

Паліноморфологічні особливості видів роду *Knautia* (*Dipsacaceae*) флори України: оцінка для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу

Зоя М. ЦИМБАЛЮК, Людмила Г. БЕЗУСЬКО, Людмила М. НИЦЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
palynology@ukr.net

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G., Nitsenko L.M. **Pollen morphology of species of the genus *Knautia* (*Dipsacaceae*) in Ukraine: an assessment for taxonomy and spore-pollen analysis.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(3): 248–259.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Pollen morphology of four species of the genus *Knautia* (*Dipsacaceae*) in the flora of Ukraine was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of these species are 3-porate, rarely 4-porate, spheroidal, ellipsoidal or oblate-spheroidal; large-sized. Their outline in equatorial view is circular or oval, in polar view circular-triangular or rarely quadrangular. Pores are distinct, circular and elliptical, with an annulus and operculum. Sculpture exine is spinulate-spinulose. The diagnostic features at the species level in *Knautia* are the size of pollen grains and pores and the structure of the operculum. Palynomorphological data do not contradict the placement of the studied species in the traditional system of *Knautia* and are consistent with the results of molecular phylogenetic studies. An analysis of the participation of pollen of *K. arvensis* in the palynofloras of deposits of 18 sections the Allerød–Holocene of the plain part of Ukraine is provided. The patterns of *K. arvensis* distribution in the studied territory in space and time are reconstructed. The results of the analytical processing of paleofloristic materials allow to outline the tendency for a wider distribution of this species in the composition of the vegetation cover of the Forest and Forest-steppe zones during the Allerød, the Late Dryas, and during the Preboreal phase of the Holocene. This trend is also observed for the territory of the Steppe zone during the Subatlantic period of the Holocene.

Keywords: pollen grains, morphology, diagnostic signs, palynoflora, Allerød, Late Dryas, Holocene, *Dipsacaceae*, *Knautia*

Вступ

У світовій флорі рід *Knautia* L. налічує 50–60 видів, які поширені в Європі, Південно-Західній Азії, Північній Африці, переважно в гірських областях (Takhtajan, 1987, 2009; Backlund, Donoghue, 1996; Mabberley, 1997). Рід *Knautia* традиційно відносили до родини *Dipsacaceae* Juss. порядку *Dipsacales* Juss. ex Bercht. & J. Presl (Takhtajan, 1987, 1997, 2009; Reveal, 2012). За системою, що базується на молекулярно-філогенетичних даних (Angiosperm..., 2009, 2016), представників *Dipsacaceae* включають до родини *Caprifoliaceae* Juss. у широкому розумінні (включно з *Valerianaceae* Batsch, *Morinaceae* Raf., *Diervillaceae* Руск тощо).

Таксономічну обробку роду *Knautia* для флори колишнього СРСР проведено Е.Г. Бобровим (Bobrov, 1957). Автор наводить шість видів, які включає до триби *Knautieae* Van Tieg., двох підродів: subg. *Trichera* (Schrud.) Rouy з п'ятьма видами, що належать до однієї секції (sect. *Eutricherae* Szabo) і

трьох підсекцій, та subg. *Lychnoidea* Rouy з одним видом. Для флори України обробку роду *Knautia* здійснено М.І. Котовим (Kotov, 1961). Автор визнає чотири види, що належать до одного підроду, однієї секції та двох підсекцій. За номенклатурним списком судинних рослин (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) для України наводиться три види.

Молекулярно-філогенетичні дослідження родини *Dipsacaceae* і деяких споріднених родин проведені багатьма дослідниками (Donoghue et al., 1992; Caputo, Cozzolino, 1994; Bell et al., 2001; Zhang et al., 2003; Caputo et al., 2004; Bell, Donoghue, 2005; etc.). Рід *Knautia* разом з родами *Dipsacus* L., *Cephalaria* Schrad. ex Roem. & Shult., *Pteroccephalidium* G. López, *Succisa* Haller, *Succisella* Beck та *Pseudoscabiosa* Devesa включені до клади "Dipknautid" – однієї з двох великих філогенетичних ліній або клад родини *Dipsacaceae* (Carlson et al., 2009). Види роду *Knautia* формують монофілетичну групу, що є сестринською по відношенню до монотипного роду *Pteroccephalidium* (Carlson et al., 2009).

Рід *Knautia* досліджувався різними вченими у палиноморфологічному аспекті. Раніше під світловим мікроскопом були охарактеризовані лише окремі ознаки пилкових зерен роду загалом (Faegri, Iversen, 1964) та *K. arvensis* (Pyltsevoy..., 1950; Erdtman, 1952; Moore, Webb, 1983). Детальніше під світловим мікроскопом вивчено пилкові зерна *K. arvensis* (Vinokurova, 1959; Kupriyanova, Aleshina, 1972) та *K. montana* (M. Bieb.) DC. (Vinokurova, 1959). З використанням світлового й сканувального електронного мікроскопів досліджено пилкові зерна *K. arvensis* та *K. dipsacifolia* (Clarke, 1981). В електронній базі даних PalDat є стислі відомості про морфологію пилку *K. arvensis*, *K. drymeia* Neuff., *K. integrifolia* (L.) Bertol. та *K. visianii* Szabo, досліджену під сканувальним електронним мікроскопом (Halbritter, 2016a, b; Halbritter, Svojtka, 2016, 2018).

При проведенні палинологічних досліджень відкладів кватеру України пилкові зерна представників *Dipsacaceae* трапляються спорадично та здебільшого ідентифікуються до родинного рівня (Artyushenko, 1970; Artyushenko et al., 1982). Зрідка у складі викопних палинофлор наводиться *K. arvensis* (Grichuk, 1972; Gubonina, 1975; Bezusko et al., 2011).

Метою нашої роботи було вивчення та детальна палиноморфологічна характеристика роду *Knautia* (види флори України), оцінка таксономічної значущості ознак пилкових зерен для уточнення питань систематики й філогенії та узагальнення як існуючих, так і нових відомостей про участь пилку *K. arvensis* у палинофлорах відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України.

Матеріали та методи

У роботі для палиноморфологічних досліджень був використаний матеріал з Національного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Для вивчення пилкових зерен під світловим мікроскопом (Biolar, CM) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). Постійні препарати пилкових зерен представників роду *Knautia* зберігаються у палинотеці Національного гербарію Інституту ботаніки (Bezusko, Tsymbalyuk, 2011). Для дослідження пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA, SEM) матеріал попередньо фіксували в 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною

методикою (Tsymbalyuk, Mosyakin, 2013). Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Kupriyanova, Aleshina, 1972; Tokarev, 2002; Punt et al., 2007) з певними модифікаціями (Tsymbalyuk, Mosyakin, 2013).

Палеофлористичні дослідження проводили за методом спорово-пилкового аналізу. Для деяких розрізів наводяться матеріали, отримані радіовуглецевим методом.

У просторі нами розглядається територія рівнинної частини України (Лісова, Лісостепова та Степова зони), у часі – останній кліматичний ритм пізньольодовиків'я (міжстадіал аллеред і стадіал пізній дріас) та голоцен (незавершене міжльодовиків'я, що знаходиться в розвитку).

Матеріалом для аналізу та узагальнення відомостей про участь пилку *K. arvensis* слугувала видова складова викопних палинофлор відкладів аллереду–голоцену рівнинної України (Bezusko et al., 1997, 2000, 2006, 2011; Bezusko, Bezusko, 2007; Bezusko, 2010). Були також використані результати палеофлористичних досліджень відкладів голоцену розрізів Комарівка, Лопаньське, Перевод, Перевал (Лісостепова зона, Лівобережжя) та свердловини Б–46 (Лісова зона, Правобережжя).

Нами при ідентифікації викопних пилкових зерен *K. arvensis* у спорово-пилкових спектрах відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України використовувались діагностичні ознаки, наведені у відомому визначнику пилку та спор (Kupriyanova, Aleshina, 1972).

Результати та обговорення

Палиноморфологічні дослідження

Наводимо характеристики пилкових зерен вивчених видів за системою М.І. Котова (Kotov, 1961).

Підрід 1. *Trichera* (Schrad.) Rouy

Секція 1. *Eutricherae* Szabo

Підсекція 1. *Silvaticae* Krašan

Knautia dipsacifolia (Host) Gren. et Godr. (рис. 1, a–c; рис. 3, a–d)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) 3-порові, зрідка 4-порові, сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, зрідка чотирикутні, з екватора округлі або овальні. Полярна вісь (п. в.) 99,7–139,6 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) 99,7–126,3 мкм. Пори чіткі, еліптичні, з нерівними краями, 11,9–13,3 мкм завдовжки,

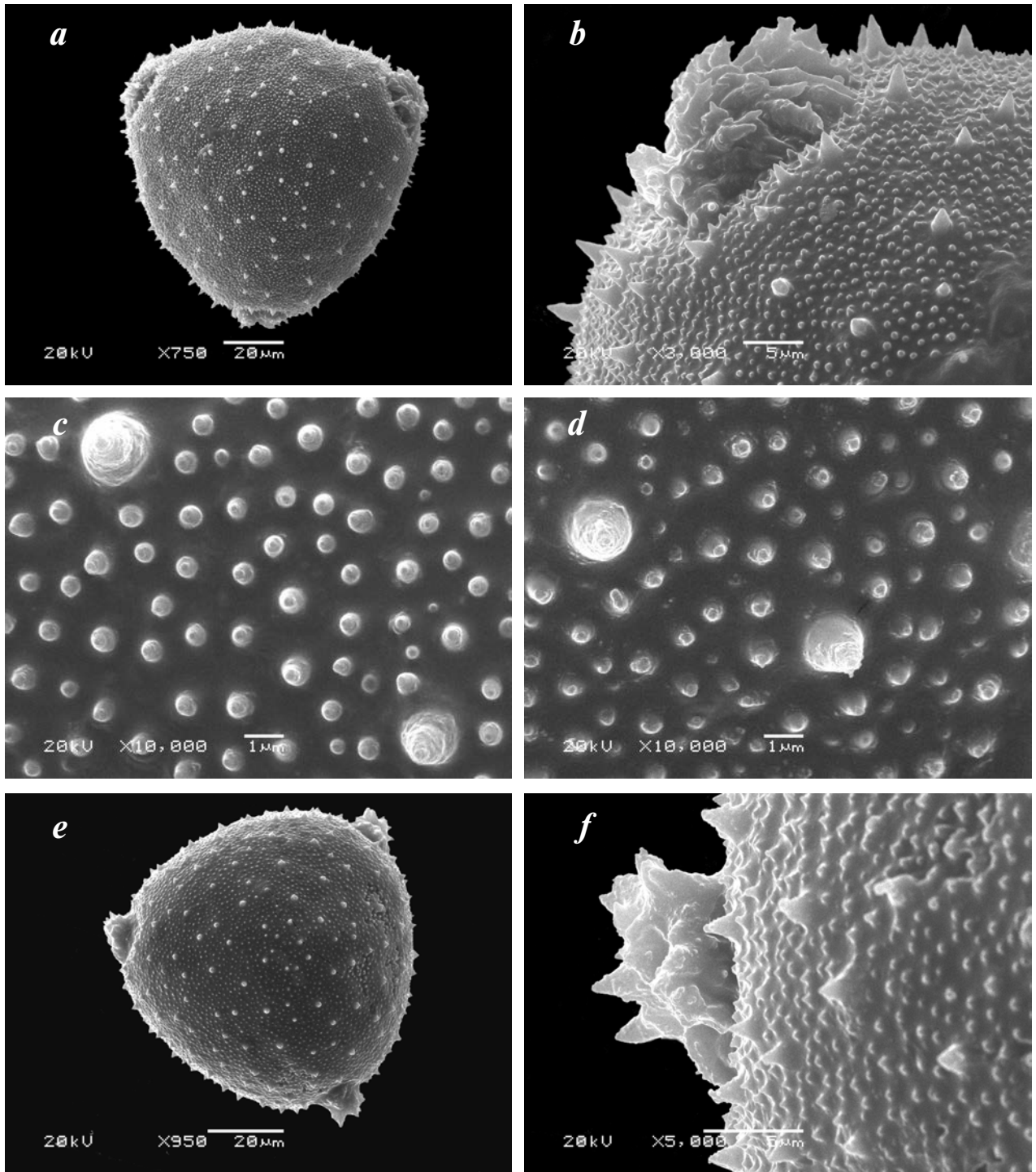


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Knautia* (сканувальний електронний мікроскоп): *a-c* – *K. dipsacifolia*; *d-f* – *K. maxima* (*a, e* – вигляд з полюса; *b, f* – кришечка; *c, d* – скульптура екзини)

Fig. 1. Pollen grains of *Knautia* (scanning electron microscopy): *a-c* – *K. dipsacifolia*; *d-f* – *K. maxima* (*a, e* – polar view; *b, f* – operculum; *c, d* – sculpture exine)

13,3–15,9 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,7–4,0 мкм завтовшки. Пори закриті кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів. Кришечки часто втрачаються після ацетолізної обробки. Екзина 5,3–8 мкм завтовшки. Ектекзина товстіша за ендекзину. Покрив у 1,5 рази або вдвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, складається з конусоподібних з гострою верхівкою шипів та шипиків, шипи розташовані рідко, шипики – щільно.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипиковата, складається з рідко розташованих шипів і щільно розташованих шипиків; шипи й шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 1,7–2,5 мкм заввишки, при основі 1,0–1,8 мкм, шипики 0,4–0,7 мкм заввишки, при основі 0,4–0,7 мкм. Пори щільно закриті кришечкою з паличкоподібними виростами, які розташовані вільно. Кришечки 6,7–15,7 мкм заввишки, 9,7–19,0 мкм завширшки.

Досліджені зразки: 1. Закарпатская обл., Воловецький р-н, г. Пикуй, горные луга. 26.VII 1960. М. Котов, В. Протопопова (KW). 2. Чернівецька обл., Вижицький р-н, гора Магора [Магура], під вершиною. 11.VII 1968. Г. Веренко, О. Дубовик (KW).

***Knautia maxima* (Opiz) Ortman** (рис. 1, *d–f*; рис. 3, *e–h*)

СМ. П. з. 3-порові, сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора округлі. П. в. 77,1–99,7 мкм, е. д. 77,1–99,7 мкм. Пори чіткі, еліптичні, з нерівними краями, 6,6–11,9 мкм завдовжки, 10,6–14,6 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,7 мкм завтовшки. Пори щільно закриті кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів. Одна частина кришечок зберігається, а друга втрачається після ацетолізної обробки. Екзина 5,3–8 мкм завтовшки. Ектекзина майже дорівнює або тонша за ендекзину. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина у 1,5 рази товстіша за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, складається з конусоподібних з гострою верхівкою шипів та шипиків, шипи розташовані рідко, шипики – щільно.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипиковата, складається з рідко розташованих

шипів і щільно розташованих шипиків; шипи і шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 1,1–1,8 мкм заввишки, при основі 0,9–1,3 мкм, шипики 0,3–0,5 мкм заввишки, при основі 0,3–0,5 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами, які розташовані щільно, майже зливаються. Кришечки 4,9–8,6 мкм заввишки, 4,7–7,7 мкм завширшки.

Досліджений зразок: Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, околиці с. Грушка, ліс. 15.07.2000. І.В. Ковтун. 041103 (KW).

Підсекція 2. *Arvenses* Krašan

***Knautia arvensis* (L.) Coult.** (рис. 2, *a–c*; рис. 3, *i–l*)

СМ. П. з. 3-порові, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора округлі або овальні. П. в. 81,1–109,1 мкм, е. д. 86,4–119,7 мкм. Пори чіткі, еліптичні, з більш-менш рівними краями, 9,3 мкм завдовжки, 9,3–13,3 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,0–4,0 мкм завтовшки. Пори закриті кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів. Кришечки часто втрачаються після ацетолізної обробки. Екзина 5,3–8 мкм завтовшки. Ектекзина товстіша за ендекзину. Покрив у 1,5 рази або вдвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, складається з конусоподібних, з гострою верхівкою шипів та шипиків, шипи розташовані рідко, шипики – щільно.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипиковата, складається з рідко розташованих шипів і щільно розташованих шипиків; шипи і шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 1,8–2,4 мкм заввишки, при основі 1,5–2,0 мкм, шипики 0,6–0,8 мкм заввишки, при основі 0,5–0,8 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами, які розташовані щільно, майже зливаються. Кришечки 7,5–8,6 мкм заввишки, 6,8–9,5 мкм завширшки, розташовані на піднятій мембрані.

Досліджені зразки: 1. Житомирська обл., Черняхівський р-н, ~ 2 км W с. Городище, узлісся. 21.06.2006. Д. Якушенко 073451 (KW). 2. Закарпатська обл., окол. м. Рахова, урочище "Красне плесо", на підйомі до джерела "Беркут". N 48.042572, E 24. 30.05.2004. Н.М. Шиян. NSh 000525. 126213 (KW).

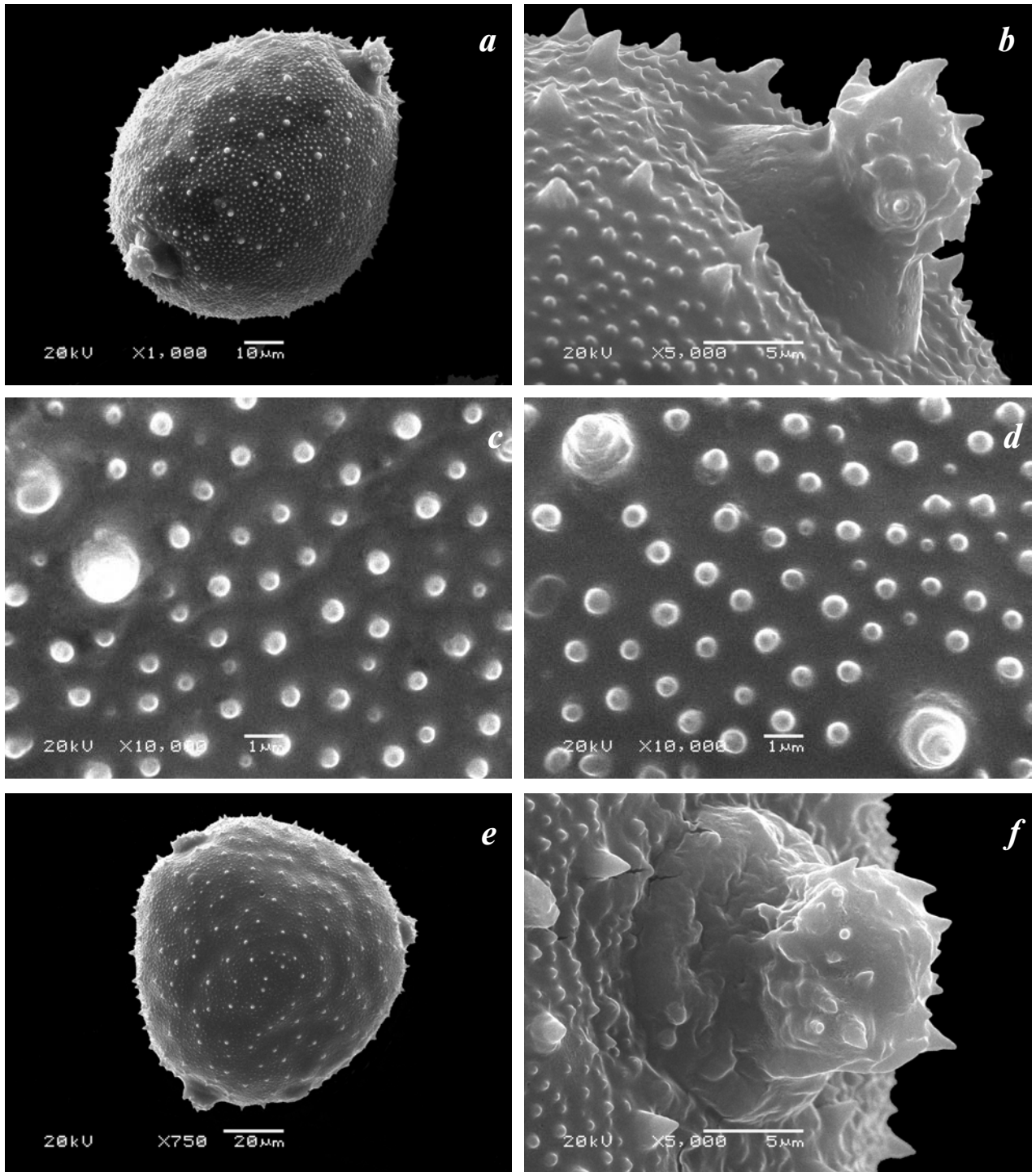


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Knautia* (сканувальний електронний мікроскоп): *a-c* – *K. arvensis*; *d-f* – *K. kitaibelii* (*a* – вигляд з екватора; *b, f* – кришечка; *c, d* – скульптура екзини; *e* – вигляд з полюса)

Fig. 2. Pollen grains of *Knautia* (scanning electron microscopy): *a-c* – *K. arvensis*; *d-f* – *K. kitaibelii* (*a* – equatorial view; *b, f* – operculum; *c, d* – sculpture exine; *e* – polar view)

***Knautia kitaibelii* (Schult.) Borbás** (рис. 2, *d-f*; рис. 3, *m-p*)

СМ. П. з. 3-порові, сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора округлі. П. в. 95,8–129 мкм, е. д. 95,8–129 мкм. Пори чіткі, округлі або еліптичні, з нерівними краями, 9,3–14,6 мкм завдовжки, 13,3–17,3 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,7–4,0 мкм завтовшки. Пори закриті кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів. Інколи кришечки втрачаються після ацетолісної обробки. Екзина 6,6–8 мкм завтовшки. Ектекзина товстіша за ендекзину. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, складається з конусоподібних з гострою верхівкою шипів та шипиків, шипи розташовані рідко, шипики – щільно.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і щільно розташованих шипиків; шипи і шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 1,7–2,3 мкм заввишки, при основі 1,3–2,0 мкм, шипики 0,4–0,7 мкм заввишки, при основі 0,5–0,7 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами, які розташовані щільно, майже зливаються. Кришечки 8,6–11,9 мкм заввишки, 8,5–11,0 мкм завширшки, розташовані на піднятій мембрані.

Досліджений зразок: Польща, г. Каменерський верх, карбонатні схили. 14.08.1999. Я.П. Дідух. 006768 (KW).

Обговорення паліноморфологічних результатів

Отримані нами дані показали, що пилкові зерна усіх досліджуваних видів роду *Knautia* 3-порові, у *K. dipsacifolia* зрідка 4-порові. Пилкові зерна сфероїдальні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, зрідка чотирикутні, з екватора округлі або овальні; великих розмірів, полярна вісь становить 77,1–139,6 мкм, екваторіальний діаметр 77,1–129 мкм. Найбільші пилкові зерна характерні для *K. dipsacifolia* та *K. kitaibelii*, найменші – для *K. maxima* та *K. arvensis*. У пилкових зерен усіх досліджених видів пори чіткі, округлі або еліптичні, переважно з нерівними або зрідка більш-менш рівними краями, 6,6–14,6 мкм завдовжки, 9,3–17,3 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,0–

4,0 мкм завтовшки. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами, які розташовані щільно (майже зливаються) або вільно. Після ацетолісної обробки кришечки часто втрачаються, найщільніше прикріплені кришечки характерні для пилкових зерен *K. maxima*. Кришечки 4,9–15,7 мкм заввишки, 4,7–19,0 мкм завширшки, щільно закривають пори у пилку *K. dipsacifolia* та *K. maxima* або розташовані на піднятій мембрані у пилку *K. arvensis* та *K. kitaibelii*. Найбільші кришечки характерні для пилкових зерен *K. dipsacifolia*.

Екзина 5,3–8,0 мкм завтовшки, шари екзини чіткі. У пилкових зерен майже усіх видів ектекзина товстіша за ендекзину, у *K. maxima* ектекзина майже дорівнює або тонша за ендекзину. Покрив у 1,5 рази або удвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина майже дорівнює стовпчиковому шару, у *K. maxima* ендекзина у 1,5 рази товстіша за стовпчиковий шар. У пилку всіх видів стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно.

Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і щільно розташованих шипиків, що добре проглядаються під світловим мікроскопом. Шипи й шипики конусоподібної форми, з гострою верхівкою. Шипи 1,2–2,5 мкм заввишки, при основі 0,9–2,0 мкм, шипики 0,3–0,8 мкм заввишки, при основі 0,3–0,8 мкм. Найменші шипи і шипики характерні для пилкових зерен *K. maxima*, найбільші – для *K. arvensis*.

Ми співставили результати паліноморфологічних досліджень з системою роду *Knautia*, прийнятою М.І. Котовим (Kotov, 1961). Загалом досліджені нами види подібні за основними паліноморфологічними ознаками, що не суперечить включенню їх до одного підроду та однієї секції. Види підсекції *Silvaticae* – *K. dipsacifolia* та *K. maxima* – подібні за товщиною екзини, обідка та особливостями прикріплення кришечки й відрізняються за іншими ознаками. Зокрема, пилкові зерна *K. dipsacifolia* сфероїдальні та еліпсоїдальні за формою, у *K. maxima* вони лише сфероїдальні. Пилковим зернам *K. dipsacifolia* властиві більші розміри зерен, пор та кришечок, ніж у *K. maxima*. У списку судинних рослин (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) *K. dipsacifolia* розглядається як синонім *K. maxima*, однак паліноморфологічні ознаки вказують на їхню відмінність.

Пилкові зерна підсекції *Arvenses* – *K. arvensis* та *K. kitaibelii* – загалом подібні за товщиною екзини,

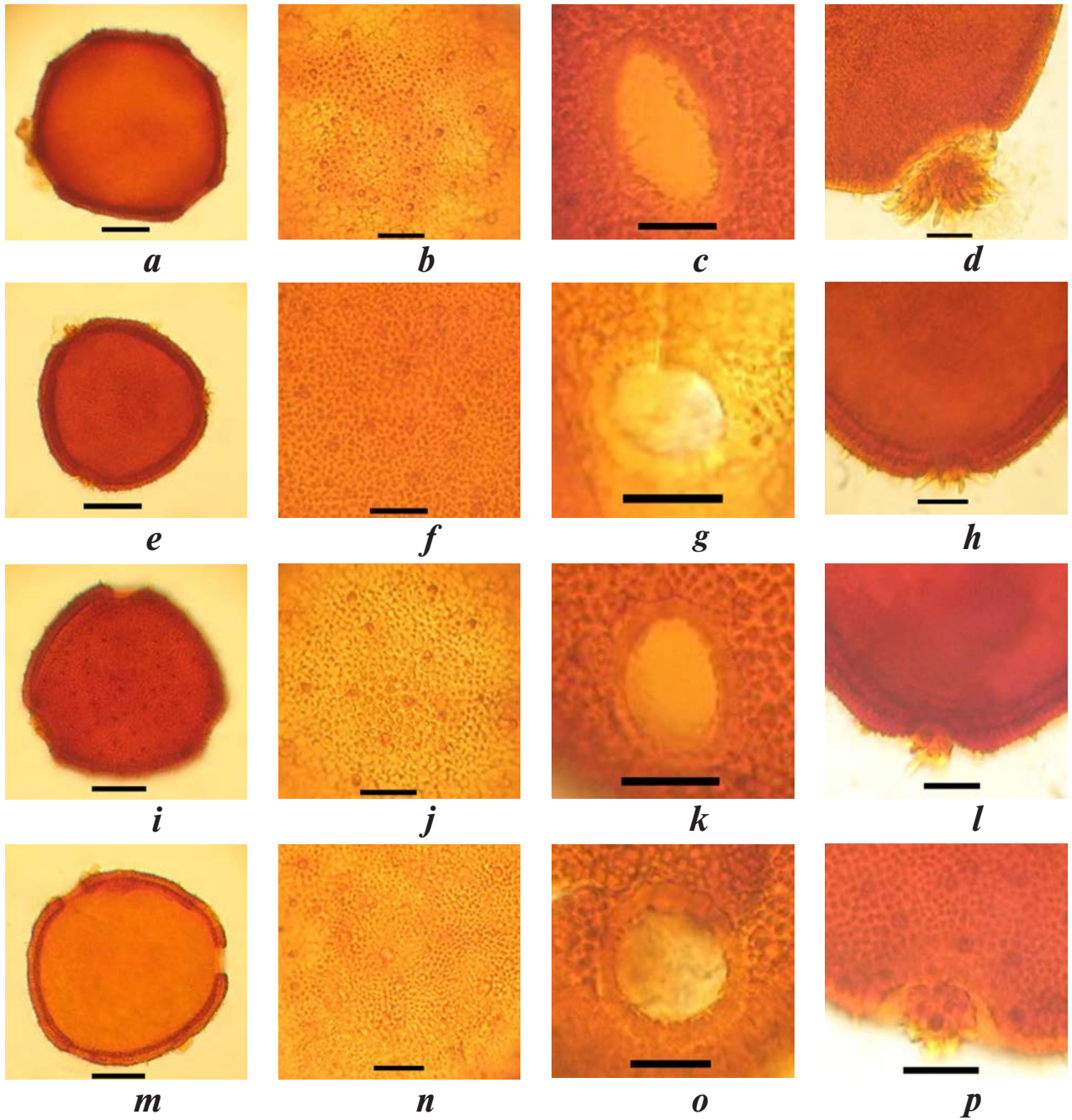


Рис. 3. Пилкові зерна роду *Knautia* (світловий мікроскоп): *a-d* – *K. dipsacifolia*; *e-h* – *K. maxima*; *i-l* – *K. arvensis*; *m-p* – *K. kitaibelii* (*a, e, i, m* – вигляд з полюса, $\times 400$; *b, f, j, n* – скульптура екзини, $\times 700$; *c, g, k, o* – пора, $\times 700$; *d, h, l, p* – кришечка, $\times 700$). Масштабна лінійка: 10 мкм

Fig. 3. Pollen grains of *Knautia* (light microscopy): *a-d* – *K. dipsacifolia*; *e-h* – *K. maxima*; *i-l* – *K. arvensis*; *m-p* – *K. kitaibelii* (*a, e, i, m* – polar view, $\times 400$; *b, f, j, n* – exine sculpture, $\times 700$; *c, g, k, o* – pore, $\times 700$; *d, h, l, p* – operculum, $\times 700$). Scale bars: 10 μm

обідка та особливостями прикріплення кришечки, але водночас і відрізняються. У *K. arvensis* пилкові зерна сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні, у *K. kitaibelii* – лише сфероїдальні. Пилкові зерна *K. arvensis* характеризуються дещо меншими розмірами зерен, пор та кришечок.

Пилкові зерна *K. arvensis* та *K. kitaibelii* відрізняються від пилку видів попередньої секції за особливостями прикріплення кришечки. Зокрема, у *K. dipsacifolia* та *K. maxima* кришечка щільно закриває пору, проте у *K. arvensis* та *K. kitaibelii* вона розташована на піднятій поровій мембрані.

За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Carlson et al., 2009) *K. dipsacifolia* та *K. arvensis* включені до різних підклад, що підтверджується нашими палиноморфологічними даними.

Виявлені ознаки пилкових зерен видів роду *Knautia* добре простежуються під світловим мікроскопом та є перспективними для цілей спорово-пилкового аналізу при ідентифікації викопного пилку. Сучасний етап палинології відкладів кватеру України характеризується проведенням комплексних палиноморфологічних та палеофлористичних досліджень (Tsybalyuk, Bezusko, 2017a, b, c).

Палеофлористичні дослідження

Нами узагальнені існуючі на сьогодні палинологічні характеристики відкладів аллереду–голоцену для п'яти розрізів, розташованих на території Лісової, семи – Лісостепової та шести – Степової зон, в яких були ідентифіковані пилкові зерна *K. arvensis*. Важливо відмітити, що у викопному стані пилки *K. arvensis* траплялися спорадично в незначній кількості.

На Правобережжі Лісової зони України пилки *K. arvensis* був нами визначений в спорово-пилкових спектрах відкладів розрізів Дорошів, Іква–II та свердловини Б–46 – Мале Полісся. Зазначимо, що початок формування досліджених відкладів згаданих розрізів датується аллередом (Bezusko et al., 2011). Для свердловини Б–46 палинологічно охарактеризовано верхню товщу відкладів, яка накопичилася упродовж голоцену.

На території Лівобережної частини Лісової зони пилкові зерна *K. arvensis* траплялися в складі палинологічних характеристик відкладів розрізів Кукаринське (Чернігівське Полісся) та Романьково (Новгород-Сіверське Полісся). Початок формування відкладів розрізу Кукаринське

датується пізнім дріасом, Романьково – аллередом (Bezusko, Bezusko, 2007; Bezusko et al., 2011).

На Правобережжі Лісостепової зони пилки *K. arvensis* було ідентифіковано тільки в складі спорово-пилкових спектрів відкладів розрізу Клопотівське. Початок утворення відкладів цього розрізу датується аллередом (Bezusko et al., 2011).

На території Лівобережної частини Лісостепової зони пилкові зерна *K. arvensis* були визначені нами в спорово-пилкових спектрах відкладів розрізів Чугмак та Оржиця, вік утворення яких відноситься до аллереду (Bezusko et al., 2011). Зазначимо, що формування досліджених відкладів у розрізах Перевод та Комарівка почалося в ранньому, Лопаньське – в середньому, Перевал – у пізньому голоцені.

На Правобережжі Степової зони участь пилку *K. arvensis* зафіксована у палинологічних характеристиках відкладів голоцену розрізів Єланець II, Єланець I та Троїцьке II (початок утворення досліджених відкладів – ранній, пізній та середній голоцен, відповідно) (Bezusko et al., 2000, 2011; Bezusko, 2010).

На Лівобережжі Степової зони пилкові зерна *K. arvensis* входили до складу палинофлор відкладів середнього (розріз Раздольне) та пізнього голоцену (розрізи Власиха, Воронавське, Раздольне) (Bezusko et al., 1997, 2006, 2011).

Узагальнені палинологічні матеріали щодо участі пилку *K. arvensis* у палинофлорах відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України представлені в таблиці.

Отримані та узагальнені результати видової ідентифікації викопного пилку *K. arvensis* у палинофлорах досліджуваних відкладів дозволили нам уперше намітити тенденції в просторово-часовій диференціації поширення цього модельного виду впродовж аллереду–голоцену на рівнинній частині України. Можна дійти висновку, що на території Правобережжя Лісової зони *K. arvensis* брав участь у складі рослинного покриву Мале Полісся впродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (AL, DR–3) та на початку раннього (PB час) голоцену. Його участь також зафіксована в середньому (SB час) та пізньому (SA час) голоцені. Наявні на сьогодні палеофлористичні дані свідчать про те, що *K. arvensis* входив до складу рослинних угруповань, поширених на Лівобережжі Лісової зони в пізньому

Таблиця. Участь пилку *Knautia arvensis* у складі палінофлор відкладів аллереду—голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України

Table. Participation of pollen of *Knautia arvensis* in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Forest, Forest-Steppe, and Steppe zones of Ukraine

Розріз / область	Палінофлори відкладів аллереду—голоцену						
	SA	SB	AT	BO	PB	DR-3	AL
Лісова зона, Правобережжя							
Дорошів / Львівська	–	–	–	–	+	+	+
Свердловина Б–46 / Львівська	+	–	–	–	–	–	–
Іква–І / Тернопільська	–	+	–	–	+	+	+
Лісова зона, Лівобережжя							
Кукаринське / Чернігівська	–	–	–	–	–	+	–
Романьково / Сумська	–	+	–	–	+	+	–
Лісостепова зона, Правобережжя							
Клопотівське / Київська	–	+	–	–	+	–	–
Лісостепова зона, Лівобережжя							
Чугмак / Черкаська	–	+	–	–	+	+	+
Оржиця / Полтавська	–	+	–	–	+	+	+
Перевод / Полтавська	–	–	–	–	+	–	–
Лопаньське / Харківська	–	+	–	–	–	–	–
Комарівка / Харківська	–	–	–	+	–	–	–
Перевал / Дніпропетровська	+	–	–	–	–	–	–
Степова зона, Правобережжя							
Еланець II / Миколаївська	–	–	+	+	–	–	–
Еланець I / Миколаївська	+	–	–	–	–	–	–
Троїцьке II / Миколаївська	+	–	–	–	–	–	–
Степова зона, Лівобережжя							
Воронавське / Дніпропетровська	+	–	–	–	–	–	–
Раздольне / Донецька	+	–	+	–	–	–	–
Власиха / Херсонська	+	–	–	–	–	–	–

Палінофлори відкладів: SA – субатлантичного, SB – суббореального, AT – атлантичного, BO – бореального, PB – пребореального часів голоцену, DR-3 – пізнього дріасу, AL – аллереду; "+" – присутність пилоквих зерен у викопних палінофлорах; "–" – їхня відсутність.

Pollen floras of deposits: SA – Subatlantic, SB – Subboreal, AT – Atlantic, BO – Boreal, PB – Preboreal phases of the Holocene, DR-3 – Late Dryas, AL – Allerød; "+" – presence of pollen grains in fossil palynofloras; "–" – their absence

дріасі, на початку раннього та в другій половині середнього (SB час) голоцену.

Зазначимо, що для території Правобережної частини Лісостепової зони на сьогодні існує обмежена інформація (розріз Клопотівське). Участь *K. arvensis* у формуванні рослинного покриву на Київщині фіксується для раннього (PB час) та середнього (SB час) голоцену. Але важливо відмітити, що наявність *K. arvensis* у складі рослинних угруповань у SB час голоцені на даній території підтверджується результатами комплексних палеопалінологічних та радіовуглецевих досліджень (3960±[Ки–95]).

Як вже зазначалося вище, поширення *K. arvensis* на Лівобережжі Лісостепової зони підтверджується

результатами палінологічних досліджень відкладів шести розрізів. Зафіксовано участь виду в рослинному покриві впродовж аллереду та пізнього дріасу, в ранньому (PB та BO часи), середньому (SB час) та пізньому (SA час) голоцені. Поширення виду в складі рослинних угруповань на Харківщині доведено результатами як палеопалінологічних, так і радіовуглецевих досліджень (розріз Лопаньське – (4030±70 [Ки–3053] та 2750±40 [Ки–3052])).

Для території Правобережної частини Степової зони участь *K. arvensis* у складі рослинного покриву підтверджується матеріалами палеопалінологічних та радіохронологічних досліджень. Зазначимо, що відклади голоцену в палінологічних характеристиках яких фіксується участь пилоквих

зерен *K. arvensis*, були датовані радіовуглецевим методом (розріз Єланець II – 8140±80 [Ki–7541] (ранній голоцен – ВО час) та 6730±70 [Ki–7539], 5245±90 [Ki–7537] (середній голоцен – АТ час); розріз Єланець I – 630±90 [Ki–7529] (пізній голоцен – SA час); розріз Троїцьке II – 1400±70 [ИГАН–804], 440±60 [ИГАН–805] (пізній голоцен – SA час).

Встановлено, що *K. arvensis* брав участь у формуванні рослинних угруповань на Лівобережжі Степової зони в середньому (АТ час) та пізньому (SA час) голоцені. У розрізі Раздольне відклади середнього (АТ час) голоцену були датовані за допомогою радіовуглецевого методу (5825±80 ВР [Ki–8004], 5630±90 ВР [Ki–8005]).

Висновки

За результатами наших досліджень встановлено діагностичні ознаки пилкових зерен представників роду *Knautia*, які можна використовувати для цілей систематики: форма та обриси, розміри зерен, будова пор та кришечок, розміри шипів; для точнішої ідентифікації викопного пилку до видового рівня: форма та обриси, розміри зерна та пор. Морфологічні ознаки пилкових зерен підтверджують відокремленість видів *K. dipsacifolia* та *K. maxima*. Паліноморфологічні особливості узгоджуються з розподілом досліджуваних видів роду *Knautia* за традиційною системою та молекулярно-філогенетичними даними.

Уперше реконструйовано просторово-часову диференціацію поширення *K. arvensis* на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену. Встановлено певну тенденцію більшого поширення *K. arvensis* у складі рослинного покриву Лісової та Лісостепової зон упродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (аллеред, пізній дріас) та на початку раннього голоцену (пребореальний час). Отримані палеофлористичні дані не підтвердили поширення *K. arvensis* у складі флори даних територій в середньому голоцені (атлантичний час). Проте досить чітко фіксується участь цього виду у формуванні рослинного покриву Степової зони впродовж пізнього голоцену (субатлантичний час).

Подальші палеофлористичні дослідження відкладів плейстоцену та голоцену України, виконані із застосуванням нових паліноморфологічних розробок, будуть сприяти підвищенню ступеня

обґрунтованості видової ідентифікації викопних пилкових зерен *K. arvensis*.

Подяки

Автори висловлюють щиру вдячність чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного) за цінні поради при підготовці статті до друку.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2009, 161: 105–121.
- Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2016, 181: 1–20.
- Artyushenko A.T. *Rastitelnost Lesostepi i Stepі Ukrainy v chetvertichnom periode (po dannym sporovo-pylitsevogo analiza)*. Kiev: Naukova Dumka, 1970, 176 pp. [Артюшенко А.Т. *Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа)*. Киев: Наук. думка, 1970, 176 с.].
- Artyushenko A.T., Arap R.Ya., Bezusko L.G. *Istoriya rastitelnosti zapadnykh oblastey Ukrainy v chetvertichnom periode*. Kiev: Naukova Dumka, 1982, 136 pp. [Артюшенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. *История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде*. Киев: Наук. думка, 1982, 136 с.].
- Backlund A., Donoghue M.J. Morphology and phylogeny of the order *Dipsacales*. In: *Phylogeny of the Dipsacales*. Ed. A. Backlund. Uppsala (Sweden): Uppsala Univ., 1996, part 4, pp. 1–55.
- Bell C.D., Edwards E.J., Kim S.-T., Donoghue M.J. *Dipsacales* phylogeny based on chloroplast DNA sequences. *Harvard Pap. Bot.*, 2001, 6(2): 481–499.
- Bell C.D., Donoghue M.J. Dating the diversification of *Dipsacales*: comparing models, genes, and evolutionary implications. *Amer. J. Bot.*, 2005, 92: 284–314.
- Bezusko L.G., Tymbalyuk Z.M. Palinoteka 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, 2011, pp. 138–141.
- Bezusko L.H. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(4): 560–576. [Безусько Л.Г. Нові палінологічні характеристики відкладів голоцену болота Троїцьке–II (Миколаївська область, Україна). *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(4): 560–576].
- Bezusko L.H., Bezusko A.H. Kharakterystyky vidkladiv piznolodovykiv'ya ta holotsenu rozrizu Romankovo (Sumska oblast, Ukraina). In: *Paleontologichni doslidzhennya v Ukraini: istoriya, suchasnyi stan ta perspektvyu*. Kyiv, 2007, pp. 399–405. [Безусько Л.Г., Безусько А.Г. Палінологічні характеристики відкладів пізньольодовиків'я та голоцену розрізу Романьково (Сумська область, Україна). В кн.: *Палеонтологічні дослідження в Україні: історія, сучасний стан та перспективи*. Київ, 2007, с. 399–405].

- Bezusko L.H., Bezusko A.H., Mosyakin S.L., Kotova N.S. *Ukr. Bot. J.*, 2006, 63(6): 783–793. [Безусько Л.Г., Безусько А.Г., Мосякін С.Л., Котова Н.С. Палинологічна характеристика відкладів енеоліту багаточарового поселення Раздольне (Донецька область, Україна). *Укр. бот. журн.*, 2006, 63(6): 783–793].
- Bezusko L.H., Bezusko T.V., Yesylevskiy S.O., Kovalyukh M.M. *Nauk. zap. NaUKMA. Spets. vup.*, 2000, 18(2): 284–287. [Безусько Л.Г., Безусько Т.В., Єсилевський С.О., Ковалюх М.М. До питання про зміни клімату та рослинності степової зони України в голоцені. *Наук. зап. НаУКМА. Спец. вип.*, 2000, 18(2): 284–287].
- Bezusko L.H., Kostylov O.V., Popovych S.Yu. *Ukr. Bot. J.*, 1997, 54(1): 80–86. [Безусько Л.Г., Костилов О.В., Попович С.Ю. Фітоценотична інтерпретація палинологічних даних на прикладі Чорноморського біосферного заповідника. *Укр. бот. журн.*, 1997, 54(1): 80–86].
- Bezusko L.H., Mosyakin S.L., Bezusko A.H. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozuytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u piznomu pleystotseni ta holotseni*. Kyiv: Alterpress, 2011, 448 pp. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Безусько А.Г. *Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені*. Київ: Альтерпрес, 2011, 448 с.].
- Bobrov E.G. *Dipsacaceae* Lindl. In: *Flora SSSR (Flora URSS)*. Eds B.K. Shishkin, E.G. Bobrov. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1957, vol. 24, pp. 10–91. [Бобров Е.Г. *Dipsacaceae* Lindl. В кн.: *Флора СССР*. Ред. Б.К. Шишкин, Е.Г. Бобров. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, т. 24, с. 10–91].
- Bremer K., Backlund A., Sennblad B., Swenson U., Andreasen K., Hjertson M., Lundberg J., Backlund M., Bremer B. A phylogenetic analysis of 100+ genera and 50+ families of euasterids based on morphological and molecular data with notes on possible higher level morphological synapomorphies. *Plant Syst. Evol.*, 2001, 229: 137–169.
- Caputo P., Cozzolino S. A cladistic analysis of *Dipsacaceae* (*Dipsacales*). *Plant Syst. Evol.*, 1994, 189: 41–61.
- Caputo P., Cozzolino S., Moretti A. Molecular phylogenetics of *Dipsacaceae* reveals parallel trends in seed dispersal syndromes. *Plant Syst. Evol.*, 2004, 246: 163–175.
- Carlson S.E., Mayer V., Donoghue M.J. Phylogenetic relationships, taxonomy, and morphological evolution in *Dipsacaceae* (*Dipsacales*) inferred by DNA sequence data. *Taxon*, 2009, 58(4): 1075–1091.
- Clarke G., Jones M.R. The Northwest European pollen flora. *Dipsacaceae*. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 1981, 33: 1–25. [Reprinted in: The Northwest European pollen flora. Vol. 3, parts 21–28. Eds W. Punt, G. C.S. Clarke. Amsterdam, etc.: Elsevier Sci. Publ. Company, pp. 21–25].
- Donoghue M.J., Olmstead R.G., Smith J., Palmer J.D. Phylogenetic relationships of *Dipsacales* based on *rbcL* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1992, 79: 333–345.
- Erdtman G. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 pp.
- Fægri K., Iversen J. *Textbook of pollen analysis*. Oxford: Blackwell, 1964, 237 pp.
- Grichuk V.P. Osnovnye etapy istorii rastitelnosti yugo-zapada Russkoy ravniny v pozdnem pleystotsene. In: *Palinologia pleystotsena*. Moscow, 1972, pp. 9–53. [Гричук В.П. Основные этапы истории растительности юго-запада Русской равнины в позднем плейстоцене. В кн.: *Палинология плейстоцена*. М., 1972, с. 9–53].
- Gubonina Z.P. Palinologicheskie issledovaniya osnovnykh gorizontov lessov i iskopaemykh pochv yuzhnoy chasti Russkoy ravniny. In: *Problemy regionalnoy i obshchey paleogeografii lessovykh i periglyatsialnykh oblastey*. Moscow, 1975, pp. 43–59. [Губонина З.П. Палинологические исследования основных горизонтов лессов и ископаемых почв южной части Русской равнины. В кн.: *Проблемы региональной и общей палеогеографии лессовых и перигляциальных областей*. М., 1975, с. 43–59].
- Halbritter H. *Knautia drymeia*. In: *PalDat – a palynological database*. 2016a. Available at: https://www.paldat.org/pub/Knautia_drymeia/302793 (accessed 2018–05–09)
- Halbritter H. *Knautia integrifolia*. In: *PalDat – a palynological database*. 2016b. Available at: https://www.paldat.org/pub/Knautia_integrifolia/301805 (accessed 2018–05–09)
- Halbritter H., Svojtka M. *Knautia arvensis*. In: *PalDat – a palynological database*. 2016. Available at: https://www.paldat.org/pub/Knautia_arvensis/301806 (accessed 2018–05–09)
- Halbritter H., Svojtka M. *Knautia visianii*. In: *PalDat – a palynological database*. Available at: https://www.paldat.org/pub/Knautia_visianii/303204 (accessed 2018–05–09)
- Kotov M.I. *Rodyna Dipsacaceae* Lindl. In: *Flora URSS*. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Izd-vo AN URSS, 1961, vol. 10, pp. 339–379. [Котов М.И. Родина *Dipsacaceae* Lindl. У кн.: *Флора УРСР*. Гол. ред. М.И. Котов. Київ: Вид-во АН УРСР, 1961, т. 10, с. 339–379].
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. *Pyltsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*. Leningrad: Nauka, 1972, vol. 1, 170 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. *Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР*. Л.: Наука, 1972, т. 1, 170 с.].
- Mabberley D.J. *The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants*. Edition 2. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997, 858 pp.
- Moore P.D., Webb J.A. *An illustrated guide to pollen analysis*. London, etc.: Hodder and Stoughton, 1983, 133 pp.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 2007, 143: 1–81. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Pyltsevoy analiz*. Ed. A.N. Pokrovskaya. Moscow: Gos. izd-vo geol. lit., 1950, 571 pp. [*Пыльцевой анализ*. Гл. ред. А.Н. Покровская. М.: Гос. изд-во геол. л-ры, 1950, 571 с.].
- Reveal J.L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron*, 2012, 37: 1–221.
- Takhtajan A.L. *Sistema magnoliifitov*. Leningrad: Nauka, 1987, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. *Система магнолиофитов*. Л.: Наука, 1987, 439 с.].
- Takhtajan A.L. *Diversity and classification of flowering plants*. New York: Columbia Univ. Press, 1997, 663 pp.

Takhtajan A. *Flowering Plants*. Springer Verlag, 2009, xlv + 871 pp. Available at: <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>

Tokarev P.I. *Morfologiya i ultrastruktura pyltsevykh zeren*. Moscow: T-vo nauchn. izd. KMK, 2002, 51 pp. [Токарев П.И. *Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен*. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002, 51 с.]

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.H. *Ukr. Bot. J.*, 2017a, 74(2): 122–130. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. Палиноморфологічні особливості представників роду *Sambucus* (*Sambucaceae/Adoxaceae*) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу. *Укр. бот. журн.*, 2017a, 74(2): 122–130].

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.H. *Ukr. Bot. J.*, 2017b, 74(3): 224–232. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. Палиноморфологія видів роду *Viburnum* (*Viburnaceae / Adoxaceae*) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу. *Укр. бот. журн.*, 2017b, 74(3): 224–232].

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.H. *Ukr. Bot. J.*, 2017c, 74(6): 539–547. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) в Україні: палиноморфологічний та палеофлористичний аспекти. *Укр. бот. журн.*, 2017c, 74(6): 539–547].

Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Atlas of pollen grains of representatives of Plantaginaceae and Scrophulariaceae*. Kyiv: Nash Format, 2013, 276 pp. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. *Атлас пилкових зерен представників родин Plantaginaceae та Scrophulariaceae*. Київ: Наш формат, 2013, 276 с.]. Available at: <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16968.11527>

Vinokurova L.V. Palinologicheskie dannye k sistematike semeystv *Dipsacaceae* i *Morinaceae*. In: *Problemy botaniki*. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1959, vol. 4, pp. 51–67. [Винокурова Л.В. Палинологические данные к систематике семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. В кн.: *Проблемы ботаники*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 4, с. 51–67].

Zhang W.-H., Chen Z.-D., Li J.-H., Chen H.-B., Tang Y.-C. Phylogeny of the *Dipsacales* s. l. based on chloroplast *trnL-F* and *ndhF* sequences. *Mol. Phylog. Evol.*, 2003, 26: 176–189.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 04.06.2018

Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г., Ниценко Л.М.
Палиноморфологічні особливості видів роду *Knautia* (*Dipsacaceae*) флори України: оцінка для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу. *Укр. бот. журн.*, 2018, 75(3): 248–259.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Досліджено пилкові зерна чотирьох видів роду *Knautia* (*Dipsacaceae*) флори України за допомогою світлового і сканувального електронного мікроскопів. Встановлено, що пилкові зерна вивчених видів 3-порові, зрідка 4-порові, сфероїдальні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з екватора округлі або овальні, з полюса округло-трикутні, зрідка чотирикутні; великих розмірів. Пори чіткі, округлі або еліптичні,

з внутрішнім обідком, закриті кришечкою. Скульптура екзини шипувато-шипиковата. Діагностичними ознаками видового рівня роду *Knautia* є розміри пилкових зерен, пор та будова кришечки. Отримані нами палиноморфологічні дані не суперечать розподілу досліджених видів роду *Knautia* за традиційною системою та узгоджуються з результатами молекулярно-філогенетичних досліджень. Проаналізовано участь пилку *K. arvensis* у складі палинофлор відкладів аллереду—голоцену 18 розрізів рівнинної частини України. Вперше реконструйовано поширення *K. arvensis* на досліджуваній території в просторі та часі. Результати аналітичної обробки палеофлористичних матеріалів дозволяють намітити тенденцію до більшого поширення цього виду в складі рослинного покриву Лісової та Лісостепової зон упродовж аллереду, пізнього дріасу та в пребореальний час голоцену. Ця тенденція спостерігається і для території Степової зони впродовж субатлантичного часу голоцену.

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія, діагностичні ознаки, палинофлора, аллеред, пізній дріас, голоцен, *Dipsacaceae*, *Knautia*

Цимбалюк З.Н., Безусько Л.Г., Ниценко Л.Н.
Палиноморфологические особенности видов рода *Knautia* (*Dipsacaceae*) флоры Украины: оценка для целей систематики и спорово-пыльцевого анализа. *Укр. бот. журн.*, 2018, 75(3): 248–259.

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Исследованы пыльцевые зерна четырех видов рода *Knautia* (*Dipsacaceae*) флоры Украины с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Установлено, что пыльцевые зерна изученных видов 3-поровые, изредка 4-поровые, сфероидальные, эллипсоидальные или сплющено-сфероидальные по форме, в чертах экватора округлые или овальные, с полюса округло-треугольные, изредка четырехугольные; больших размеров. Пory четкие, округлые или эллиптические, с внутренним ободком, закрыты крышечкой. Скульптура экзини шиповато-шипиковатая. Диагностическими признаками видового уровня рода *Knautia* являются размеры пыльцевых зерен, пор и строение крышечки. Полученные нами палиноморфологические данные не противоречат распределению исследованных видов рода *Knautia* по традиционной системе и согласуются с результатами молекулярно-филогенетических исследований. Проанализировано участие пыльца *K. arvensis* в составе палинофлор отложений аллерода—голоцена 18 разрезов равнинной части Украины. Впервые реконструировано распространение *K. arvensis* на исследуемой территории в пространстве и во времени. Результаты аналитической обработки палеофлористических материалов позволяют наметить тенденцию к более широкому распространению этого вида в составе растительного покрова Лесной и Лесостепной зон в течение аллерода, позднего дриаса и в пребореальный период голоцена. Эта тенденция наблюдается и для территории Степной зоны в течение субатлантического периода голоцена.

Ключевые слова: пыльцевые зерна, морфология, диагностические признаки, палинофлора, аллеред, поздний дриас, голоцен, *Dipsacaceae*, *Knautia*