

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ТЫЧИНОК И ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *PLATANUS X ACERIFOLIA* (AITON) WILLD. (PLATANACEAE) В СВЕТЕ ЗАДАЧ ПАЛЕОБОТАНИКИ

Н. П. Маслова

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка Российской академии наук

Изучены пределы изменчивости морфологических признаков тычинок и пыльцевых зерен *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd. из соцветий, собранных в различных географических точках — г. Анапа, Краснодарский край, Россия и г. Санта-Кристина, Испания. Для обеих групп показана высокая степень устойчивости таких признаков тычинок, как форма пыльников и микроспорангиев, развитые надсвязники. Форма надсвязника, степень его опушения и степень кутинизации тек в разных группах различны. Признаки пыльцевых зерен в обеих группах достаточно консервативны. Обсуждается значение полученных данных для палеоботанических исследований.

Ключевые слова: *Platanaceae*, *Platanus x acerifolia*, тычинки, пыльцевые зерна, морфология, изменчивость.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Platanus* L. (Platanaceae) характеризуется сложными тычиночными соцветиями, состоящими из центральной оси с располагающимися на ней сидячими или на ножке головками. Головка представляет собой более или менее массивное цветоложе с многочисленными радиально расходящимися от него тесно прижатыми друг к другу цветками. Ввиду отсутствия развитого околоцветника число цветков в головке визуально не определяется, но редко превышает сотню. Тычиночные цветки отличаются непостоянным числом тычинок (3–5, чаще 4) в пределах одной головки. Тычинки состоят из относительно короткой тычиночной нити и удлинённых тетраспорангиатных пыльников. Пыльник составлен из двух тек, вмещающих по два удлинённых микроспорангия и соединённых щитковидно расширенным на верхушке связником (Boothroyd, 1930; Von Balthazar, Schönerberger, 2009).

Диагностика ископаемых головчатых тычиночных соцветий строится, главным образом, на признаках организации тычинок, а также на особенностях общей морфологии и скульптуры поверхности пыльцевых зерен. Изучение пределов изменчивости этих признаков на массовом материале современного аналога может быть полезно для палеоботанической практики.

Ранее нами было проведено изучение морфологических и анатомических (строение эпидермы) признаков листьев *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd., собранных с одного дерева в окрестностях г. Анапа (Маслова и др., 2008а, б). Эти исследования показали высокую степень полиморфизма признаков листа. На основании значительной изменчивости практически всех макроморфологических признаков листьев *P. x acerifolia*, нами были выделены три основных морфотипа листовых пластинок, определена их приуроченность к различным участкам кроны дерева, показана зависимость исследованных состояний признаков от специфических микроклиматических условий (Маслова и др., 2008а). Интересные данные были получены также при исследовании кутикулярно-эпидермальных признаков у листьев, принадлежащих различным морфотипам и располагающихся в разных частях кроны одного дерева (Маслова и др., 2008б). Как оказалось, листья выделённых морфотипов в пределах одного дерева различаются по степени извилистости и толщине антиклинальных стенок основных клеток эпидермы, типу и диаметру оснований трихом, степени и типу складчатости кутикулы нижней и верхней поверхностей листовой пластинки. Также наблюдаются различия в размерных и количественных характеристиках различных эпидермальных структур.

Полученные для *P. x acerifolia* данные о вариабельности морфологических и анатомических признаков листьев побудили нас изучить у этого растения строение тычинок и пыльцевых зерен с целью выяснения степени индивидуальной и географической изменчивости этих репродуктивных структур платана. Результаты такого рода исследований могут быть полезны для решения вопросов систематики современного платана, а также помогут в определении таксономического веса признаков тычинок и пыльцевых зерен при идентификации ископаемых структур. Кроме того, сопоставление

пределов изменчивости признаков вегетативной и репродуктивной сфер у современного рода и его геологических предшественников может способствовать формированию более точных представлений о путях становления отдельных структур в ходе эволюции, а также оценке темпов эволюционных преобразований структур вегетативной и генеративной сфер в исследуемой группе растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные тычиночные соцветия были собраны в г. Анапа, Краснодарский край, Россия летом 2006 года (далее группа тычинок 1), а также вблизи г. Санта-Кристина, Каталония, Испания летом 2011 года (далее группа тычинок 2). В Анапе дерево, с которого были собраны для исследования тычиночные соцветия, произрастало на открытом, не затененном месте, в составе придорожной аллеи, на расстоянии около 2 км от моря; в Санта-Кристине дерево росло в окружении других деревьев, на расстоянии около 12 км от моря. Соцветия собирались с одного дерева, подвергались высушиванию на воздухе. Тычинки (по 50 штук в каждой группе) извлекались из одной головки, пыльцевые зерна — из одной тычинки, из одного микроспорангия. Тычинки и извлеченные из них пыльцевые зерна (по 30 штук в каждой группе) изучались при помощи электронного сканирующего микроскопа (СЭМ). Фотографии соцветий сделаны при помощи камеры Leica DFC420. Микрофотографии выполнены при помощи Camscan и Tescan Vega XMU, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Описание тычинок и пыльцевых зерен *P. x acerifolia*, Анапа, группа 1 (данные измерений приведены в Таблице 1). Пыльники тетраспорангиатные. Тычиночная нить относительно короткая. Пыльники большей частью продолговатые (табл. I, фиг. 4, 9), с параллельными краями, реже несколько расширяющиеся в направлении к надсвязнику (табл. I, фиг. 3, 5–8), иногда несколько асимметричные в силу разной длины микроспорангиев в теках. Связник хорошо выражен, переходит в сравнительно мощный надсвязник, имеющий округлую или коническую, слегка приплюснутую форму (табл. I, фиг. 3–10). Надсвязник густо опушен (табл. I, фиг. 3–10). Кутикула микроспорангиев относительно толстая, несет на поверхности мелкие утолщения в виде гранул, границы эпидермальных клеток практически не просматриваются (табл. I, фиг. 11). Микроспорангии узкие, продолговатые, в теках часто различны по размерам в пределах одной тычинки.

Таблица 1

Морфологические признаки тычинок и пыльцевых зерен *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd. (даны среднее, минимальное и максимальное значения, мкм)

Признаки	Группа 1 (г. Анапа)	Группа 2 (г. Санта-Кристина)
Тычинки		
Длина тычиночной нити	360,0 (222,0 – 555,0)	119,5 (66,0 – 210,0)
Длина микроспорангия	1944,6 (1622,0 – 2316,0)	1378,2 (1200,0 – 1777,0)
Ширина микроспорангия	560,9 (388,0 – 722,0)	376,9 (300,0 – 577,0)
Пыльцевые зерна		
Полярная ось	15,1 (12,8 – 17,2)	15,6 (13,1 – 17,5)
Экваториальный диаметр	14,7 (12,2 – 16,4)	13,2 (12,3 – 14,4)
Длина борозды	10,7 (8,8 – 12,5)	10,6 (7,8 – 13,2)
Ширина апокольпиума	5,6 (4,1 – 7,2)	4,5 (3,8 – 6,9)

Пыльцевые зерна трехбороздные, сферические (табл. III, фиг. 6, 7) или эллипсоидные (табл. III, фиг. 8). Борозды чечевицеобразные (табл. III, фиг. 6), реже эллиптические (табл. III, фиг. 7). Края борозд неотчетливые за счет того, что часть ячей разомкнута в направлении к борозде, мембрана борозд гранулярная (табл. III, фиг. 6). Скульптура поверхности зерна сетчатая, ячей округлые, продолговатые или полигональные, в числе до 4 на 2 мкм поверхности зерна (чаще 2–3).

Описание тычинок и пыльцевых зерен *P. x acerifolia*, Санта-Кристина, группа 2 (данные измерений приведены в Таблице 1). Пыльники тетраспорангиатные. Тычиночная нить очень короткая. Пыльники большей частью продолговатые (табл. II, фиг. 4, 5, 7, 9–12), с параллельными краями, иногда немного расширяющиеся в направлении к надсвязнику (табл. II, фиг. 3, 8), иногда несколько асимметричные в силу разной длины микроспорангиев в теках. Связник отчетливый, переходит в приплюснутый, реже округлый надсвязник (табл. II, фиг. 2–14). Надсвязник опушен (табл. II, фиг. 2–14). Основания кроющих трихом, оставшихся после их опадения, редки (табл. II, фиг. 14). Кутикула микроспорангиев тонкая, с отчетливо выраженными границами эпидермальных клеток (табл. II, фиг. 15). Микроспорангии узкие, продолговатые, в теках часто различны по размерам в пределах одной тычинки.

Пыльцевые зерна трехбороздные, большей частью эллипсоидальные (табл. III, фиг. 4, 10–12), реже сферические (табл. III, фиг. 9). Борозды эллиптические (табл. III, фиг. 9–12), реже чечевицеобразные (табл. III, фиг. 4). Края борозд неотчетливые за счет того, что часть ячей разомкнута в направлении к борозде, мембрана борозд гранулярная (табл. III, фиг. 4, 9, 10). Скульптура поверхности зерна сетчатая, ячей округлые, продолговатые или полигональные, в числе 2–3 на 2 мкм поверхности зерна.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

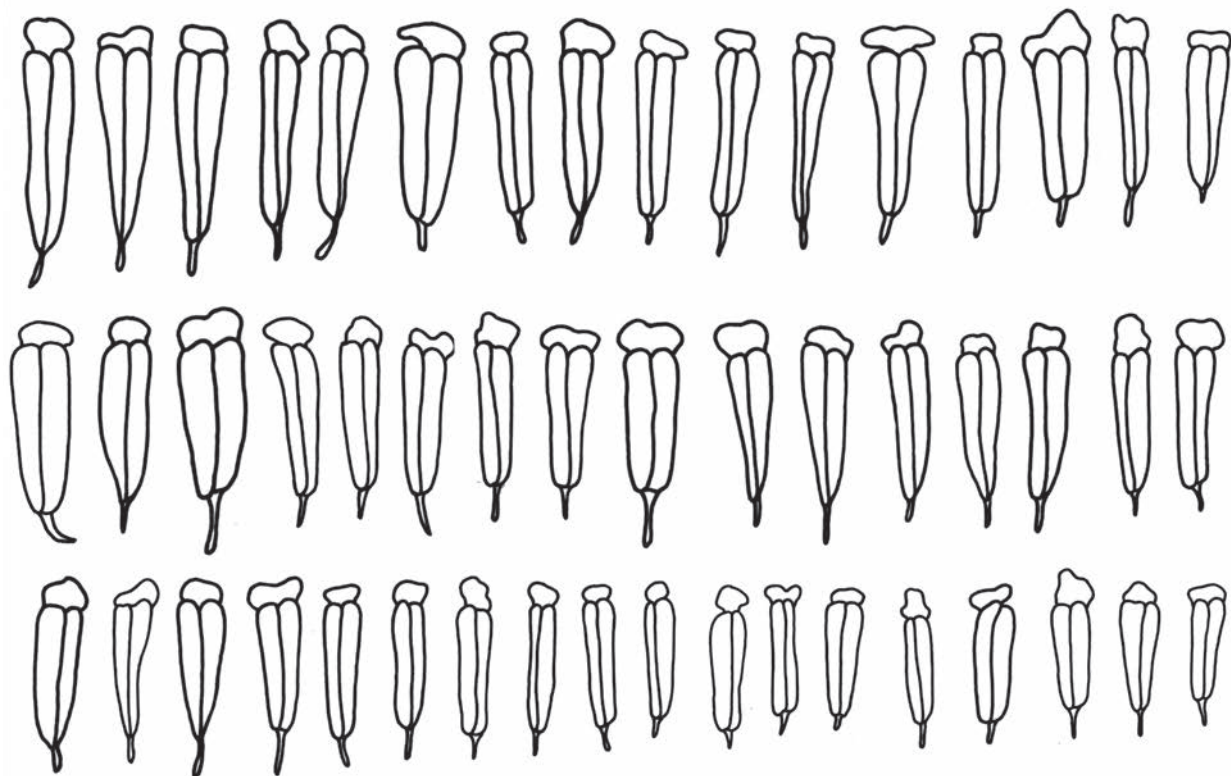
Проведенные исследования показали наличие изменчивости ряда морфологических признаков тычинок и в меньшей степени пыльцевых зерен у вида *P. x acerifolia*, произрастающего в различных географических точках — г. Анапа (группа тычинок 1) и г. Санта-Кристина (группа тычинок 2). Округлая форма головчатого соцветия в обеих группах одинакова, среднее значение диаметра головок у анапского платана несколько превышает таковое у испанского (7,8 мм и 6,4 мм соответственно). Число тычинок в цветке не постоянно и колеблется от 3 до 5 как в группе 1, так и в группе 2. Основные различия выявляются в размерных характеристиках и отчасти в форме тычинок, форме и степени опушения надсвязников, степени кутинизации микроспорангиев, соотношении форм пыльцевых зерен.

Морфологические признаки тычинок. Тычинки из группы 1 (рис. 1) отличаются более крупными размерами (длина теки от 1611 до 2316 мкм, ширина от 388 до 722 мкм; длина тычиночной нити от 222 до 555 мкм), чем тычинки из группы 2 (рис. 2), где длина теки варьирует от 1200 до 1777 мкм, ширина от 300 до 577 мкм, а длина тычиночной нити от 66 до 210 мкм. Таким образом, размерные характеристики пыльников группы 2 оказываются в пределах изменчивости этих показателей в группе 1. Тычинки группы 2 характеризуются более короткими тычиночными нитями. Их длина оказывается вне пределов варьирования этого показателя в группе 1 (66–210 мкм против 222–555 мкм соответственно). В целом, тычинки группы 1 отличаются более высоким показателем размаха вариации длины и ширины пыльников (705 мкм и 334 мкм соответственно против 577 мкм и 277 мкм у группы 2), а также длины тычиночной нити (333 мкм и 144 мкм в группах 1 и 2 соответственно).

Для тычинок обеих групп характерно неодинаковое развитие микроспорангиев в пределах одной теки, а также в разных теках в пределах одной тычинки (табл. I, фиг. 4; табл. II, фиг. 3, 5, 9–12), и, как следствие, несимметричность самих тек. Эта особенность была показана для платана ранее (Hufford, Endress, 1989). Несимметричность в развитии тек, отчасти, обуславливает некоторую вариабельность формы пыльников (появляются асимметричные формы).

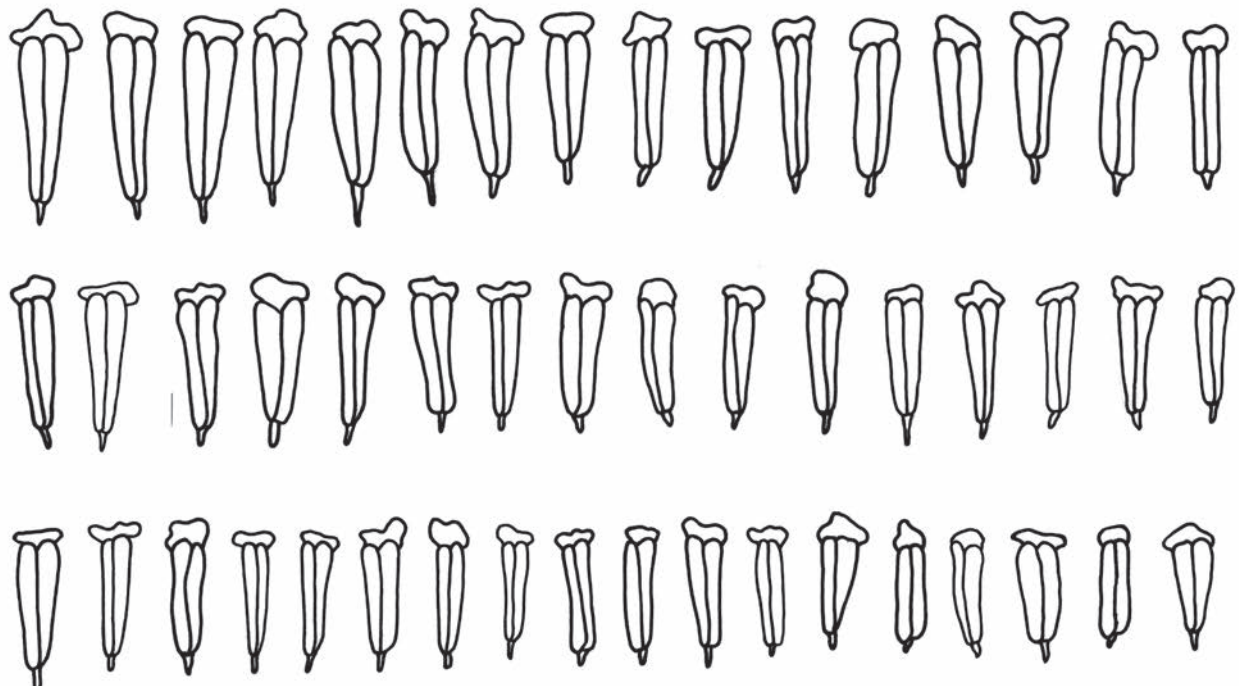
Связники в тычинках *P. x acerifolia*, как и у всех видов современного платана (Hufford, Endress, 1989), отчетливо выражены, трихомы и устьица в эпидерме связников в обеих группах не выявлены. Относительно развитые, опушенные надсвязники являются характерной чертой видов современного платана (Hufford, Endress, 1989). Исследованные тычинки из группы 1 характеризуются, в основном, округлыми или коническими надсвязниками, реже приплюснутыми (рис. 1), тогда как надсвязники у тычинок из группы 2 большей частью приплюснутые, реже округлые (рис. 2). Как видим, для тычинок обеих групп характерны округлые, конические или приплюснутые надсвязники, однако, имеются различия в частоте проявления этих признаков в группах 1 и 2.

Степень опушения надсвязников в группах 1 и 2 существенно различна. Надсвязники в группе 1 характеризуются обильным опушением, кроющие трихомы формируют заметный пучок, достигаю-



250 мкм —

Рис. 1. Морфологическая вариабельность тычинок *Platanus x acerifolia*, г. Анапа, Россия.
 Fig. 1. Range of stamen morphology variation in *Platanus x acerifolia*, Anapa, Russia.



250 мкм —

Рис. 2. Морфологическая вариабельность тычинок *Platanus x acerifolia*, г. Санта-Кристина, Испания.
 Fig. 2. Range of stamen morphology variation in *Platanus x acerifolia*, Santa-Cristina, Spain.

щий почти трети длины пыльников (табл. I, фиг. 8). Кроющие трихомы надсвязников отдельных тычинок переплетаются, создавая видимое невооруженным глазом опушение вокруг всего головчатого соцветия (табл. I, фиг. 1, 2). В то же время надсвязники у тычинок в группе 2 опушены незначительно, после опадения трихом можно наблюдать их редкие основания (табл. II, фиг. 13, 14). Имеющиеся трихомы значительно короче, чем таковые в группе 1.

Как известно, трихомы играют важную роль в поддержании водного баланса и температуры тканей листа, в определенной мере регулируя газообмен и транспирацию. Тычинки группы 1 были взяты с дерева, произрастающего на открытом месте (при относительно более сильном освещении), на расстоянии 2 км от моря. Дерево, с которого были взяты тычинки группы 2, росло в более затененном месте (в окружении других деревьев), на существенно большем расстоянии от моря (около 12 км). Соответственно, исследованные группы тычинок развивались в разных условиях: группа 1 — при относительно большем освещении и большей влажности, тогда как группа 2 — при меньшем освещении и меньшей влажности. Наблюдаемая разница в степени развития трихом, очевидно, явилась реакцией растения на разные условия произрастания.

Еще одним проявлением различной реакции растения на окружающие условия явилось состояние покрова микроспорангиев. В группе 1 кутикула более мощная (табл. I, фиг. 11), чем в группе 2 (табл. II, фиг. 15), несет мелкие утолщения в виде гранул.

Морфологические признаки пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна обеих групп достаточно константны по всем основным изученным признакам. Изменчивости подвержена лишь форма пыльцевого зерна, особенно выраженная в группе 1, где отмечаются как сферические, так и продолговатые в экваториальном положении зерна. Экваториальный диаметр у зерен из группы 1 имеет несколько более широкие пределы изменчивости, чем таковой у зерен из группы 2 (12,2—16,4 мкм и 12,3—14,4 мкм соответственно). Этот признак в группе 1 также характеризуется большим размахом изменчивости (4,2 мкм в группе 1 против 2,1 мкм в группе 2). Однако средние значения экваториального диаметра и полярной оси у зерен в обеих группах различаются незначительно (14,7 и 15,1 в группе 1 и 13,2 и 15,6 в группе 2). Различия наблюдаются также и в соотношении форм борозд: у зерен группы 1 они чечевицеобразные, реже эллиптические, тогда как у зерен группы 2 преобладают эллиптические борозды, а чечевицеобразные более редки. В остальном, все размерные характеристики, а также качественные признаки (число борозд, особенности поверхности апертурных и безапертурных участков) у зерен обеих групп практически идентичны.

В литературе пыльцевые зерна *Platanus* описаны как трехбороздные или редко трехбороздноорывые (Denk, Tekleva, 2006; Теклева, 2007). Мы исследовали пыльцевые зерна с помощью СЭМ. Этот метод не дает возможности достоверно определить наличие ор у пыльцевого зерна, поэтому определение трехбороздноорывого типа пыльцевого зерна затруднено.

Анализ признаков морфологии и ультраструктуры пыльцевых зерен ряда видов современного платана показал достаточно высокую степень их единообразия (Denk, Tekleva, 2006). В первую очередь, это касается таких признаков, как размер зерна, характер орнаментации его поверхности, форма и размер борозд.

Таким образом, часть морфологических признаков тычинок и пыльцевых зерен в группе 1 по сравнению с группой 2 варьирует в большей степени, что отражается, в первую очередь, в значениях размаха изменчивости.

Значение полученных данных для палеоботанических исследований. Полученные данные по индивидуальной и географической изменчивости тычинок и пыльцевых зерен современного вида платана ценны для палеоботанических исследований, где не всегда есть возможность иметь значительные выборки и получить представление о пределах изменчивости признаков ископаемого вида. Следуя принципу теории транзитивного полиморфизма С. В. Мейена (1978), исследователь может допускать сходные модусы изменчивости отдельных признаков у ископаемого таксона и его близко-временного аналога.

Находки ископаемых тычиночных соцветий, в той или иной степени сближаемых с таковыми у платановых, не редки (Krassilov, 1973; Manchester, 1986; Crane et al., 1988; Friis et al., 1988; Crane et al., 1993; Pedersen et al., 1994; Krassilov, Shilin, 1995; Magallón-Puebla et al., 1997; Маслова, 2002; Маслова, Кодрул, 2003; Mindell et al., 2006; Маслова и др., 2007; Maslova et al., 2012; Kodrul et al., 2013). Макроморфологически эти соцветия практически идентичны таковым у платана, отличаясь, в сущности, только меньшими размерами головок. На основании микроструктурных данных такие внешне не различимые соцветия были отнесены к разным вымершим родам и семействам (Maslova, 2010).

При исследовании головчатых ископаемых соцветий, как правило, значительно более мелких, чем современные (Friis et al., 1988), чрезвычайно важна их сохранность. Находки могут быть представлены отпечатками, лишь в общем виде отражающими строение соцветия, отпечатками с сохранившимися фитолеймами, позволяющими получить информацию об анатомических особенностях некоторых структур, а также трехмерно сохранившимися соцветиями. В зависимости от типа сохранности материала, а также числа находок палеоботаник имеет возможность получать различный объем информации о строении объекта исследования. В этом случае особенно важны знания о диагностическом весе отдельных признаков, пределах их варьирования, числе возможных состояний. Лишь в очень редких случаях палеоботаник имеет дело с многочисленными находками репродуктивных структур в одном местонахождении, что позволило бы оценить степень индивидуальной изменчивости признаков репродуктивной сферы ископаемого вида. В других случаях, особенно при ощущаемом дефиците такого рода палеонтологического материала для такого рода анализа, в качестве сравнительной модели могут использоваться данные об изменчивости признаков у современного аналога.

У изученных нами тычинок *P. x acerifolia* наиболее константными для обеих групп являются такие признаки, как наличие короткой тычиночной нити, стабильность формы пыльников и микроспорангиев, выраженное развитие связника. В то же время форма надсвязника в группах обычно отличается — в группе 1 чаще выражена округлая или коническая форма, реже приплюснутая, а в группе 2 чаще встречается приплюснутая, реже округлая форма. Трудно сказать, какими причинами обусловлено такое различие в пределах одного вида, однако, оно четко выражено.

При идентификации ископаемых платановых степени развития связника и форме надсвязника придается большое значение. Тычинки древних платановых, большей частью, имеют развитые связники. Надсвязники могут быть в разной степени развитыми: от слабо выраженных у *Aquia brookensis* Crane, Pedersen, Friis et Drinnan (Crane et al., 1993) до более или менее массивных, имеющих различную форму — коническую у *Platananthus synandrus* Manchester (Manchester, 1986) и *P. speirsae* Pigg et Stockey (Pigg, Stockey, 1991), треугольную у *P. scanicus* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988), сплюснутую у *P. hueberi* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988) или пельгатную у *P. potomacensis* Friis, Crane et Pedersen (Friis et al., 1988). Как видим, одним из признаков, по которому различались виды рода *Platananthus* Manchester, являлась форма надсвязника. Дальнейшие исследования изменчивости признаков строения тычинок, в частности надсвязников, у других современных видов платана поможет в сравнительном плане более точно оценить диагностический вес признака «форма надсвязника», однако, основываясь на представленных в этой статье результатах, можно заключить, что этот признак может быть по-разному выражен в пределах одного вида и, соответственно, его решающее значение при идентификации видов сомнительно.

Присутствие кроющих трихом и устьиц в эпидерме связника и надсвязника ископаемых тычинок является одним из их диагностических признаков. Так, эпидерма связников и надсвязников у *Platananthus potomacensis*, *P. scanicus*, *P. speirsae*, *Platanus richteri* Knobloch et Mai лишена волосков, тогда как у *Platananthus hueberi*, *P. synandrus*, *Platanus neptuni* (Ettingshausen) Bůžek, Holy et Z. Kvaček, *Aquia brookensis* и *Archaranthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul, а также у тычиночных комплексов *Macginistemon mikaneides* (MacGinitie) Manchester пыльники опушены. Кроме этого, эпидерма связника *Aquia brookensis* снабжена многочисленными устьицами или устьицеподобными секреторными порами, у *Archaranthus krassilovii* она несет аномоцитные устьица. Думается, что в случае с ископаемыми тычинками существенным является лишь факт присутствия/отсутствия трихом в их эпидерме, тогда как степень развития опушения может свидетельствовать, как и в случае с изученными нами тычинками *P. x acerifolia* из разных мест произрастания, только об адаптивной реакции растения на условия определенной климатической обстановки. То же самое касается и степени кутинизации покровов, которая напрямую зависит от условий среды.

Исследование пыльцевых зерен древних представителей платановых и сближаемых с ними таксонов проводилось на материале, полученном непосредственно из пыльников (Friis et al., 1988; Pedersen et al., 1994; Маслова, 2002; Maslova et al., 2012; Tekleva, Denk, 2012), а также изучались пыльцевые зерна, прилипшие к различным частям плодов (Maslova et al., 2011; Маслова, Теклева, 2012; Kodrul et al., 2013). В первом случае имеется обширный материал и существует возможность изучить пределы варьирования отдельных признаков, а также выявить наиболее значимые диагностические признаки ископаемого вида. Во втором случае число объектов для исследования ограничено небольшой случайной выборкой и при идентификации таких прилипших пыльцевых зерен могут помочь знания об изменчивости их признаков, полученные на инситуальных пыльцевых зернах. Ранее на основании анали-

за имеющихся знаний по ископаемым представителям платановых были выявлены наиболее важные для родовой диагностики палинологические признаки (Теклева, 2007; Tekleva, Maslova, 2011). Это прежде всего апертурный тип пыльцевого зерна, характер ретикулума, особенности организации сетки в районе края апертур, характер поверхности апертурных мембран.

Морфологические признаки пыльцевых зерен в полной мере отражают общую для репродуктивных структур стратегию — они относительно консервативны в пределах одного рода при наличии высокого эволюционного потенциала (Tekleva, Maslova, 2011). Кроме этого, как продемонстрировано нами на примере *P. x acerifolia*, морфологические признаки пыльцевых зерен оказываются даже более консервативными по сравнению с признаками продуцирующих их тычинок, оказываясь практически вне зависимости от влияния условий среды произрастания растения. Изучение изменчивости морфологических признаков у растений одного вида, произрастающих в различных средах обитания, позволяет оценить качественное своеобразие отдельных популяций, определить фенотипические дистанции между ними, а также сформировать представление о характере и направлении адаптивных изменений. Эти знания имеют несомненное значение для познания путей возникновения и становления древних растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит М. В. Теклеву (ПИН РАН) за конструктивное обсуждение результатов исследования, а также Л. Б. Головнёву (БИН РАН) и Т. М. Кодрул (ГИН РАН) за ценные замечания при подготовке рукописи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

- Лотова Л. И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2010. 512 с.
- Маслова Н. П. Новое раннепалеогеновое растение семейства Platanaceae (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 89—101.
- Маслова Н. П., Волкова Л. Д., Горденко Н. В. Морфологическая изменчивость листьев *Platanus acerifolia* Willd. (Platanaceae) и подходы к определению меловых дисперсных листьев платанового облика // Ботан. журн. 2008а. Т. 93. № 6. С. 825—839.
- 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. 2008б. Т. 93. № 7. С. 982—995.
- Маслова Н. П., Кодрул Т. М. *Archaranthus* gen. nov. — новый род платановых из маастрихт — палеоценовых отложений Амурской области // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 92—100.
- Маслова Н. П., Кодрул Т. М., Теклева М. В. Новое тычиночное соцветие *Bogutchanthus* gen. nov. (Hamamelidales) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 89—103.
- Маслова Н. П., Теклева М. В. Соплодия *Friisicarpus sarbaensis* sp. nov. (Platanaceae) из сеноман-турона Западного Казахстана // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 98—106.
- Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общей биологии. 1978. Т. 39. С. 495—508.
- Теклева М. В. Ультраструктура спородермы в систематике и филогении ископаемых гнетофитов и платаноидов. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 2007. 24 с.
- Boothroyd L. E. The morphology and anatomy of the inflorescence and flower of the Platanaceae // Amer. J. Bot. 1930. Vol. 17. № 7. P. 678—693.
- Crane P. R., Manchester S. R., Dilcher D. L. Morphology and phylogenetic significance of the angiosperm *Platanites hybridicus* from the Palaeocene of Scotland // Palaeontology. 1988. Vol. 31. P. 503—517.
- Crane P. R., Pedersen K. R., Friis E. M., Drinnan A. N. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with *Sapindopsis* leaves from the Potomac Group of Eastern North America // Syst. Bot. 1993. Vol. 18. № 2. P. 328—324.
- Denk T., Tekleva M. V. Comparative pollen morphology and ultrastructure of *Platanus*: implications for phylogeny and evaluation of the fossil record // Grana. 2006. Vol. 45. P. 195—221.
- Friis E. M., Crane P. R., Pedersen K. R. Reproductive structures of Cretaceous Platanaceae // Det. Kong. Danske Vidensk. Selskab Biol. Skrift. 1988. Vol. 31. P. 1—55.
- Hufford L. D., Endress P. K. The diversity of anther structures and dehiscence patterns among Hamamelidaceae // Bot. J. Linn. Sci. 1989. Vol. 99. № 4. P. 301—346.

- Kodrul T. M., Maslova N. P., Tekleva M. V., Golovneva L. B. Platanaceous reproductive structures and leaves from the Cretaceous locality Kundur, Amur Region, Russia // *Palaeobotanist*. 2013. Vol. 62. P. 123–148.
- Krassilov V. A. Upper Cretaceous staminate heads with pollen grains // *Palaeontology*. 1973. Vol. 16. P. 41–44.
- Krassilov V. A., Shilin P. V. New platanoid staminate heads from the Mid–Cretaceous of Kazakhstan // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1995. Vol. 85. P. 207–211.
- Magallón-Puebla S., Herendeen P. S., Crane P. R. *Quadriplatanus georgianus* gen. et sp. nov.: staminate and pistillate platanaceous flowers from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, U.S.A // *Int. J. Plant Sci.* 1997. Vol. 158. № 3. P. 373–394.
- Manchester S. R. Vegetation and reproductive morphology of an extinct plane tree (Platanaceae) from the Eocene of Western North America // *Bot. Gaz.* 1986. Vol. 147. P. 200–226.
- Maslova N. P. Systematics of fossil platanoids and hamamelids // *Paleontol. J.* 2010. Vol. 44. № 11. P. 1379–1466.
- Maslova N. P., Tekleva M. V., Remizova M. V. *Krassilovianthus* gen. nov., a new staminate inflorescence with similarities to Platanaceae and Hamamelidaceae from the Cenomanian-Turonian of western Kazakhstan // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2012. Vol. 180. P. 1–14.
- Maslova N. P., Tekleva M. V., Sokolova A. B., Broushkin A. V., Gordenko N. V. Infructescences of *Friisicarpus kubaensis* sp. nov. and leaves of *Ettingshausenia kubaensis* sp. nov. from the Albian-Cenomanian of Chulym-Yenisei depression, Russia // *Palaeobotanist*. 2011. Vol. 60. № 2. P. 209–236.
- Mindell R. A., Stockey R. A., Beardt G. Anatomically preserved staminate inflorescences of *Gynoplatananthus oysterbayensis* gen. et sp. nov. (Platanaceae) and associated pistillate fructifications from the Eocene of Vancouver Island, British Columbia // *Int. J. Plant Sci.* 2006. Vol. 167. № 3. P. 591–600.
- Pedersen K. R., Friis E. M., Crane P. R., Drinnan A. N. Reproductive structures of an extinct platanoid from the Early Cretaceous (Latest Albian) of Eastern North America // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1994. Vol. 80. P. 291–303.
- Pigg K. B., Stockey R. A. Platanaceous plants from the Paleocene of Alberta, Canada // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1991. Vol. 70. № 1/2. P. 125–146.
- Tekleva M. V., Denk T. Sporoderm ultrastructure of *Platanus queditzburgensis* Pacltová emend. Tschan, Denk et von Balthazar from the Late Cretaceous of Germany // *Acta Palaeobotanica*. 2012. Vol. 52. № 1. P. 177–191.
- Tekleva M. V., Maslova N. P. Pollen morphology and ultrastructure of fossil platanoids and modern *Platanus*: significance for systematics and phylogeny // *Advances in Environmental Research*. NY: Nova Science Publishers, 2011. Vol. 10. P. 121–142.
- Von Balthazar M., Schönenberger J. Floral structure and organization in Platanaceae // *Int. J. Plant Sci.* 2009. Vol. 170. № 2. P. 210–255.

**MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF STAMENS AND POLLEN
OF *PLATANUS X ACERIFOLIA* (AITON) WILLD. (PLATANACEAE)
IN RELATION TO PALAEOBOTANY**

N. P. Maslova

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences

The range of the variability of the morphological characters of stamens and pollen grains in *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd. from different geographical locations – Anapa, Krasnodar region, Russia (group 1) and Santa Cristina, Spain (group 2) was studied. A high degree of conservatism of such stamens features as the form of anthers, the form of pollen sacks, and the prominent apical extension of the connectives for both groups is shown. The shape and degree of pubescence of the apical extension of the connective, as well as the degree of the cutinization of theca are different in two groups. The characters of pollen grains in both groups are quite conservative. The implications of these data for paleobotanical research are discussed.

ТАБЛИЦА I

Тычиночное соцветие и тычинки *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd., г. Анапа, Россия.

- 1 — общий вид головчатого соцветия;
- 2 — фрагмент соцветия, видно опушение;
- 3–9 — общий вид тычинок;
- 10 — апикальная часть тычинки, виден округлый опушенный надсвязник;
- 11 — кутикула микроспорангия, границы клеток не видны.

PLATE I

Staminate inflorescence and stamens of *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd., Anapa, Russia.

- 1 — head;
- 2 — fragment of the head, trichomes are visible;
- 3–9 — morphology of the stamens;
- 10 — apex of the stamen, rounded tomentous apical extension of the connective is visible;
- 11 — cuticle of the pollen sac, boundaries between cells are inconspicuous.

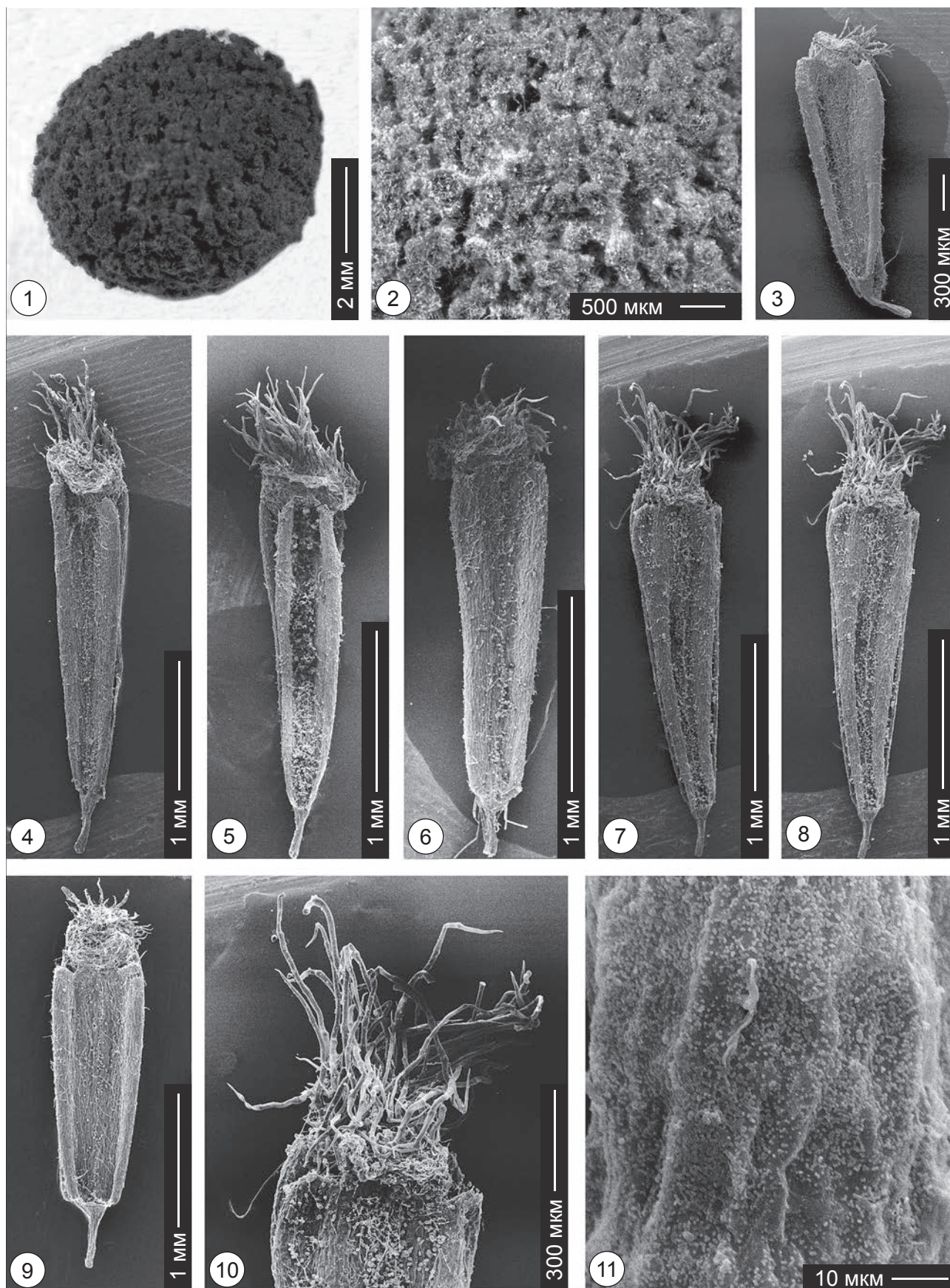


ТАБЛИЦА II

Тычиночное соцветие и тычинки *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd., г. Санта-Кристина, Испания.

- 1 — общий вид головчатого соцветия;
- 2 — фрагмент соцветия, видны апикальные части тычинок, опушение слабо развито;
- 3–12 — общий вид тычинок;
- 13 — апикальная часть тычинки, виден сплюснутый слабо опушенный надсвязник;
- 14 — сплюснутый надсвязник, видны основания опавших кроющих трихом;
- 15 — кутикула микроспорангия, границы клеток отчетливые.

PLATE II

Staminate inflorescence and stamens of *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd., Santa-Cristina, Spain.

- 1 — head;
- 2 — fragment of the head, the apex of the stamens are visible, pubescence weakly expressed;
- 3–12 — morphology of the stamens;
- 13 — apex of the stamen, flattened slightly tomentous apical extension of the connective is visible;
- 14 — flattened apical extension of the connective, trichome bases are visible;
- 15 — cuticle of the pollen sac, the boundaries between cells are prominent.

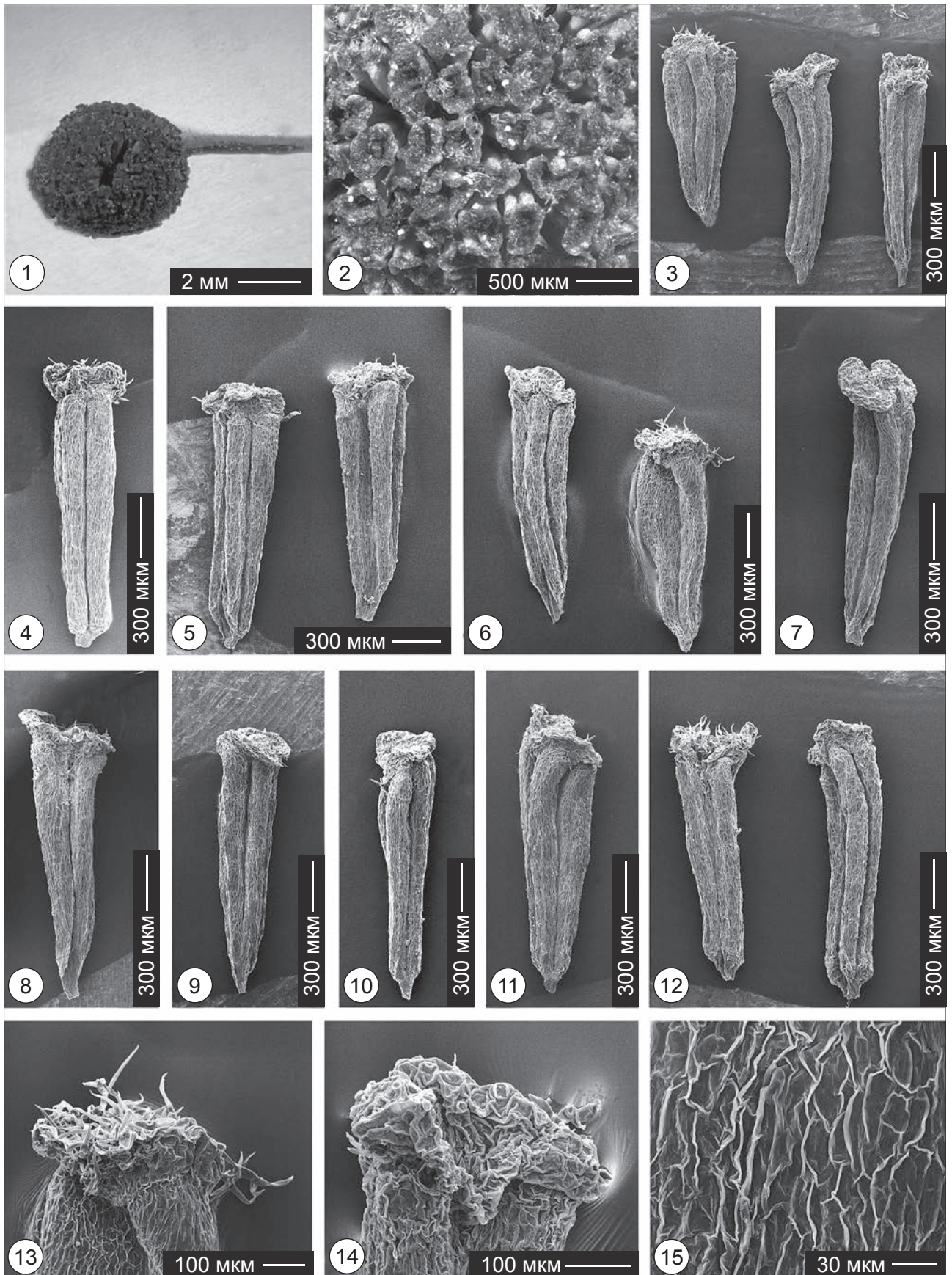


ТАБЛИЦА III

Пыльцевые зерна *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd., г. Анапа, Россия (фиг. 1, 3, 5–8) и г. Санта-Кристина, Испания (фиг. 2, 4, 9–12).

1, 2 — группа пыльцевых зерен;

3 — три пыльцевых зерна, два (внизу) в полярном положении, одно (вверху) — в экваториальном;

4 — два пыльцевых зерна, слева в экваториальном положении, справа — в полярном;

5–12 — пыльцевые зерна.

PLATE III

Pollen grains of *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd., Anapa, Russia (figs. 1, 3, 5–8) and Santa-Cristina, Spain (figs. 2, 4, 9–12).

1, 2 — pollen grains;

3 — three pollen grains, two (lower) from polar, one (upper) from equatorial view;

4 — two pollen grains from equatorial (left) and polar (right) view;

5–12 — pollen grains.

