходных агрегированных флоральных структур, выводящих цветок на новый эволюционный уровень, (3) совмещение в ряде ископаемых таксонов диагностических признаков обоих семейств, (4) ассоциация различных органов растения, проявляющих признаки обоих семейств.

4. Предковая для семейств Platanaceae и Hamamelidaceae группа сформировалась в альбе – сеномане. Семейство Platanaceae происходит от группы родов с 5-мерными цветками с развитыми околоцветниками. Потеря околоцветника и четкой мерности цветка привела к возникновению рода *Platanus*, существующего поныне. Семейство Hamamelidaceae берет начало от сеноманского синтетического рода *Viltyngia*, объединяющего признаки современных подсемейств Exbucklandioideae, Altingioideae и Hamamelidoideae. Семейство Bogutchanthaceae fam. nov., возникшее в сеномане – туроне, является связующим звеном между древними представителями семейств Platanaceae и Hamamelidaceae. Порядок Sarbaicarpales ordo. nov., характеризующийся цветками с мономерным гинецеем и единственным семенем, известен с позднего альба и представляет особую линию развития, филогенетически близкую порядку Hamamelidales.

Апробация работы. Материалы исследований докладывались на памятных палеоботанических чтениях, посвященных С.В. Мейену (ГИН РАН, 1997, 2000), В.А. Вахрамееву (ГИН РАН, 2002), А.Н. Криштофовичу (БИН РАН, 2007), конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения К. Линнея (МГУ, 2007), 6 Международной палеоботанической конференции (Китай, 2000), Международном совещании “Климат и биота в раннем палеогене” (США, 2001), Международном симпозиуме по эволюции высших растений (МГУ, 2003), Международной палеоботанической конференции (Москва, 2005), 17 Международном ботаническом конгрессе (Австрия, 2005), 12 Съезде Русского ботанического общества (Петрозаводск, 2008). Исследования проводились в рамках грантов РФФИ (руководитель и исполнитель), грантов фонда Сепкоски, США (руководитель) и гранта фонда Линнеевского ботанического общества, Англия (руководитель). По материалам диссертации имеются 44 научные работы, среди них 1 персональная монография, 25 статей в рецензируемых отечественных и зарубежных журналах.

Объем и структура диссертации. Диссертация содержит Введение, 8 глав, Заключение, список литературы (323 источника, из них 299 на иностранных языках) и Приложение. Работа изложена на 321 стр. машинописного текста, содержит 10 текстовых таблиц, 15 рисунков. Приложение включает 40 фототаблиц и 40 страниц объяснений к ним. Структура автореферата соответствует структуре диссертации.

Благодарности. Работа выполнена в лаборатории палеоботаники Палеонтологического института РАН, г. Москва. Я благодарю всех сотрудников лаборатории за постоянную поддержку, интерес к исследуемой проблеме, плодотворные дискуссии. Особую признательность выражаю моему научному консультанту, учителю и наставнику проф. В.А. Красилову, чье научное содействие и человеческое участие я чувствую на протяжении всего процесса работы – от момента освоения под его руководством микроструктурного анализа до конструктивного обсуждения полученных результатов. Я благодарна коллегам М.А. Ахметьеву, А.Б. Герману (ГИН РАН), Л.Б. Головневой (БИН РАН), Т.М. Кодрул (ГИН РАН), В.А. Красилову (ПИН РАН), Л.И. Фотьяновой (ПИН РАН), П.В. Шилину (Институт Ботаники и фитоинтродукции МОН РК, Алматы), любезно предоставившим ископаемый материал, без доброй воли которых подобное исследование не было бы возможным, а также С.А. Афонину и Н.В. Горденко (ПИН РАН) за сбор гербарного материала. Искренне благодарю Л.Т. Протасевича и А.В. Кравцева за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе, А.В. Мазина за изготовление фотографий, С.И. Политову за ксерокопирование рабочего материала, Л.Д. Волкову за техническую помощь в подготовке текста и постоянное дружеское участие, Е.В. Карасева за помощь в подготовке компьютерной версии иллюстраций, мою семью за постоянную поддержку и понимание. Я признательна Российскому Фонду фундаментальных исследований, фонду Сепкоски, США и фонду Линнеевского ботанического общества, Англия за материальную поддержку исследования.

Глава 1. МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Материал. Изучен ископаемый материал из следующих местонахождений: 1. Восточная Сибирь, Лено-Вилюйская впадина, р. Тюнг, тимердяхская свита, сеноман (Вахрамеев, 1958); 2. Западная Сибирь, обнажение яра “Верхняя глинка” у дер. Симоново (р. Чулым), стратотип симоновской свиты, сеноман - турон (Лебедев, 1962; Буданцев, 1979; Головнева, 2002); 3. Западный Казахстан, Сарбайский карьер, недалеко от г. Рудный, жиркиндекская свита, сеноман – турон (Шилин, 1986); 4. Чулымо-Енисейская впадина, р. Кас, левом приток р. Енисей, верхняя часть симоновской свиты, турон (Maslova et al., 2005); 5. Восточная Сибирь, Лено-Вилюйская впадина, р. Линда, чиримыйская свита, коньяк (Вахрамеев, 1958; Головнева, 2004); 6. Амурская область, юго-восточнее пос. Архара, цагаянская свита, верхняя часть средней подсвиты; нижний палеоцен (Kodrul, 2004; Markevich et al., 2004); 7. Амурская область, правый берег р. Буреи, ниже устья ее правого притока р. Дармакан, Буреинский Цагаян, цагаянская свита, нижний палеоцен (Красилов, 1976); 8. Северо-Западная Камчатка, бухта Чемурнаут: а). Верхняя часть камчикской - нижняя часть ткапроваямской свиты, верхний палеоцен – нижний эоцен (Серова и др., 1989); б). Мыс Чемрыл, верхняя часть ткапроваямской свиты, нижний эоцен (Фотьянова, 1989); 9. Северо-Западная Камчатка, разрез между мысами Ребро и Геткилнин, ткапроваямская свита, верхний палеоцен - нижний эоцен (Серова и др., 1989); 10. Западная Камчатка, р. Эврававаям, ткапроваямская свита, верхний палеоцен – нижний эоцен (Серова и др., 1989); 11. Западная Камчатка, р. Снатол; а). Верхняя часть хулгунской свиты, нижний палеоцен (Lavrenko, Fotyanova, 1994); б). Напанская свита, верхний палеоцен (Lavrenko, Fotyanova 1994); 12. Западная Камчатка, р. Анадырка, тигильская серия, средний? эоцен (Серова, 1969; Серова, Фотьянова, 1992); 13. Сахалин, р. Онор, изолированный блок угленосных отложений, средний? эоцен; 14. Южный Сахалин: бассейн р. Красноярка, найбутинская свита, средний эоцен (Кодрул, 1999); 15. Южный Сахалин: р. Найба, найбутинская свита, средний эоцен (Кодрул, 1999); 16, 17, 18. Западный Сахалин, р.р. Снежинка, Кама, Аральская, снежинкинская свита, средний эоцен (Кодрул, 1999); 19. Восточный Сахалин, р. Богатая, люкаменская свита, верхний эоцен (эоценовый возраст свиты по Л.И. Митрофановой и др. (1991), уточняется как позднеэоценовый, устное сообщение Фотьяновой); 20, 21. Западная Камчатка, п-в Утхолокский, свита мыса Зубчатого, верхний эоцен (Фотьянова и др., 1996): а). Береговой разрез между мысом Южный и устьем р. Утхолок; б). Бухта к югу от мыса Зубчатого; 22. Северо-Западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, верхний эоцен

(Фотьянова, Серова, 1983); 23. Западный Сахалин, Углегорский район, г. Шахтерск, верхнедуйская свита, нижний миоцен (Фотьянова, 1988); 24. Южный Сахалин, Корсаковский район, пос. Новиково, верхнедуйская свита, нижний миоцен (Фотьянова, 1988); 25. Восточный Сахалин, Макаровский район, р. Коралловка, верхнедуйская свита, нижний миоцен (Фотьянова, 1988); 26. Восточный Сахалин, р. Шахтная, приток р. Горной, верхнедуйская свита, нижний миоцен (Фотьянова, 1988).

В сравнительном плане по литературным данным анализируются ископаемые представители, известные из соответствующих отложений Северной Америки и Европы. При изучении макроморфологии и эпидермального строения ископаемых листьев для сравнения использовались гербарий, собранный автором в разные годы в Ботаническом саду г. Сухуми, материал по Восточной Азии и Северной Америке из гербарного фонда Ботанического института РАН (г. Санкт-Петербург) и Главного ботанического сада РАН (г. Москва). Для изучения пределов вариабельности морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков листа *Platanus acerifolia* Willd. использовался гербарный материал, собранный Н.В. Горденко в г. Анапе летом 2006, 2007 г.г.

Методика. Отбор, препарирование, измерение, описание, фотографирование и прорисовка макроморфологических признаков листовых и репродуктивных остатков выполнялись при помощи стереомикроскопов МБС-10 и Leica MZ 16. Фотографирование экземпляров производилось цифровыми камерами Nikon CoolPix 4500 и Leica DFC 420. Химическая препаровка фитолейм, их отделение от породы и объемная мацерация породы для выделения дисперсных микрофоссилий проводились с помощью плавиковой кислоты. Из некоторых экземпляров были изготовлены трансфер-препараты на лаковой пленке путём помещения в концентрированную HF. Микроструктура фитолейм и субкрустаций (внутренних минеральных пленок: Красилов, Макулбеков, 1996) изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа CAMSCAN и просвечивающего светового микроскопа CARL ZEISS AXIOPLAN-2. Мацерация кутикул выполнялась по общепринятой методике (последовательное воздействие концентрированной азотной кислоты и концентрированной щелочи). В случае, когда при обычном воздействии концентрированной азотной кислоты, а затем концентрированной щелочи фитолеймы сильно истончались, а зачастую практически растворялись, что затрудняло или делало полностью невозможным их дальнейшее изучение, традиционная методика мацерирования была модифицирована (воздействие азотной кислоты, разбавленной водой в соотношении 1:1 в течение более длительного (до 24 часов) времени).

В исследовании таксономического разнообразия и морфологической эволюции использованы имеющиеся литературные материалы, проанализированные в свете новых данных по мел – палеогеновым местонахождениям Северной Азии и Америки. Морфологический анализ включал выявление всех доступных к изучению признаков репродуктивных структур и листьев и последующее определение ключевых диагностических признаков. Методические подходы к анализу морфологии и эволюции признаков опираются на теоретические исследования Н.И. Вавилова (1921 и др.), В.А. Красилова (1977, 1989), С.В Мейена (1987) в области гомологической изменчивости и эволюционного параллелизма. Гомологизация флоральных структур (околоцветника, андроцея, гинеция, стерильных структур цветка) и оценка их относительного развития опирались на детальные проработки на современном материале (напр., Endress, 1989 a; Bogle, 1970; 1986) и полученные палеоботанические данные. В представлениях о филогенетических связях таксонов в качестве основных критериев использованы хронологические отношения и наличие переходных форм (связующих звеньев).

Терминология. При описании основных морфологических признаков листа использовались термины, предложенные А.А. Федоровым с соавторами (1956), общий план жилкования и характер зубчатости описаны в терминах Л. Хики и Д. Дильчера (Hickey, 1973; Dilcher, 1974; Manual of leaf architecture…, 1999). Ряд дополнительных терминов заимствован из работ Вахрамеева (1976), Красилова (1979; 1989). Кутикулярно-эпидермальные признаки описаны в терминах К. Эзау (1980). Термины для описания репродуктивных структур взяты из общетеоретических работ (Эзау, 1980; Красилов, 1989; Krassilov, 1997) и ряда специальных

статей, посвященных современным гамамелиецветным (Bogle, 1970; 1986; Endress, 1970; 1989 а и др.).

Глава 2. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВ PLATANACEAE И HAMAMELIDACEAE

2.1. ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВ PLATANACEAE И HAMAMELIDACEAE В СУЩЕСТВУЮЩИХ СИСТЕМАХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Проблема создания и совершенствования классификационных систем является ключевой в области систематики цветковых растений. В самом общем плане классификационные системы высших растений можно подразделить на две основные группы. Первая группа включает синтетические системы, базирующиеся на анализе большой совокупности разнородных – морфологических, анатомических, биохимических, кариологических и т.д. – признаков. Одной из ключевых проблем в этом случае является определение степени таксономической значимости признака, а также установление комбинации различных диагностических признаков, характеризующих таксоны различного ранга. Среди таких синтетических систем ведущее место занимают системы Тахтаджяна (1966, 1987; Takhtajan, 1997) и Кронквиста (Cronquist, 1981). В приведенных системах семейства Platanaceae и Hamamelidaceae объединены в порядок Hamamelidales, подкласс Hamamelididae (Takhtajan, 1959) или Hamamelidae (Cronquist, 1968).

Ко **второй группе** можно отнести системы, предложенные на основании изучения отдельных вегетативных или репродуктивных структур, их частных признаков. Как правило, такие «признаковые» системы включают ограниченное число таксонов и разрабатываются на основе таксонов одного ранга, в частности, на уровне семейств, подсемейств, триб и т.д. Нередко в силу очень ограниченного исследовательского поля они характеризуются либо слишком узким, либо, напротив, необоснованно широким масштабом обобщений, что неизбежно приводит к противоречивым заключениям. Различные взгляды на внутрисемейственную классификацию Hamamelidaceae отражают исследования семязачатков (Niedenzu, 1891; Zhang, Wen, 1992), спермодермы (Меликян, 1972; 1973а, б), признаков древесины (Huang, 1986), строения листа (Pan et al., 1990), типа трихом (Fang, Fan, 1993) и др.

Отдельного рассмотрения заслуживают активно разрабатываемые в последнее десятилетие системы, базирующиеся на молекулярно-генетических данных (APG 2003 и др.). С одной стороны, такие системы практически безоговорочно принимаются многими исследователями, с другой – полученные с помощью молекулярно-генетического анализа данные часто не согласуются с результатами морфологических исследований (как, впрочем, известны и случаи выраженных противоречий в интерпретациях данных, полученных при исследовании разных молекулярных маркеров), а построенные на их основе системы цветковых растений являются, по сути, также признаковыми.

В противовес представлениям, высказанным Тахтаджяном и Кронквистом об объединении семейств Platanaceae и Hamamelidaceae в порядок Hamamelidales, система, основанная на молекулярных данных (APG, 2003), упразднила этот порядок, поместив семейства Platanaceae и Hamamelidaceae соответственно в порядки Proteales и Saxifragales. Положение семейств Platanaceae и Hamamelidaceae в системе цветковых растений является одним из самых явных противоречий между молекулярно-генетическими и традиционными морфологическими представлениями. Очевидно, что такого рода противоречия предопределяются различиями в принципах, положенных в основу методов анализа и классификации. Как бы то ни было, от любого метода, который претендует на построение системы и реконструкцию истории органического мира, мы вправе ожидать результаты, в той или иной степени сопоставимые с палеонтологической летописью.

2.2. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СОВРЕМЕННЫХ СЕМЕЙСТВ PLATANACEAE И HAMAMELIDACEAE

2.2.1. Семейство Platanaceae

Современное семейство Platanaceae включает единственный род *Platanus* (типовой вид - *P. orientalis* L.), объединяющий подроды - *Platanus* Leroy и *Castaneophyllum* Leroy (Leroy, 1982). Подрод *Platanus* составляют виды, имеющие типичные лопастные листья и сложные соцветия, состоящие из укороченной оси и сидящих на ней от одной до пяти головок (виды *P. occidentalis* L., *P. orientalis*, *P. mexicana* Moricaud и др.). Подрод *Castaneophyllum* включает единственный вид *P. kerrii* Gagnep., имеющий простые, эллиптические листья и сложные соцветия с удлиненной осью и 12 или более головками. На ископаемом материале выделен третий подрод – *Glandulosa* (Kvaček et al., 2001), включающий, по мнению его авторов, *P. bella* (Heer) Kvaček, Manchester et Guo, *P. fraxinifolia* (Johnson et Gilmore) Walther и *P. neptuni* (Ettingshausen) Bůžek, Holэ et Kvaček.

2.2.2. Семейство Hamamelidaceae

Современное семейство Hamamelidaceae отличается большим разнообразием и включает 30 родов (144 вида), характеризующихся достаточно разнящимися макроморфологическими и микроструктурными признаками вегетативной и репродуктивной сфер (Bogle, 1970; Скворцова, 1975; Endress, 1989 a; Zhang, Lu, 1995).

Наиболее убедительной кажется классификация Hamamelidaceae, предложенная П. Эндресс (Endress, 1989 b), которая включает в пределах семейства четыре подсемейства: Hamamelidoideae (трибы Hamamelideae, Fothergilleae, Eustigmateae, Corylopsideae), Rhodoleioideae, Exbucklandioideae и Altingioideae.

Глава 3. МОРФОЛОГИЯ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ PLATANACEAE И HAMAMELIDACEAE

Знание пределов изменчивости морфологических признаков листьев и репродуктивных органов у рецентных форм может служить основой для более точной идентификации ископаемых находок и позволяет выявить эволюционные тренды в развитии тех или иных структур.

3.1. СЕМЕЙСТВО PLATANACEAE

3.1.1. Морфология листа рода *Platanus*

Морфологическая изменчивость листьев видов рода *Platanus* ранее обсуждалась в ряде работ (Henry, Flood, 1919; MacGinitie, 1937; Suzuki, 1958; Santamour, 1972; Шкарлет, 1979; Nixon, Poole, 2003), однако, специальные исследования пределов морфологической изменчивости признаков листовых пластинок видов *Platanus* крайне ограничены (Шкарлет, 1979), а имеющиеся сведения достаточно противоречивы (Henry, Flood, 1919; MacGinitie, 1937; Suzuki, 1958). Эта ситуация побудила нас провести детальное изучение морфологических признаков листьев вариабельного вида *P. acerifolia*, определить пределы изменчивости отдельных морфологических и эпидермальных признаков листа с целью дальнейшего использования полученных данных в качестве модели при идентификации меловых находок листьев платанового облика (Маслова и др., 2008 а, б).

Исследование изменчивости морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков листьев проводилось в пределах одной особи *P. acerifolia*. В результате исследований были выделены три основных морфологических типа листовых пластинок этого вида: (1) цельные с перистым краспедодромным (в случае зубчатого края пластинки листа) или камптодромным (в случае цельного края) жилкованием, располагающиеся исключительно в глубине кроны, как правило, в основании побегов; (2) асимметричные с формирующейся лопастью только с одной стороны, преимущественно располагающиеся внутри кроны, в

центральной части побега; (3) лопастные с различной глубиной синусов между лопастями, цельным или зубчатым краем, в основном, располагающиеся по периферии, а также составляющие основную массу листьев центральной части кроны. В кроне дерева *P. acerifolia* в процентном отношении преобладают лопастные формы (около 60 %), асимметричные (с одной лопастью) и цельные листья составляют около 25 и 15 % соответственно. Расположение цельных листовых пластинок приурочено к внутренним частям кроны дерева, большей частью в основаниях побегов. Среди цельных листьев нередки формы с асимметричными листовыми пластинками.

Лопастные листовые пластинки различаются по отношению длины пластинки к ее ширине (1.1 – 1.6 и 0.7 – 0.8), по глубине синусов между лопастями, по степени развития зубчатости. Отмечена общая закономерность в расположении в кроне *P. acerifolia* разных морфотипов лопастных листьев – более глубоко рассеченные листья расположены, в основном, ближе к периферии кроны, в то время как морфотипы с менее выраженными или с намечающимися лопастями наблюдаются в глубине кроны.

Вариабельность формы листовых пластинок в пределах одной особи проявляется как на побегах текущего года, так и на многолетних, а также на обычных и прикорневых побегах (волчках). Таким образом, выявляется тенденция формирования у *P. acerifolia* цельных листовых пластинок в условиях большего затенения, а, соответственно, меньшего нагревания, иссушения и воздействия ветра. Влияние несколько различных экологических условий на развитие листьев в кронах крупных деревьев проявляется и в различной текстуре листьев, а также отражено в особенностях эпидермального строения.

Применительно к палеоботаническим исследованиям подобные данные могут быть привлечены к анализу выборок ископаемого листового материала с точки зрения морфологической вариабельности признаков. Так, например, найденные в ископаемом состоянии различные морфотипы листьев, аналогичные тем, что встречены в пределах одной особи у *P. acerifolia*, взятые по отдельности могут быть отнесены к различным родам и даже семействам цветковых растений, и лишь восстановление полного вариационного ряда морфологических признаков листа может способствовать объединению этих находок в один вид.

3.1.2. Кутикулярно-эпидермальное строение листьев рода *Platanus*

Первоначально эпидерма *Platanus* изучалась с помощью светового микроскопа (Baas, 1969; Krassilov, 1973; Brett, 1979; Hably, 1980; Upchurch, 1984; Kvaček, Manchester, 2004 и др.), данных, полученных с использованием электронной сканирующей микроскопии, значительно меньше (Маслова, 1997; Kvaček et al., 2001; Carpenter et al., 2005).

Нами с помощью сканирующего микроскопа исследованы кутикулярно-эпидермальные признаки *P. acerifolia* с целью выявления их возможных вариаций у листьев различных морфотипов, располагающихся в различных частях кроны и, соответственно, подвергающихся воздействию различных микроклиматических условий (Маслова и др., 2008 б). Поскольку кутикулярно-эпидермальные данные все чаще используются для более точной диагностики ископаемого листового материала, знание пределов индивидуальной изменчивости этих признаков имеет особое значение.

В качестве объектов исследования были выбраны: (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 промежуточным типом текстуры, располагающиеся в центре побегов в центральной части кроны; (4) цельные листья с нежной текстурой, располагающиеся в глубине кроны. Выявленные отличия касаются таких признаков, как различная 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 (таблица 1).

На примере *P. acerifolia* показано (Маслова и др., 2008 б), что основные клетки эпидермы как верхней, так и нижней поверхностей листа различаются по форме и размерам у

ТАБЛИЦА 1

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

Признаки / Морфотипы листьев	Складчатость кутикулы	Эпидерма верхней поверхности листа						
		Форма основных клеток	Размер основных клеток	Антиклинальные клеточные стенки	Трихомы			Устьица
					Число	Канделябровидные, диаметр	Железистые, диаметр	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Группа 1	Радиальная от основания трихом (++)	Неправильно четырехугольные или полигональные	10-20х 20-40 мкм	Прямые	20-30 на 1 мм^2	12-18 мкм	27-30 мкм	_
Группа 2	“ (++)	Неправильно четырехугольные	15-30х 25-40 мкм	Прямые или слабо изогнутые	20 на 1 мм^2	15-20 мкм	_	_
Группа 3	“ (+)	Полигональные или четырехугольные	20-30х 25-40 мкм	Прямые	10 на 1 мм^2	10-15 мкм	До 28 Мкм	_
Группа 4	“ (+), а также мелкая складчатость, параллельная длинной оси клеток	Амебовидные	30-35х 40-50 мкм	Извилистые	2-4 на 1 мм^2	15-30 мкм	_	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Признаки / Морфотипы листьев	Эпидерма нижней поверхности листа								
	Форма основных клеток	Размер основных клеток	Антиклинальные клеточные стенки	Трихомы			Устьица		
				Число	Канделябровидные, диаметр	Железистые, диаметр	Число	Форма	Размер
1	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Группа 1	Полигональные или неправильно четырехугольные	10-20х 20-30 мкм	Прямые	10-20 на 1 мм^2	15-20 мкм	до 30 мкм	50 на 1 мм^2	Широко-овальные или почти округлые	15х30 (30х35) мкм
Группа 2	Неправильно четырехугольные	15-20х 40-45 мкм	Прямые или слабо изогнутые	5-6 на 1 мм^2	20 мкм	20-30 мкм	20-30 на 1 мм^2	“	25х40 (20х20) мкм
Группа 3	Полигональные или четырехугольные	10-20х 15-35 мкм	Прямые	до 10 (8) на 1 мм^2	20 мкм	30-35 мкм	30-40 на 1 мм^2	“	30х35 (20х20) мкм
Группа 4	От четырехугольных и полигональных до амебовидных	8-10х 20-25 мкм	Извилистые	2-3 на 1 мм^2	10-15 мкм	до 25 мкм	60-70 на 1 мм^2	От овальных до округлых	20х35 (12х12) мкм

П р и м е ч а н и е. “–“ – признак отсутствует, “+” –признак развит, “++” – признак сильно развит.

разных 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 основных клеток эпидермы варьирует от четырехугольной до полигональной, антиклинальные стенки преимущественно прямые, реже слабо извилистые. Заметно обособляется по форме основных клеток эпидермы группа 4, где 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 нами отмечена значительная вариабельность формы основных клеток эпидермы листа, а также широкий диапазон изменчивости антиклинальных стенок клеток – от прямых до сильно извилистых.

На материале *P. acerifolia* отмечено относительно независимое от таких внешних факторов, как 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* коррелирует с формой листовой пластинки – сильно извилистые антиклинальные стенки клеток имеют только цельные морфотипы листьев.

Листья *P. acerifolia* преимущественно гипостоматные, однако, цельные листья, располагающиеся в глубине кроны (группа 4), эпистоматные, имеют на верхней поверхности редкие устьица, как правило, расположенные в области жилок или сгруппированные по нескольку в пределах ареолы. Показано, что вариации признаков устьичных комплексов у *P. acerifolia* касаются типа устьичного аппарата, характера развития кутикулярного покрова замыкающих клеток, формы устьиц, их размеров и числа на единицу поверхности. Доминирующим типом устьичных аппаратов *P. acerifolia* является аномоцитный, однако, встречаются и парацитные устьица.

Все виды *Platanus* обладают канделябровидными трихомами. У разных видов трихомы характеризуются различной плотностью и опадаемостью (Baas, 1969; Nixon, Poole, 2003). Кроме канделябровидных, эпидерма листьев *P. acerifolia* несет и железистые трихомы. Трихомы (развивающиеся на контакте двух или более клеток), опадая, оставляют, как правило, утолщенное округлое основание, простые (развивающиеся на одной клетке) - цилиндрические папилловидные ножки. Железистые трихомы характеризуются различной степенью кутинизации, в результате чего имеют либо почти цилиндрическую (при более сильной кутинизации) или округлую, в разной степени сплющенную (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). Железистые трихомы не встречены в эпидерме верхней поверхности листьев групп 2 и 4 («теневые» листья).

3.1.3. Морфология репродуктивных структур рода *Platanus*

Репродуктивные органы рода *Platanus* представляют собой сложные соцветия, состоящие из центральной оси и располагающихся на ней сидячих или на ножке однополых головок, иногда несущих рудименты структур противоположного пола (стаминодии в пестичных цветках и рудиментарные пестики в тычиночных). Ввиду отсутствия развитого околоцветника и непостоянства числа элементов в цветке число цветков в головке визуально не определяется. Число головок на оси является видовым признаком.

Пестичные цветки имеют от пяти до девяти апокарпных плодолистиков, тычиночные цветки – от трех до пяти тычинок, состоящих из короткой тычиночной нити и удлиненных

пыльников. Наличие пучка волосков в основании пестичного цветка является одним из родовых признаков *Platanus*.

Комплексное исследование типичных трехбороздных пыльцевых зерен разных видов *Platanus* с помощью СМ и СЭМ показало высокую степень единообразия их признаков. В первую очередь, это касается таких признаков пыльцевых зерен, как размер зерна, характер орнаментации экзины, форма и размер борозд и др. (Denk, Tekleva, 2006).

3.1.4. Биологические особенности рода *Platanus*

Большинство видов рода *Platanus* представлено крупными листопадными деревьями с широкой кроной (за исключением единственного вечнозеленого *P. kerrii*). Оптимальные условия для произрастания платанов приурочены к берегам и долинам рек и озер, к морским побережьям, реже платан встречается в составе горных лесов. Платаны - типично анемофильные и анемохорные растения. Зрелые плотные головчатые соплодия остаются в течение зимы на дереве, весной они рассыпаются на отдельные плоды, которые разносятся ветром благодаря наличию пучка волосков у их основания.

3.1.5. Распространение рода *Platanus*

Естественным образом платан растет только в Северном полушарии. В Старом Свете известны два вида: *P. orientalis* в южной Евразии и на Среднем востоке и *P. kerrii* реликт Лаоса и Северного Вьетнама. Остальные виды произрастают в Северной Америке (от северной Калифорнии и восточной части США до южной Мексики и Гватемалы).

3.2. СЕМЕЙСТВО HAMAMELIDACEAE

3.2.1. Морфология листьев представителей Hamamelidaceae

Представители Hamamelidaceae весьма разнообразны по морфологии листьев (Скворцова, 1960 а; Li, Hickey, 1988). Цельные листовые пластинки наиболее характерны для большинства родов Hamamelidaceae. Обособляется роды *Mytilaria* с трехлопастными, цельнокрайными листьями и *Exbucklandia*, где на окончании одной или обеих базальных жилок нередко развиваются крупные лопастевидные зубцы. В целом, гамамелидовые характеризуются достаточно стабильной макроморфологией листа в пределах рода.

Детально изучена морфологическая изменчивость листьев *Liquidambar* (Holm, 1930; Dunkan, 1959; Smith, 1967; Макарова, 1957; Ferguson, 1989). Анализ морфотипов, характерных для листьев различных видов ликвидамбара, приведен в работе Д. Фергюсона (Ferguson, 1989). Род *Semiliquidambar* характеризуется полиморфными листьями - на одном побеге находятся цельные, с одной лопастью и типично лопастные листья.

Представители подсемейств Rhodoleioideae и Exbucklandioideae характеризуются цельнокрайними листьями. Типы жилкования у представителей Hamamelidaceae исследованы Н.Т. Скворцовой (1960 а).

3.2.2. Кутикулярно-эпидермальное строение листьев представителей Hamamelidaceae

Изучению эпидермального строения листьев представителей Hamamelidaceae посвящен ряд работ (Harms, 1930; Metcalfe, Chalk, 1950; Скворцова, 1960 б, 1975; Pan et al., 1990). К.И. Пан с соавторами (Pan et al., 1990) изучили эпидермальное строение 37 видов (19 родов из шести подсемейств) Hamamelidaceae с использованием электронного сканирующего микроскопа. Ими показано большое разнообразие сочетаний эпидермальных признаков в семействе, однако, в целом, эти признаки достаточно стабильны на уровне подсемейств или родов, и поэтому имеют важное диагностическое значение. Представители исследованных родов характеризуются прямыми или извилистыми антиклинальными стенками основных клеток эпидермы, циклоцитными, стефаноцитными, парацитными или аномоцитными устьичными аппаратами. Установлено, что тип устьичного аппарата коррелирует с рядом других эпидермальных признаков.

3.2.3. Морфология репродуктивных структур представителей Hamamelidaceae

Генеративная сфера представителей гамамелидовых, отличающаяся большим разнообразием, изучена достаточно полно (Schmitt, 1965; Mizushima, 1968; Bogle, 1970, 1986; Kapil, Kaul, 1972; Kaul, Kapil, 1974; Endress, 1989 a; Hufford, Endress, 1989 и др.).

Основным типом соцветия гамамелидовых является простой или сложный колос (Endress, 1977). Часть родов имеет простые или сложные в разной степени сжатые кисти, реже головки. Три рода – *Altingia, Liquidambar* и *Semiliquidambar* (подсемейство Altigioideae) – имеют головчатые соцветия и соплодия (Bogle, 1986; Ickert-Bond et al., 2005, 2007).

Среди Hamamelidaceae встречаются как роды с однополыми (Altingioideae), так и с двуполыми (Exbucklandioideae, Hamamelidoideae) цветками. Цветки родов Altingioideae функционально однополые, хотя в пестичных цветках отмечается присутствие стаминодиев – структур, продуцирующих нефертильные пыльцевые зерна (Bogle, 1986), а соплодия некоторых видов рода *Liquidambar* несут тычинки, в которых обнаружены нормальные зрелые пыльцевые зерна (Ickert-Bond et al., 2005). В функционально тычиночных цветках некоторых представителей Hamamelidoideae имеются зачаточные пестики (Endress, 1989 a, b). Отмечаются случаи нестабильного числа элементов в цветке (Endress, 1978 б).

Большая часть родов Hamamelidaceae имеет двойной четырех– или пятичленный околоцветник, реже цветки гамамелидовых голые (Endress, 1989 a; Drinnan et al., 1994). Элементы околоцветника свободные или в разной степени срастающиеся с образованием трубки, иногда частично вовлекая завязь.

Показано, что практически все представители гамамелидовых имеют тетраспорангиатные пыльники, теки с одним гнездом имеются только у родов *Hamamelis* и *Exbucklandia* (Shoemaker, 1905; Kaul, Kapil, 1975; Endress, 1989 a; Hufford, Endress, 1989).

Интрафлоральные филломы описаны у родов, принадлежащих различным подсемействам (Altingioideae: *Altingia, Liquidambar*; Exbucklandioideae: *Exbucklandia*; Rhodoleioideae: *Rhodoleia)*. Относительно функции этих структур единого мнения не существует, однако, есть указания, что у *Rhodoleia* они железистые. Стаминодии встречаются, например, в пестичных цветках родов *Altingia* и *Liquidambar* из подсемейства Altingioideae (Bogle, 1986) и *Rhodoleia* из подсемейства Rhodoleioideae (Bogle, 1987).

Результаты исследований морфологии пыльцевых зерен представителей семейства Hamamelidaceae отражены в серии публикаций, более ранние из которых касаются отдельных представителей семейства (Erdtman, 1946; Ikuse, 1956; Lee, 1969; Чжан Цзинь-тань, 1959, 1964; Hesse, 1978; Ананова, 1982 и др.). М. Завадой и Д. Дилчером (Zavada, Dilcher, 1986) было проведено сравнительное изучение морфологии пыльцевых зерен 20 семейств подкласса Hamamelidae и отмечены различия в морфологии пыльцевых зерен представителей разных подсемейств Hamamelidaceae. Типичные для гамамелидовых трехбороздные пыльцевые зерна различаются по степени рассеченности зерна бороздами, по ширине апокольпиума, по величине, форме и числу ячей. Среди гамамелидовых выделяется группа родов, пыльцевые зерна которых имеют дополнительные апертуры различного характера (рассеянно-бороздный тип пыльцевых зерен).

Одним из ключевых диагностических признаков представителей семейства Hamamelidaceae является синкарпная полунижняя завязь из двух плодолистиков. При доминировании у гамамелидовых этого признака ряд родов имеет непостоянное число плодолистиков в цветках (*Exbucklandia*, Kaul, Kapil, 1974; *Parrotiopsis*, Kapil, Kaul, 1972).

Представители Hamamelidaceae значительно различаются по числу семязачатков в завязи. Унифицированным для всех его членов числом семязачатков (один) отличается подсемейство Hamamelidoideae. В подсемействе Exbucklandioideae отмечено 5 – 8 семязачатков (*Disanthus, Exbucklandia, Mytilaria, Chunia*), в подсемействе Rhodoleioideae 10 – 20 (*Rhodoleia*), в подсемействе Altingioideae 20 – 30 (*Liquidambar*) и 28 – 47 (*Altingia*) семязачатков (Endress, 1989 a). Обстоятельное изучение анатомического строения семян представителей семейства выполнено А.П. Меликяном (1971, 1972, 1973 а, б).

3.2.4. Биологические особенности представителей Hamamelidaceae

В составе семейства Hamamelidaceae встречаются как вечнозеленые (*Rhodoleia, Exbucklandia, Sycopsis, Altingia* и др.), так и листопадные (*Hamamelis, Parrotia, Parrotiopsis, Corylopsis,* и др.) деревья и кустарники. Эти растения принимают заметное участие в лесной растительности, составляя главным образом второй ярус.

Способы опыления у гамамелидовых разнообразны. Часть из них опыляется насекомыми или птицами, и для привлечения опылителей в цветках этих родов имеются различные приспособления. Типично анемофильными являются роды *Altingia* и *Liiquidambar* (Bogle, 1986). Смешанным типом опыления характеризуются роды *Sycopsis, Parrotia, Distylium* и *Matudaea* (Endress, 1977).

3.2.5. Распространение представителей Hamamelidaceae

Областями распространения гамамелидовых являются западная, восточная и юго-восточная Азия, восточная и южная Африка, северо-восточная Австралия, Центральная Америка и юго-восточная Северная Америка. В Европе и Южной Америке представители этого семейства отсутствуют. Закономерности географии родов Hamamelidaceae проанализированы Чангом и Лу (Zhang, Lu, 1995).

Глава 4. АНАЛИЗ ИСКОПАЕМЫХ НАХОДОК ПЛАТАНОИДОВ И ГАМАМЕЛИД И ПРОБЛЕМЫ ИХ СИСТЕМАТИКИ

До настоящего исследования все ископаемые находки листьев и репродуктивных органов, макроморфологически сходные с таковыми у современных представителей семейств Platanaceae и Hamamelidaceae, описывались в рамках этих семейств или сближались с ними. В этой главе приводится обзор таких ископаемых находок с указанием систематической принадлежности, предложенной авторами таксонов.

4.1. ИСКОПАЕМЫЕ ОСТАТКИ ПЛАТАНОИДОВ

Как показали современные палеоботанические исследования, единственный доживший до настоящего времени представитель платановых род *Platanus* является осколком существовавшей в геологическом прошлом достаточно большой полиморфной группы (Вахрамеев, 1976; Красилов, 1976; Герман, 1994 и др.). Благодаря микроструктурному изучению репродуктивных органов ископаемых платаноидов выявлено их значительное разнообразие, также велик и спектр морфотипов их листьев. Вероятно, семейство Platanaceae является одним из самых изученных среди ранних покрытосеменных с точки зрения его геологической истории.

4.1.1. Листовые остатки

Морфология ископаемых листьев, отнесенных к платановым, чрезвычайно разнообразна. Наряду с типичными простыми в разной степени выраженными лопастными листьями родов *Ettingshausenia*, *Platanus* (подрод *Platanus*), *Macginitiea* и *Tasymia* описаны простые цельные листья родов *Platanus* (подроды *Castaneophyllum* и *Glandulosa*) и *Platimeliphyllum*, сложные листья родов *Erlingdorfia* (Johnson, 1996), *Platanites* (Crane et al., 1988) и *Platanus (P. bella*, Kvaček et al., 2001 и *P. neptuni*, Kvaček, Manchester, 2004), а также сложные или перистонадрезные листья рода *Sapindopsis* (Fontaine, 1889; Hickey, Doyle, 1977; Upchurch, 1984; Crane et al., 1993; Krassilov, Bacchia, 1998; Golovneva, 2007).

4.1.1.1. Лопастные листья платанового облика и проблема их наименования

Наиболее ранние находки сходных с *Platanus* листовых морфотипов датируются поздним альбом. Долгое время их определяли современным родом, считая, что платан появляется в мелу, однако, на основании обширных данных по морфологии листовых и репродуктивных структур ископаемых платаноидов необходимо признать существование в геологическом прошлом растений, обладавших типичными для платана лопастными листьями

и совершенно отличными от него репродуктивными структурами (Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2004, 2006; Maslova et al., 2005 и др.), на основании чего определение таких листьев современным родом является некорректным.

На сегодняшний день известно, что репродуктивные органы *Platanus* встречаются начиная с палеоцена (Маслова, 1997; Kvaček et al., 2001), а все описанные репродуктивные структуры меловых платаноидов значительно отличаются по микроморфологии от таковых у современного платана (Crane et al., 1988, 1993; Friis et al., 1988; Pigg, Stockey, 1991; Manchester, 1994; Pedersen et al., 1994; Krassilov, Shilin, 1995; Magallón-Puebla et al., 1997; Маслова, 2002 а; Маслова, Кодрул, 2003; Mindell et al., 2006).

Кроме того, ископаемые платаноидные листья нередко проявляют очевидное сходство с некоторыми представителями гамамелидовых. Общие признаки этих двух семейств демонстрируют листья родов *Platimelis* (Головнева, 1994), *Platimeliphyllum* (Маслова, 2002 а), а также некоторые меловые листья, определяемые исследователями родом *Platanus*.

На основании общей макроморфологии листьев платанового облика достаточно трудно определить их родовую, а часто и семейственную принадлежность. Для более точной диагностики ископаемого листового материала все чаще используются кутикулярно-эпидермальные данные. Типично платановые признаки эпидермы обнаруживают роды *Arthollia* (Maslova, 2003) и *Platimeliphyllum* (Маслова, 2002 а; Kodrul, Maslova, 2007). Значительно различающиеся по внешней морфологии листовые морфотипы из цагаянской свиты Амурской области на основании идентичности эпидермальных признаков были отнесены Красиловым (1976) к одному виду *“Platanus” raynoldsii* Newb.

При этом, напротив, известны факты, когда, казалось бы, несомненные определения листьев на основе макроморфологических признаков не подтверждались кутикулярными исследованиями (Rüffle, 1968; Krassilov, 1973 b; Krassilov, Shilin, 1995).

Л.Б. Головневой (Golovneva, 2003; Головнева, 2004, 2008) предпринята попытка применения кутикулярного анализа для родовой диагностики дисперсных меловых листьев платанового облика. Как справедливо отмечает Головнева (Golovneva, 2005; Головнева, 2008), эпидерма у всех платановых имеет в общих чертах сходный план строения, а отдельные виды и роды незначительно отличаются по кутикулярно-эпидермальным признакам. В связи с этим выделение новых родов ископаемых платановых на основании комбинаций известных признаков (в том числе, кутикулярно-эпидермальных) представляется неоправданным. Такой подход увеличивает число родов, диагностические признаки которых в значительной мере перекрываются. Возникающая при этом таксономическая «инфляция» не способствует пониманию истинного таксономического разнообразия ископаемых платановых.

Характерные для семейства Platanaceae кутикулярно-эпидермальные признаки (преимущественно аномоцитный тип устьичного аппарата, характер трихом, радиально расходящиеся от устьиц и оснований трихом кутикулярные складки, железистые трихомы) сформировались уже в альбе (Upchurch, 1984). Анализ литературных данных, а также наши собственные исследования показывают, что появившийся в позднем альбе комплекс кутикулярно-эпидермальных признаков, свойственных семейству Platanaceae, не претерпев существенных изменений, остался в целом стабильным до настоящего времени. Все известные 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 близость семейству Platanaceae.

Высокий полиморфизм листьев платанового облика, значительная доля у них макроморфологических признаков других семейств (в частности, Hamamelidaceae), часто нетипичные для *Platanus* особенности строения эпидермы в сочетании с характерной макроморфологией, а также их ассоциация с различными репродуктивными структурами не позволяют относить подобные меловые находки к одному роду, тем более современному. Можно лишь констатировать факт появления в мелу определенных листовых морфотипов и сохранения их стандартной морфологии в течение значительного периода вплоть до настоящего времени. В силу вышеизложенных причин именование таких листьев названием

современного рода является некорректным и не соответствует нынешнему уровню палеоботанических знаний, при этом заключение современного названия в кавычки не решило, а лишь обозначило проблему. Более того, заключение названия таксона в кавычки не предусматривается правилами Ботанического кодекса и не имеет номенклатурного статуса.

Фактически начиная с работ Красилова (Krassilov, 1973 a; Красилов, 1976; 1979), в палеоботанике наметился новый подход к проблеме наименования дисперсных листьев меловых покрытосеменных, связанный с применением независимой от системы современных растений морфологической классификации. В силу объективных причин (высокая степень полиморфизма листовых признаков, принципиальные различия в эпидермальных признаках макроморфологически однородных сходных с современным платаном листьев, ассоциация таких листьев с различными репродуктивными структурами) предложено определять меловые листья платанового облика по независимой от естественной современной системы классификации листьев и именовать их родом *Ettingshausenia* (Маслова и др., 2005).

Между таксонами морфологической классификации и таксонами, установленными для целых растений, не существует однозначного соответствия. Род в морфологической классификации листьев может встречаться более чем у одного рода (и даже семейства), выделенного в современной системе целых растений и, наоборот, у последнего могут быть листья более чем одного рода по морфологической классификации листьев.

На больших монотопных выборках показана значительная вариабельность листовых признаков меловых листьев платанового облика (Моисеева, 2003; Moiseeva et al., 2004), что является прекрасной иллюстрацией положения, ранее высказанного Красиловым (1976), о сочетании высокой степени изменчивости листьев с их эволюционным консерватизмом. Гипотезы причин сохранения стандартной морфологии в течение значительного периода времени (морфологического стазиса) могут быть получены в палеонтологических исследованиях, где концепция морфологического вида занимает прочное положение, а морфологический стазис в сущности приравнивается эволюционному стазису.

4.1.1.2. Лопастные листья рода *Macginitiea*

Род *Macginitiea* объединяет пальчато-лопастные листья с многочисленными лопастями (Manchester, 1986; Wolfe, Wehr, 1987). Подробное описание рода *Macginitiea* с учетом камчатских находок было выполнено Л.Ю. Буданцевым (1996).

Представляет интерес проблема разграничения макроморфологически сходных листьев рода *Macginitiea* и *Platanus nobilis* Newb. С. Манчестером (Manchester, 1986) изучены ассоциирующие с листьями *Macginitiea* репродуктивные органы (*Macginicarpa, Platananthus*), на основании чего предложена реконструкция растения и обоснована его принадлежность к семейству Platanaceae. Листья *P. nobilis* описаны из палеоценовых отложений Канады (Pigg, Stockey, 1991) как составная часть реконструированного растения Joffre plane tree, включающего также тычиночные соцветия *Platananthus* и соплодия *Macginicarpa*. Ассоциация листьев с репродуктивными структурами, отличными от таковых у современного рода, однако, противоречит определению ископаемых листьев родом *Platanus* (*P. nobilis*). Роды *Macginitiea* и *Platanus nobilis* характеризуются сходными вариациями листовых признаков и, вероятно, могли бы быть объединены в один род на основании существования переходных форм.

4.1.1.3. Цельные листья

В отличие от современного платана, ископаемые платаноиды нередко имели цельные листья. Цельные эллиптические листья с перистым жилкованием отнесены к *Platanus* (*P. neptuni*, Bůžek et al., 1967). Листья этого вида морфологически сходны с таковыми у *P. kerrii* (подрод *Castaneophyllum*), однако, отличаются строением эпидермы и наличием базального расширения черешка, прикрывающего почку.

Род *Platimeliphyllum* (Маслова, 2002 a) выделен для цельных листьев с краспедодромным жилкованием, в различной степени развитыми базальными жилками и зубчатым краем и описан из верхнепалеоценовых - нижнеэоценовых отложений Камчатки и Сахалина. Виды *P. palanense* (Budants.) N. Maslova и *P. snatolense* N. Maslova ассоциируют с тычиночными соцветиями рода *Chemurnautia* (Маслова, 2002). Позднее (Kodrul, Maslova,

2007) листья, принадлежащие роду *Platimeliphyllum*, были найдены в палеоценовых отложениях Амурской области. Листья амурского вида *P. valentinii* Kodrul et N. Maslova обнаружены на Архаро-Богучанском буроугольном месторождении вблизи пос. Архара, Амурская область, в совместном захоронении с тычиночными соцветиями *Archaranthus* (Маслова, Кодрул, 2003). В последующие годы новые сборы растительных остатков и изучение распределения фитофоссилий в других разрезах ряда временных карьеров Архаро-Богучанского месторождения позволили получить дополнительный листовой материал и выявить устойчивую ассоциацию таких листьев с тычиночными соцветиями рода *Bogutchanthus*, которые характеризуются сочетанием признаков, свойственных как платановым, так и гамамелидовым (Маслова и др., 2007).

Таким образом, род *Platimeliphyllum*, известный в геологической летописи с раннего палеоцена по средний эоцен и ассоциирующий со сходными макроморфологически, но принципиально различающимися по микроморфологии репродуктивными структурами (*Archaranthus, Bogutchanthus, Chemurnautia*), как и меловой род *Ettingshausenia*, иллюстрирует положение о большем эволюционном консерватизме листьев по сравнению с более лабильными репродуктивными структурами.

4.1.1.4. Сложные листья

В последние десятилетия представления о морфологических вариациях ископаемых листьев Platanaceae были значительно расширены за счет находок сложных листьев, принадлежность которых к платановым доказывалась особенностями эпидермального строения и совместного нахождения с соответствующими репродуктивными структурами (Upchurch, 1984; Crane et al., 1988, 1993; Boulter, Kvaček, 1989; McIver, Basinger, 1993; Johnson, 1996; Kvaček et al., 2001; Kvaček, Manchester, 2004). Среди них род *Sapindopsis* (Crane et al., 1993) обладал перистосложными или перистонадрезными листьями. Сложные листья были также у мел - палеоценового рода *Platanites* (Crane et al., 1988) и позднемелового рода *Erlingdorfia* (Johnson, 1996). У таких листьев имеется трехлопастный терминальный листочек платанового облика, напоминающего лист *Platanus* подрода *Platanus*, и два или более простых, в разной степени асимметричных, латеральных листочка. Пальчатосложные морфотипы описываются также в составе рода *Platanus*, подрода *Glandulosa*.

4.1.1.5. Группа платанообразных орган-родов

Морфологический спектр листовых структур ископаемых платаноидов пополняют меловые орган-роды платанообразных (название группы по Вахрамеев, 1976). Имеются значительные трудности в родовой и видовой диагностике этих листьев ввиду их слишком широких диагнозов и недостаточной изученности пределов изменчивости морфологических и эпидермальных структур. Сведения о репродуктивных структурах, сопровождающих в захоронениях подобные листья, отсутствуют.

Находки листьев платанообразных большей частью относятся к видам, выделенным в конце XIX века. Те немногие выделенные позднее виды, в основном, представлены в традиционном духе, без критического пересмотра накопленного материала (Криштофович, Байковская, 1966, Вахрамеев, 1952, Шилин, 1986). В результате границы морфологической очерченности родов и видов платанообразных остаются размытыми и сохраняются разногласия относительно самостоятельности и объемов тех или иных таксонов платанообразных. Попытки выделения родов по листьям с четкой морфологической характеристикой были предприняты Буданцевым (1975), Германом, Головневой (1988), но массовой листовой материал до сих пор не подвергнут таксономической ревизии с привлечением данных микроструктурного анализа. В связи с тем, что точная родовая диагностика этих орган-родов крайне затруднительна, существующая система платанообразных требует значительной переработки (Герман, Головнева, 1988; Герман, 2004; Головнева, 2004). На сегодняшний день определение родового статуса таких листьев, а также их семейственной принадлежности, все еще является весьма условным.

4.1.2. Репродуктивные структуры

Подобно тому, как меловые листья, обладающие сходной с современным платаном морфологией, долгое время относились палеоботаниками к роду *Platanus*, многие находки головчатых репродуктивных структур из меловых отложений на основании лишь внешнего сходства с таковыми у платана, также определялись современным родом. С развитием электронной сканирующей и трансмиссионной микроскопии удалось установить, что при общем сходстве макроморфологических признаков ископаемых головчатых соцветий и соплодий, они принципиально различаются на микроморфологическом уровне. К настоящему времени к семейству Platanaceae на основании тычиночных и пестичных соцветий было отнесено 16 ископаемых родов (Bůžek et al., 1967; Krassilov, 1973a; Красилов, 1976; Manchester, 1986; Crane et al., 1988; Friis et al., 1988; Pigg, Stockey, 1991; Crane et al., 1993; Pedersen et al., 1994; Krassilov, Shilin, 1995; Magallón-Puebla et al., 1997; Маслова, 1997, 2002 a; Kvaček et al., 2001; Маслова, Красилов, 2002; Маслова, Кодрул, 2003; Mindell et al., 2006).

Для большинства соцветий вымерших платаноидов типична головчатая шаровидная форма, их большая часть не имеет ножек. Внешние различия касаются, в основном, размеров головок. По форме соплодий заметно выделяются роды *Tanyoplatanus* (Manchester, 1994) и первоначально отнесенный к Platanaceae род *Oreocarpa* (Маслова, Красилов, 2002). Все известные ископаемые платаноидные цветки строго однополые, за исключением рода *Gynoplatananthus* (Mindell et al., 2006), у которого тычиночные цветки содержат пять (реже четыре) рудиментарных плодолистиков.

Одним их основных отличий принадлежащих к платановым ископаемых родов от современного рода *Platanus* является развитие достаточно выраженного, часто дифференцированного околоцветника (напр., у родов Friisicarpus (название *Friisicarpus* предложено для выделенного ранее *Platanocarpus* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988), являющегося незаконным поздним омонимом рода *Platanocarpus* Jarmolenko; Маслова, Герман, 2006), *Macginicarpa*, *Platananthus*, *Quadriplatanus* и др.). Крайняя степень редуцированности околоцветника отмечена у *Platanites* (Crane et al., 1988; Boulter, Kvaček, 1989), *Platanus stenocarpa* N. Maslova (Маслова, 1997), *Chemurnautia* (Маслова, 2002 a).

Общим признаком для подавляющего большинства родов ископаемых платаноидов является постоянное число тычинок в цветке, не меняющееся в пределах соцветия. Отличия касаются строения тычинок и некоторых признаков пыльцевых зерен. Степень развития связников древних платаноидов различна, они могут иметь разнообразную форму - коническую, треугольную, сплющенную или пельтатную. Пыльцевые зерна достаточно однотипны, отличаются, в целом, более мелкими размерами по сравнению с современным *Platanus*. Наиболее существенные структурные отличия касаются внешней орнаментации экзины. Также у ископаемых платаноидов и современного *Platanus* наблюдаются различия в характере ретикулума при переходе от безапертурных к апертурным участкам.

Среди отнесенных к платановым родов заметно выделяется *Quadriplatanus* (Magallón-Puebla et al., 1997), у которого развитые тычинки срастаются со стаминодиями с образованием тычиночной трубки, что сопоставляется с присутствием сходного массивного тканевого кольца, формирующегося при срастании в основании тычинок и стаминодиев у платана. Соцветия *Quadriplatanus* по признаку формирования такой тычиночной трубки сходны с туронскими соцветиями, характеризующимися комплексом признаков, присущих как Platanaceae, так и Hamamelidaceae (Crepet et al., 1992; Crepet, Nixon, 1996). Срастание тычинок и стаминодиев, приводящее к формированию тычиночной трубки, является отличительным признаком некоторых современных представителей Hamamelidaceae (Endress, 1977).

Характерным признаком большинства известных вымерших платаноидов является постоянство числа плодолистиков в цветке. Среди родов, отнесенных к семейству платановых, пять плодолистиков в цветке имели *Friisicarpus* (Friis et al., 1988) и *Macginicarpa* (Manchester, 1986), соплодия, ассоциирующие с *Gynoplatananthus oysterbayensis* Mindell, Stockey et Beard (Mindell et al., 2006). Стабильно четырехчленными были цветки *Quadriplatanus* (Magallón-Puebla et al., 1997), *Sarbaya* (Krassilov, Shilin, 1995) и др.

Существуют различия и в форме плодолистиков древних платаноидов – от узко

треугольной до узко эллиптической, от широко- до узко эллиптической, яйцевидно эллиптической и овальной. Одной из характерных черт вымерших платаноидов является отсутствие в пестичных цветках дисперсных волосков. Исключение составляет эоценовый *Tanyoplatanus*, имеющий многочисленные волоски в основании плода. Наличие дисперсных волосков в пестичных цветках является одним из родовых признаков *Platanus*. Число семязачатков на плодолистик у исследованных ископаемых платаноидов равно одному. Все известные древние платаноиды имели ортотропные семязачатки, исключение составляет лишь род *Quadriplatanus*, который отличается неортотропными семязачатками.

4.2. ИСКОПАЕМЫЕ ОСТАТКИ ГАМАМЕЛИД

4.2.1. Листовые остатки

Морфология палеогеновых листьев, отнесенных к современным родам Hamamelidaceae, соответствует родовым критериям (напр., роды *Corylopsis*, Буданцев, 1983; Radtke et al., 2005; *Hamamelis*, Tanai, Suzuki, 1965; Фотьянова и др., 1996, *Fortunearia*, Ozaki, 1991; *Parrotia*, Maslova, 2003; *Fothergilla*, Radtke et al., 2005 и др.). Среди ископаемых находок современных родов заметное место занимает род *Liquidambar* (Altingioideae), являющийся распространенным компонентом кайнозойских флор Северного полушария, легко диагностируемым по характерным признакам листа (MacGinitie, 1941; Макарова, 1957; Uemura, 1983; Maslova, 1995 a).

Самые ранние находки листьев, сближаемых с Altingioideae, датируются сеноманом (Krassilov, Bacchia, 1998). Это простые с перистым жилкованием и довольно крупными с характерными железистыми окончаниями зубцами листья рода *Nammourophyllum*, напоминающие в общих чертах листья современной алтингии. Достоверные находки листьев, которые могли бы быть отнесены или сопоставлены с родом *Liquidambar* в меловых отложениях, по всей видимости, отсутствуют. Типичный для *Liquidambar* листовой морфотип появляется в геологической летописи только в эоцене, с этого же времени известны и репродуктивные структуры этого рода.

В отношении гамамелидовых невозможно исключить возможность повторения ситуации, сложившейся с определением ископаемых находок платановых, первоначально идентифицированных исключительно как современные таксоны. Геологическая история Hamamelidaceae все еще остается практически не разгаданной, мы находимся в начале познания путей становления отдельных подсемейств и родов, а, следовательно, можем ожидать в будущем иных представлений о первом появлении современных родов этого семейства в палеонтологической летописи.

4.2.2. Репродуктивные структуры гамамелид

Работы, посвященные описанию новых таксонов гамамелидовых по репродуктивным структурам и расширившие представления об их разнообразии в прошлом, появились начиная с 90-х годов прошлого века (Endress, Friis, 1991; Magallón-Puebla et al., 1996, 2001; Maslova, Krassilov, 1997; Маслова, Головнева, 2000; Maslova, Golovneva, 2000; Zhou et al., 2001; Ickert-Bond et al., 2005 и др.). Головчатые репродуктивные структуры, которые у современных представителей семейств Platanaceae и Hamamelidaceae уверенно дифференцируются на макроморфологическом уровне, в ископаемом состоянии зачастую очень сходны по макроморфологии (Crepet et al., 1992; Maslova, Krassilov, 1997; Маслова, Герман, 2004 и др.). Их диагностика стала возможна лишь с применением электронно-сканирующей микроскопии.

Из четырех подсемейств Hamamelidaceae, выделенных Эндрессом (Endress, 1989 b), наиболее полно представлены ископаемыми находками подсемейства Hamamelidoideae (Manchester, 1994; Magallón-Puebla et al., 1996, 2001; Benedict et al., 2005 и др.) и Altingioideae (Maslova, Krassilov, 1997; Zhou et al., 2001; Маслова, Герман, 2004; Pigg et al., 2004; Ickert-Bond et al., 2005, 2007 и др.). Описанный из сеномана Восточной Сибири род *Viltyungia* проявляет признаки, характерные для представителей трех подсемейств Hamamelidaceae - Exbucklandioideae, Altingioideae и Hamamelidoideae (Maslova, Golovneva, 2000b).

Все известные из меловых отложений находки репродуктивных структур

гамамелидовых относятся к вымершим родам, современные таксоны появляются только в палеогене. Исключение составляют находки в мелу изолированных семян, которые, несмотря на существующие морфологические отличия, определены, например, родами *Hamamelis, Disanthus, Rhodoleia* (Knobloch, Mai, 1986).

Большинство находок ископаемых репродуктивных структур, отнесенных к Hamamelidaceae, представляет собой соцветия, реже встречены одиночные цветки. Многие ископаемые гамамелидовые имеют развитые, нередко дифференцированные околоцветники. Предположение о существовании в геологическом прошлом предковых форм гамамелидовых, имевших развитые околоцветники, высказывалось ранее А. Богль (Bogle, 1986).

Пыльники с отчетливо выраженным роговидным надсвязником, являющимся отличительным признаком подтрибы Loropetalinae, описаны у рода *Allonia* (Magallón-Puebla et al., 1996). Отличительной особенностью *Androdecidua* (Magallón-Puebla et al., 2001) является различная морфология тычинок внешнего и внутреннего кругов. Тычинки внешнего круга имеют биспорангиатные пыльники, состоящие из двух тек. Адаксиальный пыльцевой мешок в каждой теке отсутствует, открытие пыльника происходит при помощи единственной створки. Тычинки внутреннего круга имеют тетраспорангиатные пыльники, состоящие из двух тек и открывающиеся двумя створками. Цветки со створчатыми пыльниками имелись у родов *Archamamelis* (Endress, Friis, 1991) и *Allonia*. Пыльник *Viltyungia* открывался продольной щелью (Maslova, Golovneva, 2000).

Среди ископаемых гамамелидовых известны роды, характеризующиеся типичными трехбороздными пыльцевыми зернами с мелкосетчатой экзиной (*Archamamelis, Allonia*, тычиночные соцветия, ассоциирующие с *Fortunearites*). Пыльцевые зерна рассеянно-бороздного типа характерны для рода *Viltyungia*. Интересна находка позднетуронского рода *Microaltingia* (Zhou et al., 2001), по признакам строения головчатых соцветий отнесенного к подсемейству Altingioideae. Однако в отличие от представителей Altingioideae, этот род имеет трехбороздные (а не многопоровые) пыльцевые зерна с более грубыми ячейками экзины, а также несколько отличное строение семени.

В цветках гамамелидовых встречаются два различных типа стерильных структур – стаминодии и филломы. В ископаемом состоянии стерильные структуры цветков описывались крайне редко. Среди родов, сближаемых с Altingioideae, оба типа стерильных структур, различающихся по размерам и форме, показаны у рода *Evacarpa* (Maslova, Krassilov, 1997). Цветки *Microaltingia* имели два – три круга округлых филломов, расположенных по краю гипантия. Синтетический род *Viltyngia*, совмещающий признаки трех подсемейств (Altingioideae, Hamamelidoideae и Exbucklandioideae), имел стаминодии, производившие значительное количество пыльцы. В подсемействе Hamamelidoideae стаминодии известны у сантон - кампанского рода *Archamamelis* и у эоценовых тычиночных головчатых соцветий, сближаемых по ряду признаков с *Hamamelis* и *Corylopsis* (Manchester, 1994).

Синкарпная полунижняя завязь из двух плодолистиков является одним из ключевых признаков всех гамамелидовых. Большинство известных ископаемых находок, отнесенных к семейству Hamamelidaceae, характеризуется бикарпеллятным гинецеем.

Глава 5. СИСТЕМАТИКА ПЛАТАНОИДОВ И ГАМАМЕЛИД С УЧЕТОМ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Как было показано в Главе 4, до настоящего момента все ископаемые головчатые соцветия и соплодия, макроморфологически сходные с таковыми современных представителей семейств Platanaceae и Hamamelidaceae, определялись этими семействами или сближались с ними. По мере поступления новых находок и расширения представлений об их морфологическом разнообразии рамки современных семейств, к которым они относились, непомерно расширялись и со временем стали не соответствовать имеющимся диагнозам. Большей частью сказанное относится к семейству Platanaceae, включающему единственный род *Platanus*. Более представительное по числу родов и разнообразное по морфологии вегетативной и генеративной сфер современных представителей семейство Hamamelidaceae имеет значительно менее изученную геологическую историю, а знания о возможных

геологических предшественниках, приведших к столь морфологически разнящимся современным подсемействам гамамелидовых, пока еще очень скудны.

Значительно осложнили ситуацию с определением систематической принадлежности некоторых ископаемых находок многочисленные повторяющиеся факты совместного нахождения в захоронениях листьев и репродуктивных структур, определяемых различными семействами (Маслова, Герман, 2004; Maslova et al., 2005; Маслова и др., 2007).

В настоящей работе предлагается новый взгляд на систематическое положение ископаемых родов платаноидов и гамамелид, основанный на анализе признаков репродуктивной сферы, которые являются ведущими и при формировании представлений в современной классической морфологической систематике. Морфологически и соцветие, и цветок представляют собой наиболее сложную часть растения. В отличие от сравнительно более просто организованных листьев, корней, стеблей, цветки являются сложными структурами, состоящими из нескольких органов, представляющих единство. Фактически флоральные органы дифференцируются и функционируют как индивидуальные объекты, а в случаях соединения отдельных элементов в комплексные структуры (симпеталия, синандрия и т.д.) могут играть роль новых флоральных элементов, обеспечивающих новый эволюционный статус таких цветков. Становление подобных структур в головчатых соцветиях может быть прослежено на палеоботаническом материале (напр., Crepet et al., 1992; Magallón - Puebla et al., 1997; Маслова и др., 2007).

Так как ископаемые находки репродуктивных структур значительно более редки, и часто новые таксоны выделяются на основе уникального, но небольшого по численности экземпляров материала, сведения об изменчивости флоральных признаков на родовом и видовом уровне очень незначительны, а имеющиеся данные говорят об их относительной стабильности (Maslova, 2003). В отличие от ископаемых находок, современные репродуктивные структуры платановых и гамамелидовых макроморфологически заметно дистанцированы. Репродуктивные структуры являют собой пример противоположной по сравнению с листьями стратегии, когда устойчивость признаков в одной хронологической плоскости (в противовес изменчивости) сочетается с высокими темпами эволюции.

5.1. РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ, РАНЕЕ ОТНЕСЕННЫЕ К СЕМЕЙСТВУ PLATANACEAE

К настоящему моменту в семейство Platanaceae были включены следующие роды, основанные на ископаемых репродуктивных структурах: тычиночные соцветия - *Tricolpopollianthus, Chemurnautia, Platananthus, Aquia, Hamatia, Gynoplatananthus, Sarbaya, Archaranthus;* соплодия - *Macginicarpa, Oreocarpa, Tanyoplatanus, Friisicarpus;* тычиночные соцветия и соплодия - *Platanites, Quadriplatanus;* дисперсные тычиночные комплексы – *Macginistemon;* семена - *Carinalaspermum.* Все они в той или иной мере отличны от соответствующих структур у рода *Platanus.* В связи с появлением новых данных о находках внешне идентичных платановым головчатых репродуктивных структур, проявляющих сочетание диагностических признаков, характерных не только для различных родов платановых, но также и для гамамелидовых, появилась необходимость пересмотра семейственной принадлежности всех ископаемых находок.

Ранее (Маслова, 2001; Maslova, 2003) отмечалось зарождение в мелу двух ветвей – с пяти- и четырехчленными цветками, которые, первоначально развивались параллельно, а впоследствии имели различную историю. Эволюционная линия с четырехчленными цветками, обособившаяся на начальном этапе становления группы платаноидов, завершила свое существование в палеоцене. В то же время линия с пятичленными цветками, возникнув в раннем мелу и пройдя геологический путь вплоть до эоцена, вероятно, привела к возникновению рода *Platanus.* Новые данные (род *Bogutchanthus*), касающиеся линии с четырехчленными цветками, а также тщательное сравнение признаков репродуктивной сферы этих родов с таковыми у платановых и гамамелидовых позволили выделить эти находки в самостоятельное семейство Bogutchantaceae fam. nov., характеризующееся сочетанием признаков обоих современных семейств и являющееся для них связующим звеном в

геологическом прошлом.

В семейство Bogutchantaceae fam. nov. вошли роды *Sarbaya, Quadriplatanus, Archaranthus, Bogutchanthus,* а также тычиночные соцветия и соплодия, описанные В.Л. Крепэ с соавторами (Crepet et al., 1992). Первоначально роды *Sarbaya, Quadriplatanus* и *Archaranthus* были отнесены авторами к Platanaceae, туронские головчатые тычиночные соцветия и соплодия Крепэ с соавторами (Crepet et al., 1992) сближали с Hamamelidaceae, род *Bogutchanthus* на основании мозаичного сочетания признаков тычиночных соцветий, характерных для обоих этих семейств, был определен лишь до порядка Hamamelidales. Основанием для объединения этих родов в новое семейство послужили такие основные признаки, как головчатые советия, четырехмерные цветки, неортотропный тип единственного в плоде семени, разнообразные типы пыльцевых зерен (трехбороздный, трехбороздноoровый, рассеянно-бороздный).

Представители семейства Bogutchantaceae fam. nov. сходны с платановыми по наличию головчатых соцветий и соплодий и стаминодиев, часть из них сходна с ископаемыми Platanaceae по присутствию развитых околоцветников в цветках (*Quadriplatanus, Archaranthus, Bogutchanthus*), часть (*Sarbaya*) – имеет цветки без выраженного околоцветника, что характерно для современного платана.

С Hamamelidaceae (в частности, с подсемействами Exbucklandioideae, Hamamelidoideae и Altingioideae) новое семейство Bogutchantaceae fam. nov. сближается по общей морфологии головчатых соцветий и соплодий (Altingioideae и Exbucklandioideae), наличию биспорангиатных тычинок (роды *Hamamelis* и *Exbucklandia*), базально сросшихся пыльцевых мешков с образованием тычиночной трубки, а также сросшихся элементов околоцветника и стаминодиев (роды *Parrotia* и *Fothergilla*) или элементов околоцветника и тычинок (роды *Embolanthera* и *Dicoryphe*), рассеянно-бороздного типа пыльцевых зерен (роды *Distylium, Matudaea, Sycopsis, Chunia*), неортотропного типа семени (все Hamamelidaceae).

После выделения из состава родов ископаемых платаноидов группы, характеризующейся четырехчленным строением цветков (семейство Bogutchantaceae fam. nov.), семейство Platanaceae в геологическом прошлом представляется группой родов, которые на основании различий в строении цветков могут быть подразделены на два подсемейства - Platanoideae subfam. nov. и Gynoplatananthoideae subfam. nov. Подсемейство Platanoideae subfam. nov., кроме рода *Platanus,* включает ископаемые роды *Tricolpopollianthus, Platanites, Chemurnautia* и *Tanyoplatanus.* Отличительными признаками этого подсемейства являются голые цветки и нестабильное число элементов в цветке. С родом *Platanus* ископаемые представители этого подсемейства сближаются по наличию у большей части родов цветков без выраженного околоцветника (все за исключением рода *Tanyoplatanus*), цветков с нестабильным числом элементов, слабо развитого надсвязника в тычинках, пучка волосков для рассеивания в основании плода (род *Tanyoplatanus*).

Подсемейство Gynoplatananthoideae subfam. nov. объединяет ископаемые роды *Platananthus, Friisicarpus, Aquia, Hamatia, Macginicarpa, Macginistemon* и *Gynoplatananthus.* Представители этого подсемейства четко обособляются по наличию строго пятичленных цветков с хорошо развитыми околоцветниками, однако, они достаточно разнообразны по другим признакам генеративной сферы. В частности, род *Gynoplatananthus* отличается присутствием в тычиночных цветках рудиментарных карпелей. Спорадическое участие рудиментарных карпелей в организации цветка показано у современных *Platanus occidentalis, P. acerifolia*. Род *Aquia* (Crane et al., 1993) характеризуется цветками с тычинками, длинные тычиночные нити которых вдвое превышают длину пыльников, а также пыльцевыми зернами с ячеисто-сетчатой экзиной. Род *Hamatia* (Pedersen et al., 1994) имеет трехбороздноoровые пыльцевые зерна. Не исключено, что с поступлением новых сведений об ископаемых платаноидах, имеющих пятичленное строение цветков, это подсемейство может быть переведено в ранг самостоятельного семейства в составе Hamamelidales.

5.2. РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ, РАНЕЕ ОТНЕСЕННЫЕ К СЕМЕЙСТВУ HAMAMELIDACEAE

К семейству Hamamelidaceae отнесены следующие ископаемые роды, выделенные по репродуктивным структурам: соплодия – *Anadyricarpa, Viltyungia, Evacarpa, Lindacarpa, Liquidambar, Fortunearites, Microaltingia,* одиночные цветки – *Allonia, Androdecidua, Archamamelis.* Среди современных таксонов по репродуктивным структурам в ископаемом состоянии известен лишь род *Liquidambar.* Как было показано ранее (Маслова, 2001; Maslova, 2003), гамамелидовые, вероятно, взяли начало от синтетического рода *Viltyungia*, совмещающего признаки трех подсемейств (Exbucklandioideae, Hamamelidoideae и Altingioideae). Признаки этих подсемейств гамамелидовых наметились уже в сеномане, однако, имеющиеся представления об эволюционной истории семейства все еще сугубо предварительны.

Большая часть ископаемых находок гамамелидовых отнесена авторами к какому-либо из современных подсемейств. Кроме рода *Viltyungia*, демонстрирующего комбинацию признаков трех подсемейств, из объема известных находок выделяется род *Microaltingia*, который хотя и относится авторами рода к подсемейству Altingioideae, все же сочетает в себе признаки различных подсемейств. Как указывают авторы (Zhou et al., 2001), комбинация характерных для *Microaltingia* признаков (головчатые однополые соцветия, трехбороздные пыльцевые зерна с сетчатой экзиной, стерильные филломы, окружающие гинецей, нижняя завязь, многочисленные некрылатые семена) не встречена ни в одном из современных родов или подсемейств Hamamelidaceae. Большая часть этих признаков сконцентрирована в подсемействе Altingioideae (за исключением типа пыльцевых зерен, орнаментации экзины и типа завязи), часть из них свойственна подсемейству Exbucklandioideae (наличие стерильных филломов), а также Hamamelidoideae (палиноморфология). Кажется целесообразным по аналогии с *Viltyungia* определять род *Microaltingia* в составе семейства Hamamelidaceae без указания его подсемейственной принадлежности.

Появились основания для пересмотра систематической принадлежности рода *Anadyricarpa,* который на основании общей организации сложного соцветия и числа цветков в пределах одной головки, неодновременного созревания плодолистиков, а также наличия монокарпеллятного гинецея был отнесен к Altingioideae (Маслова, Герман, 2004). При доминировании бикарпеллятного гинецея у современных представителей этого подсемейства встречаются и монокарпеллятные формы (Bogle,1986). От современных представителей Altingioideae род *Anadyricarpa* отличает развитие цветочной трубки. Ввиду недостаточной сохранности материала отсутствует информация о числе семян в плоде и их типе.

Группу, характеризующуюся мономерным гинецеем, пополнили находки меловых родов *Kasicarpa* (Maslova et al., 2005) и *Sarbaicarpa* gen. nov. (Maslova, в печати). Уникальная сохранность этих находок позволила детально изучить особенности их строения и на основании сравнительного анализа с репродуктивными структурами гамамелидовых и платановых выделить новый ископаемый порядок Sarbaicarpales ordo nov. с двумя семействами – Sarbaicarpaceae fam. nov. и Kasicarpaceae fam. nov. Род *Anadyricarpa* также помещается в порядок Sarbaicarpales ordo nov., однако, ввиду отсутствия информации о числе и типе семени, этот род не определен до семейства. В объеме порядка Sarbaicarpales ordo nov. предлагается рассматривать и ранее отнесенный к платановым (Маслова, Красилов, 2002) род *Oreocarpa,* отличительной особенностью которого является развитие в соцветии единственного плода. Эти обстоятельства не позволяют отнести род *Oreocarpa* к какому-либо из выделяемых семейств.

5.3. СИСТЕМАТИКА ИСКОПАЕМЫХ ПЛАТАНОИДОВ И ГАМАМЕЛИД

С учетом палеоботанических находок репродуктивных структур, частично отнесенных к новым семействам и порядкам, новая система ископаемых платаноидов и гамамелид представляется в следующем виде.

Порядок Hamamelidales C. Martius, 1835
Семейство Platanaceae Lestiboudois, 1826
Подсемейство Platanoideae N. Maslova, subfam. nov.

Роды *Chemurnautia* N. Maslova, *Platanites* Forbes, *Platanus* L. (ископ./ соврем.), *Tanyoplatanus* Manchester, *Tricolpopollianthus* Krassilov.

Подсемейство Gynoplatananthoideae N. Maslova, subfam. nov.

Роды *Aquia* Crane, Pedersen, Friis et Drinnan, *Friisicarpus* (Friis, Crane et Pedersen) N. Maslova et Herman, *Hamatia* Pedersen, Friis, Crane et Drinnan, *Macginicarpa* Manchester, *Macginistemon* Manchester, *Platananthus* Manchester, *Gynoplatananthus* Mindell, Stockey et Beard.

Семейство Hamamelidaceae R. Brown

Роды *Microaltingia* Zhou, Crepet et Nixon, *Viltyungia* N. Maslova.

Подсемейство Altingioideae Reinsch

Роды *Evacarpa* N. Maslova et Krassilov, *Lindacarpa* N. Maslova, *Liquidambar* L. (ископ./ соврем.).

Подсемейство Hamamelidoideae Reinsch

Роды *Allonia* Magallón-Puebla, Herendeen et Endress, *Androdecidua* Magallón-Puebla, Herendeen et Crane, *Archamamelis* Endress et Friis, *Fortunearites* Manchester.

Семейство Bogutchantaceae N. Maslova, fam. nov.

Роды *Archaranthus* N. Maslova et Kodrul, *Bogutchanthus* N. Maslova, Kodrul et Tekleva, *Quadriplatanus* Magallón-Puebla, Herendeen et Crane, *Sarbaya* Krassilov et Shilin.

Порядок Sarbaicarpales N. Maslova, ordo nov.

Роды *Anadyricarpa* N. Maslova et Herman, *Oreocarpa* N. Maslova et Krassilov.

Семейство Sarbaicarpaceae N. Maslova, fam. nov.

Род *Sarbaicarpa* gen. nov., N. Maslova.

Семейство Kasicarpaceae N. Maslova, fam. nov.

Род *Kasicarpa* N. Maslova, Golovneva et Tekleva.

Глава 6. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

В этой главе приводятся описания следующих ископаемых таксонов:

6.1. ТАКСОНЫ, ВЫДЕЛЕННЫЕ ПО РЕПРОДУКТИВНЫМ СТРУКТУРАМ

Порядок Hamamelidales C. Martius, 1835
Семейство Platanaceae Lestiboudois, 1826
Подсемейство Platanoideae N. Maslova, subfam. nov.
Chemurnautia staminosa N. Maslova, *Platanus stenocarpa* N. Maslova
Подсемейство Gynoplatananthoideae N. Maslova, subfam. nov.
Friisicarpus sp.
Семейство Hamamelidaceae R. Brown, 1818
Viltyungia eclecta N. Maslova,
Подсемейство Altingioideae Reinsch
Lindacarpa pubescens N. Maslova, *Evacarpa polysperma* N. Maslova et Krassilov, *Liquidambar* sp.
Семейство Bogutchantaceae N. Maslova, fam. nov.
Archaranthus krassilovii N. Maslova et Kodrul, *Bogutchanthus laxus* N. Maslova, Kodrul et Tekleva.

Порядок Sarbaicarpales N. Maslova, ordo nov.
Anadyricarpa altingiosimila N. Maslova et Herman, *Oreocarpa bureica* N. Maslova et Krassilov.
Семейство Kasicarpaceae N. Maslova, fam. nov.
Kasicarpa melikianii N. Maslova, Golovneva et Tekleva
Семейство Sarbaicarpaceae N. Maslova, fam. nov.
Sarbaicarpa shilinii gen. et sp. nov., N. Maslova

6.2. ТАКСОНЫ, ВЫДЕЛЕННЫЕ ПО ЛИСТЬЯМ

Порядок Hamamelidales C. Martius, 1835
Семейство Platanaceae Lestiboudois, 1826
Platanus integrifolia N. Maslova, *P. basicordata* Budantsev, *P. asymmetrica* N. Maslova
Macginitiea latiloba Budantsev
Arthollia anadyrensis N. Maslova
Семейство Hamamelidaceae R. Brown
Evaphyllum kamchaticum N. Maslova
Liquidambar miosinica Hu et Chaney, *L.pachyphylla* Knowlton
Hamamelordia ochotensis (Cheleb.) N. Maslova
Листья, определенные по морфологической системе
Класс Magnoliopsida
Группа Platanofolia Krassilov, 1979
Platimeliphyllum palanensis (Budants.) N. Maslova, *P. snatolense* N. Maslova, *P. denticulatum* N. Maslova, *P. valentinii* Kodrul et N. Maslova.

Глава 7. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В РАЗВИТИИ ПРИЗНАКОВ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВ PLATANACEAE И HAMAMELIDACEAE

Знание путей исторического развития отдельных групп растений может значительно уточнить существующие системы. Одной из центральных проблем в этой связи является выявление эволюционных тенденций в становлении признаков репродуктивной и вегетативной сфер, а также выяснение возможных филогенетических связей семейств.

7.1. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В РАЗВИТИИ ПРИЗНАКОВ РЕПРОДУКТИВНОЙ И ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕР ПЛАТАНОИДОВ И ГАМАМЕЛИД

7.1.1. Семейство Platanaceae

Для представителей Platanaceae выявляются следующие эволюционные направления в развитии репродуктивных структур: (1) появление, наряду с сидячими, соцветий на ножке; (2) увеличение диаметра соцветия; (3) увеличение числа цветков в соцветии; (4) редукция околоцветника; (5) потеря стабильной мерности в пределах цветка; (6) увеличение длины тычинки; (7) увеличение размеров пыльцевых зерен; (8) появление опушения гинецея и пучка волосков для рассеивания в основании плода. Наиболее ярко выражены тенденции редукции околоцветника и потери стабильной мерности элементов в пределах цветка.

Выявление эволюционных тенденций в развитии признаков платаноидных листьев является более проблематичной задачей. Как уже отмечалось, диагнозы ряда родов, выделенных по листьям, недостаточно четкие и при высокой степени полиморфизма листьев родовая диагностика, а подчас и определение семейственной принадлежности, значительно затруднены. Приходится признать, что, по крайней мере, часть ископаемых находок платаноидных листьев необходимо именовать по морфологической классификации, независимой от естественной системы покрытосеменных растений. В составе одного такого морфологического рода могут оказаться листья, принадлежащие растениям различных естественных семейств. В этой связи трудно избежать ошибок в выявлении тенденций развития признаков листа в пределах семейства, так как в анализ наряду с представителями платановых могут быть вовлечены и таксоны, не относящиеся к ним. Здесь скорее может идти

речь о выявлении эволюционных тенденций в формировании признаков у группы платаноидных листьев в целом, а также их отдельных морфотипов. Отмечаются следующие основные эволюционные направления в развитии признаков платаноидных листьев: (1) характерный для рода *Platanus* морфотип лопастного листа, появившись в альбе, остался в основных чертах неизменным на протяжении всего периода эволюции вплоть до настоящего момента; видимым преобразованиям подверглась лишь форма листовой пластинки, для которой наблюдается увеличение степени лопастности от начальных форм к последующим. Внутри собственно рода *Platanus* (подрод *Platanus*) наблюдается эволюция формы листовой пластинки от цельной или слабо лопастной (палеоценовые виды) к развитой лопастной (современные виды); (2) от листовых пластинок с базальным и супрабазальным типом жилкования к доминирующему супрабазальному типу жилкования с хорошо развитыми базальными и инфрабазальными жилками; (3) эволюция края листовой пластинки от слабоволнистого или с невысокими с притупленными вершинами зубцов до зубчатого с вогнуто-выпуклого или вогнуто-вогнутого типа зубцами с более длинной базальной стороной; (4) базальные лопасти, описанные у *P. basilobata* Ward (Ward, 1888), в разной степени развитое пельтатное основание платаноидных листьев и листьев рода *Platanus*, а также прилистники у современных видов платана могут считаться дериватами процесса агрегации сложных листьев типа *Platanites* (Forbe, 1851) и *Erlingdorfia* (Johnson, 1996) с терминальным типично платановым листочком и двумя более мелкими боковыми листочками; (5) основные дигностические эпидермальные признаки, сформировавшиеся в раннем мелу, в общих чертах остаются стабильными и у современных видов *Platanus*.

7.1.2. Семейство Hamamelidaceae

В силу того, что сведений о геологических предшественниках разнообразного семейства Hamamelidaceae несоизмеримо меньше, выявление тенденций в развитии их признаков достаточно затруднительно. Первые представления о путях становления признаков репродуктивной сферы Hamamelidaceae на уровне подсемейств были высказаны ранее (Маслова, 2001; Maslova, 2003).

7.2. ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВ PLATANACEAE И HAMAMELIDACEAE И НЕКОТОРЫЕ ДИСКУССИОННЫЕ ВОПРОСЫ ТАКСОНОМИИ И ФИЛОГЕНИИ

Филогенетические связи между таксонами внутри семейств Platanaceae и Hamamelidaceae, а также родственные взаимоотношения этих семейств являются предметом длительной дискуссии. Первые представления о возможных родственных связях родов внутри этих семейств были основаны на комбинациях морфологических (Wolfe, 1973; Скворцова, 1975; Endress, 1989 a, b; Fang, Fan, 1993 и др.), цитологических (Goldblatt, Endress, 1977), палинологических (Bogle, Philbrick, 1980) признаков и других данных по современным таксонам. В последние десятилетия широкое применение получил кладистический анализ, с помощью которого анализировались морфологические признаки и для этих семейств были получены филогенетические схемы (напр., Schwarzwalder, Dilcher, 1991; Radtke et al., 2005 и др.). На основе новейших молекулярно-генетических данных, обработанных с помощью того же кладистического метода, предложена новая система покрытосеменных растений, а также выявлены филогенетические взаимоотношения между отдельными группами, которые, особенно в части, касающейся семейств Platanaceae и Hamamelidaceae, принципиально отличаются от существовавших ранее (Chase et al., 1993; Hilu et al., 2003 и др.).

Замечу, что все перечисленные подходы к созданию филогенетических схем в очень незначительной степени, а порой и вовсе не учитывают ископаемые таксоны. Нередко имеющиеся палеоботанические данные не укладываются в представленные схемы. Изучение эволюции таксонов, однако, неразрывно связано с фактором времени, а, следовательно, поиски их родственных связей не могут быть достаточно эффективными без привлечения к анализу данных палеоботаники. В связи с этим наиболее обоснованным при составлении филогенетических схем кажется подход, при котором анализируются переходные формы признаков с учетом геологического возраста находок. Подобные предварительные схемы для

платановых и гамамелидовых были составлены на основании находок репродуктивных структур (как наиболее достоверно определенных с помощью микроструктурного метода) и опубликованы ранее (Маслова, 2001; Maslova, 2003).

7.2.1. Представления о филогении семейства Hamamelidaceae на основании современных таксонов

Все известные на сегодня представления о филогенетических взаимоотношениях родов и надродовых таксонов в семействе Hamamelidaceae основаны на современном материале (Скворцова, 1975; Fang, Fan, 1993 и др.), исключение составляет предварительная схема, выполненная на ископаемых таксонах (Маслова, 2001; Maslova, 2003).

Данные молекулярно-генетического анализа достаточно противоречивы в отношении таксономической самостоятельности и родства семейства Altingiaceae. Так, более ранние исследования (Qiu et al., 1998; Shi et al., 1998) подтвердили мнение Эндресса (Endress, 1989 б) о рассмотрении родов *Liquidambar, Altingia* и *Semiliquidambar* в рамках подсемейства Altingioideae семейства Hamamelidaceae, занимающего базальное положение в филогенетической схеме, тогда как последующие исследования с применением других генетических маркеров показали необходимость выделения этих родов в отдельное семейство (Shi et al., 2001; Ickert-Bond et al., 2005; Ickert-Bond, Wen, 2006 и др.).

7.2.2. Дискуссионные вопросы филогенетических построений

Практика показывает, что филогенетические схемы, построенные исключительно на современном материале без учета временны́х соотношений в значительной степени представляются условными, опирающимися на априорные представления о направленности эволюции тех или иных признаков, а попытки найти предковые формы среди современных таксонов, очевидно, обречены на неудачу. Проблема относительной примитивности (наименее специализированное состояние) – продвинутости (наиболее специализированное состояние) признака в морфологии современных растений решается на основании корреляций между признаками и общих представлений о том, в каком направлении шла эволюция группы. При этом априорные гипотезы усложнения или редукции морфологических структур часто не имеют серьезных фактологических оснований.

Как показано в теоретических работах А.П. Расницына (2002, 2008 и др.), современная таксономия объединяет три основных направления – кладизм, фенетику и филетику, принципиально различающихся по своей эволюционной основе и отношению к филогенетическим аспектам систематики. Идеологи кладизма полагают, что система должна отражать исключительно родственные отношения независимо от уровня сходства признаков. Приверженцы фенетической систематики считают, что система должна основываться только на количественных критериях сходства и различий признаков при полном игнорировании возможных родственных связей. Эволюционная систематика (филетика по Пономаренко, Расницын, 1971) предполагает учет исторического развития признаков, рассматривая не только их родство, но и неравномерность темпов расхождения (Красилов, 1975; Расницын, 1983).

Системы, построенные на основе традиционного сравнительно-морфологического метода и с помощью кладистического анализа, могут значительно разниться, что продемонстрировано и на ботаническом, и на зоологическом материале. Анализ причин такого несоответствия в систематических и филогенетических построениях дан в трудах Расницына (1983, 1987, 1988, 1992, 2002, 2006; Rasnytsin, 1996, 2006 и др.). Как показано этим исследователем, основное противоречие между кладистами и традиционными систематиками кроется в принципиальной разнице двух конкурирующих парадигм – синтетической и эпигенетической теорий эволюции.

С точки зрения синтетической теории эволюционный процесс представляется как устойчивое воспроизведение признаков фенотипа, определяемое свойствами генов и контролируемое отбором. При этом признаки фенотипа возникают и изменяются как следствие мутаций и рекомбинаций генов. Эпигенетическая теория рассматривает эволюционный процесс как путь эволюционного преобразования онтогенеза (Шишкин, 1987,

1988 и др.). Основой этих взглядов является представление о наследуемости не отдельных признаков, а онтогенеза в норме.

Традиционный сравнительно-морфологический подход к изучению филогенетических связей между таксонами в последнее время практически полностью вытеснен быстро развившимся кладистическим анализом, получившим в настоящее время по сути ранг монополиста в таксономических и филогенетических исследованиях. Кладистический метод позволяет составлять кладограммы – схемы, отражающие последовательность дихотомических ветвлений, определяющих ранг таксона. При этом поддерживается строгая дихотомичность системы, в анализе участвуют только производные (синапоморфные) признаки, и предполагается, что сестринские группы имеют одинаковый ранг (и, следовательно, равную степень дивергенции), а предковый таксон при образовании двух сестринских групп исчезает. Как отмечает Расницын (2002, 2008), кладизм опирается на синтетическую теорию эволюции, принимая в качестве основного процесса акт дивергенции, а единственной основы системы – родство.

Практика палеонтологических исследований на множестве примеров показала, что эволюция живых организмов представляет собой намного более многоплановый и многофакторный процесс, ее законы значительно более сложны, нежели чем предельно упрощенное дихотомическое ветвление. Любой метод несет в себе ряд допущений, адекватность которых следует учитывать при анализе полученного с помощью этого метода результата. То или иное биологическое исследование прямо или косвенно выходит на интерпретацию полученных результатов в свете реконструкции эволюционного процесса. При этом ни один из используемых методов не может гарантировать ученому истинности полученной филогенетической схемы.

Что касается кладистических представлений о родстве непосредственно платановых и гамамелидовых, отмечу, что они во многих аспектах противоречивы и также не согласуются с данными палеоботаники (Barabé et al., 1982; Barabé, 1984; Hufford, Crane, 1989; Hufford, 1992; Igersheim, Endress, 1998; Endress, Igersheim, 1999; Schwarzwalder, Dilcher, 1991).

Кладистический анализ стал основой и для построения филогенетических схем по молекулярно-генетическим данным. Несмотря на сравнительное недавно начавшееся развитие этого направления, его результаты уже получили широкое обобщение, на их базе представлена новая система высших растений (APG, 2003), трактующаяся с эволюционной точки зрения и во многих аспектах радикально отличная от традиционных систем (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981 и др.). На разных этапах развития биологии в систематических и эволюционных исследованиях использовались признаки различного рода, выбор которых определялся, в том числе, методическим и методологическим уровнем времени. Современные методики, основанные на применении новейшей передовой техники, дающей возможность исследовать тонкие механизмы образования и функционирования молекул и их фрагментов, позволяют получить новую, ранее недоступную для анализа информацию. Однако практически безраздельно господствующая в современных таксономических и филогенетических исследованиях растений систематическая и эволюционная интерпретация молекулярно-генетических данных, полученных на аналитической стадии исследования, не способствует конструктивному обсуждению проблемы и поиску истины. Кроме того, сама методика обработки молекулярно-генетических данных несет в себе большое число допущений, которые необходимо учитывать при оценке полученных результатов. Обстоятельный анализ достоинств и недостатков молекулярно-генетического метода представлен в ряде работ исследователей, непосредственно работающих в этой области биологических знаний (Антонов, Троицкий, 1986; Антонов, 2007; Rokas et al., 2003 и др.).

Молекулярно-генетические представления о таксономии и филогении Platanaceae и Hamamelidaceae являются, вероятно, самым спорным результатом этих исследований в силу значительных разногласий с морфологическими и палеонтологическими данными. Если обратиться к геологической истории, то в случае представителей Platanaceae и Hamamelidaceae, наблюдается существенная нестыковка представлений, основанных на молекулярных и палеоботанических данных.

Исследование пластидного гена *rbc*L показало родство *Platanus* с родом *Nelumbo*

(Nelumbonaceae), геологическая история которого уходит в поздний альб (Upchurch et al., 1994). В анализе данных по пластидному гену *apt*B *Platanus* является сестринской группой для семейства Proteaceae (Savolainen et al., 1996). В дальнейшем эти результаты неоднократно тестировались с помощью различных генетических маркеров, а также путем сводного кладистического анализа морфологических и молекулярных признаков, однако, полученная информация остается весьма противоречивой.

Семейство Platanaceae наряду с семействами Proteaceae и Nelumbonaceae (Proteales) помещается в основании эудикот, в то время как Hamamelidaceae оказывается в составе порядка Saxifragales в основании настоящих эудикот (core eudicots) (Soltis, Soltis 1997, APG, 2003, Judd, Olmstead, 2004; Soltis et al. 2003, 2005; Qiu et al. 2005 и др.). Недавно проведенные исследования молекулярных и морфологических признаков порядка Saxifragales включили в анализ и ряд ископаемых таксонов (Hermsen et al., 2006). При этом полученные схемы также характеризуются неоднозначностью положения отдельных таксонов. Одни исследования (Hermsen et al., 2006) показали родство позднетуронского рода *Microaltingia* с Altingiaceae и *Cercidiphyllum*, тогда как в других (Zhou et al., 2001, анализ выполнен на базе матрицы морфологических признаков по Hufford, 1992) клада *Microaltingia* – Altingiaceae значительно отстоит от *Cercidiphyllum*. Исследования цветка рода *Cercidiphyllum* также не обнаружили морфологических свидетельств родства с Saxifragales (Красилов, Ловен, 2007).

Также противоречивы данные, касающиеся положения в филогенетических схемах кампанского рода *Allonia* (Hermsen et al., 2006). Как предполагают авторы этих исследований, одним из возможных объяснений такого рода несоответствий может быть недостаточная информативность молекулярных данных.

Данные морфологии не подтверждают целесообразность объединения семейств Nelumbonaceae, Proteaceae и Platanaceae (Proteales), равно как и включения семейства Hamamelidaceae в порядок Saxifragales. Существуют предположения, что связь между этими группами достаточно древняя, а имеющиеся морфологические различия обуславливаются вымиранием связывавших их когда-то представителей (Magallón, Sanderson, 2001, 2005, Judd, Olmstead, 2004). Однако палеоботанических свидетельств возможного родства упомянутых таксонов до настоящего времени не получено. Напротив, сведения об ископаемых предшественниках Platanaceae и Hamamelidaceae, поддерживающие мысль об их возможном родстве, уже достаточно представительны.

Глава 8. ПРОБЛЕМЫ РОДСТВА СЕМЕЙСТВ PLATANACEAE И HAMAMELIDACEAE

Филогенетические схемы семейств Platanaceae и Hamamelidaceae, основанные на хронологической последовательности появления таксонов и переходных формах признаков репродуктивной сферы, показали, что в целом их топология существенно различна и иллюстрирует два альтернативных типа эволюции древних семейств покрытосеменных растений. Находки ископаемых репродуктивных органов платаноидов, сделанные в последние годы, с одной стороны, дополнили предложенные ранее (Maslova, 2003) схемы, а с другой – предоставили новые данные, не укладывающиеся в их рамки (рис. 1). Последнее прежде всего касается синтетических таксонов, обладающих мозаичным набором признаков, характерных как для Platanaceae, так и для Hamamelidaceae, что не позволило отнести их к какому-то современному семейству. Кроме этого, накопившиеся в последнее время сведения об ассоциации листьев одного и того же морфотипа с различными репродуктивными структурами, отнесенными как к платановым, так и к гамамелидовым, также свидетельствуют в пользу возможного родства обсуждаемых семейств.

Обсуждение филогенетических взаимоотношений Platanaceae и Hamamelidaceae имеет длительную историю. Как уже отмечалось, на основании синтеза накопленных данных многих отраслей биологии эти семейства объединялись в порядок Hamamelidales, занимающий узловое положение в филогенетическом древе двудольных растений (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981). Молекулярно-генетические исследования поместили Platanaceae и Hamamelidaceae в разные порядки (Proteales и Saxifragales соответственно), значительно

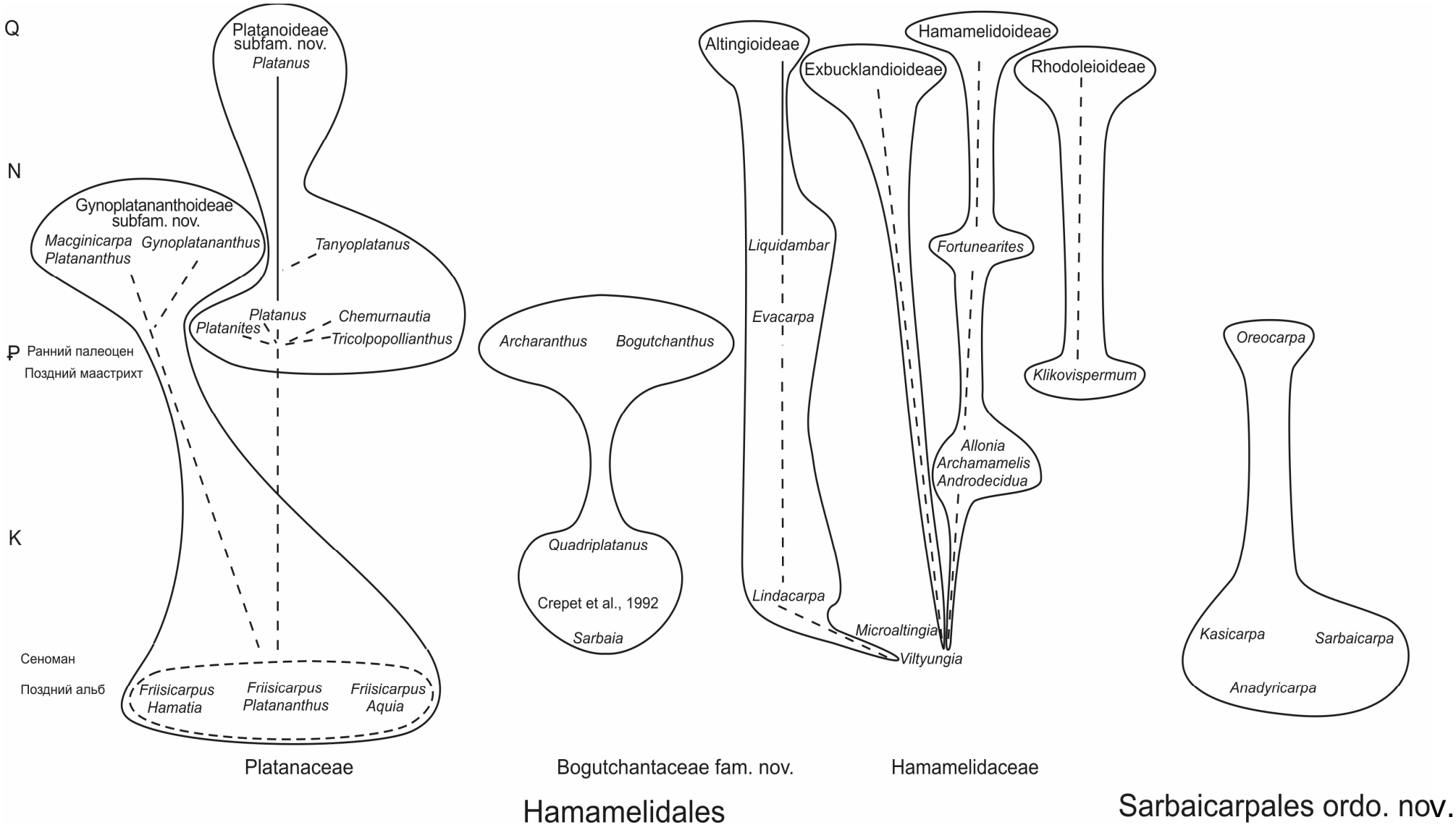

Рис. 1. Геохронология появления и развития основных групп платаноидов и гамамелид.

отстоящие друг от друга, что противоречит существовавшим представлениям о возможном родстве этих семейств (Chase et al., 1993; APG, 2003 и др.). Несмотря на то, что система покрытосеменных растений и взгляды на родство их отдельных таксонов, основанные на молекулярных данных, сегодня достаточно широко признаются исследователями, они остаются все же значительно уязвимы в части подтверждения морфологическими и, особенно, палеоботаническими данными.

8.1. ИЗОМОРФНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ НА ПРИМЕРЕ ПЛАТАНОВЫХ И ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА ALTINGIOIDEAE, HAMAMELIDACEAE

Исследование таксономического разнообразия ископаемых платаноидных листьев и головчатых репродуктивных структур, а также анализ появления и эволюционных путей преобразования их отдельных морфологических структур (Маслова, 2001; Maslova, 2003) привели к необходимости детального изучения в сравнительном плане современных родов Platanaceae и Hamamelidaceae, в частности, подсемейства Altingioideae, с представителями которого часто сопоставляются ископаемые остатки платанового облика. Это дало возможность значительно расширить представления о вариабельности морфологических признаков вегетативной и репродуктивной сфер представителей Platanaceae и Altingioideae, а также сопоставить вариационные ряды признаков и проиллюстрировать на них явление изоморфного полиморфизма, свойственное представителям платановых и алтингиоидных. Первые указания на проявление изоморфного полиморфизма у *Platanus*, *Liquidambar* и *Altingia* были даны Красиловым (1976), позднее они обсуждались более детально с привлечением данных по ископаемым таксонам (Bogle, 1986; Maslova, 1998, 2003, 2007).

8.1.1. Листья

Явление изоморфного полиморфизма у Platanaceae и Altingioideae ярко проявляется при рассмотрении морфологии листьев их представителей. Изучение морфологической вариабельности листьев этих таксонов позволило выделить целый ряд признаков, амплитуда изменчивости которых удивительно сходна, а построенные на их основании вариационные ряды являются практически идентичными. Изоморфизм листовых признаков проявляется как на уровне видов, так и на уровне родов. Наряду с макроморфологическими признаками листьев этих представителей семейств, сходные вариации демонстрируют и анатомические признаки (Maslova, 2007).

8.1.2. Репродуктивные структуры

Соплодия современных представителей Platanaceae и Altingioideae значительно различаются по внешней морфологии, тогда как тычиночные головки в общих чертах сохраняют внешнее сходство. Что касается их геологических предшественников, то до определенного этапа их исторического развития такие репродуктивные структуры внешне были практически идентичными.

Основываясь на признаках генеративной сферы, среди ископаемых и современных Platanaceae и Altingioideae можно выделить следующие общие морфологические вариации: (1) цветки с развитыми околоцветниками (практически все ископаемые платановые и многие ископаемые алтингиоидные) – голые цветки (род *Platanus* и современные алтингиоидные, а также род *Evacarpa*), (2) структурно однополые цветки (некоторые ископаемые платановые, например, *Platananthus* и *Friisicarpus* и ископаемый род *Lindacarpa*) – структурно двуполые цветки (ископаемые цветки рода *Gynoplatananthus* и некоторые соплодия современного рода *Liquidambar*, несущие развитые тычинки, продуцирующие зрелые пыльцевые зерна, (3) структурно однополые головки (некоторые ископаемые платановые, в частности, *Platananthus* и *Friisicarpus* и ископаемый род *Lindacarpa*) - функционально однополые головки с рудиментами структур противоположного пола (современный *Platanus* и современные роды Altingioideae), (4) стабильное число флоральных элементов (большинство ископаемых платановых (напр., пятитычинковые цветки рода *Platananthus* и пятикарпеллятные цветки

рода *Friisicarpus* и некоторые современные алтингиоидные) – нестабильное число флоральных элементов (род *Platanus* и некоторые современные алтингиоидные), (5) длинные тычиночные нити (ископаемый род *Aquia* и современный род *Liquidambar*) – короткие тычиночные нити (многие ископаемые платановые и современные *Platanus* и *Altingia*).

8.1.3. Явление изоморфного полиморфизма и закон гомологических рядов Н.И. Вавилова

Обсуждаемое выше явление изоморфного полиморфизма, характерное для Platanaceae и Altingioideae, является еще одной иллюстрацией к известному закону гомологических рядов Н.И. Вавилова (1921) и может рассматриваться как проявление эволюционного параллелизма, а также служить косвенным подтверждением близости платановых и гамамелидовых.

Изучение изменчивости морфологических признаков позволяет установить спектр их возможных состояний. Эти ряды следует сравнивать не только по наличию в них однотипных элементов, но и по присутствию сходных спектров вариаций, а также по выявляемым направлениям трансформации признака (рефренам). Очевидно, что пределы, в которых признак, выраженный у того или иного таксона, может варьировать, будут ограничены его генетическими потенциями. Возможность реализации различных состояний признака определяется различными факторами, но число вариантов в целом ограничивается имеющейся морфогенетической основой. Доступным критерием при определении природы параллелизмов может служить палеонтологическая летопись, свидетельствующая (или не свидетельствующая) о возможной филогенетической связи рассматриваемых таксонов.

В случае платановых и гамамелидовых при рассмотрении вариационных рядов отдельных признаков были использованы не только данные по современным таксонам, но и привлечены сведения по ископаемым представителям платаноидов и гамамелид, что позволило выявить общность тенденций развития признаков, не просматривающуюся исключительно на рецентных формах. Явление изоморфного полиморфизма на примере Platanaceae и Altingioideae рассматривается здесь в качестве свидетельства структурного параллелизма в развитии этих групп, предопределенного общностью унаследованной морфогенетической основы. Подтверждением этому служат: (1) выраженная на длительном отрезке геологического времени тождественность многих признаков вегетативной и генеративной сфер этих растений (при этом признаки могут рассматриваться или как новообразования, или как реактивация латентных возможностей), (2) выраженное в обеих группах явление соединения флоральных структур (напр., образование тычиночных и флоральных трубок), (3) общность филогенетических тенденций в становлении ряда признаков репродуктивной сферы.

8.2. ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА РОДСТВА ПЛАТАНОВЫХ И ГАМАМЕЛИДОВЫХ

8.2.1. Ископаемые таксоны, совмещающие признаки семейств Platanaceae и Hamamelidaceae

8.2.1.1. Листья

Листовые остатки, в той или иной мере обладающие признаками платановых или гамамелидовых, относятся либо к какому-то из этих семейств, либо к группе платанообразных родов (Вахрамеев, 1976), либо определяются до порядка. В последнее время появились данные об ассоциации части таких листьев с принципиально различными по микроморфологии репродуктивными структурами (Маслова, 2002 а; Маслова, Кодрул, 2003; Маслова, Герман, 2004, 2006; Maslova et al., 2005; Маслова и др., 2007), что, в частности, также дало основание для идентификации таких листовых остатков в рамках морфологической системы (Маслова и др., 2005; Kodrul, Maslova, 2007). Это относится к родам *Ettingshausenia* и *Platimeliphyllum*, характеризующимся совокупностью признаков, свойственных как платановым, так и гамамелидовым, и обладающим высокой степенью полиморфности листовых признаков.

8.2.1.2. Репродуктивные структуры

Ранее находки, совмещающие признаки Platanaceae и Hamamelidaceae, рассматривались в пределах порядка Hamamelidales. Среди них описаны головчатые соцветия и соплодия из туронских отложений формации Раритан, Нью Джерси (Crepet et al., 1992; Crepet, Nixon, 1996), соплодия *Kasicarpa* из туронских отложений Чулымо-Енисейской впадины (Maslova et al., 2005), тычиночные соцветия *Bogutchanthus* из нижнеепалеоценовых отложений Амурской области (Маслова и др., 2007) и соплодия *Sarbaicarpa* gen. nov. из сеноман-туронских отложений Северного Казахстана (Maslova, в печати). В настоящей работе эти находки рассматриваются в рамках новых вымерших семейств и порядка.

Порядок Hamamelidales, семейство Bogutchanthaceae fam. nov. (1) Род *Bogutchanthus*. Род *Bogutchanthus* (Маслова и др., 2007) характеризуется комбинацией признаков репродуктивной сферы, присущих платановым, но в большей степени гамамелидовым, в частности подсемействам Hamamelidoideae, Exbucklandioideae и Altingioideae.

Сходство с платановыми проявляется в общей морфологии сложного головчатого соцветия, в наличии дифференцированного околоцветника (как у ископаемых платаноидов), в неравномерном развитии пыльцевых мешков в пределах одной теки, а также присутствии стаминодиев.

С современными и ископаемыми гамамелидовыми *Bogutchanthus* сближается по признакам общей морфологии соцветия, а также по наличию цветочной трубки, вторично биспорангиатных тычинок, стаминодиев и рассеянно-бороздного типа пыльцевых зерен. По способности образовывать головчатые соцветия, наличию биспорангиатных пыльников и рассеянно-бороздного типа пыльцевых зерен *Bogutchanthus* наиболее сходен с современным родом *Chunia* (подсемейство Exbucklandioideae). Среди ископаемых гамамелидовых к роду *Bogutchanthus* по форме соцветия, наличию стаминодиев и типу пыльцевых зерен наиболее близок сеноманский род *Viltyungia*, который также проявляет признаки трех подсемейств гамамелидовых (Exbucklandioideae, Altingioideae и Hamamelidoideae).

(2) Тычиночные соцветия и соплодия, Crepet et al., 1992. Мозаичное сочетание признаков проявляют головчатые соцветия и соплодия из туронских отложений формации Раритан, Нью Джерси (Crepet et al., 1992). Пестичные соцветия, характеризующиеся свойственными гамамелидовым признаками (бикарпеллятная синкарпная завязь, хорошо развитый околоцветник, присутствие в цветках стаминодиев, имеющих, видимо, нектароносную функцию), ассоциируют с тычиночными головками, у которых в большей степени проявлены признаки платановых (головчатая форма и однополая природа соцветий, тесное расположение тычинок в цветке, широкотреугольное апикальное расширение связника, сетчатые трехбороздные пыльцевые зерна), однако, формирование тычиночной трубки сближает их с некоторыми представителями гамамелидовых.

(3) Род *Quadriplatanus*. Этот род был отнесен к семейству платановых, так как большая часть его признаков сопоставлялась с Platanaceae (Magallón-Puebla et al., 1997). В силу того, что *Quadriplatanus* обладает комбинацией диагностических признаков платановых и гамамелидовых он помещается мною в состав нового семейства Bogutchanthaceae fam. nov. С представителями подсемейства Gynoplatananthoideae subfam. nov. семейства Platanaceae род *Quadriplatanus* сходен по наличию четкой мерности элементов цветка, развитого околоцветника, трехбороздных пыльцевых зерен. Соцветия *Quadriplatanus* по признаку формирования тычиночной трубки путем срастания оснований тычинок и стаминодиев сходны также с туронскими соцветиями, характеризующимися комплексом признаков, присущих как Platanaceae, так и Hamamelidaceae (Crepet et al., 1992; Crepet, Nixon, 1996). Срастание тычинок и стаминодиев на большом протяжении, приводящее к формированию тычиночной трубки, является отличительным признаком некоторых современных представителей семейства Hamamelidaceae (Endress, 1977). Неортотропный тип семени также отличает род *Quadriplatanus* от платановых, имеющих ортотропные семена.

Порядок Sarbaicarpales ordo nov. (1) Семейство Sarbaicarpaceae fam. nov., род *Sarbaicarpa* gen. nov. Соплодия *Sarbaicarpa* gen. nov. характеризуются мозаичным сочетанием

признаков, являющихся диагностическими как для рода *Platanus*, так и для некоторых представителей гамамелидовых. С современным платаном род *Sarbaicarpa* gen. nov. сближают такие признаки, как головчатая форма соплодия, отсутствие выраженного околоцветника, наличие пучка волосков в основании плода, более или менее одновременное созревание плодов в соплодии, единственное семя в плоде, присутствие в соплодии стерильных структур. Среди гамамелидовых *Sarbaicarpa* gen. nov. проявляет наибольшее сходство с современными представителями родов подсемейства Altingioideae и сближаемыми с ними ископаемыми родами, а также с представителями Hamamelidoideae. Сходство с современными Altingioideae заключается в числе цветков в пределах головки, отсутствии околоцветника, наличии монокарпеллятного гинецея, анатропном типе семени, строении спермодермы, а также присутствии стерильных структур в соплодии. Основным отличием *Sarbaicarpa* gen. nov. от современных Altingioideae является развитие единственного семени в плоде, в то время как тип семени – анатропный – является для них общим. Род *Sarbaicarpa* gen. nov. также сходен с современными представителями Altingioideae по строению спермодермы. По наличию в соплодии стерильных структур род *Sarbaicarpa* gen. nov. сходен как с платановыми, так и с гамамелидовыми. С представителями подсемейства Hamamelidoideae род *Sarbaicarpa* gen. nov., в основном, сближается по наличию единственного анатропного семени в плоде и значительно развитого эндосперма.

(2) Семейство Kasicarpaceae fam. nov., род *Kasicarpa*. Род *Kasicarpa* (Maslova et al., 2005) по совокупности признаков также сходен с современными и ископаемыми представителями семейств Platanaceae и Hamamelidaceae. Общими с представителями Platanaceae признаками являются головчатая форма соцветий, развитые околоцветники (у ископаемых родов), единственный ортотропный семязачаток, строение спермодермы.

При сравнении с Hamamelidaceae *Kasicarpa* проявляет наибольшее сходство с родами подсемейств Altingioideae и Hamamelidoideae. Сходство с современными Altingioideae выражается в общей организации сложного однополого соцветия, числе цветков в пределах одной головки, неодновременном созревании плодолистиков. Основными отличиями *Kasicarpa* от представителей подсемейства Altingioideae являются бикарпеллятный гинецей с полунижней завязью и несколькими семенами на плод у Altingioideae и мономерный гинецей с верхней завязью и единственным семенем у *Kasicarpa*. С представителями подсемейства Hamamelidoideae род *Kasicarpa* сближается по числу плодолистиков в цветке (от одного до трех плодолистиков имеют цветки *Parrotiopsis*, Hamamelidoideae, Kapil, Kaul, 1972) и числу семязачатков в завязи (подсемейство Hamamelidoideae отличается унифицированным (один) числом семязачатков). Семязачатки у родов Hamamelidoideae анатропные, тогда как *Kasicarpa* имеет ортотропные семязачатки. Отличия проявляются также и в строении спермодермы.

8.2.2. Возможные филогенетические связи древних платаноидов и гамамелид

Оба порядка - Hamamelidales и Sarbaicarpales ordo nov. - берут начало в позднем альбе – сеномане. В альбе – сеномане появились первые представители семейств Platanaceae (подсемейство Gynoplatananthoideae subfam. nov.), Hamamelidaceae (род *Viltyngia*), в сеномане - туроне отмечено первое появление представителей семейства Bogutchanthaceae fam. nov. Также к сеноману – турону приурочено возникновение семейств Sarbaicarpaceae fam. nov. и Kasicarpaceae fam. nov.

Как было показано ранее (Маслова, 2001; Maslova, 2003), процессы формообразования в этих семействах имеют свои эволюционные особенности. В семействе Platanaceae появление новых таксонов было обусловлено, главным образом, морфологическими новациями, в то время как рост таксономического разнообразия Hamamelidaceae на протяжении их геологической истории происходил преимущественно за счет комбинирования признаков, появившихся уже на раннем этапе их развития. Анализ полиморфной группы ископаемых платаноидов и гамамелид позволил выявить комбинации общих для таксонов этой группы диагностических признаков и наметить связующие звенья для достаточно разнящихся рецентных представителей порядка семейств Platanaceae и Hamamelidaceae.

Близость порядков Hamamelidales и Sarbaicarpales ordo nov. подтверждается наличием

общих признаков в строении генеративной сферы (рис. 2). Это, в первую очередь, такие общие признаки, как головчатые соцветия и постоянная мерность элементов цветка у ранних представителей. Внутри собственно порядка Hamamelidales связь семейств Platanaceae и Hamamelidaceae подтверждается находками представителей вымершего семейства Bogutchanthaceae fam. nov., проявляющих признаки, присущие обоим современным семействам. Общими с древними платановыми являются такие признаки, как головчатые соцветия, постоянная мерность элементов в цветке (5 для Platanaceae и 4 для Bogutchanthaceae fam. nov.), развитые околоцветники (роды *Archaranthus, Quadriplatanus*), тетраспорангиатные пыльники (роды *Archaranthus, Sarbaya*), трехбороздные пыльцевые зерна (роды *Archaranthus, Quadriplatanus*). В то же время, с гамамелидовыми представителей Bogutchanthaceae fam. nov. сближают такие признаки, как срастание элементов околоцветника и фертильных частей цветка - андроцея/гинецея (роды *Quadriplatanus, Bogutchanthus*), биспорангиатные пыльники (род *Bogutchanthus*), присутствие стаминодиев (тычиночные соцветия и соплодия, Crepet et al., 1992 и род *Bogutchanthus*), трехбороздные пыльцевые зерна (роды *Archaranthus, Quadriplatanus*), рассеянно-бороздные пыльцевые зерна (род *Bogutchanthus*), неортотропный тип семени (род *Quadriplatanus*).

Остается неясным вопрос о времени возникновения и путях развития подсемейства Rhodoleioideae, документированнного в геологической летописи лишь находками позднемеловых семян. Признаки подсемейства Exbucklandioideae (головчатое соцветие, многочисленные семязачатки, присутствие стаминодиев, пыльники в форме полумесяца, рассеянно-бороздный тип пыльцевых зерен, сплошной спорополлениновый тяж, образующий край борозды пыльцевого зерна) проявляются сразу в двух семействах - у синтетического рода *Viltyngia*, Hamamelidaceae и рода *Bogutchanthus*, Bogutchanthaceae fam. nov. С самым представительным и разнообразным подсемейством Hamamelidoideae связываются роды *Allonia*, *Androdecidua*, *Archamamelis* и *Fortunearites*. Кроме того, отдельные признаки, характерные для некоторых родов этого подсемейства (монокарпеллятный гинецей, единственное семя в плоде, развитый эндосперм, биспорангиатные пыльники), отмечены у *Sarbaicarpa* gen. nov. (Sarbaicarpaceae fam. nov., Sarbaicarpales ordo nov.), *Kasicarpa* (Kasicarpaceae fam. nov., Sarbaicarpales ordo nov.) и *Bogutchanthus* (Bogutchanthaceae fam. nov.). Признаки подсемейства Altingioideae (головчатое соцветие, бикарпеллятный гинецей, интрафлоральные стерильные структуры, многочисленные семязачатки) сконцентрированы у рода *Microaltingia*, Hamamelidaceae. Признаки Altingioideae имеются также у рода *Bogutchanthus*, Bogutchanthaceae fam. nov. и представителей порядка Sarbaicarpales ordo nov.

Представители порядка Sarbaicarpales ordo nov. могут быть сопоставлены с некоторыми родами Altingioideae по следующим признакам - наличие головчатых соплодий (все представители порядка), неодновременное созревание плодов в головке (роды *Anadyricarpa*, Sarbaicarpales ordo nov. и *Kasicarpa*, Kasicarpaceae fam. nov.), голые цветки (род *Sarbaicarpa* gen. nov., Sarbaicarpaceae fam. nov.), монокарпеллятный гинецей (все представители порядка), микроморфология поверхности семени (род *Sarbaicarpa* gen. nov., Sarbaicarpaceae fam. nov.), строение спермодермы (род *Sarbaicarpa* gen. nov., Sarbaicarpaceae fam. nov.), присутствие экстрафлоральных стерильных структур (род *Sarbaicarpa* gen. nov., Sarbaicarpaceae fam. nov.).

Помимо этого, роды Sarbaicarpales ordo nov. проявляют также признаки, присущие Platanaceae. Сходство с ископаемыми платаноидами и вымершим семейством Kasicarpaceae fam. nov. отмечается по следующим признакам – головчатые соцветия, развитые околоцветники (у всех родов Gynoplatananthoideae subfam. nov. и некоторых родов Platanoideae subfam. nov.), единственное в плоде ортотропное семя, трехбороздные пыльцевые зерна. Семейство Sarbaicarpaceae fam. nov. и ископаемые платаноиды могут сравниваться по наличию головчатых соцветий, развитию единственного семени в плоде, присутствию экстрафлоральных стерильных структур в соцветиях, а также по отсутствию околоцветника (большинство родов Platanoideae subfam. nov.). Отметим, что пока имеются палеоботанические сведения лишь о женских репродуктивных структурах, отнесенных к порядку Sarbaicarpales ordo nov., информация о тычиночных соцветиях, которые также могли бы быть определены

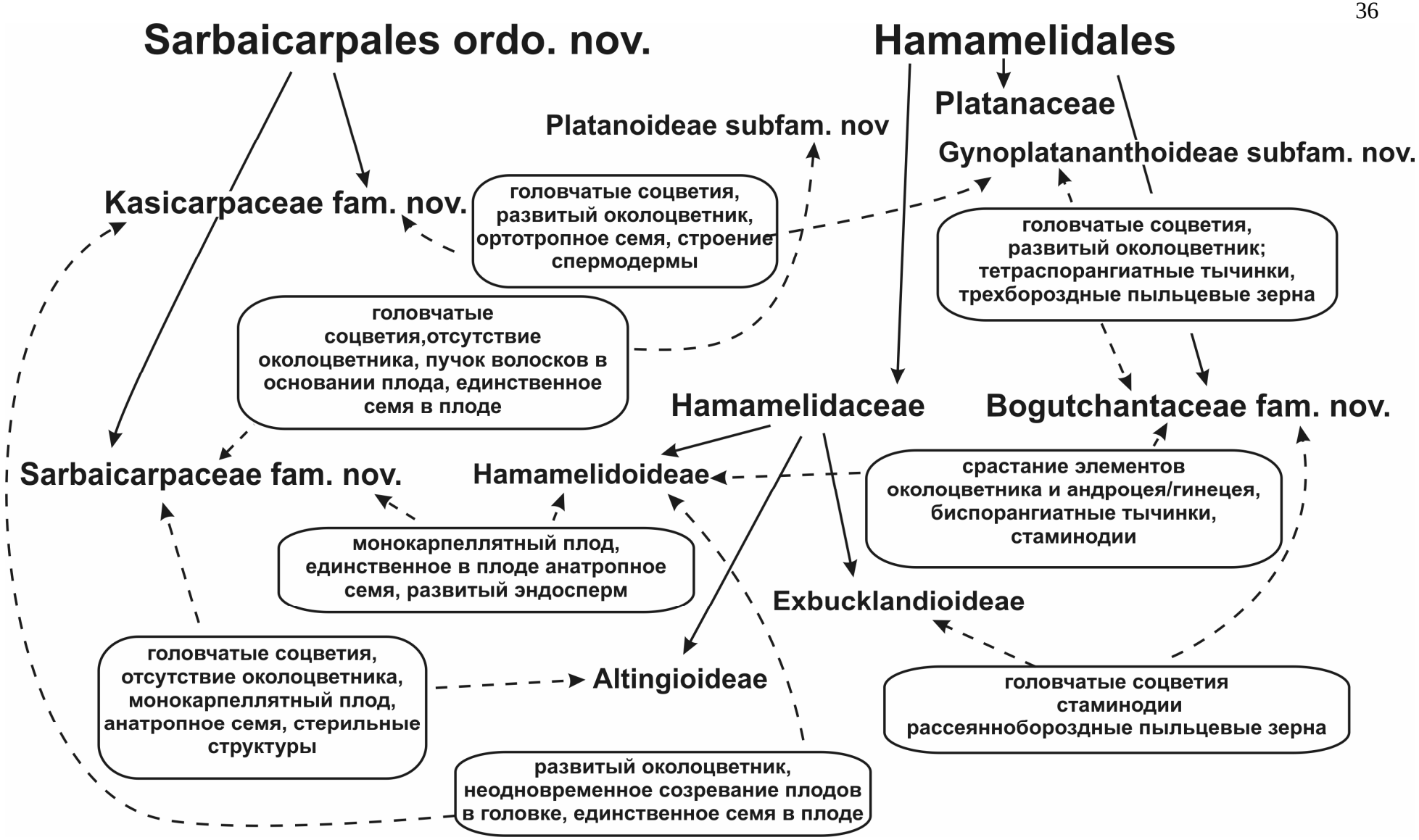

Рис. 2. Общие признаки репродуктивной сферы порядков Hamamelidales и Sarbaicarpales ordo. nov. (на уровне семейств и подсемейств): сплошными линиями показаны систематические связи, пунктирными – наличие признаков у таксонов.

этим порядком, пока практически отсутствует. Нам известны лишь данные, касающиеся пыльцевых зерен, прилипших к поверхности плодов рода *Kasicarpa* и предположительно принадлежащих тычиночным органам растений, продуцировавщих эти соплодия. Эти трехбороздные пыльцевые зерна с сетчатой экзиной сочетают морфологические и ультраструктурные признаки платановых и гамамелидовых (Теклева, 2007).

8.2.3. Ассоциация различных органов растений, проявляющих признаки семейств Platanaceae и Hamamelidaceae

Особый интерес представляют случаи совместного захоронения различных органов растения. Большей частью такие находки представляют собой ассоциацию листьев и репродуктивных структур, реже они сопровождаются остатками древесины, коры, побегов. 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 различных временны́х диапазонов.

Находки совместно захороненных платаноидных листьев и репродуктивных структур можно разделить на группы. Первую составляют ассоциации листьев *Ettingshausenia* (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). Типичные для подрода *Platanus* рода *Platanus* лопастные листья *P. basicordata*, Platanaceae (2) ассоциируют с типичными для современного платана репродуктивными структурами *P. stenocarpa* (Маслова, 1997). Среди лопастных форм листья рода *Macginitiea*, Platanaceae (3) ассоциируют с репродуктивными структурами, также относимыми к платановым (Manchester, 1986). Морфологически сходные с *Macginitiea* лопастные листья *Platanus nobilis* s.s. (4) также встречены в ассоциации с соцветиями тех же родов (Pigg, Stockey, 1991).

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

Полиморфный ископаемый вид платана *Platanus neptuni* имеет как простые цельные, так и сложные листья. Сложные листья платана 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* (8) и *Platanites* (9), тоже встреченные в ассоциации с различными репродуктивными структурами (Crane et al., 1988; Crane et al., 1993).

Особый интерес представляют собой находки ассоциаций головчатых репродуктивных структур и листьев родов *Ettingshausenia* и *Platimeliphyllum*. Листья этих родов в различные отрезки геологического времени ассоциировали с внешне идентичными, но значительно различающимися микроморфологически головчатыми соцветиями и соплодиями. Первое совместное появление листьев *Ettingshausenia* и головчатых репродуктивных структур (соплодия *Anadyricarpa*) датируется поздним альбом – ранним сеноманом (Маслова, Герман, 2004), из сеноман – туронских отложений известны находки таких листьев совместно с тычиночными соцветиями *Sarbaya* (Krassilov, Shilin, 1995), соплодиями *Sarbaicarpa* gen. nov. (Maslova, в печати) и соплодиями *Friisicarpus* (Маслова, Герман, 2006), в туроне листья *Ettingshausenia* ассоциировали с соплодиями *Kasicarpa* (Maslova et al., 2005), а в раннем палеоцене – с соплодиями *Oreocarpa*, семенами *Carinalaspermum* и тычиночными соцветиями *Tricolpopollianthus* (Красилов, 1976; Маслова, Красилов, 2002). Как видим, листья

Ettingshausenia во временно́м интервале (с позднего альба – сеномана до, по крайней мере, раннего палеоцена) ассоциировали с репродуктивными структурами, отнесенными как к Platanaceae, так и к Hamamelidaceae, а также проявляющими признаки обоих семейств. Сходная картина отмечается и для листьев рода *Platimeliphyllum*, которые с маастрихт - дания по ранний эоцен ассоциировали с тычиночными соцветиями, принадлежащими трем родам - *Chemurnautia*, Platanaceae, Маслова, 2002; *Archaranthus*, Bogutchanthaceae fam. nov.Маслова, Кодрул, 2003 и *Bogutchanthus*, Маслова и др., 2007, Bogutchanthaceae fam. nov.).

Отдельного внимания заслуживает ситуация с соплодиями рода *Friisicarpus*, которые в раннем - среднем альбе восточной Северной Америки (Crane et al., 1993) встречены в ассоциации со сложными листьями рода *Sapindopsis*, а в сеноман - туроне западной Сибири, Россия (Маслова, Герман, 2006) – с типичными листьями платанового облика рода *Ettingshausenia*. Примером того, как одни и те же репродуктивные структуры ассоциируют с различными листьями служат также находки соцветий и соплодий родов *Platananthus* и *Macginicarpa* и листьев *Macginitiea* (Manchester, 1986) и *Platanus nobilis s.s.* (Pigg, Stockey, 1991).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На обширном ископаемом материале с помощью электронной сканирующей микроскопии изучена макро- и микроморфология листьев и репродуктивных структур платаноидов и гамамелид из 26 местонахождений Западной Камчатки, Сахалина, Амурской области, Северо-Востока России, Сибири и Казахстана в интервале с позднего альба по миоцен. В сравнительном плане проанализированы имеющиеся литературные данные, касающиеся современных представителей семейств Platanaceae и Hamamelidaceae, а также ископаемых представителей платаноидов и гамамелид из меловых – кайнозойских отложений Северной Америки, Европы и Азии.

2. На листовом материале современного вида *Platanus acerifolia* изучены пределы изменчивости морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков с целью их возможного использования в качестве модели при определении таксономической принадлежности дисперсных платаноидных ископаемых листьев. Выявлена значительная морфологическая изменчивость листьев, выделены три основных морфотипа листовых пластинок. Установлена приуроченность выделенных морфотипов к различным участкам кроны дерева в зависимости от характеризующих их специфических микроклиматических условий.

Показана вариабельность кутикулярно-эпидермальных признаков листьев *P. acerifolia*, в зависимости от их расположения в кроне дерева. Отличия касаются таких признаков, как различная степень извилистости и толщина антиклинальных стенок основных клеток эпидермы, тип и диаметр оснований трихом, степень и тип складчатости кутикулы. Наблюдаются вариации в размерных и количественных характеристиках различных эпидермальных структур (число, размер, степень кутинизации трихом, число устьиц). Наряду с подтверждением общеизвестных представлений о различиях в признаках эпидермы у световых и теневых листьев (закон Заленского), на примере *P. acerifolia* выявляется корреляция ряда эпидермальных признаков с формой листовой пластинки.

Учитывая, что комплекс кутикулярно-эпидермальных признаков, свойственных семейству Platanaceae, сформировался уже в раннем мелу, а видовые различия по признакам строения эпидермы в пределах современного рода практически не выражены, 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 семейству Platanaceae. Таким образом, как морфологические, так и эпидермальные признаки полиморфных листьев типичного платанового облика сформировались в позднем альбе и остались принципиально неизменными до настоящего времени, иллюстрируя положение о морфологическом стазисе таких листьев.

3. Диагностика ископаемых меловых листьев платанового облика осложняется их

высоким полиморфизмом и наличием макроморфологических и эпидермальных признаков, не типичных для рода *Platanus*. Кроме того, репродуктивные органы, встречающиеся в ассоциации с меловыми листьями платанового облика, по микроморфологии принципиально отличаются от таковых рода *Platanus*, что ставит под сомнение правомерность определения ассоциирующих листьев современным родом. Обоснована необходимость употребления для наименования дисперсных листовых остатков покрытосеменных мелового возраста названия морфологической классификации листьев, не связанной с естественной (Красилов, 1979), базирующейся на наблюдаемых признаках листовой морфологии.

4. Анализ находок ископаемых головчатых соцветий и соплодий показал, что при внешней идентичности они значительно различны микроморфологически и по этим признакам проявляют сходство с платановыми, гамамелидовыми, а также могут сочетать в себе признаки этих обоих семейств. На основании этого факта, а также с учетом имеющихся сведений о совместных находках листьев одного морфотипа и различных репродуктивных структур, предложено рассматривать такие ископаемые находки в рамках (1) порядка Hamamelidales, включающего семейство Platanaceae с двумя новыми подсемействами – Platanoideae subfam. nov. и Gynoplatananthoideae subfam. nov., семейство Hamamelidaceae с четырьмя подсемействами – Hamamelidoideae, Altingioideae, Exbucklandioideae и Rhodoleioideae (по Endress, 1989 a), а также новое семейство Bogutchanthaceae fam. nov., и (2) порядка Sarbaicarpales ordo. nov., объединяющего вымершие семейства Sarbaicarpaceae fam. nov. и Kasicarpaceae fam. nov..

Оба порядка - Hamamelidales и Sarbaicarpales ordo. nov. - берут начало в позднем альбе – сеномане. В альбе – сеномане появляются первые представители семейств Platanaceae (подсемейство Gynoplatananthoideae subfam. nov.) и Hamamelidaceae (роды *Microaltingia* и *Viltyngia*), в сеномане – туроне отмечено первое появление представителей семейства Bogutchanthaceae fam. nov. Также к сеноман – турону приурочено возникновение семейств Sarbaicarpaceae fam. nov. и Kasicarpaceae fam. nov.

5. Показано, что ископаемые платаноиды и гамамелиды составляют гетерогенную группу таксонов, в различной степени родственных современным семействам Platanaceae и Hamamelidaceae. Близость порядков Hamamelidales и Sarbaicarpales ordo. nov. подтверждается наличием общих признаков в строении генеративной сферы. Представители вымершего семейства Bogutchanthaceae fam. nov. являются связующим звеном между современными семействами Platanaceae и Hamamelidaceae.

На основании изучения ископаемых репродуктивных органов предварительно установлены истоки трех подсемейств Hamamelidaceae. Признаки подсемейства Exbucklandioideae проявляются сразу в двух семействах - у сеноманского синтетического рода *Viltyngia*, Hamamelidaceae и палеоценового рода *Bogutchanthus*, Bogutchanthaceae fam. nov.

Признаки, свойственные некоторым родам подсемейства Hamamelidoideae, отмечены у родов *Sarbaicarpa* (Sarbaicarpaceae fam. nov., Sarbaicarpales ordo. nov.), *Kasicarpa* (Kasicarpaceae fam. nov., Sarbaicarpales ordo. nov.) и *Bogutchanthus* (Bogutchanthaceae fam. nov.).

Отдельные признаки подсемейства Altingioideae проявляются у родов *Microaltingia*, Hamamelidaceae и *Bogutchanthus*, Bogutchanthaceae fam. nov., а также у представителей порядка Sarbaicarpales ordo. nov.

Представители порядка Sarbaicarpales ordo. nov. сопоставляются с некоторыми родами Hamamelidaceae (подсемейства Altingioideae и Hamamelidoideae), а также Platanaceae.

6. Филогенетическая близость семейств Platanaceae и Hamamelidaceae может быть подтверждена также явлением изоморфного полиморфизма, выраженным на их макро- и микроморфологических признаках. Проиллюстрированное на примере Platanaceae и Altingioideae явление изоморфного полиморфизма рассматривается в качестве свидетельства структурного параллелизма в развитии этих групп растений, предопределенного общностью унаследованной морфогенетической основы. Подтверждением этому могут служить: (1) выраженная на длительном отрезке геологического времени тождественность многих признаков вегетативной и генеративной сфер этих растений (при этом признаки могут рассматриваться или как новообразования, или как реактивация латентных возможностей), (2)

выраженное в обеих группах явление соединения флоральных структур, (3) общность филогенетических тенденций в становлении ряда признаков репродуктивной сферы. Показано, что рецентные листья Platanaceae и Altingioideae, проявляющие картину единичного временно́го среза, преимущественно дают возможность сравнения вариационных рядов листовых признаков, а палеонтологические данные в большей мере могут служить для сравнения признаков репродуктивной сферы у разновозрастных родов и для восстановления эволюционных тенденций в их развитии.

7. Проанализированы примеры ассоциаций ископаемых платаноидных листьев с принципиально различными репродуктивными структурами, иллюстрирующие положение о большем эволюционном консерватизме листовых структур по сравнению с репродуктивными. В то же время, репродуктивные структуры являют собой пример противоположной по сравнению с листьями стратегии, когда устойчивость признаков в одной хронологической плоскости (в противовес изменчивости) сочетается с высокими темпами эволюции.

8. Несовпадение молекулярно-генетических и традиционных морфологических взглядов на систематическое положение и филогенетические взаимоотношения Platanaceae и Hamamelidaceae обусловлено, видимо, в первую очередь, разницей с методологических принципах, положенных в основу исследований, а, с другой стороны, недостаточным вовлечением в кладистический анализ ископаемых таксонов. Предлагаемая в этой работе новая систематика, предполагающая рассмотрение ископаемых находок в рамках новых вымерших семейств, возможно, позволит исключить ряд возникших противоречий. Синтез данных, полученных во всех возможных областях биологических знаний (традиционная морфология, молекулярные данные, палеоботанические свидетельства) представляется единственно верным путем для выяснения истинных филогенетических взаимоотношений между таксонами.

Список публикаций по теме диссертации

1. ***Маслова Н.П.*** Род *Platanus* L. (Platanaceae Dumortier) в палеоцене Камчатки // Палеонтол. журн. 1997. №2. С. 88 – 93.

2. ***Маслова Н.П.*** Меловые – палеогеновые платановые и гамамелидовые Дальнего Востока и Сибири: морфология, систематика, филогения // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук М.: ПИН, 2001. 24 с.

3. ***Маслова Н.П.*** Новое раннепалеогеновое растение семейства Platanaceae (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002 а. №2. С. 89 – 101.

4. ***Маслова Н.П.*** Платаны в мелу: миф или реальность? // В сб. Памяти чл.-корр. АН СССР В.А. Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002 б. С. 177 – 179.

5. ***Маслова Н.П***. Эволюционные тенденции в семействе Platanaceae // Тез докл. междун. симпоз. по эволюции высших растений, МГУ, январь 2003. М: МГУ, 2003. С. 64 – 65.

6. ***Маслова Н.П.*** Подходы к созданию филогенетических схем на примере семейств Platanaceae и Hamamelidaceae (Hamamelidales) // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы. К 250-летию МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 67-68.

7. ***Маслова Н.П.*** Доминировали ли платановые в меловых флорах? // Тез. докл. междун. палеобот. Конф., Москва, 17 – 18 мая 2005 г. М.: Геос, 2005. С. 25 – 27.

8. ***Маслова Н.П.*** Филогенетические отношения семейств Platanaceae и Hamamelidaceae: палеоботанические свидетельства // Мат. конф. по морфологии и систематике растений, посвящ. 300-летию со дня рождения К. Линнея. М.: МГУ, 2007. С. 72 – 73.

9. ***Маслова Н.П.*** Реконструкция ископаемых платаноидных растений по листьям и репродуктивным органам: проблемы систематики находок // Мат. XII съезда Русск. ботан. об-ва, Петрозаводск, 22 - 27 сентября 2008 г. (в печати).

10. ***Маслова Н.П.*** Ассоциация листьев и репродуктивных структур платаноидов: значение для систематики и филогении // Палеонтол. журн. (в печати).

11. ***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 // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 825-839.

12. ***Маслова Н.П.***, *Герман А.Б.* Новые находки ископаемых Hamamelidales и проблема филогенетических взаимоотношений платановых и гамамелидовых // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 94 - 105.

13. ***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.

14. ***Маслова Н.П.***, *Головнева Л.Б. Lindacarpa gen. et sp. nov.* – новое соплодие гамамелидовых из верхнего мела Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2000. № 4. С. 100 – 106.

15. ***Маслова Н.П.***, *Горденко Н.В.* Изменчивость морфологических и эпидермальных признаков листьев современного *Platanus acerifolia* Willd. (Platanaceae) и подходы к определению меловых листьев платанового облика // Тез. VI чтений памяти А.Н. Криштофовича, С.-Петербург, 30-31 октября 2007г. С. 23.

16. ***Маслова Н.П.,*** *Горденко Н.В.* Морфологические и эпидермальные признаки листьев Platanus acerifolia Willd. (Platanaceae): значение для определения ископаемых листьев платанового облика // В сб. памяти А.Н. Криштофовича, в печати.

17. ***Маслова Н.П.***, *Горденко Н.В.*, *Волкова Л.Д.* Особенности строения эпидермы листьев *Platanus acerifolia* Willd. (Platanaceae) и значение кутикулярного анализа для определения меловых листьев платанового облика // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 7. С. 982 – 995.

18. ***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.

19. ***Маслова Н.П.***, *Т.М. Кодрул.* Ассоциация листьев и репродуктивных структур платанового облика в палеоценовых отложениях Амурской области, Россия // Тез. VI чтений памяти А.Н. Криштофовича, С.-Петербург, 30-31 октября 2007г. С. 23 - 24.

20. ***Маслова Н.П.***, *Т.М. Кодрул.* Ассоциация листьев и репродуктивных структур платанового облика в палеоценовых отложениях Амурской области, Россия // В сб. памяти А.Н. Криштофовича, в печати.

21. ***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.

22. ***Маслова Н.П.***, *Красилов В.А.* Новые соплодия гамамелид из палеоцена Западной Камчатки // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Геол. 1998. Т. 73. вып. 4. С. 69 – 70.

23. ***Маслова Н.П.***, *Красилов В.А.* Новый род платановых из палеоцена Амурской области // Палеонтол. журн. 2002. №1. С. 106 – 110.

24. ***Маслова Н.П.***, *Моисеева М.Г.*, *Герман А.Б.*, *Квачек И.* Существовали ли платановые в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98 – 110.

25. ***Маслова Н.П.***, *Фотьянова Л.И.* Ревизия *Platanus mabutii* (Platanaceae) и новые виды палеогеновых платанов Дальнего Востока // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 699 – 706.

26. ***Маслова Н.П.***, *Фотьянова Л.И.* Род *Platanus* (Platanaceae) в кайнозое Дальневосточного региона // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 173 – 184.

27. *Красилов В.А.*, *Бугдаева Е.В.*, *Маркевич В.С.*, ***Маслова Н.П.*** Проангиоспермы и происхождение цветковых растений // Российская наука: Выстоять и возродиться. Междун. научн. фонд. Российский фонд фунд. исслед. М.: Наука, 1997. С. 294-302.

28. *Теклева М.В.*, ***Маслова Н.П.*** Новые данные о сравнительной морфологии и ультраструктуре пыльцевых зерен ископаемых платановых // Бюлл. МОИП. 2004. Т. 109. Вып. 1. С. 63 – 69.

29. Фотьянова Л.И., Серова М.Я., Левин Ф.Д., **Маслова Н.П.** Палеоген полуострова Утхолокского (Западная Камчатка) // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 6. С. 32 – 46.

30. ***Maslova N.P.*** *Liquidambar L.* from the Cenozoic of Eastern Asia // Paleontol. J. 1995 a. V. 29 (1A). P. 145 – 158.

31. ***Maslova N.P.*** Genus *Parrotiopsis* (Niedz.) Schneid. (Hamamelidaceae R. Brown) - the first record in the Tertiary of Eastern Asia // Paleontol. J. 1995 b. V. 29 (2A). P. 159 - 166.

32. ***Maslova N.P.*** Ancient platanoids and hamamelids: a case of morphological convergence? // Abstr. Fifth Paleobot. Palinol. Conf. June 26 – 30, 1998. Kracow, Poland. P. 114.

33. ***Maslova N.P.*** Fossil platanoids and hamamelids from the Paleogene of the Soviet Far East // Abstr. Sixth conf. Intern. Organiz. Paleobot. Guinhuangdao, China, 2000. P. 69.

34. ***Maslova N.P.*** Evolutionary trends in the family Platanaceae. In: Evolution, Genetics, Ecology and Biodiversity: Intern. Conf. Abstr. Vladivostok, 2001. P.91.

35. ***Maslova N.P.*** Paleocene Platanaceae – the step in evolution // Abstr. Intern. Meeting “Climate and biota of the Early Paleogene”. July 3 – 8 2001, Powell, Wyoming, USA. P.63.

36. ***Maslova N.P.*** Extinct and extant Platanaceae and Hamamelidaceae: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2003. №5. Suppl. P. 467 – 589.

37. ***Maslova N.P.*** Isomorphic polymorphism in the Platanaceae and Altingioideae and the problem of their relationship // Paleontol. J. 2007. V. 41. №11. P. 1118 – 1137.

38. ***Maslova N.P.*** A new taxon of infructescence *Sarbaicarpa* gen. nov. (Hamamelidales) from the Cenomanian-Turonian of the Western Kazakstan // Paleontol. J. (в печати).

39. ***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.

40. ***Maslova N.P.***, *Golovneva L.B.*, *Tekleva M.V.* Infructescences of *Kasicarpa* gen. nov. (Hamamelidales) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym-Enisey depression, western Siberia, Russia // Acta Paleobotanica. 2005. V. 45. № 2. P. 121 – 137.

41. ***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.

42. ***Maslova N.***, *Tekleva M*. Fossil reproductive structures: re-evaluation of Cretaceous diversity in Platanaceae // Abs. XVII Int. Bot. Cong. Vienna, Austria, Europe 17 – 23 July 2005. P. 185 – 186.

43. *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.

44. *Krassilov V.A.*, *Makulbekov N.M.*, ***Maslova N.P.*** *Ushia*, a Palaeocene angiosperm of Nothofagus affinities from the Lower Volga and Western Kazakhstan // Palaeontographica. 1996. Bd. 239B. Lfg. 4-6. S. 137-145.