

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМ. Н.Г.ХОЛОДНОГО

На правах рукопису

БОРОНОВА НАДІЯ МІКОЛАЇВНА

АНАТОМІЯ, МОРФОЛОГІЯ ТА СТРАТИГРАФІЧНИЙ ДІАПАЗОН ПИЛКУ
НАЙДАВНІШИХ ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН
ДНІПРОВСЬКО-ДОНЕЦЬКОЇ ЗАПАДИНИ

03.00.05 - ботаніка

АВТОРЕФЕРАТ

дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ - 1994



- 2 -

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі викопної флори Інституту геологічних наук НАН України (м. Київ).

Науковий керівник - доктор геолого-мінералогічних наук,
професор
Юрій Володимирович Тесленко

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Світлана Володимирівна Сябряй

кандидат біологічних наук
Лариса Сергіївна Романова

Провідна установа - Київський державний університет
ім. Т.Г.Шевченка

Захист відбудеться "10" листопада 1994 р. о "10" годині
на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 016.52.01 в Інститу-
ті ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України за адресою: м. Київ,
МСП-1, вул.Терещенківська, 2.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту
ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України за адресою: м. Київ,
вул. Велика Литомирська, 28.

Автореферат розісланий "6" жовтня 1994 р.

Учений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук

І.Л.Навроцька

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Палеоботанічні, зокрема палинологічні дослідження належать до ряду фундаментальних при вирішенні частини теоретичних проблем походження та еволюції покритонасінних рослин. Велика різноманітність у формах та місцях зростання покритонасінних виникла, можливо, ще на перших етапах їх еволюційного розвитку. Детальне вивчення палеопалинологічного матеріалу дає можливість реконструювати кількість та систематичну різноманітність таксонів найдавніших покритонасінних рослин Дніпровсько-Донецької западини на ранніх стадіях їх становлення та розвитку, що дає нове уявлення до рішення наукової проблеми походження покритонасінних в цілому.

Мета і задачі дослідження. Метою дисертаційної роботи є відтворення характеру ранніх етапів еволюційного процесу найдавніших покритонасінних на території Дніпровсько-Донецької западини, а також з'ясування положення у природній системі викопних дисперсних пилоквих зерен, що раніш були визначені по штучній системі. В зв'язку з цим вирішувались такі завдання:

1. Детальне вивчення морфологічної та анатомічної будови дисперсних викопних пилоквих зерен з використанням комплексного електронно-мікроскопічного дослідження.

2. Порівняльний аналіз анатомічної та морфологічної будови вивчення пилоквих зерен з будовою пилоквих зерен сучасних покритонасінних рослин.

3. Розробка критеріїв оцінки подібності та відмінності ознак в анатомічній та морфологічній будові пилоквих зерен ранньокрейдових та близьких до них сучасних покритонасінних рослин.

4. Побудова варіанту класифікації вивчених пилоквих зерен ранньокрейдових покритонасінних рослин Дніпровсько-Донецької западини в межах природної системи з виділенням нових таксонів рангу родини, роду та виду.

5. Виявлення тенденцій еволюційного процесу на ранніх стадіях розвитку покритонасінних рослин на території Дніпровсько-Донецької западини.

Основні положення, що захищаються.

1. Нова методика вивчення анатомічної будови дисперсних пилоквих зерен найдавніших покритонасінних рослин з використан-

ням скануючого та трансмісійного електронних мікроскопів.

2. Виявлення нижньої стратиграфічної межі, на якій зустрічаються перші дисперсні пилкові зерна найдавніших покритонасінних рослин в Дніпровсько-Донецької западині.

3. Анатомічна та морфологічна будова дисперсних пилкових зерен з нижньокрейдових відкладів Дніпровсько-Донецької западини.

4. Належність викопних дисперсних пилкових зерен, визначених за штучною класифікацією, до таксонів природної системи, на основі порівняльного аналізу.

5. Характеристика еволюційних ліній на ранніх етапах становлення покритонасінних рослин (на прикладі вивчення барем-альбських пилкових зерен з Дніпровсько-Донецької западини).

Наукова новизна.

1. Вперше в Україні проведені комплексні електронно-мікроскопічні дослідження дисперсних пилкових зерен найдавніших покритонасінних рослин.

2. Вперше встановлено систематичне положення дисперсних викопних пилкових зерен з нижньої крейди Дніпровсько-Донецької западини в межах порядків природної системи з виділенням нових таксонів у ранзі родини, роду та виду.

3. Вперше зроблено монографічний опис цих таксонів.

4. Вперше виявлено три еволюційні лінії розвитку найдавніших покритонасінних рослин (на основі вивчених барем-альбських пилкових зерен з Дніпровсько-Донецької западини).

5. Вперше в Україні виявлена притаманність пилкових зерен деяких порядків найдавніших покритонасінних рослин до відкладів баремського ярусу.

Теоретична цінність і практичне значення.

1. Розроблена комплексна методика електронно-мікроскопічних досліджень дисперсних викопних пилкових зерен.

2. Уточнено систематичну належність викопних дисперсних пилкових зерен ранньокрейдових покритонасінних рослин, що дозволяє деталізувати систематичний склад палеоботанічних комплексів з Дніпровсько-Донецької западини.

3. Виявлені тенденції еволюції найдавніших покритонасінних рослин в залежності від агентів навколишнього середовища, що може бути використано при палеогеографічних реконструкціях території України в ранньокрейдову епоху.

4. Одержані висновки можуть бути використані як новий додатковий матеріал при вирішенні теоретичних проблем походження покритонасінних рослин.

Фактичний матеріал та методика досліджень.

В період з 1985 по 1992 роки вивчався керновий матеріал із свердловин, що пробурені на території Дніпровсько-Донецької западини. Було відібрано 250 зразків на палинологічний аналіз з керну 15 свердловин: Пирятинської - 577, Лесяковсько-Озерянської - 484 та 484, Чернігівської - 1, Сумської - 11010, Великозагорівської - 357 та 527, Ярошевської - 547, Кегичівсько-Парасковеевської - 918, Журавсько-Антоновської - 563, Оболонської - 5302, Краснопартизанської - 66 та 538, Максаковської - 505, Адамівської - 503. Мацерати з керну цих свердловин були добре насичені викопними спорами та пилом. Було виготовлено біля 3000 тимчасових препаратів, з яких вилучались поодинокі пилокві зерна найдавніших покритонасінних рослин. Пилкові зерна відбиралися під світловим мікроскопом МБІ-6 та фотографувалися при збільшенні 1000х. Після цього дослідження провадилося в скануючому електронному мікроскопі Hitachi-11F з фотографуванням об'єктів при збільшенні від 500х до 10000х.

Анатомічна будова викопних дисперсних пилкових зерен вивчалася в трансмісійному електронному мікроскопі Hitachi-405A із збільшенням 10000х. Електронно-мікроскопічні дослідження викопних пилкових зерен провадились в лабораторії електронної мікроскопії біологічного факультету МДУ ім. Ломоносова під керівництвом та участю доктора біологічних наук Н.Р.Мейер-Мелікян.

Апробація роботи та публікації.

Основні положення дисертаційної роботи доповідались та обговорювались на XI сесії УПТ 1986 р., на 35 сесії ВПТ 1988 р., на засіданні кафедри систематики вищих рослин біологічного факультету МДУ ім. Ломоносова (1989 р.), на засіданні школи по електронній мікроскопії Ботанічного Інституту ім. Комарова (Санкт-Петербург, 1989 р.), на YI Всесоюзній палинологічній конференції (Мінськ, 1989 р.), на YII палинологічній конференції країн СНД (Саратов, 1993 р.).

По темі дисертації опубліковано 9 робіт.

Структура та об'єм роботи. Дисертація складається із вступу, 5 розділів, заключення та списку літератури з 191 публікацій, з яких 141 зарубіжна. Текстова частина складається з 135

сторінок машинопису, ілюстрована 13 малюнками та 34 палеонтологічними таблицями.

Дисертація виконана під науковим керівництвом доктора геолого-мінералогічних наук, професора Ю.В.Тесленка, якому дисертант висловлює свою глибоку вдячність. Дисертант також дякує за наукові консультації та допомогу в організації електронно-мікроскопічних досліджень на базі лабораторії електронної мікроскопії біологічного факультету МДУ ім. Ломоносова провідному співробітникові кафедри систематики вищих рослин доктору біологічних наук Н.Р.Мейер-Мелікян.

Розділ 1. ОСНОВНІ ПРОБЛЕМИ ПОХОДЖЕННЯ НАЙДАВНІШИХ ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН

В розділі розглядаються літературні джерела з питань походження найдавніших покритонасінних. Розглянуто кілька існуючих гіпотез про походження покритонасінних, що покладені в основу двох теорій - монофілії і поліфілії. Існує думка, що окремі ознаки покритонасінних виникали і раніше у представників різних груп рослин, але лише на початку крейдового періоду вони сконцентрувались у одній групі рослин /Hughes, 1976/. Роль гіпотетичного предка покритонасінних у різні часи відводилась багатьом групам рослин: хвощовим, папоротеподібним та голонасінним. Загальною проблемою для більшості з висунутих гіпотез є труднощі в одержанні викопних залишків органів, які були б гомологічні основним репродуктивним структурам покритонасінних, що потрібно для встановлення гіпотетичних проміжних форм.

На думку В.А.Красилова /Grassilov, 1977/, вивчення залишків крейдових покритонасінних свідчить, що серед них можна виділити кілька груп (односім'ядольні, протогамомелідові, платаноподібні та Trochodendroides, протолаврові та вірогідні предки трояндоквіткових та деякі інші), представники яких відрізнялись один від одного як і їх сучасні представники, що підтверджують і наші палеонтологічні дослідження /Мейер-Мелікян, Воронова, 1990/. На думку А.Л.Тахтаджяна /1961,1980/, спроби деяких дослідників вивести покритонасінні рослини безпосередньо від папоротей, а тим більш від риніофітів, минаючи проміжну групу голонасінних, не обгрунтовані. Підком ймовірно, що усі насінневі рослини, починаючи з насінневих папоротей (періодоспермів) до

сучасних квіткових, являють собою єдину гілку розвитку та мають монофілетичне походження, тобто мають предків серед якихось птеридоспермів. Різні групи насінневих рослин мають багато спільного між собою як в анатомічній будові, так і в будові насінневого зачатку: малоімовірно, щоб вони мали різних предків. Членистостеблові (сфенопсиди), можливо, є самостійною еволюційною гілкою, що бере початок від риніофітів, розвиток яких пішов паралельно, незалежно від папоротей та насінневих рослин.

Початковий тип квітки покритонасінних був двостатевим, а одностатевий є вторинним типом. В останній час з'явилися дані, які свідчать, що еволюція квітки на ранніх етапах розвитку покритонасінних мала проходити дещо іншим шляхом. Так, в баремських відкладах Австралії були знайдені частини суцвіття, які представлені квітковою віссю під прицвітником. Разом з ними знайшли велику кількість пилюк, схожого за морфологічною будовою з пилковими зернами сучасної родини Chloranthaceae /Taylor, Hiskey, 1989/. За структурою суцвіть викопні рослини також можна зближати з сучасними родинami Chloranthaceae та Piperales.

Поки що немає об'єктивної можливості реконструювати достовірних предків покритонасінних рослин. Теоретично, предками покритонасінних можна уявити якусь проміжну групу між папоротями та голонасінними. Можливо, одна з стародавніх гілок голонасінних, більш примітивних, ніж беннетитові та цикадові, мала змогу стати початковою для більш прогресивної групи насінневих рослин, що характеризувались високим пристосуванням та пластичністю щодо умов зростання. Збіжність флористичної та кліматичної зональності на Землі свідчить про те, що клімат був і є найважливішим фактором, який спроможен контролювати розподіл рослинних угруповань. Рослинні рештки у викопному стані надають нові матеріали про цей глобальний процес в динаміці геологічної історії.

Використовуючи метод актуалізму, за морфологічними ознаками рештків викопних рослин можливо відтворювати кліматичні умови їх зростання по характеру вторинної деревини і встановити наявність сезонності клімату чи її відсутність. Все це дозволяє припустити, що поява та наступне розповсюдження покритонасінних рослин, певно, пов'язане з глобальними кліматичними змінами. Подібні зміни зовнішніх умов могли не тільки вплинути на процес онтогенезу рослин, але й зробити їх форми більш лабільними.

Величезна морфологічна різноманітність покритонасінних рослин, що спостерігається за нашого часу, виникла під впливом та в процесі їх тривалої і складної еволюції в різних умовах навколишнього середовища, а також в результаті різних шляхів розвитку в однаковому середовищі. Ранні етапи цього процесу важко відтворити за відомим палеоботанічним матеріалом. Анатомо-морфологічне вивчення викопного пилку ранньокрейдового віку дозволило нам реконструювати початкові етапи розвитку і становлення найдавніших покритонасінних та умов їх існування.

Розділ 2. ДО МЕТОДИКИ ВИВЧЕННЯ ПИЛКУ НАЙДАВНІШИХ ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН

Сучасні дослідження морфолого-систематичного напрямку в палінології провадяться в комплексним використанням світлової, скануючої та трансмісійної електронної мікроскопії.

Комплексне електронно-мікроскопічне дослідження викопних дисперсних пилкових зерен покритонасінних надає найбільш повну уяву про їх морфологічну будову на перших етапах становлення та еволюції найдавніших покритонасінних рослин. Об'єкт вивчення - викопний пилкок найдавніших покритонасінних, як правило, міститься в мацераті в дуже незначній кількості. Методика, якою ми користувались для вивчення викопних пилкових зерен, дозволяє досить детально розглянути морфологічну та анатомічну будову навіть поодиноких об'єктів.

Дослідження провадилося за методикою, розробленою Н.Р.Мейер-Мелікян для вивчення поодиноких зерен рецентного пилку, яку було модифіковано дисертантом щодо викопного матеріалу. В основу метода покладено комплексне вивчення поодиноких пилкових зерен спочатку у світловому, а далі, послідовно, в скануючому та трансмісійному електронних мікроскопах. З мацерату провадився поштучний вибір пилкових зерен під світловим мікроскопом із збільшенням 350х. Далі, вибрані пилкові зерна тимчасово вміщувались між двох покривних скелець, края яких скріплялися парафіном, і фотографувалися під світловим мікроскопом. Після цього пилкові зерна промивалися спиртами із зростаючими концентраціями і переміщувалися на емульсійний бік відфіксованої фотоплівки. Плівка з об'єктами закріплювалась полімерним лаком на блок для скануючого мікроскопа. Далі провадилося наплення золотом в

вакуумній камері при повільному режимі. Блок з об'єктами, що напилені золотом, вміщувався в камеру скануючого мікроскопа. Об'єкти досліджувались при різних збільшеннях та фотографувались.

Для вивчення на трансмісійному мікроскопі пилокві зерна очищувались під бінокляром від плівки напиленого золота та переносились на предметне скло, де додатково оброблялось спиртами з концентрацією, що зменшується. Далі йшла обробка об'єктів в 2% розчині оксиду осмію. Після цього провадилась відмивка від контрастера та поступове зневодження у спиртах зростаючої концентрації та перенос об'єкту в епоксидну смолу. Підготований таким чином матеріал встановлювався в термостат з температурою 60°C на 48 годин. Серійні ультратонкі зрізи, товщиною біля 100 А, були отримані за допомогою ультрамікротома. Зрізи досліджувались на трансмісійному електронному мікроскопі Hitachi-405 А.

Розділ 3. КОРОТКИЙ СТРАТИГРАФІЧНИЙ НАРИС БАРЕМ-АЛЬБЕСЬКИХ ВІДКЛАДІВ ДНІПРОВСЬКО-ДОНЕЦЬКОЇ ЗАПАДИНИ

Розділ складається з трьох підрозділів, в яких подається інформація про баремські, аптські та альбські утворення Дніпровсько-Донецької западини, та їх літологічна характеристика.

3.1. Баремський ярус

В баремський час територія Дніпровсько-Донецької западини була акумулятивною рівниною з добре розвиненими річковими системами, озерно-болотяними улоговинами. Баремські континентальні відклади на території Дніпровсько-Донецької западини представлені світлосіримі, коричнево-пальовими каоліністими слабопіскуватими глинами, з залишками обвугленої деревини. Вони залягають без певної неагідності на готеривських породах та перекриваються неагідно аптськими та альб-сенманськими утвореннями. На території западини вони досить значно розповсюджені, мають потужність до 30 м і лише в південному та південно-східному напрямку мають локальне розповсюдження.

Спорово-пилковий комплекс в баремських відкладів характеризується значною перевагою кількості спор папоротеподібних.

В баремських палинокомплексах вперше в'яляються поодинокі пилкові зерна найдавніших покритонасінних рослин, що складають біля 0,2 % від загальної кількості спор та пилку. Це є відмінною рисою баремських палинокомплексів. Пилкова частина комплек-

су головним чином представлена пилюком голонасінних рослин, які належать до підкласів Pteridospermidae (порядків Caytoniales, Bennettitales та Cycadales) та Coniferophyta (порядків Ginkgoales та Coniferales). У значно меншій кількості зустрічаються саккатний пилюк рослин з родини Pinaceae. Пилюк найдавніших покритонасінних рослин, вилучений з баремських мацератів, відноситься до однобозроного морфологічного типу, але він чітко відрізняється між собою та від зерен голонасінних за морфологічною та анатомічною будовою.

Раніше пилюк однобозроного морфологічного типу був описаний в синхронних баремських відкладах різних континентів і був визначений за формальною системою. Внаслідок проведених нами досліджень з використанням скануючого та трансмісійного електронних мікроскопів було встановлено, що викопні пилюкові зерна покритонасінних рослин з відкладів баремського ярусу Дніпровсько-Донецької западини відносяться до порядків Magnoliales, Laurales та Nymphaeales.

3.2. Аптський ярус

Аптські відклади розповсюджені по всій території Дніпровсько-Донецької западини. Вони залягають на баремських відкладах та незгідно перекриваються породами альбського ярусу, верхньої крейди та палеогену. В нижній частині розрізу вони представлені пісковиками та алевритами з великою кількістю обвуглених рослинних решток. В верхній частині - піскуваті та слюдисті глини з прошарками бурого вугілля та кварцевого піску. На деяких геологічних структурах вони частково чи остаточно розмиті. Аптські відклади представлені прибережно-морськими та континентальними утвореннями. Перші формувались в умовах морського шельфового мілководдя і більш-менш соленоводних морських заток, лагун й, вірогідно, приморських озер та дельт.

І в аптський час Дніпровсько-Донецька западина також була акумулятивно-денудаційною рівниною з озерно-болотними улоговинами.

Спорово-пилюковий комплекс з аптських порід характеризується значною різноманітністю спор папоротеподібних родини Gleicheniaceae. Малою кількістю представлені спори родин Schizaeaceae, Polypodiaceae, Matoniaceae, а також спори порядків Lycopodiales та Selaginellales.

В пилюковій частині комплексу домінують пилюкові зерна голо-

насінних рослин; пилок найдавніших покритонасінних зустрічається частіше, ніж в складі баремського палинокомплексу. Їх кількість коливається від 0,5 % до 2 % від загальної кількості зустрінутих спор та пилку. Пилкові зерна найдавніших покритонасінних досить різноманітні за своєю морфологічною та анатомічною будовою. Крім зустрінутих в палиноспектрах баремського комплексу одnobоровних пилкових зерен покритонасінних рослин відмічені двоборовні та оперезаноборовні пилкові зерна.

В породах аптського ярусу нами були вперше виділені викопні пилкові зерна представників раньокрейдових покритонасінних, притаманні до порядків Piperales, Hamamelidales та Rafflesiales.

3.3. Альбський ярус

Альбські відклади в Дніпровсько-Донецькій западині представлені кварцово-глауконітовими вапняками та безкарбонатними глинами верхнього альбу.

У східній частині Українського кристалічного щита у районі Канівських дислокацій в складі середньоальбських порід відмічені білі каоліністі кварцеві піски з лізсами каоліну, які частково розповсюджуються на південно-західній борт Дніпровсько-Донецької западини. Незначне розповсюдження на вивченій території мають гезо-спонголітові породи, які узгоджено перекриваються породами сеноманського ярусу.

Альбський спорово-пилковий комплекс кількісно бідніший і характеризується перевагою спор папоротеподібних над пилюком голоназінних та покритонасінних рослин. Найхарактернішою рисою для палиноспектрів альбу є присутність в кожному з них пилюку найдавніших покритонасінних рослин. В порівнянні з аптськими спектрами, зростає кількість пилкових зерен та різноманітність морфологічних типів пилюку покритонасінних. Поряд з одно- та двоборовними, а також оперезаноборовними пилковими зернами з'являються трьохборовні та трьохборовнопорівні пилкові зерна.

Таким чином, починаючи вже з баремського часу можливо спостерігати не тільки кількісне зростання в палинокомплексах пилюку найдавніших покритонасінних рослин, але і збільшення кількості її морфологічних типів. На основі проведених комп-

лексних електронно-мікроскопічних досліджень пилоквих зерен найдавніших покритонасінних рослин було встановлено, що вже з баремського ярусу в палиноспектрах постійно зустрічаються пилкові зерна викопних рослин, які, з великою вірогідністю, належали до предкових груп сучасних рослин порядків Nymphaeales, Magnoliales та Laurales. В палиноспектрах алтського ярусу, поряд з пилковими зернами вище згаданих порядків, були вивчені пилкові зерна, які віднесені до предкових форм сучасних порядків Rafflesiaceae, Nelumbeliales та Piperales. Альбоські палиноспектри містять найбільшу кількість пилоквих зерен найдавніших покритонасінних рослин усіх шести порядків, що згадані вище.

Родія 4. ПИЛКОВІ ЗЕРНА РАННЬ-ОКРЕЙДОВИХ ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН ДНІПРОВСЬКО-ДОНЕЦЬКОЇ ЗАПАДИНИ

Монографічно описані 22 нових види, що належать до 11 нових родів, які входять до складу 8 нових родин, віднесених до 6 порядків класу дводольних покритонасінних рослин

Клас Dicotyledones
Підклас Magnoliidae

ПОРЯДОК Magnoliales

Родина Protodegeneriaceae N.N.Voronova, fam.nov.

Під Protodegeneria N.N.Voronova, gen. nov.

Protodegeneria involuta sp.nov.

Protodegeneria paradoxa sp.nov.

Protodegeneria veliforma sp. nov.

Protodegeneria monstrosa sp.nov.

Protodegeneria molendinacea sp.nov.

Родина Protoeupomatia N.N.Voronova, fam. nov.

Під Protoeupomatia N.N.Voronova, gen. nov.

Protoeupomatia verrucosa sp.nov.

ПОРЯДОК Laurales

Родина Protochloranthaceae N.N.Voronova, fam. nov.

Під Protochloranthus N.N.Voronova, gen. nov.

Protochloranthus punctatus sp.nov.

Protochloranthus barremicus sp.nov.

Родина Protocalycanthaceae N.N.Voronova, fam. nov.

Рід *Protocalycanthus* N.N.Voronova, gen. nov.
Protocalycanthus rarofossularis sp.nov.

ПОРЯДОК Piperales

Родина *Protopiperaceae* N.N.Voronova, fam. nov.

Рід *Piperites* (Berry, 1919) N.N.Voronova, comb. nov.

Piperites squamosus sp.nov.

Piperites ovatus sp.nov.

ПОРЯДОК Rafflesiales

Родина *Protohydnoaceae* N.N.Voronova, fam. nov.

Рід *Protohydnoa* N.N.Voronova, gen. nov.

Protohydnoa ukrainika sp.nov.

Protohydnoa psilata sp.nov.

Protohydnoa longissima sp.nov.

Рід *Protorafflesia* N.N.Voronova, gen. nov.

Protorafflesia scabritiae sp.nov.

Protorafflesia aspera sp.nov.

ПОРЯДОК Nymphaeales

Родина *Protonymphaeaceae* N.N.Voronova, fam. nov.

Рід *Stellatopollis* Doyle, 1975

Stellatopollis spinolophatus sp.nov.

Рід *Protonymphaea* N.N.Voronova, gen. nov.

Protonymphaea relictaria sp.nov.

Protonymphaea exstincta sp.nov.

Protonymphaea prominenta sp.nov.

ПОРЯДОК Hamamelidales

Родина *Protohamamelidaceae* N.N.Voronova, fam. nov.

Рід *Protohamamelidites* N.N.Voronova, gen. nov.

Protohamamelidites granulatus sp.nov.

Рід *Gunnerapollis* N.N.Voronova, gen. nov.

Gunnerapollis microreticulatus sp.nov.

Розділ 5. ДО ПРОБЛЕМИ РОЗВИТКУ НАЙДАВНІШИХ ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН ДНІПРОВСЬКО-ДОНЕЦЬКОЇ ЗАПАДИНИ

Перші знахідки пилкових зерен найдавніших покритонасінних рослин на території Дніпровсько-Донецької западини пов'язані з баремськими палинокомплексами. Це, загалом, поодинокі одноборозні пилкові зерна, які зафіксовані також в барем-альбських палинокомплексах різних регіонів Європи (Hughes, Kemp, Juhans, Boezan); Азії (Ja Ying-Xian, Zhany, Zhen-lei, Krassilov); Північної Америки (Friiz, Crane, Pedersen); Африки (Doyle, Jardine, Doerenkamp). Ці зерна визначались по штучній системі (під Clavatipollenites, Liliacidites, Retimonocolpites та інші), за винятком деяких поодиноких спроб визначати пилок за природною системою (наприклад, пилок роду Clavatipollenites зіставляється з пилом предків хлорантових (Chlonova, 1986).

Комплексне електронно-мікроскопічне дослідження дисперсних пилкових зерен дозволило вивчити одноборозний пилок невизначеної систематичної належності з нижньої крейди, який до цього часу відносили до різних таксонів голонасінних рослин.

В результаті вивчення ультраструктур спородерми виявлено різні типи будови пилкових ободок найдавніших покритонасінних рослин. Нами вивчено та описано вісім різних типів будови спородерми. Так, родині Protodegeneriaceae притаманна спородерма наступного типу будови: дрібнозерниста перина, гомогенна ектекзина, гранулярна ендекзина, зовнішній шар якої має пухкі гранули, які утворюють вільні від спорополеніна порожнини. В області виростів екзина має дрібно-порожнисту будову. Така будова має велику схожість з будовою спородерми у сучасної родини Degeneriaceae.

Другий тип будови мають пилкові зерна представників родини Protoecropatiaceae. У них гомогенна ектекзина, пухка, з багатьма овальними та округлими порожнинами, та ендекзина, яка розширюється в області апертур. Така будова спородерми відповідає будові спородерми пилку сучасної родини Eucropatiaceae.

Третій тип будови спородерми пилку родини Protohydrogaseae - дрібнозерниста перина, під нею розташована двошарова ектекзина. Її верхній шар гомогенний, а нижній - тонкий з примітивни-

ми, різними по формі та розташуванню стовбчиками. Під ектекзиною знаходиться шар зернисто-ламельяної ендекзини, яка потовщується в області апертур. Така будова спородерми відповідає будові спородерми пилку тільки найбільш архаїчних представників родини *Nymphaeaceae*.

Вивчено типи будови ультраструктури пилкових зерен родини *Protonymphaeaceae*. Два з цих типів мають тільки ектекзину, ендекзина відсутня. В одному з них ектекзина майже гомогенна, ближче до середини пилкового зерна має просвіти, що нагадують зародження примітивної стовпчатості. В другому - ектекзина утворює шипи, що мають порожнини всередині, вона губчаста, з великою кількістю просвітів і викривлених каналів. Ближче до центру пилкового зерна канали та губчатість стають більш щільними, дрібних розшпирів. Перший з цих типів будови відповідає типу ультрабудови спородерми у пилкових зерен представників сучасного роду *Victoria*, а другий - роду *Nuphar* з родини *Nymphaeaceae*.

Вивчено ще три типи будови спородерми у пилкових зерен родини *Protonymphaeaceae*, які не мають аналогів серед сучасних покритонасінних рослин. Спородерма, яка має таку будову, була виявлена нами вперше. Одному з цих типів притаманна гомогенна ектекзина, під якою розташована дрібноволокнисто-губчата ендекзина. Наступний тип характеризується гомогенною ектекзиною, під якою знаходиться дрібно-зерниста, псевдоламельятна ендекзина. Третій тип спородерми, який не має аналогів серед типів спородерми пилку сучасних покритонасінних рослин, побудований так: дрібнозерниста перина, під якою знаходиться, тільки в поміжапертурних зонах гомогенна, хвиляста, місцями з порожнинами, ендекзина. Під нею розташована волокнисто-коміркова, тонка ендекзина. Можливо, пилкові зерна з такими типами будови спородерми належали до якихось груп водяних рослин середньокрейдової епохи, що вимерли, а їх нащадки не збереглися в сучасній флорі. Мабуть, подібний тип будови спородерми сприяв покращанню пливучості пилкових зерен. Вся схема їх будови свідчить про те, що рослини-продуценти були тісно пов'язані з водним середовищем.

Таким чином, можна відзначити, що з восьми вивчених нами типів будови спородерми у викопних пилкових зерен, тільки три не мають аналогів серед сучасних покритонасінних. Можливо, це є свідченням великої консервативності в будові спородерми. Всі описані типи будови спородерми, крім одного, мають гомогенну

ектекзину, а ендекзина представлена різноманітною структурою: гранулярна, ламелятна, волокнисто-коміркова, порожниста, дрібно-волокнисто-губчаста, дрібногранулярно-псевдоламелятна. Три з вивчених типів спородерми мають риси примітивної неравномірної стовпчатості.

Отже, можна зробити висновок про значну різноманітність типів анатомічної будови спородерми крейдових квіткових.

Починаючи з баремського ярусу, в спорово-пилкових комплексах з відкладів крейди Дніпровсько-Донецької западини з'являються пилкові зерна покритонасінних рослин у відносно невеликій кількості та різноманітності. Систематична різноманітність та кількість дисперсних пилкових зерен найдавніших покритонасінних мають стійку тенденцію до зростання від баремського до альбського ярусів.

Починаючи з середини ранньої крейди (барем-альб), в розвитку покритонасінних рослин можна виділити три лінії еволюції, які йшли паралельно. Це - гідрофільна лінія еволюції (порядок Nymphaeales, родина *Protonymphaeaceae*), лінія еволюції рослин-паразитів (порядок *Rafflesiales*, родина *Protohydnoaceae*) та мезоксерофільна лінія еволюції (порядок *Magnoliales*, родина *Protoeupomatiaceae* та *Protodegeneriaceae*, порядок *Laurales*, родина *Protocalycanthaceae* та *Protochloranthaceae*, порядок *Piperiales*, родина *Protopiperaceae* та порядок *Hamamelidales*, родина *Protohamamelidaceae*).

Так звані перехідні форми пилкових зерен містять в собі цілий комплекс ознак, кожна з яких могла ставати з плином часу однією з характерних рис для деяких найбільш просунутих таксонів. Перехідні форми, які дають початок наступним, філогенетичним гілкам покритонасінних, містять в собі цілий комплекс ознак таксонів - нащадків. Ці таксони - нащадки можуть характеризуватися розвитком будь-якої однієї з притаманних перехідним формам рис, завдяки чому таксони - нащадки стають більш високо спеціалізованими формами.

Враховуючи, що більшість з перелічених вище родин вважаються близькими до анцестральних типів покритонасінних рослин та знаючи умови, в яких існують сучасні представники згаданих родин, можливо дещо розширити уявлення про екологічну приїтаманність квіткових рослин - продуцентів ранньокрейдового віку. Як-що раніше вважалося, що найдавніші покритонасінні рослини зай-

мали лише підвищені форми рельєфу, то завдяки проведеному аналізу можна уявити, що вони були пов'язані з водним середовищем, з долинами рік, узбережжями озер, болотами і тому подібному. Цікаво відмітити, що сучасні примітивні покритонасінні рослини теж пристосовані до умов підвищеної вологості.

Велика кількість і різноманітність пилкових зерен покритонасінних рослин, що відмічені нами у відкладах Дніпровсько-Донецької западини, також можуть свідчити про більш раннє в геологічному відношенні виникнення покритонасінних, ніж в баремський час. Вони, на той час, цілком ймовірно, вже займали різноманітні екологічні ніші та могли бути високо спеціалізованими паразитами або симбіонтами (родина *Nudnogaaceae* та *Rafflesiaceae*).

Важливим фактором в еволюції покритонасінних рослин є ентомофілія. Досліджені нами відклади альбського віку характеризувалися наявністю в них залишків різних комах (Воронова, Воронова, 1982). Висока ступінь пристосування більшості покритонасінних рослин та комах - запилювачів свідчить, що їх еволюція йшла паралельно.

Нами були зустрінуті також пилкові зерна ранньокрейдових рослин, які раніше відносились до штучного таксону *Clavatipollenites*, а морфологічні особливості будови пилку та його велика кількість у відкладах крейдового віку майже на всіх континентах можуть свідчити про їх анемофілію. Як відомо, анемофільні рослини продукують набагато більше пилку, ніж ентомофільні.

ВИСНОВКИ

1. Вперше проведено комплексне морфологічне та анатомічне вивчення дисперсних пилкових зерен ранньокрейдових покритонасінних рослин на території України.

2. Вперше отримано результати комплексного електронно-мікроскопічного дослідження викопних пилкових зерен найдавніших покритонасінних. Встановлено вісім типів будови спородерми у викопних об'єктах: спородерма пилку рослин з родини *Protodegeneriaceae* складена дрібнозернистою периною, гомогенною ектезаиною та гранулярною з пухким зовнішнім шаром, що утворює дрібні, вільні від спорополеніну, порожнини. Наступний тип будови спородерми пилку, віднесеного до родини *Protoeupomatiaceae*

складається гомогенною етекзиною, пухкою, з численними овальними та округлими порожнинами, що розширюються в зоні апертур. Пілок рослин родини *Protohydnoaceae* має свій тип будови. Він складений з дрібнозернистої перини, під якою знаходиться двошарова етекзина, верхній шар якої гомогенний, а тонкий нижній шар містить примітивні, різні за формою та розташуванням стовпчики. Під ними міститься шар зернисто-ламельної ендекзини, що потовщена в зоні апертур. Решта типів будови спородерми встановлені у пілкових зерен представників родини *Protonymphaeaceae*. Два з вивчених типів мають тільки етекзину, ендекзина відсутня. В одному з цих типів етекзина майже гомогенна, ближче до центру пілкового зерна вона має просвіти, що нагадують початкову примітивну стовпчатість. Цей тип будови спородерми спостерігається у сучасних представників роду *Victoria* родини *Nymphaeaceae*. Інший тип відповідає типу будови спородерми сучасних представників роду *Nuphar* родини *Nymphaeaceae*. Їх етекзина утворює шипи з порожниною, вона губчаста, з величезною кількістю просвітів та звивистих каналів. Ближче до центру пілкових зерен губчатість стає більш дрібною, ендекзина відсутня. Ще три типи будови спородерми виявлені у викопних пілкових зерен, що не мають аналогів серед сучасних покритонасінних. Перший тип будови спородерми - це гомогенна етекзина, під якою розташована дрібноволокнисто-губчаста ендекзина. Наступний тип - це гомогенна етекзина, під якою розташована дрібнозерниста, псевдоламельна ендекзина. Третій тип - це дрібнозерниста перина, під якою тільки в міжапертурних зонах знаходиться гомогенна, хвиляста, місцями в порожнинах, етекзина. Під нею міститься волокнисто-коміркова тонка ендекзина.

3. Виявлена певна консервативність в будові спородерми: у викопних пілкових зерен шари спородерми відповідають таким у пілкових зерен деяких сучасних порядків і родин. В окремих випадках спостерігається відсутність розвинутої скульптури на поверхні викопних пілкових зерен, яка в більш примітивному вигляді має місце в апертурній зоні, в той час, як у пику сучасних рослин аналогічна скульптура розповсюджується по всій поверхні спородерми.

4. Виявлений перехідний характер в морфологічній та анатомічній будові пілкових зерен ряду викопних таксонів (родини *Protodegeneriaceae*, *Protohydnoaceae*, *Protonymphaeaceae*,

Protohamamelidaceae). При наступній дивергенції окремі ознаки стають притаманими для певних родин. Наприклад, пилкові зерна родини Protohydnoaceae несуть ознаки пилку родин сучасних покритонасінних, що згодом відокремились: Hydnoaceae та Rafflesiaceae.

5. Обґрунтовано виділення нових таксонів у порівнянні з деякими таксонами природної системи. Вперше в Україні серед них зафіксована присутність найдавніших представників порядку Magnoliales (родина Protodegeneriaceae та Protoeupomatiaceae), Laurales (родина Protochloranthaceae та Protocalycanthaceae), Piperales (родина Protopiperaceae), Rafflesiales (родина Protohydnoaceae), Nymphaeales (родина Protonymphaeaceae), Hamamelidales (родина Protohamamelidaceae).

6. Вперше в Дніпровсько-Донецькій западині зафіксовано появу дисперсного пилку найдревніших покритонасінних рослин в палінокомплексах баремського віку.

7. Вперше описано 41 новий таксон пилку барем-альбських покритонасінних рослин (в ранзі родин, родів та видів).

8. В розвитку покритонасінних ранньокрейдового часу встановлено три лінії еволюції, які йшли паралельно. Це гідрофільна лінія еволюції (порядок Nymphaeales, родина Protonymphaeaceae), лінія рослин - паразитів (порядок Rafflesiales, родина Protohydnoaceae) та мезоксерофільна лінія (порядок Magnoliales, родини Protoeupomatiaceae та Protodegeneriaceae; порядок Laurales, родина Protocalycanthaceae та Protochloranthaceae; порядок Piperales, родина Protopiperaceae та порядок Hamamelidales, родина Protohamamelidaceae).

Одержані нами дані дозволяють по-новому поставитись до вирішення проблеми про час виникнення та реконструкції перших етапів розвитку найдавніших покритонасінних рослин у добаремський час, що потребує подальших досліджень.

Основні положення дисертації опубліковані в роботах:

1. К вопросу о развитии энтомофилии у раннемеловых растений // Систематика и эволюция древних растений Украины. - К.: Наукова думка - 1982 - С. 107-111 (соавтор М.А.Воронова).

2. Электронномикроскопическое исследование пыльцы древнейших покрытосеменных из Днепровско-Донецкой впадины // Современные проблемы микропалеонтологии. Тезисы докладов XXXIУ сессии ВПО - Баку: Зла, 1988. - С. 20-21 (соавтор Н.Р.Мейер-Меликян).

3. Ультраструктура пыльцевых зерен древнейших покрытосеменных растений // Палинология и полезные ископаемые. Тезисы У1 Всесоюзной палинологической конференции, Минск, 1989. - С. 66-67.

4. Электронномикроскопические исследования пыли древнейших покрытосеменных из Днепровско-Донецкой впадины // Проблемы современной микропалеонтологии. Труды XXXIУ сессии ВПО - Ленинград: Наука, 1990. - С. 168-174 (соавтор Н.Р.Мейер-Меликян).

5. Методика электронномикроскопического исследования раннемеловых пыльцевых зерен // Материалы по палинологии Украины, Киев: Наукова думка, 1990. - С. 94-98.

6. К изучению ультраструктур пыльцевых зерен древнейших покрытосеменных растений // Палеонтологические и биостратиграфические исследования при геологической съемке на Украине / Институт геологических наук АН УССР - Киев, 1989. - С. 69-73.

7. Пыльца покрытосеменных из барремских и альбских отложений Днепровско-Донецкой впадины // Ботанический журнал АН СССР, 1990. - Т. 75, N 7. - С. 950-955 (соавтор Н.Р.Мейер-Меликян).

8. Сравнительный анализ раннемеловых палиноморф Средиземноморской области // Палинология и проблемы детальной стратиграфии. Тезисы У11 палинологической конференции. Изд. Саратовского университета, 1993. - С. 18-19 (соавтор М.А.Воронова).

9. Первые находки пыльцевых зерен древнейших цветковых растений на Украине // Стратиграфічні та палеонтологічні дослідження в Україні, 1994, Київ, ІГН НАН України Препринт 94. - С. 40-42.

РЕЗЮМЕ

Палинологические исследования принадлежат к ряду фундаментальных при решении некоторых проблем происхождения и развития древнейших покрытосеменных растений. В связи с этим перед автором стояла задача по воссозданию ранних этапов эволюции некоторых древнейших цветковых и определение положения их ископаемых пыльцевых зерен в естественной системе.

Материалом для данной работы послужили мацераты образцов баррем-альбского возраста, отобранных из керна скважин, пробуренных в пределах Днепровско-Донецкой впадины. Из мацерата под

световым микроскопом МБИ-6 извлекались единичные пыльцевые зерна, предположительно принадлежащие покрытосеменным растениям. Дальнейшее исследование спородермы этих пыльцевых зерен проводилось с помощью сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов.

Электронно-микроскопические исследования ископаемых пыльцевых зерен велись в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ им. М. И. Ломоносова под руководством доктора биологических наук Н. Р. Мейер-Меликян.

Исследованные пыльцевые зерна обладают различным морфологическим и анатомическим строением. Среди морфологических типов впервые описаны зерна однобороздные, двубороздные, трехбороздные, опоясаннобороздные и безапертурные. В анатомическом строении спородермы нами выделено восемь типов, три из которых не имеют аналогов среди пыльцевых зерен современных покрытосеменных. Все, кроме одного из описанных типов строения спородермы, обладают гомогенной эктэксиной. Эктэксина представлена разнообразными образованиями - гранулярными, ламеллярными, волокнисто-ячеистыми, ячеистыми, мелко-волокнисто-губчатыми, мелкогранулярно-псевдоламеллярными. Три из изученных типов спородермы имеют черты зарождающейся примитивной столбчатости. Полученные данные свидетельствуют о значительном разнообразии не только таксонов ископаемых покрытосеменных, но и типов анатомического строения спородермы меловых цветковых.

Благодаря сравнительному анализу морфологического и анатомического строения ископаемой пыльцы и современных пыльцевых зерен покрытосеменных были выработаны критерии оценки сходства и различия исследуемых признаков. На этой основе был разработан вариант классификации ископаемых зерен в рамках естественной системы в ранге порядков - Laurales, Magnoliales, Nymphaeales (отмеченных в барреме); встречены, кроме вышеперечисленных, пыльцевые зерна представителей порядков Piperales, Rafflesiales и Hamamelidales. Пыльцевые зерна альбского палинокомплекса более разнообразны с точки зрения морфологического строения. Описана пыльца 22 видов, принадлежащих 8 семействам.

Сходство пыльцы меловых покрытосеменных с пыльцевыми зернами их современных представителей, которые по многим признакам

считаются близкими к анцестральным формам, а также учитывая экологическую и климатическую приуроченность современных представителей примитивных покрытосеменных, можно сделать вывод об экологических условиях произрастания древнейших цветковых. Ранее считалось, что древнейшие покрытосеменные растения занимали только повышенные формы рельефа. Автору представляется, что они могли быть тесно связаны с водной средой обитания. Современные представители примитивных цветковых также произрастают в условиях высокой влажности.

В развитии покрытосеменных растений раннего мела впервые установлено три линии эволюции, которые шли, по-видимому, параллельно. Это - гидрофильная линия (порядок Nymphaeales, семейство Protonymphaeaceae), линия растений-паразитов (порядок Rafflesiales, семейство Protohydnoaceae) и мезоксерофильная линия (порядок Magnoliales, семейства Protoeuromatiaceae и Protogeneriaceae; порядок Laurales, семейства Protocalycanthaceae и Protochloranthaceae; порядок Piperales, семейство Protopiperaceae; порядок Hamamelidales, семейство Protohamamelidaceae).

Полученные данные о разнообразии пыльцы покрытосеменных растений баррема-альба позволяют по новому рассматривать проблему о времени появления и реконструкции ранних этапов развития древнейших покрытосеменных растений в добарремское время.

AB 30.973

AB 30.973