

С.Л. МОСЯКІН, Л.Г. БЕЗУСЬКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

## ОГЛЯД ПАЛЕОБОТАНІЧНИХ СВДІЧЕНЬ ПРО ПОХОДЖЕННЯ ТА РОЗСЕЛЕННЯ *CHENOPODIACEAE* VENT.

*Ключові слова:* *Chenopodiaceae*, пилок, палеопалінологія, палеоботаніка, біогеографія.

Питання про географічний регіон і час походження *Chenopodiaceae* залишається дискусійним. Більшість авторів, які працювали або працюють над проблемами систематики та фітогеографії *Chenopodiaceae*, вказували, що ця група найімовірніше виникла десь у Середземноморсько-Центральноазійському регіоні у широкому географічному роз-зумінні [38, 61 та ін.].

П. Рейвен та Д. Аксельрод [53] зауважили, що *Chenopodiaceae* та *Amaranthaceae* зараз настільки поширені у напіваридних регіонах, що важко зробити обгрунтоване припущення про регіон їх первинної еволюції. Однак ці автори все ж висловили думку про те, що порядок *Chenopodiales* [*Caryophyllales* s. l.] спочатку диференціювався десь у Західній Гондвані у ті часи, коли Африка та Південна Америка ще залишалися у більш-менш тісному контакті (тобто у крейді або ранньому палеогені), а в Австралії представники порядку з'явилися порівняно недавно. На нашу думку, ця точка зору викликає сумнів.

Як вважає А. Кронквіст [31], відносно коротка історія (за викопними рештками) цієї групи відповідає первинному трав'янистому габітусу *Caryophyllidae*; як й інші трав'янисті дводольні, ймовірно, вони посідали лише незначне місце у складі рослинності крейдового періоду. Нещодавно було запропоновано віднести до *Chenopodiaceae* (підродини *Microteoideae*) південноамериканський рід *Microtea* Sw., який раніше включали до *Phytolaccaceae* [58]. Види *Microtea* трапляються уздовж морських узбереж, по берегах річок, у порушених і сезонно затоплюваних місцезростаннях, а саме такі маргінальні місцезростання, очевидно, відігравали важливу роль в еволюції та розселенні предкових *Chenopodiaceae* і *Amaranthaceae*. Проте спорідненість *Microtea* та *Chenopodiaceae*, як і сама ідея про походження філогенетичної гілки *Chenopodiaceae* + *Amaranthaceae* від «фітолаккоїдних» предків [32], не була підтверджена даними молекулярної філогенії.

Отже, початкові стадії еволюції та розселення *Chenopodiaceae* та *Amaranthaceae* могли бути досить криптичними й майже не залишили слідів у палеонтологічному літописі. Анцестральні групи найімовірніше були представлені непримітними малими трав'янистими рослинами маргінальних місцезростань, а їхня роль серед рослинності була незначною. Крім того, пред-

ставники *Polycnemeae*, близькі до базальних груп *Chenopodiaceae* та *Amaranthaceae* [19, 37, 38], мають особливий «кубоїдний» пилко [26—28], який палеоботаніки, навіть виявивши у викопному стані, навряд чи з певністю віднесли б до типового пилку *Chenopodiaceae* або *Amaranthaceae*.

Відомості про час першої появи у викопному стані морфологічно досить відмінного пилку цієї групи [12—14, 23, 27, 28, 49, 50, 54, 56, 60] залишаються доволі спірними. За деякими авторами [53], пилкові зерна рослин цього порядку з'являються лише у ранньому палеоцені або ж навіть в еоцені. Однак перша поява певного типу пилку не завжди встановлює справжній час виникнення тієї чи іншої групи. Можна завжди припустити, що певна група рослин спочатку виникла та розвинулася у досить відокремленому регіоні, а вже після того, через певний «латентний» проміжок часу початкової еволюції, поширилася за межі первинного центру походження. Оскільки *Chenopodiaceae* є переважно рослинами посушливих і маргінальних місцезростань, тафномічні умови та шанси збереження їх макроскопічних решток у викопному стані були, очевидно, досить несприятливими. Якщо ж ми приймемо інший сценарій, появу анцестральної гілки десь у більш гумідних місцезростаннях (узлісся тропічних лісів, що може бути прийнятним для ранніх представників *Amaranthaceae*), то це також робить збереження макрофосилій досить проблематичним.

Й. Мюллер [48] висловив припущення, що *Chenopodiales* (у нашому розумінні — *Caryophyllales: Chenopodiineae*), судячи з наявних даних щодо їхнього викопного пилку, досягли своєї основної диференціації родинного та навіть родового рівня вже у палеоцені та еоцені. Існують вказівки на наявність пилку *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* навіть у відкладах маастрихту у верхній крейді, приблизно 70 млн. років тому [43, 48, 57].

У своєму детальному огляді викопного пилку сучасних груп покритонасінних Й. Мюллер [48] не вважає за доцільне розділяти палеопалінологічні дані стосовно родин *Amaranthaceae* та *Chenopodiaceae*, розглядаючи їхній викопний пилко як одну групу. Багато інших авторів також не вважають можливим розрізняти пилко цих родин, визначаючи його як «*Chenopodium-type*» або «*Cheno-Ams*».

У літературі найдавніший викопний пилко цієї групи звичайно відносять до формальних родів *Polyporina*, *Chenopodipollis* та *Periporopollenites*. На жаль, з встановленням таксономічної приналежності таких типів пилку виникають проблеми. Зокрема, останній форм-рід порівнюють з пилком *Liquidambar* (*Hamamelidaceae*), а номенклатурний тип форм-роду *Polyporina* при детальному дослідженні взагалі виявився прісноводним планктонним організмом [48], що, проте, не ставить під сумнів надійність визначень більшості інших формальних видів цього таксону родового рангу.

Найдавнішими знахідками пилку *Chenopodiaceae* вважають *Polyporina cribraria* з маастрихту Канади та аналогічний пилко із маастрихту Єгипту [48, 57]. Канадські знахідки походять з перехідних фацій між морськими та континентальними відкладами, що може свідчити про зростання найперших лобо-

дових на морських узбережжях. Пізніші знахідки *Chenopodipollis multiplex* з палеооцену США також походять з приморських відкладів. Той самий вид був наведений для нижнього та середнього еоцену Франції, а *Periporopollenites agborensis* — для пізнього еоцену Нігерії [48].

У світлі цих даних варті уваги оцінки віку походження *Chenopodioideae* (однієї з базальних, але не найпримітивнішої групи *Chenopodiaceae*), які здійснили німецькі автори методом «молекулярного годинника» на основі оцінки швидкості замін у послідовностях пластидного гену *rbcL* [37]. Залежно від даних щодо віку двох викопних решток, які були використані для калібрування «молекулярного годинника», були отримані приблизні оцінки 65,1—44,7 і 65—56,5 млн. років. Вони добре корелюють з даними про перші знахідки пилку *Chenopodiaceae* у маастрихті.

В Європі пилки лободових широко відомий з відкладів третинного періоду, принаймні з еоцену. Особливо численні знахідки датуються міоценом [48], що добре корелює з даними щодо особливої ролі міоценової глобальної кризи в еволюції та поширенні рослин з  $C_4$ -фотосинтезом [11, 30, 37, 51, 55]. Приналежність до *Chenopodiaceae* двох середньокрейдових форм-родів пилку (*Bohemiperipollis* та *Krutzschiperipollis*) лишається спірною [43]. Відомості про найдавніші макроскопічні викопні рештки лободових (*Chenopodium* та *Atriplex*) датуються принаймні верхнім міоценом [43].

В Азії (зокрема, в Китаї і Туреччині), дані стосовно викопного пилку *Chenopodiaceae* стають досить численними, починаючи з пізнього тертієру (третинного періоду), у міоцені, а особливо у кварталі (четвертинному періоді). Проте, без сумніву, придатні для представників *Chenopodiaceae* місцезростання існували там і набагато раніше [36, 40, 41, 48]. У прибережних регіонах Тетісу та Паратетісу, а пізніше по узбережжях «середземних» морів і озер, піки викопного пилку лободових можуть асоціюватися з подіями морських та внутрішньоконтинентальних регресій і трансгресій [8, 9, 21, 29, 62 та ін.], котрі, ймовірно, мали вагомe значення у розселенні та диференціації представників *Chenopodiaceae*. Узагальнюючих зведень з викопного пилку лободових інших континентів поки що не існує, а є лише розрізнені дані у палеоботанічних і палеопалінологічних працях.

В Австралії найдавніші відомі зразки викопного пилку *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* датуються раннім олігоценом [25, 35, 42, 44, 48] і визначалися як *Polyporina* та *Chenopodipollis*. Є дані про знахідки викопного пилку лободових і в Антарктиді [59]. Він був вперше ідентифікований у новозеландській свердловині CIROS-1, що знаходиться на шельфовому льодовику Росса; зразки пилку орієнтовно датовані кінцем раннього олігоцену — раннім міоценом [59]. Такий широкий діапазон датування до певної міри викликаний тим, що пилки виявлені у перевідкладених шарах осадових порід.

Ці дані дають змогу припустити альтернативний міграційний шлях до Австралії принаймні деяких анцестральних лободових — так званий Уелделівський шлях (Weddellian pathway). Міграції з Південно-Східної Азії (Уолле-

сівський шлях, Wallacean pathway, або Сундський шлях, Sunda pathway), які вважалися хіба що не єдиним міграційним шляхом лободових до Австралії [52, 53], були можливими переважно для літоральних чи прибережних видів. Без сумніву, і такий міграційний варіант спрацював під час заселення Австралійського континенту багатьма лободовими, що ми бачимо на прикладі деяких представників *Chenopodium* та *Dysphania*, і що також простежується для декількох австралійських видів *Atriplex* s. l., представників *Salicornioideae* тощо [17–19]. Для декількох груп, наприклад, для пари з австралійсько-новозеландського *Chenopodium erosum* та південноамериканського патагонського *C. antarcticum* [17], практично незаперечним є сценарій розселення на далекі відстані.

У формуванні різноманіття представників сучасних груп родини *Chenopodiaceae*, їх розселенні та збільшенні їхньої ролі у рослинних угрупованнях надзвичайно важливе значення мали планетарні процеси міоцену, що сприяли реалізації потенціалу рослин із синдромом  $C_4$ -фотосинтезу. Проте це складне та надзвичайно цікаве питання вимагає детальнішого розгляду, що й буде зроблено в окремій статті.

За молекулярно-філогенетичними та анатомічними даними,  $C_4$ -фотосинтез виник незалежно у різних групах *Chenopodiaceae*. Метод «молекулярного годинника» [37] вказує на його виникнення в *Atriplex* 11,5–7,9 млн. років тому (пізній міоцен), а у підродині *Salsoloideae* — 21,6–14,5 млн. років тому (з раннього міоцену). Очевидно, лободові були першими дводольними, в яких виник  $C_4$ -фотосинтез, у той час як для інших груп дводольних з  $C_4$ -фотосинтезом його виникнення датується пізнішими часами: 5 млн. років тому і пізніше [55]. У деяких груп однодольних (наприклад, *Poaceae*)  $C_4$ -фотосинтез виник, очевидно, набагато раніше, принаймні в олігоцені (24–35 млн. років тому) [55].

Пилок *Chenopodiaceae* входить до складу спорово-пилкових спектрів відкладів нижнього, середнього та верхнього міоцену України [20, 24]. Н.О.Шекіна [24] вказала на значну участь пилку лободових у спорово-пилкових комплексах пізнього міоцену — раннього пліоцену півдня Східної Європи. За її даними, у той час у складі викопної паліофлори вже брали участь представники багатьох родів: *Atriplex*, *Chenopodium* s. l., *Haloxylon*, *Kochia*, *Salsola*, *Salicornia*, *Suaeda* тощо.

Придатні для чіткого визначення макроскопічні рештки представників *Chenopodiaceae* досить поширені у четвертинних відкладах плейстоцену та голоцену [5, 6, 10, 33, 34, 39–41 та ін.], проте у дочетвертинних відкладах викопні рештки цієї групи трапляються значно рідше. Абсолютна більшість макрофосилій *Chenopodiaceae* мають досить молодий геологічний вік (в основному плейстоцен і голоцен) та репрезентовані майже виключно сучасними родами і навіть видами.

Плейстоценові відклади досить багаті на пилок лободових [1–4, 6, 7, 12–15, 33, 36, 39–41, 45, 48], але надійне визначення цього пилку до рівня виду та навіть роду багатьма авторами вважається принаймні дискусійним або взагалі неможливим [33, 35, 48 та ін.]. Пилкові зерна *Chenopodiaceae* морфологічно

досить одноманітні, але водночас вони дуже варіабельні, часто навіть у межах одного й того ж виду [23, 27, 28, 49, 54, 60].

М.Х. Моносзон [12—15, 45] вважала, що пилок лободових з успіхом може бути використаний у спорово-пилковому аналізі четвертинних відкладів, причому досить часто з визначеннями до рівня видів. Використовуючи комплекс якісних і кількісних ознак, вона склала та опублікувала детальні ключі для визначення викопного пилку *Chenopodiaceae* [14]. Розроблений М.Х. Моносзон підхід був використаний при реконструкції змін у флорі та рослинності Східної Європи протягом квартеру [2—4, 6 та ін.]. Визначення викопного пилку лободових сприяли підвищенню рівня палеоботанічних реконструкцій плейстоцену та голоцену і суттєво розширили наші уявлення про характер та зміни екологічних умов пізнього кайнозою. Подальші дослідження можливістю уточненої ідентифікації викопного пилку лободових на різних таксономічних рівнях є перспективними для діагностики галофільних, природно та антропогенно порушених угруповань.

Незважаючи на це, карпологи́чні свідчення лишаються надійнішими. Наприклад, В.П. Гричук [6] проаналізував та узагальнив як палеокарпологи́чні, так і палеопалінологі́чні дані стосовно плейстоценових флор Руської рівнини. Ці дані щодо представників *Chenopodiaceae* часто взаємно доповнюються, а тому й у багатьох випадках взаємно підтверджуються.

Інтерпретація значення наявності великої кількості пилку лободових у четвертинних відкладах викликала дискусії. Деякі автори вважали, що це свідчить про існування пустель та напівпустель або певних специфічних аридних чи холодно-аридних умов, що здебільшого асоціюються з відомою «тундростеповою» концепцією [34]. Проте слід пам'ятати, що у багатьох випадках пилок лободових, видів роду *Artemisia* та деяких інших екологічно подібних рослин є індикатором певного рівня природного порушення доісторичного рослинного покриву. Цілком зрозуміло, що плейстоценові льодовикові явища створювали значні площі порушених місцезростань (зокрема, флювіальні та флювіогляціальні відклади), придатні для колонізації піонерними видами. З цього приводу Н.Н. Цвельов [22, с. 37] цілком слушно зазначає: «...это обилие [пыльцы полыней и маревых — Прим. авт.] можно объяснить не присутствием в растительном покрове того времени каких-либо степей с обилием полыней и маревых (т. е. почти полупустынь), а большим количеством прирусловых отелей и обрывистых склонов, на которых и в настоящее время в изобилии растут ветроопыляемые виды *Artemisia*, *Chenopodium*, *Atriplex* и *Corispermum*, дающие большое количество пыльцы».

Таким чином, палеоботанічні та палеопалінологічні дані, на жаль, не надають багатої та вирішальної інформації стосовно виникнення та ранньої еволюції *Chenopodiaceae*. На сьогодні інформації з детальної молекулярної філогенії цієї групи на рівні родів і триб також поки що недостатньо. Саме тому ми маємо звернути увагу на непрямі свідчення традиційної систематики та історичної фітогеографії. Детальніше ймовірний вплив подій плейстоцену та го-

лошену на процеси еволюції та розселення лободових розглянуті на прикладі модельних родів у працях [16—19, 46, 47]. Як свідчать палеопалінологічні, таксономічні та фітогеографічні дані, лободові мають надзвичайне значення у палінології кватеру при проведенні палеоботанічних та палеоекологічних реконструкцій.

1. Артюшенко А.Т. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. — Киев: Наук. думка, 1970. — 174 с.
2. Безусько Л.Г., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Лободові степів північно-західного Причорномор'я у голоцені // Укр. ботан. журн. — 1989. — 46, № 6. — С. 45—48.
3. Безусько Л.Г., Костильов А.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Маревые степной зоны Украины в голоцене // Ботан. журн. — 1992. — 77, № 11. — С. 67—71.
4. Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. Пилок родини *Chenopodiaceae* Vent. — індикатор природних та антропогенних змін рослинного покриву України в голоцені // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська Академія». — 2003. — Т. 22, частина 3. Природничі науки. — С. 392—395.
5. Величків Ф.Ю. Антропогенные семенные флоры Белоруссии и смежных областей. — Минск: Наука и техника, 1973. — 314 с.
6. Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. — М.: Наука, 1989. — 183 с.
7. Гричук В.П., Гричук М.П. О приледниковой растительности на территории СССР // Перигляциальные явления на территории СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1960. — С. 66—100.
8. Долуханов П.М. Аридная зона Старого Света в позднем плейстоцене и голоцене // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. — 1985. — 117. — С. 16—23.
9. Долуханов П.М. История средиземных морей. — М.: Наука, 1988. — 144 с.
10. Кац Н.Я., Кац С.В., Кипиани М.Г. Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. — М.: Наука, 1965. — 368 с.
11. Ковалев О.В. Эволюция  $C_4$ -синдрома фотосинтеза у цветковых растений // Ботан. журн. — 2000. — 85, № 11. — С. 7—20.
12. Монозон М.Х. О видовых определениях ископаемой пыльцы маревых // Докл. АН СССР. — 1957. — 114, № 3. — С. 648—651.
13. Монозон М.Х. О находках пыльцы представителей семейства маревых в четвертичных отложениях Европейской части СССР // Всесоюз. межведом. совещ. по изучению четвертичного периода. — М., 1961. — Т. 1. — С. 317—330.
14. Монозон М.Х. Определитель пыльцы видов семейства маревых. — М.: Наука, 1973. — 94 с.
15. Монозон М.Х. Флора маревых в плейстоценовых отложениях Европейской территории СССР // Палинология четвертичного периода. — М.: Наука, 1985. — С. 25—44.
16. Мосякін С.Л. Рід *Salsola* sensu lato (*Chenopodiaceae*) у світлі дискусії про походження свразійських пустельних флор // Ю.Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука: Мат-ли читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю.Д. Клеопова (Київ, 10—13 листоп. 2002 р.). — К.: Фітосоціоцентр, 2002. — С. 113—125.
17. Мосякін С.Л. Система та фітогеографія *Chenopodium* L. subgen. *Blitum* (L.) I. Hiitonen (*Chenopodiaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 6. — С. 696—701.
18. Мосякін С.Л. Система та фітогеографія *Chenopodium* L. subgen. *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 1. — С. 26—32.
19. Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Автореферат дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2003. — 32 с.
20. Сябрій С.В., Шекина Н.А. История растительного покрова Украины в миоцене. — Киев: Наук. думка, 1983. — 172 с.

21. Федоров П. В. Плейстоцен Понто-Каспия. — М.: Наука, 1978. — 281 с.
22. Цвелев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. — Л.: Наука, 1988. — 191 с.
23. Цимбалюк З. М., Безусько Л. Г., Мосякин С. Л. Палиноморфология деяких бур'янових видів роду *Chenopodium* L. (*Chenopodiaceae*) флори України // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська Академія». — 2002. — Т. 20. Спец. випуск, частина 2. — С. 431–434.
24. Шекина Н. А. История флоры и растительности юга Европейской части СССР в позднем миоцене — раннем плиоцене. — Киев: Наук. думка, 1979. — 200 с.
25. Barlow B. A. The Australian flora: its origin and evolution // Flora of Australia. — Vol. 1. Introduction. — Canberra: Australian Government Publishing Service, 1981. — P. 25–75.
26. Borsch T. Pollen types in the Amaranthaceae // Grana. — 1998. — 37. — P. 129–142.
27. Borsch T. Evolutionary significance of pollen characters in the *Amaranthaceae-Chenopodiaceae* alliance // XVI Int. Botan. Congress (St. Louis, USA, August 1–7 1999): Abstracts. — St. Louis, 1999. — P. 89.
28. Borsch T., Barthlott W. Structure and evolution of metareticulate pollen // Grana. — 1998. — 37. — P. 68–78.
29. Brice W. C. (ed.). The environmental history of the Near East and Middle East since the last ice age. — London: Acad. Press, 1978. — 372 p.
30. Cerling Th. E., Harris J. M., MacFadden B. J. et al. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary // Nature. — 1997. — 389. — P. 153–158.
31. Cronquist A. A commentary on the general system of classification of flowering plants // Flora of North America north of Mexico. — New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 1993. — Vol. 1. — P. 272–293.
32. Cuénoud P., Savolainen V., Chatrou L. W. et al. Molecular phylogenetics of *Caryophyllales* based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences // Amer. J. Bot. — 2001. — 89. — P. 132–144.
33. Graham A. Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation, north of Mexico. — New York; Oxford: Oxford Univ. Press, 1999. — xviii + 350 p.
34. Hibbert D. History of the Steppe-Tundra Concept // Paleoecology of Beringia / Ed. by D. M. Hopkins et al. — London: Acad. Press, 1982. — P. 153–156.
35. Hill R. S., Truswell E. M., McLoughlin S., Dettmann M. E. Evolution of the Australian flora: fossil evidence // Flora of Australia. — 2 ed. — Melbourne: ABR/CSIRO Australia, 1999. — Vol. 1. Introduction. — P. 251–320.
36. Hsü Jen. Late Cretaceous and Cenozoic vegetation in China, emphasizing their connection with North America // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1983. — 70. — P. 490–508.
37. Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C<sub>4</sub>-photosynthesis // Int. J. Plant Sci. — 2003. — 164. — P. 959–986.
38. Kühn U. (with additions by V. Bittrich, R. Carolin, H. Freitag, I. C. Hedge, P. Uotila, & P. G. Wilson). *Chenopodiaceae* // The families and genera of vascular plants / Ed. by K. Kubitzki. — New York: Springer-Verlag, 1993. — Vol. 2. Flowering Plants, Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. — P. 253–281.
39. Lang G. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. — Jena; Stuttgart: New York: Gustav Fischer Verlag, 1994. — 462 S.
40. Li Wenyi. Studies on vegetation and palaeogeography from late Tertiary to early Quaternary in China // Quaternary Geology and Environment of China. — Beijing: China Ocean Press, 1985. — P. 149–153.
41. Li Wenyi. Vegetation and environment of the Quaternary in China // Quaternary Geology and Environment in China / Ed. by Liu Tunghsheng. — Beijing: Science press, 1991. — P. 151–157.
42. Macphail M. K., Alley N. F., Truswell E. M., Sluiter I. R. K. Early Tertiary vegetation: evidence from spores and pollen // History of the Australian vegetation: Cretaceous to Recent / Ed. by R. S. Hill. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. — P. 189–261.
43. Mai D. H. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. — Jena; Stuttgart: New York: Gustav Fischer Verlag, 1995. — 692 S.

44. Martin H.A. Australian Tertiary phytogeography: evidence from palynology // History of the Australian vegetation: Cretaceous to Recent / Ed. by R.S. Hill. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. — P. 104—142.
45. Monoszon M.K. Pollen of halophytes and xerophytes of the *Chenopodiaceae* family in the periglacial zone of the Russian plain // Pollen & Spores. — 1964. — 6. — P. 147—155.
46. Mosyakin S.L. New taxa of *Corispermum* L. (*Chenopodiaceae*), with preliminary comments on taxonomy of the genus in North America // Novon. — 1995. — 5. — P. 340—353.
47. Mosyakin S.L. Trans-Beringian connections and taxonomy of native North American taxa of *Corispermum* L. (*Chenopodiaceae*) // Variation and Evolution in Arctic and Alpine Plants. VI Int. Symp. IOPB, Tromsø, Norway (July 29—August 2, 1995). Abstracts. — Tromsø: IOPB, 1995. — P. 51.
48. Muller J. Fossil pollen records of extant angiosperms // Bot. Rev. — 1981. — 47. — P. 1—142.
49. Nowicke J.W. Pollen morphology in the order *Centrospermae* // Grana. — 1976. — 15. — P. 51—77.
50. Nowicke J.W., Skvarla J.J. Pollen morphology and the relationships of the *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*, and *Primulaceae* to the order *Centrospermae* // Smithsonian Contr. Bot. — 1997. — 37. — P. 1—64.
51. Osmond C.B.  $C_4$ -photosynthesis in the *Chenopodiaceae* // Zeitschr. Pflanzenphysiol. — 1970. — 62. — P. 129—132.
52. Raven P.H., Axelrod D.I. Plate tectonics and Australasian paleobiogeography // Science. — 1972. — 176. — P. 1379—1386.
53. Raven P.H., Axelrod D.I. Angiosperm biogeography and past continental movements // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1974. — 61. — P. 539—673.
54. Roy P., Chanda S. Phylogenetic trend in the pollen grains of *Centrospermae* based on number of apertures // J. Palynology. — 1992. — 28. — P. 143—208.
55. Sage R.F. The evolution of  $C_4$ -photosynthesis // New Phytol. — 2004. — 161. — P. 341—370.
56. Skvarla J.J., Nowicke J.W. Ultrastructure of pollen exine in centrospermae families // Pl. Syst. Evol. — 1976. — 126. — P. 55—78.
57. Srivastava S.K. Assorted angiosperm pollen from the Edmonton Formation (Maestrichtian), Alberta, Canada // Can. J. Bot. — 1968. — 47. — P. 975—989.
58. Thorne R.F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class *Angiospermae* (subclasses *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Asteridae*, and *Lamiidae*) // Bot. Rev. — 2000. — 66. — P. 441—647.
59. Truswell E.M. Cretaceous and Tertiary vegetation of Antarctica: a palynological perspective // Antarctic paleobiology: its role in the reconstruction of Gondwana / Ed. by T.N. Taylor, E.L. Taylor. — New York: Springer-Verlag, 1990. — P. 71—88.
60. Uotila P. Pollen morphology in European species of *Chenopodium* sect. *Chenopodium*, with special reference to *C. album* and *C. sueticum* // Ann. Bot. Fenn. — 1974. — 11. — P. 44—58.
61. Zhu Ge-lin [Chu Ge-ling]. Origin, differentiation, and geographic distribution of the *Chenopodiaceae* // Acta Phytotax. Sinica. — 1996. — 34. — P. 486—504. — [In Chinese with English abstract.]
62. Zohary M. The phytogeographical foundations of the Middle East // Plant life of South-west Asia / Ed. by P.H. Davis et al. — Aberdeen: Bot. Soc. Edinburgh, 1971. — P. 43—52.

Рекомендує до друку  
Ю.П. Шеляг-Сосонко

Надійшла 31.03.2004

С.Л. Мосякин, Л.Г. Безушко

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

#### ОБОЗ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ ДАННЫХ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И РАССЕЛЕНИИ *CHENOPODIACEAE* VENT.

Представлен обзор литературных палеоботанических данных о проблеме происхождения и расселения семейства *Chenopodiaceae* Vent. Эта группа возникла и прошла путь первичной дифференциации не позднее маастрихта (верхний мел). На процессы дальнейшей эволюции, диверсификации и расселения маревых значительное влияние оказали разнообразные факторы кайнозоя, в том числе аридизация, трансгрессии и регрессии морских бассейнов, нарушения в растительном покрове, глобальный миоценовый кризис, изменения уровня  $CO_2$  в атмосфере, возникновение  $C_4$ -фотосинтеза, плейстоценовые гляциальные циклы и (в голоцене) антропогенное воздействие. Более надежные результаты при реконструкции сложной истории *Chenopodiaceae* могут быть получены при комплексном применении различных подходов и методов, включая данные палеоботаники и палинологии, традиционную систематику и молекулярно-филогенетические исследования, методы исторической фитогеографии и экологии.

S.L. Mosyakin, L.G. Bezusko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

#### AN OVERVIEW OF PALEOBOTANICAL EVIDENCE ON THE ORIGIN AND DISPERSAL OF *CHENOPODIACEAE* VENT.

The article provides a review of literature related to paleobotanical evidence on the origin and dispersal of the family *Chenopodiaceae* Vent. This group initially evolved and differentiated not later than Maestrichtian (Upper Cretaceous). Its further evolution, diversification and dispersal patterns were affected by diverse environmental factors of the Cenozoic, such as aridization, transgressions and regressions of marine basins, vegetation disturbance, the global Miocene crisis, changes in the atmospheric  $CO_2$  level, evolution of  $C_4$ -photosynthetic pathways, Pleistocene glacial cycles, and, in Holocene, human-caused factors. A combination of diverse approaches and evidence (including paleobotany and palynology, traditional taxonomy and molecular phylogeny, historical biogeography and ecology) can yield more reliable results in reconstructing the complex history of *Chenopodiaceae*.