

Поширення *Origanum vulgare* (Lamiaceae) на рівнинній частині України в голоцені

Людмила ГЕРАСИМІВНА БЕЗУСЬКО
Зоя МИКОЛАЇВНА ЦИМБАЛЮК

BEZUSKO L.G., TSYMBALYUK Z.M. (2019). **Distribution of *Origanum vulgare* (Lamiaceae) in the plain part of Ukraine during the Holocene.** *Chornomors'k. bot. z.*, **15** (2): 124–133. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–2–3

The generalization of data of pollen paleopalynological studies are provided. This research was dedicated to the pollen of the family *Lamiaceae* as part of palynological characteristics of recent surface soil samples and deposits of the Pleistocene-Holocene of the plain part of Ukraine. It has been established that in the fossil condition pollen of *Lamiaceae* was identified to the level of family. Very rarely pollen grains in the fossil palinofloras are defined to the genus and species levels. The article presents the results of species-level identification of *Origanum vulgare* pollen grains in the composition of palynological characteristics on Holocene deposits in 10 sections of the Forest, Forest-Steppe and Steppe zones of Ukraine. For the first time, the spatiotemporal differentiation of distribution patterns of *O. vulgare* in the Holocene was justified and reconstructed using generalized materials of integral paleofloristic and radiocarbon studies. Pollen morphology of *O. vulgare* was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains are 6-colpate, ellipsoidal or oblate-spheroidal, occasionally spheroidal; medium-sized. Their outline in equatorial view is elliptical, rarely circular, in polar view 6-lobate. Colpi are almost identical in length, narrow, with distinct margins and more or less acute ends. The four mesocolpi are generally narrower, and the other two are wider. Exine sculpture is distinct, biretulate, colpus membrane psilate-granulate. Diagnostic characters of *O. vulgare* pollen are reported. It is demonstrated that the diagnostic characters of pollen grains can be used for more accurate identification of fossil pollen grains to the species level for pollen analysis in Pleistocene-Holocene deposits of Ukraine and adjacent areas.

Key words: paleofloristics, palynoflora, pollen grains, morphology, diagnostic characters, spore-pollen analysis

БЕЗУСЬКО Л.Г., ЦИМБАЛЮК З.М. (2019). **Поширення *Origanum vulgare* (Lamiaceae) на рівнинній частині України в голоцені.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **15** (2): 124–133. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–2–3

У статті надано узагальнення даних палеопалінологічних досліджень по визначенню пилку представників родини *Lamiaceae* у складі палінологічних характеристик як поверхневих проб ґрунтів, так і відкладів плейстоцену-голоцену рівнинної частини України. Встановлено, що зазвичай у викопному стані пилки *Lamiaceae* був ідентифікований до рівня родини. Дуже рідко у складі викопних палінофлор трапляються пилкові зерна, які були визначені до родового та видового рівнів. У публікації наводяться результати видової ідентифікації пилкових зерен *O. vulgare* у складі палінологічних характеристик відкладів голоцену 10 розрізів Лісової, Лісостепової та Степової зон України. Вперше за узагальненими матеріалами комплексних палеофлористичних та радіовуглецевих досліджень обґрунтовано та реконструйовано просторово-часову диференціацію поширення *O. vulgare* у голоцені. З використанням світлового і сканувального електронного мікроскопів досліджено пилкові зерна *O. vulgare* флори України. Встановлено, що пилкові зерна 6-борозні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 6-лопатевої, з екватора еліптичні, зрідка округлі; середніх розмірів. Борозни майже однакові за довжиною, вузькі, з чіткими краями та більш-менш



загостреними кінцями. Чотири мезокольпіуми переважно вужчі, а два інших – ширші. Скульптура екзини чітка, подвійно сітчаста, борозні мембрани гладенько-гранулярні. Показано, що виявлені діагностичні ознаки пилкових зерен *O. vulgare* можна використовувати для їхнього точнішого визначення у викопному стані до видового рівня при проведенні спорово-пилкового аналізу відкладів плейстоцену-голоцену України та прилеглих територій.

Ключові слова: палеофлористика, палинофлора, пилкові зерна, морфологія, діагностичні ознаки, спорово-пилковий аналіз

БЕЗУСЬКО Л.Г., ЦЫМБАЛЮК З.Н. (2019). **Распространение *Origanum vulgare* (Lamiaceae) на равнинной части Украины в голоцене.** *Черноморск. бот. ж.*, **15** (2): 124–133. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–2–3

В статье представлено обобщение данных палеопалинологических исследований по определению пыльцы представителей семейства *Lamiaceae* в составе палинологических характеристик как поверхностных проб почв, так и отложений плейстоцена-голоцена равнинной части Украины. Установлено, что, как правило, в ископаемом состоянии пыльца *Lamiaceae* была идентифицирована до уровня семейства. В составе ископаемых палинофлор значительно реже встречаются пыльцевые зерна, определенные до родового и видового уровней. В статье приводятся результаты видовой идентификации пыльцевых зерен *O. vulgare* в составе палинологических характеристик отложений голоцена 10 разрезов Лесной, Лесостепной и Степной зон Украины. Впервые по обобщенным материалам комплексных палеофлористических и радиоуглеродных исследований обоснована и реконструирована пространственно-временная дифференциация распространения *O. vulgare* в голоцене. С использованием светового и сканирующего электронного микроскопов изучены пыльцевые зерна *O. vulgare* флоры Украины. Пыльцевые зерна 6-бороздные, эллипсоидальные или сплющено-сфероидальные, изредка сфероидальные по форме, в очертаниях с полюса 6-лопастные, с экватора эллиптические, изредка округлые; средних размеров. Борозды почти одинаковые по длине, узкие, с четкими краями и более-менее заостренными концами. Четыре мезокольпиума преимущественно узкие, а два других – шире. Скульптура экзини четкая, дважды сетчатая, мембраны гладко-гранулярные. Показано, что диагностические признаки пыльцевых зерен *O. vulgare* могут быть использованы для их более точной идентификации в ископаемом состоянии до видового уровня при проведении спорово-пыльцевого анализа отложений плейстоцена-голоцена Украины и прилегающих территорий.

Ключевые слова: палеофлористика, палинофлора, пыльцевые зерна, морфология, диагностические признаки, спорово-пыльцевой анализ

Рід *Origanum* L. належить до родини *Lamiaceae* Martinov. У флорі України він представлений видом *O. vulgare* L. [MOSYAKIN, FEDORONCHUK, 1999] і трапляється майже по всій території України (лісові галявини мішаних та листяних лісів, узлісся, серед чагарників та на схилах) [OPREDELITEL, 1987]. Материнка звичайна відноситься до лікарських, харчових, ефіроолійних, медоносних, фарбувальних, інсектицидних та декоративних рослин. Як лікарська рослина в Україні вона має значне медичне та ресурсне значення [MINARCHENKO, 2005]. В останні десятиріччя материнку звичайну успішно вирощують у ботанічних садах, дендропарках, а також на присадибних ділянках по всій території України, зокрема на Нижньодніпровських пісках з їх несприятливими природними умовами [ВОЙКО, 2016].

Сьогодні одне з актуальних завдань палинології відкладів квартеру України полягає в обґрунтуванні багатоаспектного застосування результатів палеофлористичних досліджень [BEZUSKO et al., 2011, 2018 a, b; BEZUSKO, MOSYAKIN, 2016; MOSYAKIN et al., 2017 a, b; SIRENKO, 2011, 2017]. Вагомою основою для отримання репрезентативних палеофлористичних матеріалів є сучасні палиноморфологічні розробки для цілей палеопалинології [TSYMBALYUK, MOSYAKIN, 2013; TSYMBALYUK et

al., 2005, 2006]. Застосування новітніх результатів палиноморфологічних досліджень у практиці спорово-пилкового аналізу суттєво збільшує можливості родової та видової ідентифікації викопних пилкових зерен та спор [BEZUSKO et al., 2011; TSYMBALYUK, BEZUSKO, 2017 a, b, c; TSYMBALYUK et al., 2018].

Зазначимо, що пилкок родини *Lamiaceae* досить часто входить до складу палинологічних характеристик поверхневих проб ґрунтів Лісової, Лісостепової та Степової зон України [ARAP, 1972, 1974, 1976; ZUBETS, 1971; BEZUSKO et al., 2011]. Пилкові зерна цієї родини є також помітною складовою викопних палинофлор відкладів плейстоцену та голоцену [ARTIUSHENKO, 1970; ARTIUSHENKO et al., 1973, 1982; PASHKEVICH, 1977, 1987; KREMENETSKI, 1991; GERASIMENKO, 1997; GERASIMENKO et al., 2014; BEZUSKO, BEZUSKO, 2000; ANDREEVA, 2010; BEZUSKO et al., 2011; SHOVKOPLYAS, PASHKEVICH, 2011; BEZUSKO, 2014; SIRENKO, 2017]. Ідентифікація пилкових зерен представників родини *Lamiaceae* була проведена на родовому (*Mentha* sp., *Salvia* sp., *Thymus* sp.) [KREMENETSKI, 1991; BEZUSKO, 2010, 2011; ANDREEVA, 2011; BEZUSKO et al., 2011] та видовому (*Mentha longifolia* (L.) Huds., *Sideritis comosa* (Rochel ex Benth.) Stank., *Origanum vulgare* L.) [BEZUSKO et al., 1989, 2011] рівнях. Але наявні на цей час палеофлористичні дані свідчать, що видову складову викопних палинофлор відкладів голоцену України найчастіше формує *O. vulgare*.

Метою нашої роботи було узагальнити відомості про участь пилкових зерен *O. vulgare* у складі палинофлор відкладів голоцену як фонових розрізів, так і одновікових археологічних пам'ятників рівнинної частини України; встановити просторово-часову диференціацію поширення *O. vulgare* впродовж голоцену; визначити діагностичні ознаки пилку *O. vulgare*, які перспективно використовувати у практиці палеопалинологічних досліджень.

Матеріали і методи досліджень

Досягнення поставленої мети передбачало виконання двох основних блоків досліджень – палеофлористичного та палиноморфологічного.

Базовим методом для реалізації завдань першого з цих блоків був спорово-пилковий аналіз. У просторі нами розглядається територія рівнинної частини України (Лісова, Лісостепова, Степова зони), у часі – голоцен (незавершене міжльодовиків'я, яке знаходиться в розвитку). Вік основних меж голоцену визначають такі дати: DR-3/PB-1 – 10300 BP (нижня межа голоцену); BO-3/AT-1 – 8000 BP (межа між раннім та середнім голоценом); SB-3/SA-1 – 2500 BP (межа між середнім та пізнім голоценом) [BEZUSKO et al., 2011]. Для відкладів голоцену деяких фонових розрізів та археологічних пам'ятників залучались наявні на цей час результати комплексних палеопалинологічних та радіовуглецевих досліджень.

Матеріалом для аналізу та узагальнення відомостей про участь пилку *O. vulgare* слугувала видова складову викопних палинофлор відкладів голоцену фонових розрізів [BEZUSKO, 2006, 2010, 2011; BEZUSKO, BEZUSKO, 2007; BEZUSKO et al., 2001, 2011]. До опрацювання були також залучені палеофлористичні матеріали для одновікових відкладів у деяких археологічних пам'ятниках [BEZUSKO et al., 1989, 2002, 2009; BEZUSKO, 2012], розташованих на рівнинній частині України. При ідентифікації викопних пилкових зерен *O. vulgare* у спорово-пилкових спектрах відкладів голоцену рівнинної частини України використовувались діагностичні ознаки, наведені у відомому визначнику [KUPRIYANOVA, ALESHINA, 1978].

Для палиноморфологічних досліджень був використаний матеріал з Національного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Для дослідження пилкових зерен під світловим мікроскопом (Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [ERDTMAN, 1952]. Постійні препарати пилкових зерен *O. vulgare* зберігаються у палінотеці Національного гербарію

[BEZUSKO, TSYMBALYUK, 2011] в Інституті ботаніки. Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM–6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології [KUPRIYANOVA, ALESHINA, 1972; PUNT et al., 2007] з певними модифікаціями [TSYMBALYUK, MOSYAKIN, 2013].

Результати досліджень та обговорення

Палеофлористичні дослідження

Результати аналітичного опрацювання літературних даних свідчать, що пилкові зерна представників родини *Lamiaceae* трапляються спорадично у складі палінологічних характеристик поверхневих проб ґрунтів, відібраних на території Лісової [ARAP, 1974, 1976], Лісостепової [ARAP, 1972; КРЕМЕНЕТСЬКІ, 1991] та на Лівобережжі Степової зон [ZUBETS, 1971; DINESMAN, 1977; КРЕМЕНЕТСЬКІ, 1991]. Узагальнені матеріали проведених нами палінологічних досліджень показали, що пилок *Lamiaceae* разом з пилковими зернами представників родин *Poaceae*, *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Polygonaceae*, *Plantaginaceae*, *Cyperaceae* є постійними компонентами субфосильних спорово-пилкових спектрів Правобережжя та Лівобережжя Степової зони [BEZUSKO et al., 2011]. Зазначимо, що за цими даними помітну роль у формуванні субфосильних спорово-пилкових спектрів Степової зони відіграє пилок представників родів *Salvia* sp. та *Thymus* sp. [BEZUSKO et al., 2011]. Варто наголосити, що в палінології відкладів голоцену викопний пилок *Salvia* sp. розглядається як один із важливих індикаторів поширення в минулому як степових [ZELIKSON, ISAEVA-RETROVA, 1989], так і лучних ценозів [КРЕМЕНЕТСЬКІ, 1991]. Під час реалізації поставленої мети основна увага була зосереджена на узагальненні результатів видової ідентифікації викопного пилку *O. vulgare* у паліофлорах відкладів голоцену 10 фонових розрізів рівнинної частини України [BEZUSKO, 2006, 2010, 2011; BEZUSKO, BEZUSKO, 2007; BEZUSKO et al., 2001, 2011]. Були використані результати палеофлористичних досліджень відкладів голоцену свердловини Б-46 (Лісова зона, Правобережжя) та фонового розрізу Комарівка (Лісостепова зона, Лівобережжя) (таблиця).

Найвні на цей час матеріали палеофлористичних досліджень свідчать, що пилок *O. vulgare* представлений у складі паліофлор відкладів SA часу голоцену на всій території рівнинної частини України. При цьому найчастіше пилкові зерна *O. vulgare* брали участь у формуванні видової складової викопних паліофлор відкладів AT часу голоцену на Правобережжі Лісової зони. Вони входили до складу паліофлор з одновікових відкладів у деяких розрізах, розташованих на території Лівобережжя Лісостепової та Правобережжя Степової зон України. У ранньому голоцені (PB та BO часи) участь пилкових зерен *O. vulgare* зафіксована тільки у складі викопних паліофлор у розрізах Лівобережної частини Лісової та Лісостепової зон.

Ми також узагальнили результати палеофлористичних досліджень, які свідчать про участь пилкових зерен *O. vulgare* у складі палінологічних характеристик відкладів голоцену в археологічних пам'ятниках різного віку, розташованих на рівнинній частині України. Отримані дані свідчать, що пилок *O. vulgare* входить до складу паліофлор ранньосередньовічних відкладів з території стародавнього Києва (X–XII ст. н. е.) [BEZUSKO et al., 2002], у невеликій кількості він також трапляється у складі паліофлор з ранньосередньовічних відкладів поселень XIII ст. н. е. на Словечансько-Овруцькому кряжі (Житомирська обл.) [BEZUSKO et al., 2009]. Пилкові зерна *O. vulgare* формували видовий склад викопної паліофлори з відкладів мулу, з органічними рештками в колодязі ранньослов'янського віку з поселення Автуничі (Чернігівська обл., близько 1000 років тому назад) [BEZUSKO, 2012].

Таблиця

Участь пилку *Origanum vulgare* у складі палінофлор відкладів голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України

Table

Participation of pollen of *Origanum vulgare* in palynofloras of the Holocene deposits of the Forest, Forest-Steppe and Steppe zones of Ukraine

Розріз / область	Палінофлори відкладів голоцену				
	SA	SB	AT	BO	PB
Лісова зона, Правобережжя					
Комарівське / Волинська	–	–	+	–	–
Болотне / Волинська	–	–	+	–	–
Дорошів / Львівська	–	–	+	–	–
Свердловина Б-46 / Львівська	+	–	–	–	–
Іква-І / Тернопільська	–	+	+	–	–
Лісова зона, Лівобережжя					
Кукаринське / Чернігівська	+	–	–	–	+
Лісостепова зона, Правобережжя					
Карпилівка / Хмельницька	+	–	–	–	–
Клопотівське / Київська	–	+	–	–	–
Лісостепова зона, Лівобережжя					
Чугмак / Черкаська	+	–	–	+	–
Комарівка / Харківська	+	–	+	–	–
Степова зона, Правобережжя					
Троїцьке II / Миколаївська	+	+	+	–	–

Палінофлори відкладів: SA – субатлантичного, SB – суббореального, AT – атлантичного, BO – бореального, PB – пребореального часів голоцену; «+» – участь пилкових зерен у викопних палінофлорах; «–» – відсутність пилкових зерен у викопних палінофлорах.

Palinofloras of deposits: SA – Subatlantic, SB – Subboreal, AT – Atlantic, BO – Boreal, PB – Preboreal times of the Holocene; «+» – the participation of pollen grains in fossil palinofloras; «–» – the absence of pollen grains in fossil palinofloras.

Пилко *O. vulgare* також є складовою палінофлори з органогенних решток, з курильниці половецького хана, похованого в Чингульському кургані (Запорізька обл., третя чверть XIII ст. н. е.). При цьому варто наголосити, що участь пилкових зерен *O. vulgare* розглядається у групі з іншими рослинами (*Alnus sp.*, *Pinus sylvestris*, *Quercus sp.*, *Rosa cf. canina*, *Tilia cordata*, *Symphytum officinale*, *Hypericum perforatum*, *Mentha longifolia*, *Salvia sp.*, *Thymus sp.*, *Urtica sp.*, *Valeriana sp.*), які мають лікувальні властивості [BEZUSKO et al., 1989; BEZUSKO, 2012].

Пилко *O. vulgare* входив до складу палінофлор з відкладів неоліту та енеоліту (AT час голоцену) багаточислової стоянки Кам'яна Могила (Запорізька обл.). Для відкладів неоліту цієї стоянки було отримано дві радіовуглецеві дати – 8020±70 [Ki-7668] BP та 7055±60 [Ki-7667] BP. Вік відкладів енеоліту визначають чотири радіовуглецеві дати 6376±60 [Ki-4025] BP, 6180±90 [Ki-4024] BP, 6120±80 [Ki-4023] BP та 5590±70 [Ki-7666] BP [BEZUSKO et al., 2011].

Таким чином, узагальнені матеріали палеофлористичних досліджень дозволили реконструювати просторово-часову диференціацію поширення *O. vulgare* на рівнинній частині України впродовж голоцену. Але варто наголосити, що одночасно на прикладі *O. vulgare* ці матеріали віддзеркалюють і досить високу ступінь їхньої фрагментарності на видовому рівні ідентифікації.

Паліноморфологічні дослідження

Рід *Origanum* недостатньо досліджений у паліноморфологічному аспекті. Характеристика пилкових зерен *O. vulgare* та їхні мікрофотографії під світловим мікроскопом наводяться у відомому визначнику [KUPRIYANOVA, ALESHINA, 1978]. У базі даних Paldat [HALBRITZER, SVOJTKA, 2016] є мікрофотографії пилку *O. vulgare* під сканувальним електронним мікроскопом. Нещодавно були досліджені пилкові зерна деяких видів роду *Origanum* флори Туреччини [DIRMENCI et al., 2017]. У статті подано мікрофотографії пилку лише під сканувальним електронним мікроскопом, а пилкові зерна *O. vulgare* не досліджувалися. У своїй роботі ми наводимо уточнену детальну характеристику пилку *O. vulgare* з використанням різних рівнів дослідження для його

точнішої ідентифікації при проведенні спорово-пилкового аналізу. Варто також наголосити, що визначення викопних пилкових зерен *O. vulgare* передбачає їхню добру збереженість.

Світловий мікроскоп (рис. 1, А–Г). Пилкові зерна *O. vulgare* 6-борозні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні за формою, в обрисах з полюса 6-лопатеві, з екватора еліптичні, зрідка округлі; середніх розмірів. Полярна вісь становить 26,6–34,6 мкм, екваторіальний діаметр 25,3–34,6 мкм. Борозни майже однакові за довжиною, вузькі, 0,7–1,3 мкм завширшки, з чіткими краями та більш-менш загостреними кінцями, борозни мембрани гладенькі. Ширина мезокольпіїв 13,3–19,9 мкм. Чотири мезокольпії переважно вужчі, 13,3–15,9 мкм, а два інших – ширші, 18,6–19,9 мкм. Скульптура чітка, подвійно сітчаста. Комірочки нижньої сітки дрібніші, об'єднані стінками більших, верхніх комірок. Екзина 2,4–2,7 мкм завтовшки. Покрив у 1,5 рази або удвічі тонший за стовпчиків шар. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані рівномірно.

Сканувальний електронний мікроскоп (рис. 2, А–Г). Скульптура поверхні подвійно сітчаста. Комірочки нижньої сітки дрібніші, об'єднані стінками більших, верхніх комірок. Сітка рівномірно виражена по всій поверхні. Борозни мембрани гладенько-гранулярні.

Досліджені зразки: 1. Окол. Житомира, ліс вздовж шосе Житомир – Бердичів. 31.VII 1973. С.С. Морозюк (KW). 2. Волинська обл., Любешівський р-н, між с. Шлапань і с. Сваловичі, окол. Дольського меліоративного пункту, узлісся. 18.08.2007. Д. Якушенко. 088174 (KW).

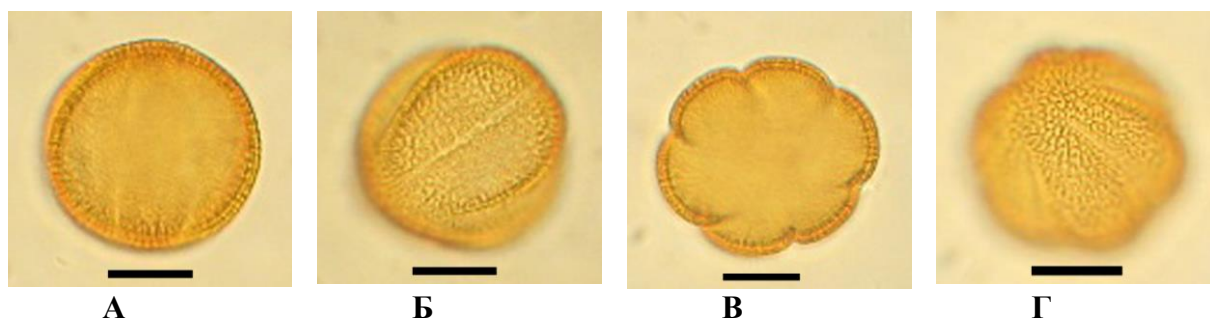


Рис. 1. Пилкові зерна *Origanum vulgare* (світловий мікроскоп): А, Б – вигляд з екватора; В, Г – вигляд з полюса. Масштабна лінійка: 10 мкм.

Fig. 1. Pollen grains of *Origanum vulgare* (light microscopy): А, Б – equatorial view; В, Г – polar view. Scale bars: 10 μm .

Висновки

Вперше реконструйовано просторово-часову диференціацію поширення *Origanum vulgare* на рівнинній частині України впродовж голоцену. Встановлено діагностичні ознаки пилкових зерен *O. vulgare*, які можна використовувати при проведенні спорово-пилкового аналізу для їхньої точнішої ідентифікації у викопному стані: розміри, форма та обриси, будова апертур, скульптура екзини. Використання уточненої морфологічної характеристики пилкових зерен *O. vulgare* при проведенні палеофлористичних досліджень відкладів плейстоцену та голоцену України, буде сприяти підвищенню ступеня обґрунтованості їхньої видової ідентифікації у викопному стані.

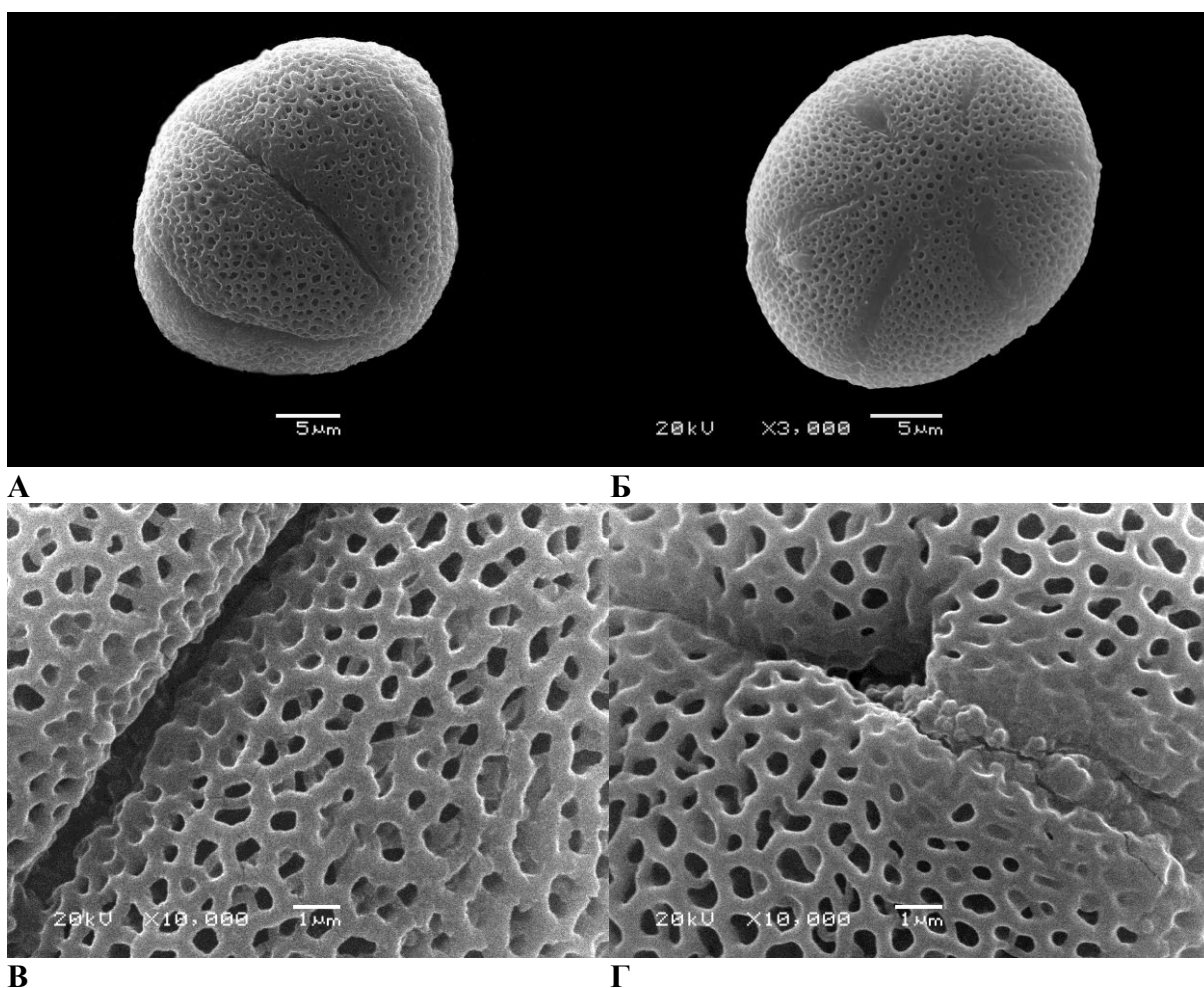


Рис. 2. Пилкові зерна *Origanum vulgare* (сканувальний електронний мікроскоп): А – вигляд з екватора; Б – вигляд з полюса; В, Г – двічі сітчаста скульптура.

Fig. 2. Pollen grains of *Origanum vulgare* (scanning electron microscopy): А – equatorial view; Б – polar view; В, Г – bireticulate sculpture.

References

- ANDREEVA O.O. (2010). Palinologichna kharakterystyka vidkladiv holotsenu Pivnichno-Zakhidnoho Podillya. *Nauk. osnovy zberezheniya biotychnoi riznomanitnosti*, **1(8)** (1): 31–52. (in Ukrainian)
- ANDREEVA O.O. (2011). Holocene palynoflora by northern part of Podolia (Ukraine). *Problemy sovremennoy palinologii: XIII Rossiyskaya palinol. konf. s mezhdun. uchastiem. T. 2, Syktyvkar, Respublika Komi, 5–8 sentyabrya, 2011*: 13–18. (in Russian)
- ARAP R.YA. (1972). Palynological investigations of soil surface layers in the forest-steppe of the Ukrainian SSR. *Ukr. Bot. J.*, **29**(4): 506–513. (in Ukrainian)
- ARAP R.YA. (1974). Spivvidnoshennya retsentnykh sporovo-pylkovykh spektriv i skladu roslynnoho pokryvu Volynskoho Polissya. *Ukr. Bot. J.*, **31**(4): 493–498. (in Ukrainian)
- ARAP R.YA. (1976). *Palinologicheskie issledovaniya poverkhnostnykh sloev pochvy Ukrainskogo Polesya*. In: *Palinologicheskie issledovaniya osadochnykh otlozheniy Ukrainy i smezhnykh territoriy*: 11–16. Kiev: Nauk. dumka. (in Russian)
- ARTIUSHENKO A.T. (1970). *Rastitelnost Lesostepi i Stepi Ukrainy v chetvertichnom periode (po dannym sporovo-pyltseвого analiza)*. Kiev: Nauk. dumka, 176 p. (in Russian)
- ARTIUSHENKO A.T., ARAP R.YA., BEZUSKO L.G. (1982). *Istoriya rastitelnosti zapadnykh oblastey Ukrainy v chetvertichnom periode*. Kiev: Nauk. dumka, 136 p. (in Russian)
- ARTIUSHENKO A.T., PASHKEVICH G.A., PARISHKURA S.I., KAREVA E.V. (1973). *Paleobotanicheskaya kharakteristika opornykh razrezov chetvertichnykh (antropogenovykh) otlozheniy sredney i yuzhnoy chasti Ukrainy*. Kiev: Nauk. dumka, 96 p. (in Russian)
- BEZUSKO A.G., BEZUSKO L.G. (2000). Do pytannya pro poshyrennya lisiv v Nyzhnomu Podniprovyi u piznomu holotseni (za palinologichnyimi danymi). *Nauk. zap. NaUKMA. Biol. ta ekol.*, **18**: 4–11. (in

- Ukrainian)
- BEZUSKO L.G. (2006). Palinologichna kharakterystyka vidkladiv neolitu ta eneolitu bahatosharovoho poselennya Kam'yana Mohyla (Zaporizka oblast, Ukraina). *Nauk. zap. NaUKMA. Biol. ta ekol.*, **54**: 11–19. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G. (2010). New palynological characteristics of the Holocene deposits of the section Troizkoye-II (Mykolayiv region, Ukraine). *Ukr. Bot. J.*, **67**(4): 560–576. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G. (2011). Novi palinologichni kharakterystyky vidkladiv holotsenu rozrizu Karpylivka (Khmelnyska oblast, Ukraina). *Biol. studii. Studia biologica*, **5**(2): 121–130. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G. (2012). Paleobotanical characteristics of unique findings from archaeological excavations (Ukraine). *Ukr. Bot. J.*, **69**(4): 530–543. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G. (2014). New palynological characteristics of Pidkrasylivskiy loess deposits of the Upper Pleistocene from the Volyn Upland. *Ukr. Bot. J.*, **71**(6): 708–715. doi: 10.15407/ukrbotj71.06.708 (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G., BEZUSKO A.G. (2007). *Palinologichni kharakterystyky vidkladiv piznolodovykiv'ya ta holotsenu rozrizu Romankovo (Sumska oblast, Ukraina)*. In: Paleontologichni doslidzhennya v Ukraini: istoriya, suchasnyi stan ta perspektyvy: 399–405. Kyiv: NANU/IHN/PT. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G., BEZUSKO T.V., KOVALYUKH M.M. (2001). Paleobotanichni ta radiovuhletsevi doslidzhennya vidkladiv ozera Bolotne (Ukraina, Volynska oblast). *Nauk. zap. NaUKMA. Biol. ta ekol.*, **19**: 43–50. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G., BEZUSKO T.V., MOSYAKIN S.L. (2002). A partial reconstruction of the flora and vegetation in the central area of early medieval Kiev, Ukraine, based on the results of palynological investigations. *Urban Habit.*, **1**(1): 105–119. URL: (<http://urbanhabitats.org/v01n01/medievalkiev.pdf>)
- BEZUSKO L.G., MOSYAKIN S.L. (2016). Prostorovo–chasova dyferentsiatsiya poshyrennya deyakykh modelnykh taksoniv peryhlyatsialnoho typu roslynnoho pokryvu lisovoi zony Ukrainy protyahom piznoho driasu-holotsenu. *Problemy obgruntuvannya rehionalnykh stratoniv fanerozoju Ukrainy: XXXVII sesiya Paleontoloh. tov. NAN Ukrainy, Kyiv, 7–9 veresnya, 2016*: 113–115. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G., MOSYAKIN S.L., BEZUSKO A.G. (2009). Flora and vegetation of the Ovruch Ridge (Northern Ukraine) in early medieval times (by palynological data). *Quaternary International*, **203**(1–2): 120–128.
- BEZUSKO L.G., MOSYAKIN S.L., BEZUSKO A.G. (2011). *Patterns and trends of development of the plant cover of Ukraine in the Late Pleistocene and Holocene*. Kyiv: Alterpress. 450 p. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G., OTROSHCHENKO V.V., ARAP R.YA., KOSTYLOV O.V., ILJYNSKA A.P., RASSAMAKIN YU.YA. (1989). Paleobotanichniy analiz orhanichnykh zalyshkiv z kurylnytsi Chynhulskoho kurhanu (Zaporizka oblast). *Ukr. Bot. J.*, **46**(1): 30–32. (in Ukrainian)
- BEZUSKO L.G., TSYMBALYUK Z.M. (2011). Palynoheka of the M.H. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. In: *Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum*. Ed. N.M. Shiyani. Kyiv: Alterpress: 138–141.
- BEZUSKO L.G., TSYMBALYUK Z.M., MOSYAKIN S.L. (2018 a). Spatiotemporal differentiation and distribution patterns of the genus *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) in the plain part of Ukraine during the Allerød–Holocene. *Modern Phytomorphol.*, **12**: 95–105.
- BEZUSKO L.G., TSYMBALYUK Z.M., MOSYAKIN S.L. (2018 b). Poshyrennya *Kochia prostrata* (*Chenopodiaceae*) na rivnynniy chastyni Ukrainy vprodovzh piznoho driasu-holotsenu: paleflorystychnyi ta palinomorfologichniy aspekty. *Visnyk Lvivskoho un-tu. Ser. Biol.*, **77**: 39–46. (in Ukrainian)
- BOIKO M.F. (2016). Annotated list of phytodiversity and lichenodiversity at summer residence on Oleshkivski sands (Kherson region, Ukraine). *Chornomors'k. bot. z.*, **12**(1): 6–19. (in Ukrainian) doi:10.14255/2308-9628/16.121/1.
- ERDTMAN G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell. 539 p.
- DINESMAN L.G. (1977). *Biogeotsenozy stepey v golotsene*. Moscow: Nauka, 160 p. (in Russian)
- DIRMENCI T., YAZICI T., ÖZCAN T., ÇELENK S., MARTIN E. (2017). A new species and a new natural hybrid of *Origanum* L. (*Lamiaceae*) from the west of Turkey. *Turk. J. Bot.*, **41**: 1–18. doi:10.3906/bot-1704-35
- GERASIMENKO N.P. (1997). Prirodna sreda obitaniya cheloveka na yugo-vostoke Ukrainy v pozdnelednikove i holotsene (po materialam paleogeograficheskogo izucheniya arheologicheskikh pamyatnikov). *Arheolog. almanah*. Donetsk, **6**: 3–64. (in Russian)
- GERASIMENKO N.P., KORZUN YU.L., RIDUSH B.T. (2014). Pryrodni zminy vprodovzh piznolodovykiv'ya ta holotsenu u Serednomu Pryprutti (za danymy paleontologichnoho ta litologichnoho vyvchennya vidkladiv pechery Bukovynka, zal Sukhyi). *Fiz. heohraf. ta heomorfolog.*, **2**(74): 68–74. (in Ukrainian)
- HALBRITTER H., SVOJTKA M. (2016). *Origanum vulgare*. In: PalDat – a palynological database. https://www.paldata.org/pub/Origanum_vulgare/302129; accessed 2018–10–24
- KREMENETSKI K.V. (1991). *Paleoekologiya drevneyshikh zemledeltsev i skotovodov Russkoy ravniny*. Moscow:

- Nauka. 193 p. (in Russian)
- KUPRIYANOVA L.A., ALESHINA L.A. (1972). *Pyltsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*, Vol. 1. Leningrad: Nauka, 170 p. (in Russian)
- KUPRIYANOVA L.A., ALESHINA L.A. (1978). *Pyltsa dvudolnykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*. Leningrad: Nauka, 184 p. (in Russian)
- MINARCHENKO V.M. (2005). *Likarski sudynni roslyny Ukrainy (medychne ta resursne znachennya)*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 324 p. (in Ukrainian)
- MOSYAKIN S.L., BEZUSKO L.G., TSYMBALYUK Z.M. (2017a). Prostorovo-chasova dyferentsiatsiya poshyrennya *Salicornia perennans* Willd. na rivnynniy Ukraini vprodovzh alleredu-holotsenu. 40 rokov *Paleontoloh. tov. Ukrainy: mat. XXXVIII sesii Paleontoloh. tov. NAN Ukrainy, Kaniv, 23–26 travnya, 2017*: 167–168. (in Ukrainian)
- MOSYAKIN S.L., BEZUSKO L.G., TSYMBALYUK Z.M. (2017b). Stepnye vidy v palinoflorakh otlozheniy pozdneho driasa-holotsena ravninnoy chasti Ukrainy. *Aktualnye problemy sovremennoy palinologii: XIV Vserossiyskaya palinolog. konf., Moskva, geograf. fak. MGU, 2017*: 202–205. (in Russian)
- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- OPREDELITEL vysshikh rasteniy Ukrainy (1987). Kiev: Nauk. dumka, 548 p. (in Russian)
- PASHKEVICH G.A. (1977). *Palynological study of the section of the site Korman IV*. In: The multilayer Paleolithic site Korman IV on the Middle Dnister: 105–111. Moscow: Nauka. (in Russian)
- PASHKEVICH G.A. (1987). *Palinologicheskaya kharakteristika otlozheniy mnogoslonoynoy stoyanki Molodova-V*. In: *Mnogoslonoynaya paleoliticheskaya stoyanka Molodova – V. Lyudi kamennogo veka i okruzhayushchaya sreda*: 141–151. Moscow: Nauka. (in Russian)
- PUNT W., HOEN P.P., BLACKMORE S., NILSSON S., THOMAS A.L. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **143**: 1–81.
- SHOVKOPLYAS I.H., PASHKEVICH G.O. (2011). *Dobranichivska stoyanka*. In: Kam'yana doba Ukrainy. Vyp. 14: 15–19. Kyiv: Shlyakh. (in Ukrainian)
- SIRENKO E.A. (2011). Rol pylku shyrokolystyanykh ta termofilnykh roslyn pry stratyfikatsii nyzhneneopleystotsenovykh vidkladiv platformennoi Ukrainy za palinologichnymy danymy. *Glacjal i peryglacjal Wschodniego Podkarpacia: XVII ukraińsko-polskie seminarium, Sambor, 15–18 wrzeńnia, 2011*: 223–228. (in Ukrainian)
- SIRENKO E.A. (2017). *Palinostratigrafiya kontinentalnikh verkhnepliotosenovykh-nyzhneneopleystotsenovykh otlozheniy yuzhnoy chasti Vostochno-Evropeyskoy platformy*. Pod red. P.F. Gozhika. Kiev: Nauk. dumka, 166 p. (in Russian)
- TSYMBALYUK Z.M., BEZUSKO L.G. (2017 a). Pollen morphology of representatives of the genus *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) in the flora of Ukraine for spore-pollen analysis. *Ukr. Bot. J.*, **74**(2): 122–130. doi: 10.15407/ukrbotj74.02.122 (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., BEZUSKO L.G. (2017 b). Pollen morphology of species of the genus *Viburnum* (*Viburnaceae* / *Adoxaceae*) in the flora of Ukraine for spore-pollen analysis. *Ukr. Bot. J.*, **74**(3): 203–211. doi: 10.15407/ukrbotj74.03.203 (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., BEZUSKO L.G. (2017 c). *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) in Ukraine: palynomorphological and paleofloristic aspects. *Ukr. Bot. J.*, **74**(6): 539–547. doi: 10.15407/ukrbotj74.06.539 (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., BEZUSKO L.G., NITSENKO L.M. (2018). Pollen morphology of species of the genus *Knautia* (*Dipsacaceae*) in Ukraine: an assessment for taxonomy and spore pollen analysis. *Ukr. Bot. J.*, **75**(3): 248–259. doi: 10.15407/ukrbotj75.03.248 (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., MOSYAKIN S.L. (2013). *Atlas of pollen grains of representatives of Plantaginaceae and Scrophulariaceae*. Kyiv: Nash format, 276 p. (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., MOSYAKIN S.L., BEZUSKO L.G. (2005). Novi pidkhody u rozrobtsti vyznachnyka pylku lobodovykh dlia tsilei pylkovoho analizu (taksony flory Ukrainy). *Nauk. zap. NaUKMA. Biol. ta ekol.*, **43**: 19–25. (in Ukrainian)
- TSYMBALYUK Z.M., MOSYAKIN S.L., BEZUSKO L.G. (2006). Morfolohiya pylku rodu *Plantago* L. s. 1. (*Plantaginaceae* Juss. s. str.) flory Ukrainy dlia tsilei sporovo-pylkovoho analizu. *Nauk. zap. NaUKMA. Biol. ta ekol.*, **54**: 24–30. (in Ukrainian)
- ZELIKSON E.M., ISAEVA-PETROVA L.S. (1989). *Palinologicheskie indikatory stepey (k paleofitotsenologicheskoy interpretatsii sporovo-pyltsevykh dannyykh)*. In: *Palinologicheskie taksony v biostratigrafii*, Ch. 2: 61–67. Saratov: Izd-vo Saratovskogo uni-ta. (in Russian)
- ZUBETS R.YA. (1971). Spore and pollen investigations of soil surface layers of the steppe part of the Ukraine. *Ukr. Bot. J.*, **28**(2): 192–198. (in Ukrainian)

Адреси авторів:

Л.Г. Безусько

З.М. Цимбалюк

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН

України

вул. Терещенківська, 2

Київ, 01004

Україна

e-mail: allagbez25@gmail.com

palynology@ukr.net

Authors' address:

L.G. Bezusko

Z.M. Tymbalyuk

M.G. Kholodny Institute of Botany

National Academy of Sciences of Ukraine

Tereschenkivska str., 2

Kyiv, 01004

Ukraine

e-mail: allagbez25@gmail.com

palynology@ukr.net