

УДК 561.5:551.763

ПЕРВОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО ПОВРЕЖДЕНИЙ МИКРОМИЦЕТАМИ СОПЛОДИЙ МЕЛОВОГО РОДА *FRIISICARPUS* N. MASLOVA ET HERMAN (PLATANACEAE)

© 2023 г. Н. П. Маслова^{a, *}, М. В. Теклева^{a, **}, Е. Ю. Благовещенская^{b, ***}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: paleobotany_ns@yahoo.com

**e-mail: tekleva@mail.ru

***e-mail: kathryn@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.06.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 04.07.2023 г.

Впервые описаны вызванные микромицетами сходные по морфологии повреждения карпелей двух видов рода *Friisicarpus*, *Platanaceae*: *F. kubaensis* (Западная Сибирь, альб–сеноман) и *F. sarbaensis* (Западный Казахстан, сеноман–турон). Плодовые тела микромицетов развиты внутри тканей, образуя бугорки на поверхности карпелей. Морфология плодовых тел, их расположение на субстрате, а также выпадение из субстрата после созревания сближают изученные грибы с некоторыми современными представителями порядка *Pleosporales*. Обсуждается возможная роль насекомых в переносе грибных спор, а также участие артропод в процессах опыления ранних платановых.

Ключевые слова: платановые, микромицеты, альб–сеноман, сеноман–турон, Западная Сибирь, Западный Казахстан

DOI: 10.31857/S0031031X23060077, **EDN:** EBLBWL

ВВЕДЕНИЕ

Монотипное ныне семейство *Platanaceae* в геологическом прошлом было обширной группой, игравшей значительную, часто даже доминирующую роль в формировании растительного покрова Северного полушария в мелу и кайнозое (напр., Manchester, 1986; Friis et al., 1988; Maslova, 2003, 2010; Tschan et al., 2008; Golovneva, 2009; Головнева, 2011; Huegele et al., 2019; Huegele, Manchester, 2022 и др.). Репродуктивные структуры ископаемых платановых представляют собой головчатые тычиночные соцветия и соплодия, внешне мало отличающиеся от таковых у современного рода *Platanus* L. Роды ископаемых платановых были выделены на основании признаков микроструктурной организации головок, которые из-за очень мелких размеров изучаются при помощи сканирующей электронной микроскопии и компьютерной томографии.

Род *Friisicarpus* N. Maslova et Herman (Maslova, Herman, 2006) характеризуется головчатыми соплодиями, состоящими из 50–100 плотно прижатых друг к другу пентамерных цветков с хорошо развитым околоцветником (рис. 1). Описано семь видов рода: *F. brookensis* (Crane, Pedersen, Friis et

Drinnan) N. Maslova et Herman, ранний–средний альб (Crane et al., 1993); *F. marylandensis* (Friis, Crane et Pedersen) N. Maslova et Herman, поздний альб (Friis et al., 1988); *F. elkneckensis* (Pedersen, Friis, Crane et Drinnan) N. Maslova et Herman, поздний альб (Crane et al., 1993); *F. dakotensis* Wang, Dilcher, Schwarzwald et Kvaček, альб (Wang et al., 2011; Huegele, Wang, 2023); *F. kubaensis* N. Maslova, Tekleva et Sokolova, альб–сеноман (Maslova et al., 2011); *F. sarbaensis* N. Maslova et Tekleva, сеноман–турон (Маслова, Теклева, 2012) и *F. carolinensis* (Friis, Crane et Pedersen) N. Maslova et Herman, сантон–кампан (Friis et al., 1988). До рода определены меловые соплодия из штата Канзас, США (Wang, 2008), Швеции (Friis et al., 1988) и Западной Сибири, Россия (Maslova, Herman, 2006). В процессе изучения соплодий *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* нами были обнаружены следы повреждения карпелей микромицетами. Это первое палеонтологическое свидетельство повреждений репродуктивных структур ископаемых платановых.

К настоящему времени накоплен большой объем описаний различных фитопатологических проявлений у ископаемых растений, включающих в себя следы питания, мины, галлы, скелети-

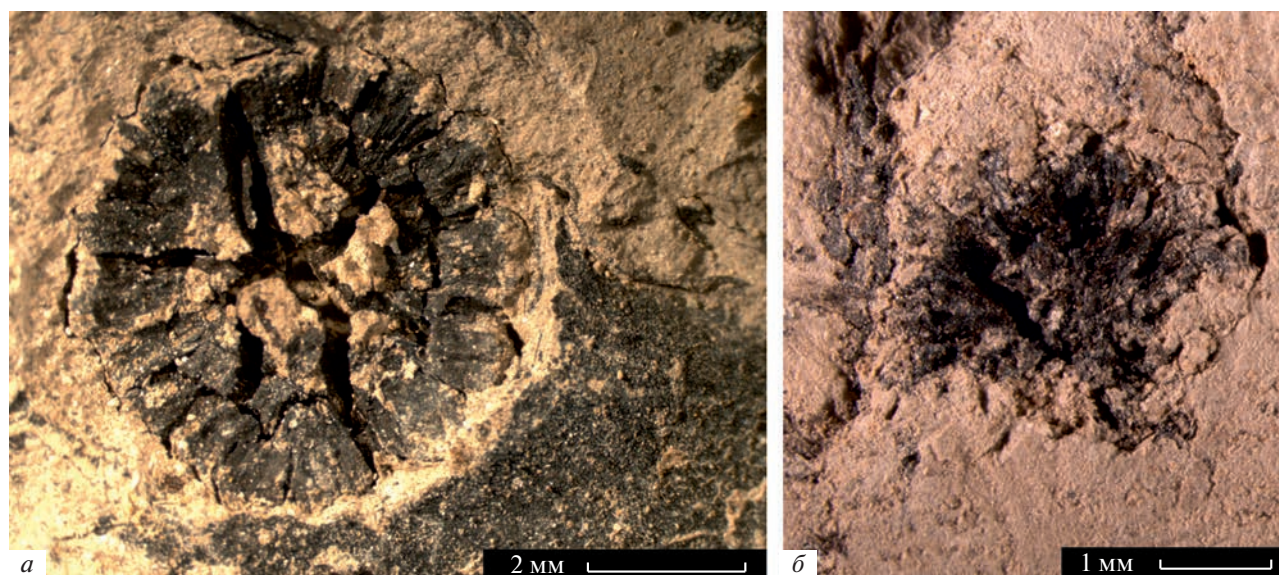


Рис. 1. Соплодия *Friisicarpus kubaensis* (а) и *F. sarbaensis* (б): а — экз. № 5167-576, Западная Сибирь, местонахождение Кубаево, альб—сеноман; б — экз. № 417-89, Западный Казахстан, сеноман—турон.

рование, яйцекладки и др. В целях систематизации таких данных широко используется периодически дополняющийся каталог, предложенный К. Лабандейрой с соавт. (Labandeira et al., 2007). Большинство типов повреждений зарегистрировано на ископаемых листьях, для репродуктивных структур таких сведений существенно меньше. По наличию следов повреждений разных органов ископаемых растений различными агентами (напр., артроподами, различными микроорганизмами и др.) могут быть прослежены механизмы коэволюционных связей растений и других организмов, что существенно для понимания путей становления этих групп, а также для характеристики биоты в целом и познания закономерностей эволюции на уровне сообществ.

Ведущая, часто даже доминирующая, роль грибов среди микроорганизмов в процессах биоповреждений растений обусловлена наличием у них богатого ферментативного аппарата, позволяющего им, благодаря таким метаболическим особенностям, осваивать различные сложные субстраты, которые недоступны другим микроорганизмам (Дьяков, 2003).

В статье обсуждаются проблемы, связанные с идентификацией определенных типов повреждений ископаемых растений, а также возможная связь меловых микромицетов и артропод и их роль в процессе становления способов опыления у ранних покрытосеменных.

Авторы благодарны коллегам из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и Биолого-почвенного ин-та Дальневосточного отделения РАН (ныне Федеральный на-

учный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН — ФНЦ ДВО РАН) за сбор и предоставленную возможность изучения фоссилий, Д.В. Василенко (ПИН РАН) за конструктивное обсуждение результатов исследования, В.М. Ионову за помощь в создании карты, отражающей расположение местонахождений, рецензентам А.Б. Герману и М.Г. Моисеевой (ГИН РАН) за ценные советы и рекомендации. Работа выполнена в рамках темы государственного задания МГУ №121032300081-7 (Е.Ю.Б.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для этого исследования послужили структурно сохранившиеся соплодия двух видов рода *Friisicarpus* из двух меловых местонахождений в Западной Сибири и Западном Казахстане (рис. 2).

Соплодия *F. kubaensis* были собраны из отложений альб—сеноманского возраста в местонахождении Кубаево, расположенном на р. Кия, в 7 км севернее дер. Дмитриевка, недалеко от с. Кубаево, Мариинский р-н, Кемеровская обл., Россия (рис. 2). Коллекция была собрана коллективом сотрудников лаб. палеоботаники ПИН РАН (А.В. Баженовым, Н.В. Баженовой, Е.В. Карасевым, В.А. Красиловым и А.Б. Соколовой), лаб. артропод ПИН РАН (А.С. Шмаковым, Е.В. Яном) и лаб. палеоботаники ФНЦ ДВО РАН (А.Б. Авраменко).

Соплодия *F. sarbaensis* происходят из толщи серых глин сеноман—туронского возраста в Сарбайском карьере недалеко от г. Рудный, Западный Казахстан (рис. 2). Коллекция соплодий была со-

брана П.В. Шилиным (Ин-т ботаники и фитоинтродукции Министерства экологии, геологии и природных ресурсов Республики Казахстан) и любезно передана им в 2009 г. Н.П. Масловой.

Обоснование возраста флороносных отложений указанных местонахождений было представлено ранее при описании соплодий этих двух видов (Maslova et al., 2011; Маслова, Теклева, 2012).

Фрагменты соплодия очищались от породы плавиковой кислотой, после чего монтировались на предметные столики, покрывались палладием и изучались в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) TESCAN-Vega. Фотографии соплодий сделаны при помощи цифровой камеры Nikon Coolpix 8700.

Изученный материал хранится в ПИН РАН, колл. №№ 417 и 419 (Сарбайский карьер) и № 5167 (местонахождение Кубаево).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе изучения микроструктурного строения соплодий *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* с использованием СЭМ были обнаружены повреждения апикальных частей карпелей. На карпелях *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* имеются округлые или овальные бугорки (рис. 3, б; табл. XIII, фиг. 3, 5, 6; табл. XIV, фиг. 4–6; см. вклейку), а также аналогичных форм ямки (табл. XIV, фиг. 1–3; рис. 3, а, в–е; 4, а, б). Внешне оба типа повреждений как на кийских, так и на сарбайских плодах выглядят идентично. На карпелях *F. kubaensis* диаметр бугорков варьирует от 35 до 160 мкм, диаметр ямок — от 60 до 136 мкм; на карпелях *F. sarbaensis* имеются бугорки диаметром от 44 до 110 и ямки — диаметром от 70 до 114 мкм. Структуры, обнаруживаемые в разрывах покровов плодолистиков *F. sarbaensis*, идентифицированы как плодовые тела микромицетов (табл. XIV, фиг. 6; рис. 3, б; 4, в, г). При анализе основания ямок на плодолистиках обоих видов обнаружены структуры, сходные с грибными гифами (табл. XIII, фиг. 2; табл. XIV, фиг. 2, 4, 5; рис. 3, а, в, д; 5, в). Удалось отделить одно из плодовых тел (рис. 5, а, б). Стенка плодового тела сформирована гифами различного диаметра, от 2 до 5 мкм. Свободные ветвящиеся гифы диаметром 3–4 мкм обнаружены на одном образце *F. sarbaensis* (рис. 5, г), при этом иные свидетельства развития грибных структур здесь отсутствуют. На поверхности карпелей обоих видов встречаются скопления спор (вероятно, грибных, рис. 3, е; 4, д). Очевидно, что споры покрыты слизью, поэтому их истинный диаметр, а также характер скульптуры поверхности установить невозможно. Исходя из имеющихся фактов, можно заключить, что споры эллипсоидальные, их поверхность бородавчатая, диаметр колеблется от 8×12 до 10×16 мкм.

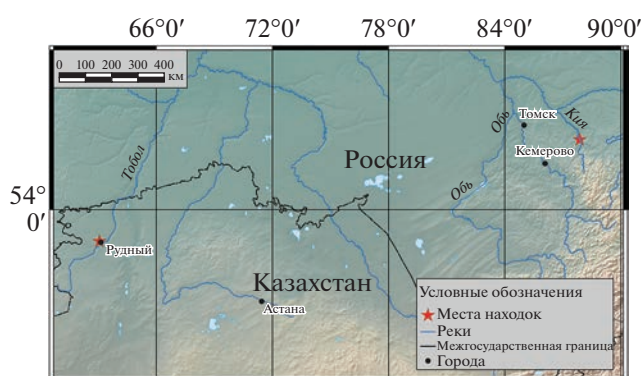


Рис. 2. Карта, показывающая расположение местонахождений (отмечены звездочкой), выполнена с использованием данных Natural Earth (<https://www.naturalearthdata.com>) и OpenStreetMap (<https://www.openstreetmap.org>).

ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика растения-хозяина. Описанные повреждения карпелей двух видов мелового рода *Friisicarpus* являются первым свидетельством поражения микромицетами репродуктивных структур ископаемых платановых. Изученные соплодия отличаются 3D сохранностью, что позволило наиболее полно охарактеризовать их микроструктурную организацию, строение отдельных плодов, а также интерпретировать следы их повреждений.

Соплодия обоих азиатских видов *Friisicarpus* сходны по макроморфологии (рис. 1), отличаясь лишь на микроморфологическом уровне: (1) степенью развития и характером трихомов на оси соплодия (трихомы трех различных типов и чечевичкоподобные структуры на оси соплодия у *F. kubaensis*/трихомы, развивающиеся на одной эпидермальной клетке у *F. sarbaensis*); (2) степенью развития околоцветника (элементы околоцветника свободные от основания, линейные, с почти параллельными краями у *F. kubaensis*/тесно прижатые друг к другу элементы околоцветника, в результате чего их форма неотчетливо определяется у *F. sarbaensis*); (3) наличием/отсутствием столбиков (карпели *F. kubaensis* имеют короткие столбики, тогда как у плодов *F. sarbaensis* столбики отсутствуют), а также характером эпидермы апикальных частей карпелей (наличие аномоцитных устьиц и оснований трихомов у *F. kubaensis*/обильное расположение трихомов и папиллозных клеток в эпидерме апикальной части карпели у *F. sarbaensis*). Отметим, что из всех известных видов рода *Friisicarpus* только эти два азиатских вида отличаются наличием трихомов в апикальной части карпелей. По крайней мере, у *F. sarbaensis* мы точно можем предположить железистую природу этих трихомов. Трихомы сохранились полностью, они имеют куполообразную форму и округ-

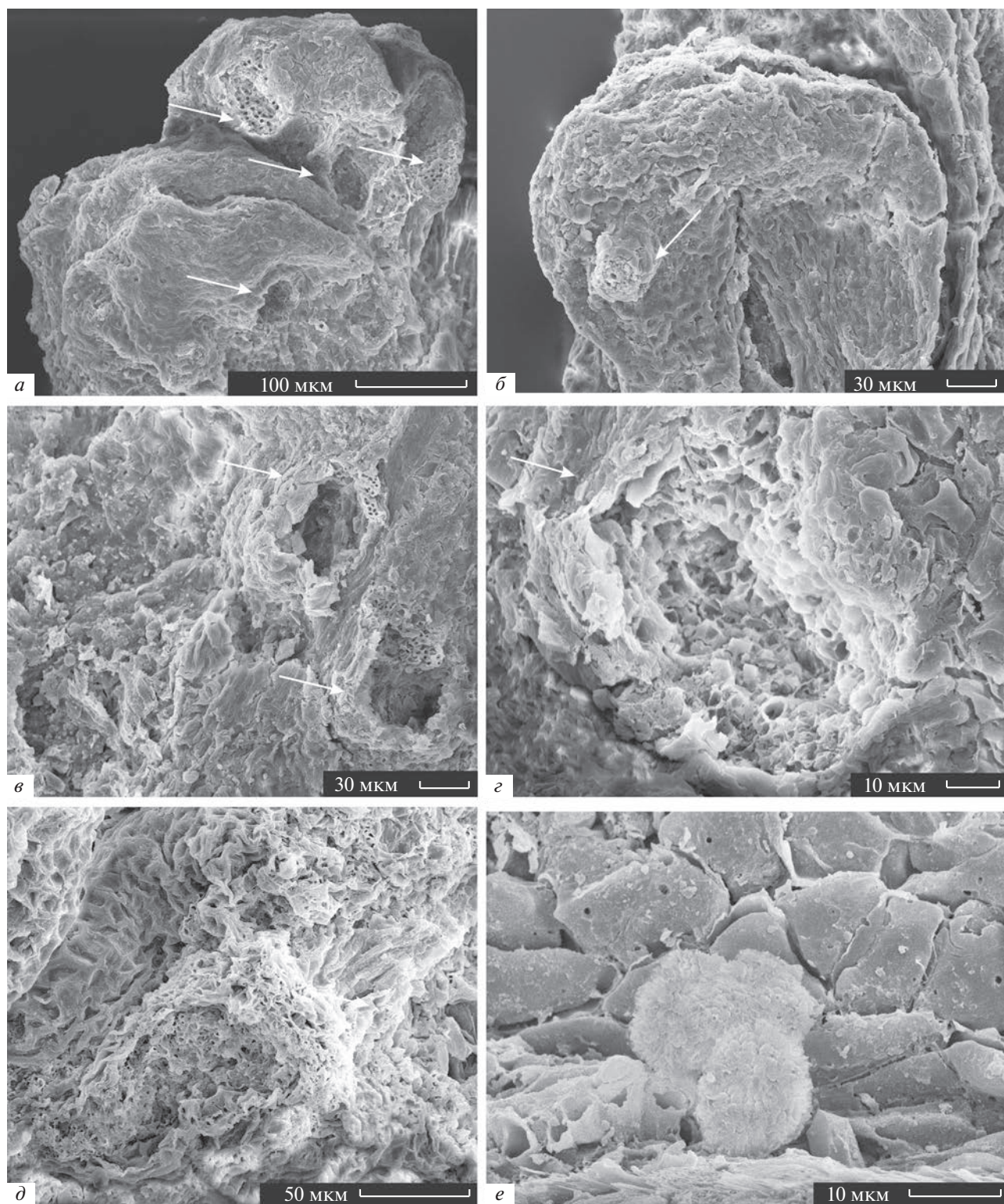


Рис. 3. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus kubaensis*, экз. № 5167-576, СЭМ: *а, в–г* — ямки на поверхности карпелей, оставшиеся после выпадения плодовых тел (стрелки), видны остатки грибных гифов; *б* — бугорок на поверхности карпели с частично разрушенным покровом, видны грибные гифы; *е* — скопление грибных спор на поверхности карпели; Западная Сибирь, местонахождение Кубаево, альб–сеноман.

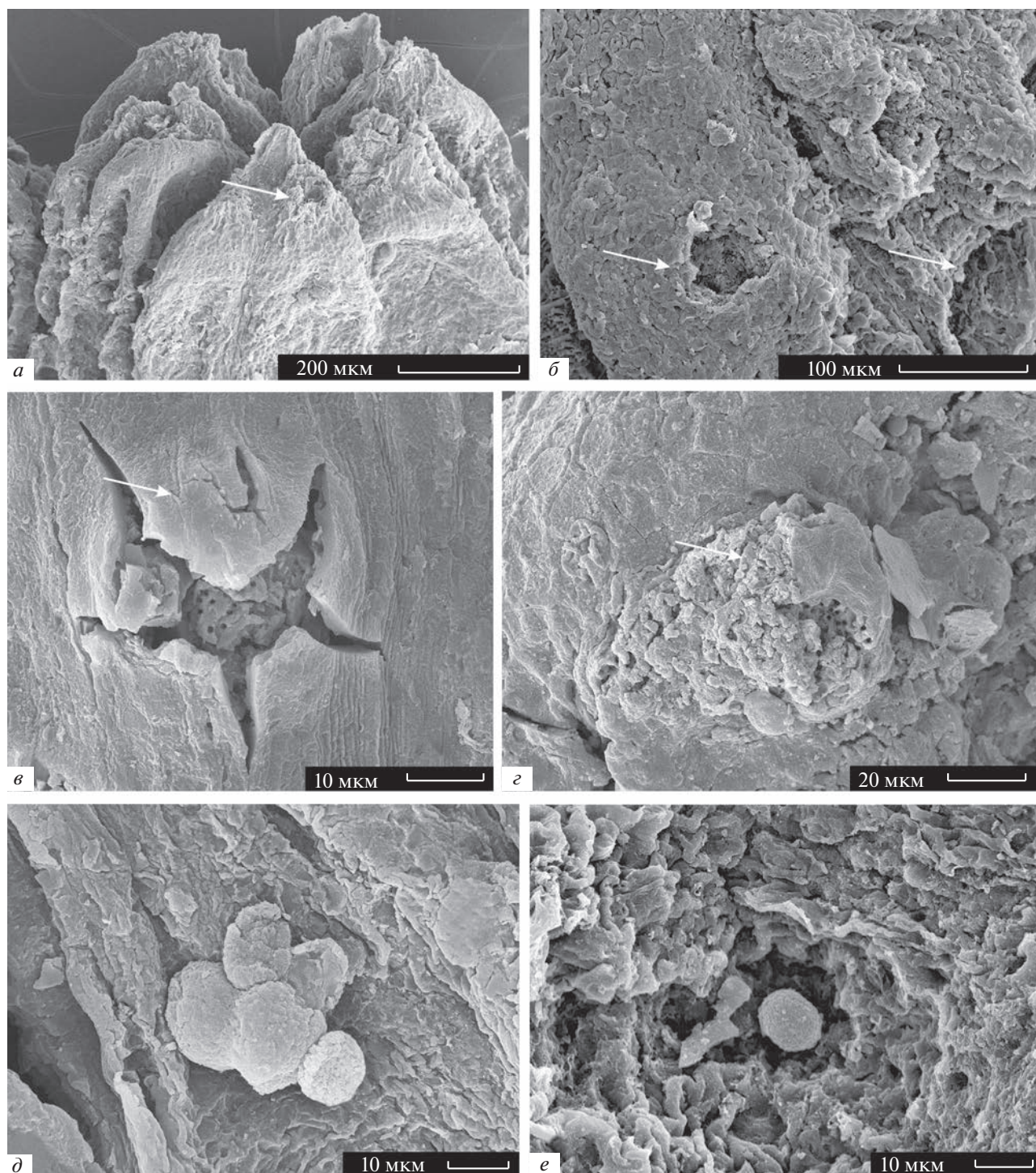


Рис. 4. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus sarbaensis*, экз. № 417/95, СЭМ: *a, б* – ямки на поверхности карпелей, оставшиеся после выпадения плодовых тел (стрелки); *в, г* – бугорки на поверхности карпели с частично разрушенным покровом (стрелки), видны грибные гифы; *д* – скопление грибных спор на поверхности карпели; *е* – грибная спора в ямке, оставшейся после выпадения плодового тела; Западный Казахстан, сеноман–турон.

лое кутинизированное основание. Вероятно, именно трихомы карпелей производили слизь, которая ранее была отмечена на поверхности пыльцевых зерен (Маслова, Теклева, 2012, табл. 20,

фиг. 7, 8). Присутствие некоторого количества слизи на апикальных частях карпелей было показано и для альб–сеноманского *Friisicarpus* sp. 1 из штата Канзас, США (Wang, 2008), однако, как

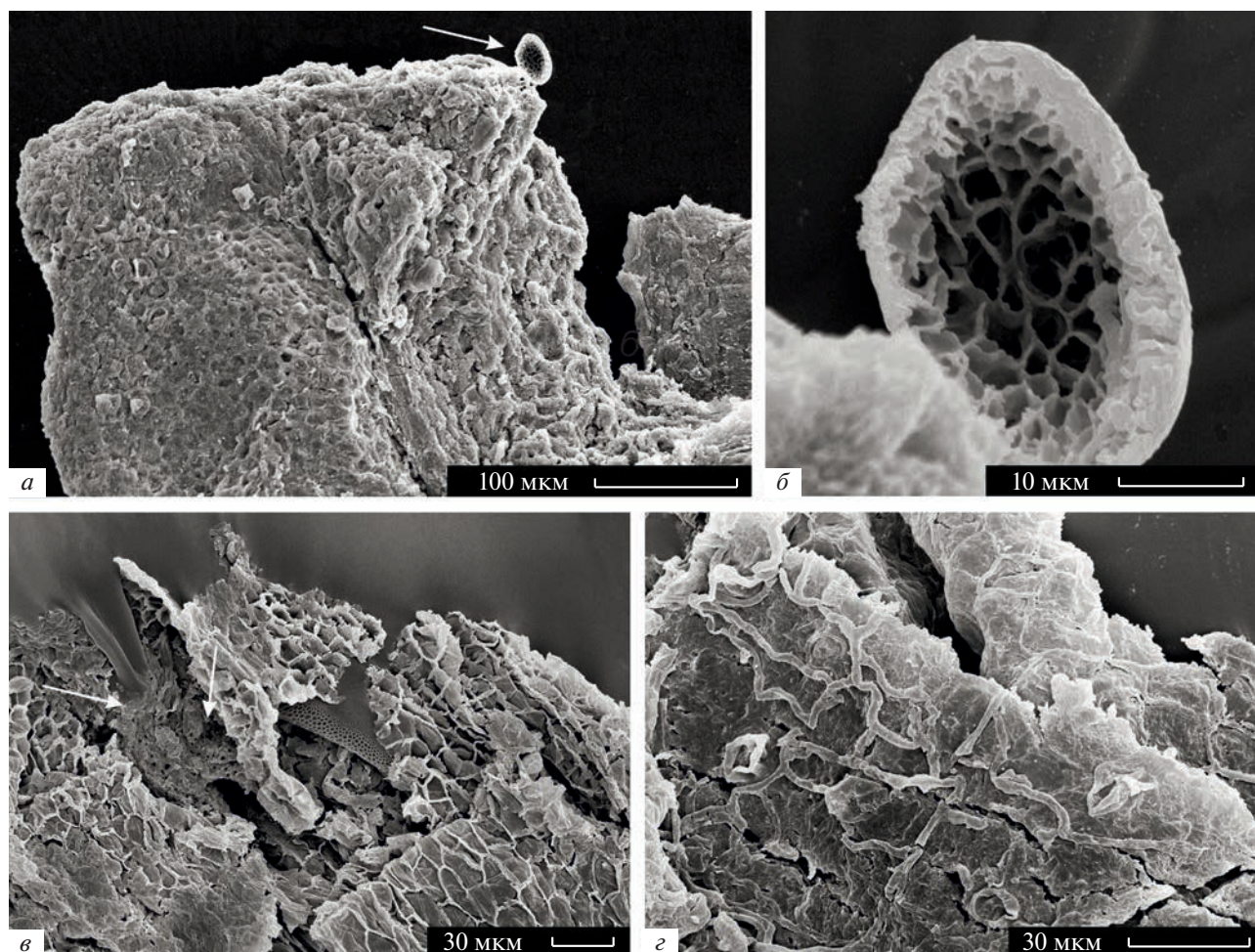


Рис. 5. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus sarbaensis*, экз. № 417/95 (а–в) и экз. № 417/98 (г), СЭМ: а – фрагмент плодового тела гриба, отделенный от поверхности карпели (стрелка); б – плодовое тело изнутри, увеличение фиг. а; в – остатки плодового тела в разрывах покровов карпели (стрелки); г – свободные ветвящиеся грибные гифы на поверхности карпели; Западный Казахстан, сеноман–турон.

трихомов, так и следов повреждений у этих соплодий не отмечено.

Повреждения репродуктивных структур ископаемых платановых. Как отмечалось выше, известно семь видов рода *Friisicarpus* из временного диапазона от альба до кампана с обширной территории, в т.ч., из Северной Америки, Европы, Северной и Центральной Азии. Среди этих находок только описанные здесь азиатские виды имеют следы повреждения соплодий. Представители других родов вымерших платановых, выделенных на основании соплодий, за исключением рода *Kunduricarpus* Kodrul, N. Maslova, Tekleva et Golovneva (Kodrul et al., 2013), также не несут никаких следов повреждений.

Повреждения плодов *Kunduricarpus* (Maslova et al., 2014) принципиально отличаются по морфологии от описанных в этой статье. Они представлены объемными округлыми в плане структурами (одиночными и в цепочках), заполняющими

внутреннее пространство карпели, и отпечатками этих структур на внутренней стороне кутикулы стенки карпели. Мы предположили бактериальную природу этих образований. В пользу этой интерпретации говорят размер объектов, способ их организации (в цепочках и одиночные), так же как и характер деструкции цепочек с образованием комка одиночных организмов. По имеющимся признакам эти микроорганизмы более всего сходны с цианобактериями. Мы считаем, что в случае с *Kunduricarpus* мы имеем дело с бактериальным заражением вследствие повреждения карпелей насекомыми-фитофагами. Пока существует крайне мало палеонтологических данных о возможном распространении микроорганизмов насекомыми (напр., Hughes et al., 2011; Maslova et al., 2014).

Определение природы микроскопических повреждений соплодий *Friisicarpus*. Ранее мы подробно освещали существующие сложности в определении

нии природы инвазирующих агентов, вызывающих ряд микроскопических повреждений ископаемых растений (Maslova et al., 2018, 2021; Маслова и др. 2021; Li et al., 2022). Это касается в первую очередь мелких бугорков на поверхности органов, которые могут быть как галлами, инициированными артроподами, так и плодовыми телами микромицетов. Изучение карпелей *Friisicarpus* с помощью СЭМ показало, что бугорки на их поверхности вызваны развивающимися внутри тканей растения плодовыми телами грибов. Во-первых, в разрывах тканей карпели видны структуры, характеризующиеся иным, чем у растительных тканей, паттерном строения (табл. XIV, фиг. 6; рис. 3, б; 4, в, г). Во-вторых, на карпелях обнаруживаются ямки, соответствующие по размеру имеющимся бугоркам, и на дне этих ямок также видны структуры, не являющиеся растительными: это системы отверстий с маленьким диаметром, соответствующим диаметру грибных гиф (табл. XIII, фиг. 2; табл. XIV, фиг. 2, 4, 5; рис. 3, а, в, д; 5, в). Тем самым можно с высокой вероятностью утверждать, что мы наблюдаем участки расположения интактных плодовых тел грибов (бугорки) и места, где эти плодовые тела ранее располагались (ямки). Говоря о плодовых телах, в данном случае мы, разумеется, используем этот термин в очень широком смысле, т.к. детали строения этих структур остаются неизвестными. Исходя из строения современных представителей, можно предположить, что мы видим перитеции, псевдотеции или пикниды. Кроме того, сходную картину могут давать некоторые другие виды спороношения.

Свободные гифы обнаружены только на одном образце, причем на нем отсутствуют как плодовые тела, так и ямки от их выпадения. Следовательно, у нас нет оснований связывать эти гифы с описанными плодовыми телами. То же самое касается и прилипших к поверхности карпелей спор. Одна из них найдена в ямке, оставшейся после выпадения плодового тела (рис. 4, е), но уверенности, что эта спора принадлежит именно этому микромицету, нет. Другие споры собраны в комки и, очевидно, обильно покрыты слизью. Их принадлежность к описанному микромицету исключить нельзя, но и вероятность того, что они были привнесены на поверхность карпелей, например, при участии насекомых, вполне заслуживает рассмотрения.

Точно определить систематическую принадлежность микромицета, поразившего карпели *Friisicarpus*, сложно. Полная информация о морфологии плодового тела и спор отсутствует. Кроме того, идентификация даже современных грибов является сложным процессом, не ограничивающимся одними представлениями об их морфологических особенностях. Для определения систематической принадлежности микроми-

цетов необходимы, в частности, детальные цитологические исследования, во многих случаях исследования в условиях культуры, а также молекулярный анализ. Исследования, позволяющие установить связь анаморфы и телеоморфы, физиолого-биохимические особенности изучаемых грибов, а также их молекулярно-генетические характеристики, невозможны для ископаемых объектов. Палеонтологам остается лишь описывать морфологию имеющихся грибных структур, фиксировать их появление во времени, отмечать их связь с растением-хозяином и его определенными органами, а также сравнивать их с микромицетами, живущими на соответствующих органах современных аналогов.

Ввиду особой декоративности деревьев, платаны широко используются в городских насаждениях, поэтому вопросам их биозащиты уделяется большое внимание и, следовательно, существует много научных работ, посвященных изучению фитопатологических проявлений, в частности, вызванных грибами (напр., Hitchcock, Cole, 1978; Pastirčáková, Pastirčák, 2006; Мамиконян, Манасян, 2008; Robles et al., 2015; Khorsandy et al., 2016; Jamali, Yalveh, 2017; Pelleteret et al., 2017; Scattolini et al., 2023). Микромицеты поражают все органы платана, в т.ч. репродуктивные структуры. Исследования грибных поражений карпелей *Platanus occidentalis* L. (Fakir et al., 1971) показали, что наиболее часто они вызываются представителями родов *Ascomycota* из различных классов и порядков (*Alternaria* Nees ex Wallroth, *Aureobasidium* Viala et G. Boyer, *Cladosporium* Link, *Epicoccum* Link, *Fusarium* Link, *Pestalotia* De Not., *Peyronellaea* Goid. ex Togliani, *Phomopsis* Sacc. et Roum., *Phoma* Sacc., *Xylaria* Hill ex Schrank). Аналогичные роды обнаруживаются и на семенах платанов (Perera et al., 2020). Большинство этих представителей является анаморфными грибами, которые формируют одиночные конидиеносцы на поверхности субстрата; единственным представителем с пикнидами является анаморфный род *Phoma* Sacc. (*Ascomycota*, *Pezizomycotina*, *Dothideomycetes*, *Pleosporomycetidae*, *Pleosporales*), который морфологически наиболее сходен с тем, что мы наблюдаем на соплодиях *Friisicarpus*. Пикниды представителей *Phoma* шаровидные, нередко частично или полностью погруженные в ткань растения. Этот микромицет встречается как сапрофит растительных остатков, а также как патоген на травянистых и на древесных растениях, при этом он поражает различные органы и вызывает пятнистости и раковые образования (Deb et al., 2020). В настоящее время проведена ревизия рода (Hou et al., 2020), так что более правильно говорить о *Phoma*-подобных грибах, учитывая, что это может включать в себя не только широкий круг видов, но также и родов. Среди этой группы отмечены специфичные для платанов виды, при-

чем как описанные сравнительно недавно, как *Libertasomyces platani* Crous et Thangavel (Crous et al., 2016), так и отмеченные столетия назад — *Leptosphaeria platanicola* (Howe) Sacc. (Saccardo, 1883), *Phoma platani* H. Mori (Saccardo, 1895), *Phoma platanicola* Dearn. et House (Saccardo et al., 1931).

В сводках Р. Хорста (Horst, 2001, 2013) показано, что в результате поражения микромицетом *Phoma* развивается глубокий некроз тканей растения с их последующим выпадением. Остающиеся после выпадения пораженных растительных тканей ямки имеют неровные края. Сходная картина наблюдается и на карпелях обоих видов *Friisicarpus*.

Если рассматривать виды грибов, обнаруживаемые также и на древесине, то их круг будет более широким. Во-первых, существуют виды с пикнидами или перитециями, развивающиеся на побегах платанов, но практически не отмечаемые в литературе после их первичного описания. Тот факт, что эти виды сейчас не упоминаются в научных сводках, не означает, что виды отсутствуют или не валидны — в фокусе исследователей, как правило, присутствуют преимущественно виды, имеющие практическое значение.

Из активно изучаемых сейчас патогенов современных платанов можно отметить несколько видов с плодовыми телами, более или менее сходными по форме с описанными здесь ископаемыми остатками: *Apiognomonia platani* (Lév.) L. Lombard (= *A. veneta* (Sacc. et Speg.) Höhn.; Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Sordariomycetidae, Diaporthales), возбудитель антракноза, способный образовывать перитеции (Crous et al., 2021); возбудители рака платанов — *Massaria platani* Ces., *M. platanicola* Nitschke, *M. platanoides* Rehm (Ascomycota, Pezizomycotina, Dothideomycetes, Pleosporomycetidae, Pleosporales), образующие пикниды под корой отмерших стволов (Schmitt et al., 2014), и родственный им вид *Phragmocamarosporium platani* Wijayaw., Yong Wangbis et K.D. Hyde (Wijayawardene et al., 2015).

Относительно того, к какой эколого-трофической группе могли относиться изученные меловые микромицеты, определенно высказаться трудно. Для этого даже для современных аналогов часто требуются исследования полного цикла развития, что невозможно для ископаемых грибов. Фактическое расположение плодовых тел микромицетов внутри тканей растения не может однозначно рассматриваться как свидетельство паразитического образа жизни гриба. У ископаемых микромицетов невозможно достоверно установить, каков был способ питания гриба. Паразитические формы живут за счет живых клеток хозяина; некротрофы и сапротрофы существуют благодаря клеткам, которые по тем или иным

причинам, часто не связанным с воздействием гриба, начали отмирать; эндофиты пользуются веществами, накапливающимися в межклетниках в процессе жизнедеятельности растения и остаются “невидимыми” для защитной системы растения. Семянки платана характеризуются высоким содержанием лигнина и целлюлозы (Wainio, Forbes, 1941), что может быть пищевым ресурсом для микромицетов — деструкторов этих веществ. В случае микромицетов на карпелях *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* частичное разрушение тканей растения в результате деятельности грибов, а также сходство морфологии грибных структур с таковыми у современного рода *Phoma* и его близкими аналогами, многие виды которого являются паразитами, дают основание предполагать их возможную паразитическую стратегию.

Повреждение соплодий *Friisicarpus* микромицетами в свете путей становления насекомоопыления у платановых. Современный платан является ветроопыляемым растением. Вопрос о возможном насекомоопылении у древних платановых уже обсуждался в литературе (напр., Manchester, 1986; Crane et al., 1986, 1993; Friis et al., 1988; Hu et al., 2008; Wang, 2008). Аргументом в поддержку идеи о насекомоопылении, например, было наличие хорошо развитого околоцветника у многих ранних меловых платановых, который мог препятствовать свободному доступу пыльцы в женские цветки с помощью потоков ветра.

Ранее (Tekleva, Maslova, 2016) мы обсуждали возможную энтомофильную природу опыления у некоторых меловых платановых, основываясь на анализе литературных данных и на результатах изучения морфологии и ультраструктуры пыльцевых зерен, найденных в прикреплении к карпелям *F. sarbaensis*. Среди прочих аргументов мы отмечали факт повреждений карпелей, предполагая, что инвазирующим агентом могли быть артроподы-галлообразователи. Как отмечалось выше, у ископаемых растений микроскопические галлы и повреждения, вызванные некоторыми грибами, развивающимися внутри тканей растения, могут выглядеть идентично. Дополнительные детальные исследования соплодий *F. sarbaensis*, а также изучение соплодий *F. kubaensis* позволили достоверно определить их грибную природу.

Мы предполагаем, что между присутствием производящих слизь трихомов в эпидерме карпелей и наличием повреждений могла существовать связь. Слизь может привлекать насекомых, которые в свою очередь могут иметь отношение к переносу грибных спор и, таким образом, инвазии соплодий микромицетами. Тот факт, что насекомые могли посещать соплодия *Friisicarpus*, подтверждает наличие большого разнообразия прилипших пыльцевых зерен на карпелях и осях со-

плодия *F. sarbaensis* (Маслова, Теклева, 2012; Tekleva, Maslova, 2016). Мы установили, что к соплодиям *F. sarbaensis* прилипли пыльцевые зерна, относящиеся, по крайней мере, к девяти типам, характеризующимся сходными размерами, апертурным типом и скульптурой поверхности, и различающимся, в основном, по строению сетки. Кроме одиночных пыльцевых зерен, мы обнаружили комки зерен, которые скорее могли быть принесены насекомыми, чем ветром. Слизь, которая выделялась трихомами, способствовала лучшему закреплению пыльцы на карпелях. Так же как и собранные в комки пыльцевые зерна на карпелях *F. sarbaensis*, скопления грибных спор на карпелях *F. sarbaensis* (рис. 4, д) и *F. kubaensis* (рис. 3, е) обильно покрыты слизью, что может свидетельствовать об их возможном привнесении на растение насекомыми-опылителями.

Из местонахождения Сарбай известно несколько родов репродуктивных структур, относящихся или близких к *Platanaceae*. Так, к настоящему моменту отсюда описаны, кроме *F. sarbaensis*, соплодия *Sarbaicarpa* N. Maslova (Maslova, 2009), тычиночные соцветия *Sarbaya* Krassilov et Shilin (Krassilov, Shilin, 1995) и *Krassilovianthus* N. Maslova, Tekleva et Remizova (Maslova et al., 2012). Среди выделенных нами типов пыльцевых зерен (Tekleva, Maslova, 2016) есть принадлежащие, вероятно, родам *Sarbaya* и *Krassilovianthus*, а также сходные с найденными прилипшими к соплодиям некоторых видов рода *Friisicarpus* (Friis et al., 1988; Wang, 2008). Кроме того, на поверхности соплодий *F. sarbaensis* есть ряд типов пыльцевых зерен, принадлежащих, вероятно, родам других семейств. Разнообразие пыльцевых зерен различной таксономической принадлежности, как одиночных, так и в комках, прилипших к соплодиям *F. sarbaensis*, указывает скорее на перенос этой пыльцы при помощи летающих насекомых, посещавших различные растения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поражения карпелей меловых видов *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* вызваны микроскопическими грибами, сходными по морфологии плодовых тел и последствиям их воздействия на растение-хозяина. Виды *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* характеризуются рядом общих морфологических признаков, однако они разобщены территориально (*F. kubaensis* происходит из Северной Азии, Западная Сибирь, тогда как *F. sarbaensis* — из Центральной Азии, Западный Казахстан), а также значительно отличаются по возрасту (*F. kubaensis* определен в составе альб-сеноманской флоры, местонахождение Кубаево, а *F. sarbaensis* — в составе сеноман-туронской флоры, местонахождение Сарбай). Таким образом, мы констатируем раннее возникновение консортивных связей

представителей семейства *Platanaceae* и микромицетов, морфологически близких к порядку *Pleosporales*, а также широкое распространение этого типа повреждения репродуктивных структур *Friisicarpus* на протяжении, по крайней мере, трех веков. Возможное участие артропод в переносе пыльцы растений и грибных спор является дополнительным аргументом в пользу существующего представления о возможной энтомофилии ряда ранних представителей *Platanaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Головнева Л.Б. Род *Ettingshausenia* (*Platanaceae*) в сеноман-туронских флорах Евразии // Палеоботаника. Т. 2 / Ред. Л.Б. Головнева и др. СПб.: Марафон, 2011. С. 127–163.
- Дьяков Ю.Т. Грибы и растения // Природа. 2003. № 5. С. 73–78.
- Мамиконян Т.О., Манасян Г.Г. Грибные заболевания видов *Platanus* L. в условиях Армении // Актуальные проблемы ботаники в Армении. Ереван: УГУ, 2008. С. 226–228.
- Маслова Н.П., Теклева М.В. Соплодия *Friisicarpus sarbaensis* sp. nov. (*Platanaceae*) из сеноман-турона Западного Казахстана // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 98–106.
- Маслова Н.П., Тобиас А.В., Кодрул Т.М. Современные исследования коэволюционных связей ископаемых растений и грибов: успехи, проблемы, перспективы // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 3–21.
- Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R. Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons // Science. 1986. New Ser. V. 232(4752). P. 852–854.
- Crane P.R., Pedersen K.R., Friis E., Drinnan A.N. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with Sapindopsis leaves from the Potomac Group of Eastern North America // Syst. Bot. 1993. V. 18. P. 328–344.
- Crous P.W., Lombard L., Sandoval-Denis M. et al. Fusarium: more than a node or a foot-shaped basal cell // Stud. Mycol. 2021. V. 98. № 1. P. 1–184.
- Crous P.W., Wingfield M.J., Burgess T.I. et al. Fungal Planet Description Sheets: 469–557 // Persoonia: Mol. Phylog. Evol. Fungi. 2016. V. 37. P. 218–403.
- Deb D., Khan A., Dey N. Phoma diseases: epidemiology and control // Plant Pathol. 2020. V. 69. № 7. P. 1203–1217.
- Fakir G.A., Welty R.E., Cowling E.B. Prevalence and pathogenicity of fungi associated with achenes of sycamore in the field and in storage // Phytopathology. 1971. V. 61. P. 660–668.
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. Reproductive structures of Cretaceous *Platanaceae* // Det Kong. Danske Vidensk. Selskab Biol. Skrift. 1988. V. 31. P. 1–55.
- Golovneva L.B. The morphology, taxonomy, and occurrence of the genus *Pseudoprotophyllum* Hollick (*Platanaceae*) in Late Cretaceous floras of Northern Asia // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 10. P. 1230–1244.

- Hitchcock L.A., Cole A.L.J.* Gnomonia platani, the ascogenous state of Gloeosporium platani, found in New Zealand // New Zealand J. Bot. 1978. V. 16. № 3. P. 411–411.
- Horst R.K.* Westcott's plant disease handbook. Dordrecht: Springer, 2013. 826 p.
- Hou L.W., Groenewald J.Z., Pfenning L.H. et al.* The Phoma-like dilemma // Stud. Mycol. 2020. V. 96. P. 309–396.
- Hu S.S., Dilcher D.L., Jarzen D.M., Taylor D.W.* Early steps of angiosperm-pollinator coevolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. № 1. P. 240–245.
- Huegele I.B., Manchester S.R.* Newly recognized reproductive structures linked with Langeria from the Eocene of Washington, USA, and their affinities with Platanaceae // Int. J. Plant Sci. 2022. V. 183. № 5.
- Huegele I.B., Spielbauer R.J., Manchester S.R.* Morphology and systematic affinities of Platanus dissecta Lesquereux (Platanaceae) from the Miocene of western North America // Int. J. Plant Sci. 2019. V. 181. № 3. P. 324–341.
- Huegele I.B., Wang H.* An unusual plane tree from the Early Cretaceous of Kansas, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 2023. V. 309. 104815
- Hughes D.P., Wappler T., Labandeira C.C.* Ancient death-grip leaf scars reveal ant–fungal parasitism // Biol. Lett. 2011. № 7. C. 67–70.
- Jamali S., Yalveh S.* The first report of Libertella platani on Platanus orientalis in Iran // Mycol. Iranica. 2017. V. 4. № 2. P. 133–134.
- Khorsandy S., Nikbakht A., Sabzalian M.R., Pessarakli M.* Effect of fungal endophytes on morphological characteristics, nutrients content and longevity of plane trees (Platanus orientalis L.) // J. Plant Nutrit. 2016. V. 39. № 8. P. 1156–1166.
- 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. V. 62. № 1. P. 123–148.
- Krassilov V.A., Shilin P.V.* New platanoid staminate heads from the Mid–Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 85. P. 207–211.
- Labandeira C.C., Wilf P., Johnson K.R., Marsh F.* Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Washington, D.C.: Smithsonian Inst., 2007. 25 p.
- Li Q., Su T., Deng W. et al.* High frequency of arthropod herbivore damage in the Miocene Huaitoutala flora, Qaidam Basin, northern Tibetan Plateau // Rev. Palaeobot. Palynol. 2022. V. 298. 104569
- Manchester S.R.* Vegetation and reproductive morphology of an extinct plane tree (Platanaceae) from the Eocene of Western North America // Bot. Gaz. 1986. V. 147. P. 200–226.
- Maslova N.P.* Extinct and extant Platanaceae and Hamamelidaceae: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 5. P. 467–589.
- Maslova N.P.* New genus Sarbaicarpa gen. nov. (Hamamelidales) from the Cenomanian–Turonian of Western Kazakhstan // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 10. P. 1281–1297.
- Maslova N.P.* Systematics of fossil platanoids and hamamelids // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 11. P. 1379–1466.
- Maslova N.P., Herman A.B.* Infructescences of Friisicarpus nom. nov. (Platanaceae) and associated foliage of the platanoid type from the Cenomanian of Western Siberia // Paleontol. J. 2006. V. 40. № 1. P. 109–113.
- Maslova N.P., Kodrul T.M., Vasilenko D.V.* First record of bacteriomorphic organisms in platanoid infructescences from the Campanian Kundur locality, Amur Region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 5. P. 563–570.
- Maslova N.P., Sokolova A.B., Kodrul T.M., Tobias A.V.* Consortia of conifers and fungi in the Paleocene of the Amur Region, Russia // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 12. P. 1525–1553.
- Maslova N.P., Sokolova A.B., Vasilenko D.V. et al.* Endophytic micromycetes on the leaves of the genus Taxodium Richard (Cupressaceae) from the Lower Paleocene of the Amur Region // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 12. P. 1473–1479.
- 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. V. 180. P. 1–14.
- Maslova N.P., Tekleva M.V., Sokolova A.B. et al.* Infructescences of Friisicarpus kubaensis sp. nov. and leaves of Etingshausenia kubaensis sp. nov. from the Albion–Cenomanian of Chulym–Yenisei depression, Russia // Palaeobotanist. 2011. V. 60. № 2. P. 209–236.
- Pastirčáková K., Pastirčák M.* The anamorph of Erysiphe platani on Platanus hispanica in Slovakia // Mycotaxon. 2006. V. 97. P. 189–194.
- Pelleteret P., Crovadore J., Cochard B. et al.* Urban London plane tree dieback linked to fungi in the Botryosphaeriaceae // Urban Forest. Urban Green. 2017. V. 22. P. 74–83.
- Perera R.H., Hyde K.D., Maharachchikumbura S.S.N. et al.* Fungi on wild seeds and fruits // Mycosphere. 2020. V. 11. № 1. P. 2108–2480.
- Robles C.A., Lopez S.E., McCargo P.D., Carmarán C.C.* Relationships between fungal endophytes and wood-rot fungi in wood of Platanus acerifolia in urban environments // Canad. J. Forest Res. 2015. V. 45. № 7. P. 929–936.
- Saccardo P.A.* Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol. II. Pyrenomycologiae universae. Continuatio et finis. Berlin: Iterum impressum apud R. Friedländer & Sohn, 1883. 815 p.
- Saccardo P.A.* Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol. XI. Supplementum universale. Pars III. Berlin: Iterum impressum apud R. Friedländer & Sohn, 1895. 754 p.
- Saccardo P.A., Saccardo D., Traverso J.B., Trotter A.* Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol. XXV. Supplementum universale. Pars X. Berlin: Iterum impressum apud R. Friedländer & Sohn, 1931. 1093 p.
- Scattolini A., Coelho A., Torrano C. et al.* Fungi associated to Platanus x acerifolia in Uruguay and failure indicators // Agrociencia. 2023. V. 27. P. 989.
- Schmitt U., Lier B., Dujesiefken D., Koch G.* The Massaria disease of plane trees: its wood decay mechanism // IAWA J. 2014. V. 35. № 4. P. 395–406.
- Tekleva M.V., Maslova N.P.* A diverse pollen assemblage found on Friisicarpus infructescences (Platanaceae) from the Cenomanian–Turonian of Kazakhstan // Cret. Res. 2016. V. 57. P. 131–141.

Tschan G.F., Denk T., von Balthazar M. Credneria and Platanus (Platanaceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Quedlinburg, Germany // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2008. V. 152. № 3-4. P. 211–236.

Wainio W.W., Forbes E.B. The chemical composition of forest fruits and nuts from Pennsylvania // *J. Agric. Res.* 1941. V. 62. P. 627–635.

Wang H., Dilcher D.L., Schwarzwald R.N., Kvaček J. Vegetative and reproductive morphology of an extinct Early Cretaceous member of Platanaceae from the Braun's

Ranch Locality, Kansas, U.S.A. // *Int. J. Plant Sci.* 2011. V. 172. № 1. P. 139–157.

Wang X. Mesofossils with platanaceous affinity from the Dakota Formation (Cretaceous) in Kansas, USA // *Palaeoworld.* 2008. V. 17. P. 246–255.

Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Bhat D.J. et al. Additions to brown spored coelomycetous taxa in Massarinae, Pleosporales: introducing *Phragmocamarosporium* gen. nov. and *Suttonomyces* gen. nov. // *Cryptogam. Mycol.* 2015. V. 2. P. 213–224.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–6. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus kubaensis*, СЭМ: 1 — экз. № 5167–576, общий вид плода с пятью карпелями, видны бугорок на поверхности карпели (длинная стрелка) и ямка, оставшаяся после выпадения плодового тела (короткая стрелка); 2 — экз. № 5167–562, в разрыве ткани карпели видны остатки плодового тела гриба (стрелка); 3, 5 — экз. № 5167–576, бугорки на поверхности карпели, вид сбоку; 4 — скол через грибное плодовое тело (стрелка); 6 — экз. № 5167–576, бугорок на поверхности карпели (длинная стрелка) и трихом (короткая стрелка); Западная Сибирь, местонахождение Кубаево; альб–сеноман.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–6. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus sarbaensis*, экз. № 417/10, СЭМ: 1, 2 — общий вид плода с пятью карпелями, оставшиеся после выпадения плодовых тел (стрелки); 3 — карпель, видна ямка с остатками грибных гифов (стрелка); 4, 6 — бугорок на поверхности карпели, в разрыве тканей карпели видны грибные гифы, 6 — увеличение фиг. 4; 5 — бугорок на поверхности карпели (стрелка); Западный Казахстан, сеноман–турон.

First Evidence of Damage by Micromycetes on Infructescences of Cretaceous Genus *Friisicarpus* N. Maslova et Herman (Platanaceae)

N. P. Maslova¹, M. V. Tekleva¹, E. Yu. Blagoveshchenskaya²

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

Morphologically similar damage of carpels of two *Friisicarpus* species (Platanaceae), *F. kubaensis* (Western Siberia, Albian–Cenomanian) and *F. sarbaensis* (Western Kazakhstan, Cenomanian–Turonian) induced by micromycetes have been described for the first time. Fruiting bodies of the micromycetes are developed within the tissues, forming tubercles on the carpel surfaces. Morphology of the fruiting bodies, their distribution on the substrate, as well as dropping out of the substrate after maturation bring them together with some modern representatives of Pleosporales. A possible role of insects in the transferring of fungal spores and participation of arthropods in the pollination of early Platanaceae are discussed.

Keywords: Platanaceae, micromycetes, Albian–Cenomanian, Cenomanian–Turonian, Western Siberia, Western Kazakhstan

