

Участь *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) у пізньольодовикових та голоценових палінофлорах рівнинної частини України

Людмила Г. БЕЗУСЬКО, Зоя М. ЦИМБАЛЮК, Сергій Л. МОСЯКІН, Людмила М. НИЦЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
lgbezusko24@gmail.com
palynology@ukr.net

Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2019. **Participation of *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) in the Late Glacial and Holocene palynofloras of the plain part of Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 418–426.

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

Abstract. Results of our analysis and generalization of paleofloristic (paleopalynological) data on the participation of pollen grains of *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) in 18 palynofloras of deposits of the last climatic phases of the Late Glacial (Allerød, Late/Younger Dryas) and the Holocene of the Forest, Forest-Steppe, and Steppe zones of Ukraine are presented. For the first time the spatiotemporal patterns of occurrence of *C. arenarius* in the plain part of Ukraine are reconstructed. It has been established that in the Allerød and the Younger Dryas, participation of this species in the plant cover was determined mainly by various natural factors. In the Holocene, changes in the distribution patterns of *C. arenarius* occurred under the influence of both natural and anthropogenic factors. The obtained paleofloristic material shows that the influence of the latter factors on the changes in the composition of the vegetation is registered starting with the Middle Holocene, and it significantly increases during the Late Holocene. At this time, the boundaries of the natural (native, not influenced by human activities) range of *C. arenarius* in the plain part of Ukraine are difficult to outline. In most cases the species participates in the formation of plant communities of synanthropic vegetation, mainly in the southern part of Ukraine. Diagnostic characters of pollen grains of *C. arenarius* are discussed and specified. The following characters are recommended for using in practical paleopalynology: dimensions of pollen grains and pores, number of pores, distance between pore margins, exine texture and thickness, and distinctness of columella. The characters that distinguish pollen grains of *C. arenarius* from pollen of *Krascheninnikovia ceratoides* (belonging to the same tribe) are reported, as well as their shared characters.

Keywords: Allerød, *Ceratocarpus*, Holocene, paleofloristics, pollen morphology, Ukraine, Younger Dryas

Submitted 24 June 2019 Published 31 October 2019

Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Ниценко Л.М. 2019. **Участь *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) у пізньольодовикових та голоценових палінофлорах рівнинної частини України.** *Український ботанічний журнал*, 76(5): 418–426.

Реферат. Представлені результати аналізу та узагальнення палеофлористичних даних про участь пилоквих зерен *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) у складі 18 палінофлор відкладів останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (аллеред, пізній дріас) та голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України. Вперше реконструйовано просторово-часову диференціацію поширення *C. arenarius* на рівнинній частині України. Встановлено, що в аллереді та пізньому дріасі участь цього виду в складі рослинного покриву визначав переважно комплекс природних факторів. У голоцені зміни в поширенні *C. arenarius* відбувались під дією як природних, так і антропогенних факторів. Отримані палеофлористичні матеріали свідчать, що вплив останніх на перебування у складі рослинного покриву фіксується починаючи з середнього голоцену і суттєво збільшується впродовж пізнього голоцену. У цей час межі природного ареалу *C. arenarius* на рівнинній частині України визначити досить важко. У більшості випадків вид бере участь у формуванні рослинних угруповань синантропної рослинності. Наведені діагностичні ознаки пилку *C. arenarius*, які можна використовувати в практиці палеопалінологічних досліджень: розміри пилкового зерна та пор, кількість пор, відстань між їхніми краями, текстура, товщина екзини та чіткість стовпчиків. Показано ознаки, за якими пилкові зерна *C. arenarius* найбільш подібні та відрізняються від пилку *Krascheninnikovia ceratoides* (виду з тієї ж триби).

Ключові слова: аллеред, голоцен, палеофлористика, паліноморфологія, пізній дріас, Україна, *Ceratocarpus*

Вступ

Ceratocarpus arenarius L. (устели-поле піщане) належить до родини *Chenopodiaceae* Vent. з порядку *Caryophyllales* Juss. ex Bercht. & J. Presl (Mosyakin, 2013; Hernández-Ledesma et al., 2015). З філогенетичної точки зору спорідненими до *Ceratocarpus* L. є роди *Axyris* L. та *Krascheninnikovia* Guldenst., які нещодавно разом були вміщені до триби *Axyrideae* G. Kadereit & Sukhor. (= subtrib. *Axyridinae* Heklau = subtrib. *Eurotiinae* Moq., nom. illeg.) (Kadereit et al., 2010). Один з авторів (Mosyakin, 2003) також обґрунтував виділення цієї ж триби і запропонував для неї назву *Ceratocarpeae* Mosyakin (nom. inval., provis.), яка, проте, була наведена у дисертації на правах рукопису і не була валідизована.

На території України *Ceratocarpus arenarius* зростає переважно у піщаних степах, на вигонах, полях і городах Лісостепової та Степової зон і на території Криму (Пјин, 1936, 1952; Skripnik, 1987; Gusev, 1996), трапляється як у природних, так і синантропних рослинних угрупованнях. У складі синантропної флори *C. arenarius* визначений як евапофіт (вид, який частково або повністю перейшов до складу антропогенних екотопів) (Protoporova, 1991). Зазначимо, що *C. arenarius* є одним із діагностичних видів асоціації *Hordeetum murini* (союз *Bromo-Hordeion murini*), поширеної переважно на піщаних та супіщаних ущільнених субстратах на півдні правобережної частини Степової зони України (Solomakha et al., 1992).

Для України (крайній південь, зокрема Крим) крім *C. arenarius* s. str. інколи також наводився другий вид роду (відомий під назвами *C. utriculosus* Bluket ex Krylov або *C. turkestanicus* Sav.-Rucz. ex Пјин) але, на нашу думку, ці вказівки стосуються лише деяких морфотипів *C. arenarius*, які щонайбільше можуть розглядатися у внутрішньовидовому ранзі (наприклад, як *C. arenarius* subsp. *utriculosus* (Bluket ex Krylov) Takht., або як різновид). Тут ми розглядаємо *C. arenarius* у широкому розумінні, як єдиний (але поліморфний) вид роду *Ceratocarpus* (Mosyakin, 2003; Zhu et al., 2003).

Важливою складовою підвищення ступеня обґрунтованості та суттєвої деталізації реконструкцій поетапних змін у складі рослинного покриву плейстоцену та голоцену є наявність видових визначень пилкових зерен родини *Chenopodiaceae* (Pashkevich, 1977; Monoszon, 1985;

Grichuk, 1989; Velichko et al., 1991, 1999; Bezusko et al., 1992, 2003, 2011; Bolikhovskaya, 1995; Komar, 2004; Andreeva, 2011; Shovkoplyas, Pashkevich, 2011). Ідентифікація викопного пилку представників цієї родини до видового рівня базується на використанні спеціальних паліноморфологічних розробок (Monoszon, 1973; Tsybalyuk, 2005; Tsybalyuk et al., 2005; etc.). Актуальним є також проведення досліджень із узагальнення комплексу діагностичних ознак пилкових зерен для окремих видів родини *Chenopodiaceae* (Mosyakin et al., 2017; Bezusko et al., 2018). Відмітимо, що результати ідентифікації викопного пилку *C. arenarius* важливо враховувати при проведенні реконструкцій як природних, так і антропогенних змін рослинного покриву минулого. Отримані результати сприятимуть обґрунтуванню та деталізації палеофлористичних, палеофітоценологічних і палеоекологічних реконструкцій плейстоцену та голоцену.

Метою нашої роботи було проаналізувати списки видового складу родини *Chenopodiaceae* у паліофлорах відкладів аллереду—голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України; визначити паліофлори, в яких бере участь пилкок *C. arenarius*; реконструювати поширення виду в просторі та часі; узагальнити діагностичні ознаки пилкових зерен *C. arenarius*, які є важливими при проведенні палеопалінологічних досліджень.

Матеріали та методи

В роботі були виконані комплексні палеофлористичні та паліноморфологічні дослідження *C. arenarius*. Базовим методом при проведенні палеофлористичних — був спорово-пилковий аналіз. Пилкок родини *Chenopodiaceae* часто входить до складу палінологічних характеристик поверхневих проб ґрунтів Лісової (Arap, 1974, 1976), Лісостепової (Arap, 1972; Bolikhovskaya, 1981) та Степової (Zubets, 1971; Bezusko et al., 2011) зон України. Нами були проаналізовані чисельні палінологічні характеристики відкладів аллереду—голоцену рівнинної частини України (Лісова, Лісостепова, Степова зони). Встановлено, що в переважній більшості публікацій пилкові зерна *Chenopodiaceae* різними дослідниками ідентифікувались лише до родинного рівня. У складі субфосильних спорово-пилкових спектрів Правобережжя та Лівобережжя сучасної Степової зони та в палінологічних характеристиках

відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України пилок *Chenopodiaceae* було визначено як до родового, так і до видового рівнів (Andreeva, 2011; Bezusko et al., 2011). Ми цілеспрямовано зосередили увагу на тих палінофлорах відкладів аллереду–голоцену, в яких до видового складу *Chenopodiaceae* входив *C. arenarius* (14 фонових розрізів та чотири археологічні пам'ятники).

Основними методами при проведенні паліноморфологічних досліджень були порівняльно-морфологічний, світлова та сканувальна електронна мікроскопія. Був використаний матеріал з Національного гербарію України (гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України – KW). Акроніми наведено за *Index Herbariorum* (Thiers, 2008–onward). Для дослідження пилкових зерен під світловим мікроскопом (Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Punt et al., 2007) з окремими модифікаціями (Tsybalyuk, 2005). Постійні препарати пилкових зерен *C. arenarius* зберігаються у палінотеці Національного гербарію України (KW-P).

Результати та обговорення

Нами та іншими дослідниками були опрацьовані та узагальнені отримані палінологічні характеристики поверхневих проб ґрунтів (Zubets, 1971; Arap, 1972, 1974, 1976; Bolikhovskaya, 1981; Bezusko et al., 2011) та відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України, які містили пилові зерна *Chenopodiaceae* (Artyushenko, 1970; Dinesman, 1977; Pashkevich, 1977, 1981; Artyushenko et al., 1982; Kremenetski, 1991, 1995; Bolikhovskaya, 1995; Gerasimenko, 1997; Velichko et al., 1999; Elovicheva, 2003; Kalinovyč et al., 2006; Andreeva, 2011; Bezusko et al., 2011; Shovkoplyas, Pashkevich, 2011; Chumak, 2012). Зазначимо, що пилок *C. arenarius* було нами ідентифіковано та включено до видового складу палінофлор відкладів аллереду–голоцену (14 фонових розрізів). Пилкові зерна *C. arenarius* також частково формували видову складову родини *Chenopodiaceae* у палінофлорах відкладів археологічних пам'яток (неоліту – Чапаївка, Кам'яна Могила; енеоліту – Роздольне, Кам'яна

Могила) (Bezusko, Kotova, 1997; Bezusko et al., 2011) та в палінофлорі з органічних решток вмісту шлунку теляти зі скіфського могильника в урочищі Перещепино (Полтавська обл.) (Bezusko, Tykhonenko, 1999).

Узагальнені палеофлористичні матеріали дозволяють реконструювати поширення *C. arenarius* у просторі та часі (таблиця).

Наявні на цей час палеофлористичні матеріали свідчать про участь *C. arenarius* у складі природних фітоценозів на території сучасних Лісової та Лісостепової (Лівобережжя) зон упродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (міжстадіал аллеред та стадіал пізній дріас). У цьому контексті нові дані є додатковим підтвердженням просування в північному напрямку деяких видів сучасних степової та лісостепової флор, які в пізньольодовиковий час формували перигляціальний тип рослинного покриву, або ж принаймні брали активну участь у складі тодішньої перигляціальної рослинності (Mosyakin et al., 2017; Bezusko et al., 2018). Встановлено, що *C. arenarius* траплявся у складі рослинного покриву Правобережжя Лісової зони в середньому голоцені (SB час). Вид брав участь у формуванні рослинних угруповань на території сучасної Лісової зони в пізньому голоцені (SA час). Його участь у складі рослинності зафіксована і на території Правобережжя Лісостепової зони впродовж SB та SA часів голоцену. Встановлено, що *C. arenarius* також зростав на Лівобережжі Лісостепової зони в ранньому (PB час), середньому (AT, SB часи) та пізньому (SA час) голоцені. Він брав участь у формуванні рослинних угруповань на території сучасної Степової зони в середньому голоцені (на Правобережжі – в AT та SB часи; на Лівобережжі – в AT час). Палеофлористичні матеріали досить чітко обґрунтовують наявність *C. arenarius* у складі рослинних угруповань на рівнинній частині України впродовж пізнього голоцену (SA час). Можна припустити, що на той час у більшості місцезростань цей вид входив до складу синантропних рослинних угруповань і, відповідно, належав до синантропної флори. Але загалом упродовж голоцену межі природного ареалу *C. arenarius* в Україні визначити досить важко саме через його імовірне синантропне розселення. При обґрунтуванні участі виду в складі синантропної флори та рослинності важливо також урахувати наявність у складі викопних палінофлор інших

Таблиця. Участь пилку *Ceratocarpus arenarius* у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України

Table. Participation of pollen of *Ceratocarpus arenarius* 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	+	–	–	–	–	–	–
Звенигород-Коцурівське / Львівська	+	–	–	–	–	–	–
Іква–І / Тернопільська	+	+	–	–	–	+	+
Лісова зона, Лівобережжя							
Романьково / Сумська	+	–	–	–	–	–	–
Лісостепова зона, Правобережжя							
Клопотівське / Київська	+	+	–	–	–	–	–
Лісостепова зона, Лівобережжя							
Чугмак / Черкаська	+	–	+	–	+	+	+
Лопаньське / Харківська	+	–	–	–	–	–	–
Комарівка / Харківська	+	+	–	–	–	–	–
Скіфський могильник (курган № 1) в урочищі Перещепино / Полтавська	+	–	–	–	–	–	–
Степова зона, Правобережжя							
Єланець II / Миколаївська	+	–	–	–	–	–	–
Єланець I / Миколаївська	+	–	–	–	–	–	–
Троїцьке II / Миколаївська	+	+	+	–	–	–	–
Степова зона, Лівобережжя							
Кардашинське II / Херсонська	+	–	–	–	–	–	–
Власиха / Херсонська	+	–	–	–	–	–	–
Роздольне / Донецька	–	–	+	–	–	–	–
Кам'яна Могила / Запорізька	–	–	+	–	–	–	–
Чапаївка / Запорізька	–	–	+	–	–	–	–

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

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

індикаторних видів господарської діяльності людини. Наприклад, *C. arenarius* можна розглядати як індикатор порушення трав'яних ценозів під дією спасування, а особливо витоштування свійськими тваринами (Bezusko, Tykhonenko, 1999; Bezusko et al., 2011). Цікаво відмітити, що *C. arenarius* входить до тих видів, які часто формують флорокомплекси на штучно намитих пісках. Наприклад, у заплаві р. Десни (сучасна Лісова зона) його появі в складі флори сприяла повна трансформація болотного екотопу. Це спричинило суттєві перебудови у складі рослинного покриву, зокрема обумовило поширення видів бур'янової флори (Lukash, 2008). Проведення подальших досліджень з ідентифікації викопного пилку *C. arenarius* дозволить вносити

корективи до попередньо реконструйованої нами картини поширення цього виду в аллереді–голоцені на рівнинній частині України. Тому актуальним і перспективним є уточнення та узагальнення морфологічних ознак пилкових зерен *C. arenarius* для цілей спорово-пилкового аналізу.

Нижче наводимо детальну характеристику пилкових зерен *C. arenarius*.

Світловий мікроскоп (рис. 1, А–Н). Пилкові зерна 22–38-порові, сфероїдальні за формою, в обрисах округлі, по краю рівні. Діаметр 18,6–26,6 мкм. Пори чіткі, округлі, з тонкою, чіткою облямівкою. Діаметр пор 2,0–4,0 мкм. Відстань між краями пор 3,3–5,3 мкм, між центрами – 6,4–9,3 мкм. Екзина 1,3–2,7 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, короткі,

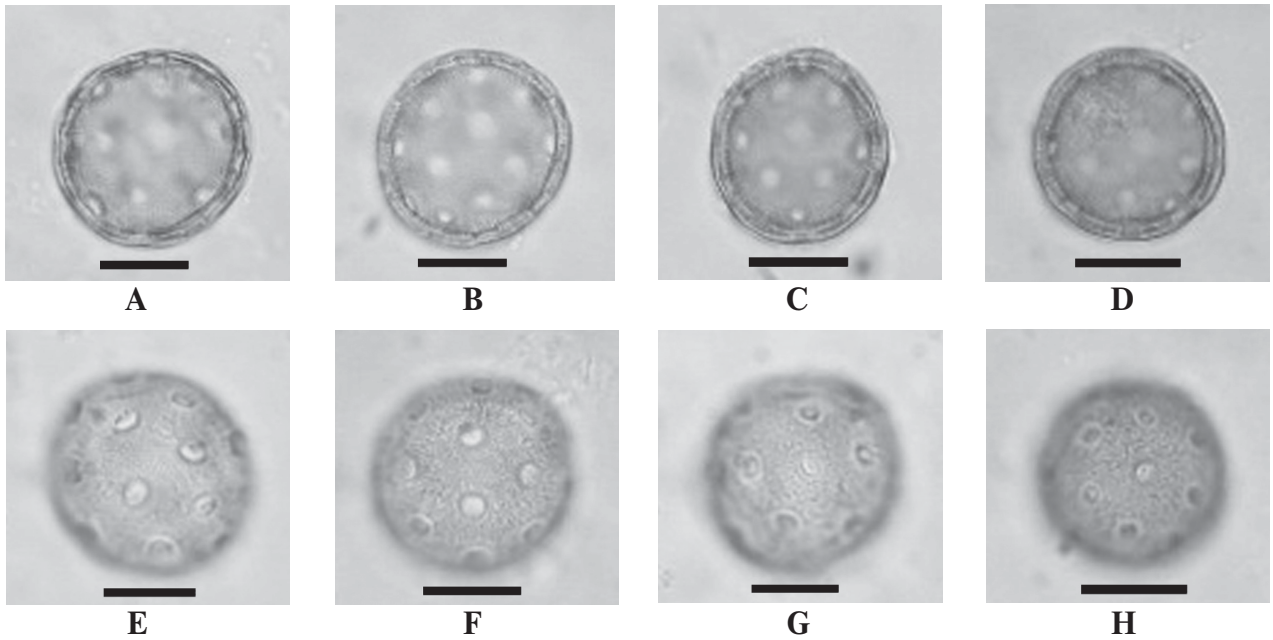


Рис. 1. Пилкові зерна *Ceratocarpus arenarius* (світловий мікроскоп). А–D: загальний вигляд; Е, F: скульптура екзини; G, H: текстура екзини та окантовка. Масштабна лінійка: 10 мкм

Fig. 1. Pollen grains of *Ceratocarpus arenarius* (light microscopy). A–D: general view; E, F: exine sculpture; G, H: exine texture and border. Scale bars: 10 μm

товсті, розташовані нерівномірно. Ендекзина тонка, чітка, рівномірно потовщена. Текстура екзини чітка, зрідка нечітка, великокрапчаста. Скульптура чітка, шипикувата.

Сканувальний електронний мікроскоп (рис. 2, А–D). Скульптура екзини дрібношипикувата, покрив з дрібними перфораціями. Шипики з гострою верхівкою, розташовані щільно, більш-менш рівномірно. Пори переважно з піднятою мембраною, зрідка із зануреною. Порові мембрани з ектезиновими частинками, на яких розміщені дрібні шипики, в кількості 8–17, деякі зливаються, розташовані нерівномірно.

Досліджені зразки: 1. Одеська обл., Ізмаїльський р-н, с. Озерне, лесові схили на оз. Ялпуг, 28.VI 1972. Л.І. Крицька (KW). 2. Крымская обл., Феодосийский р-н. По дороге от биостанции до г. Святой (Карадаг). 12.VI 1978. Я.П. Дидух (KW). 3. м. Чигирин на Київщині [тепер Черкаська обл.]. Гора. 23.VII 1923. Д. Зеров (KW). 4. Ворошиловградская [тепер Луганська] обл., Меловской р-н, заповідник "Стрелецкая степь", распаханная граница заповідника. 25.VIII 1951.

3. Сарычева (KW). 5. Сталінська округа [тепер Донецька обл.], с. Бешево [тепер Старобешеве]. 6.VII 1930. Зібр. П. Оксіюк, визн. В. Хржановський (KW).

Нами узагальнені морфологічні ознаки пилкових зерен *C. arenarius*, які можна використовувати для їхньої ідентифікації при проведенні спорово-пилкового аналізу: розміри зерна та пор, кількість пор, відстань між їхніми краями, текстура і товщина екзини та чіткість стовпчиків. За цими ознаками пилкові зерна *C. arenarius* досить добре відрізняються від пилку інших представників родини *Chenopodiaceae* (Mosyakin, Tsybalyuk, 2002, 2004; Tsybalyuk et al., 2005; Mosyakin et al., 2017; Lu et al., 2018). За діаметром пор, чіткістю облямівки, текстурою та товщиною екзини пилкові зерна *C. arenarius* подібні до пилку *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., але водночас і відрізняються за деякими іншими ознаками. Зокрема, пилкові зерна *C. arenarius* мають дещо менші розміри, меншу кількість пор і більшу відстань між краями та центрами пор, а також чіткіші стовпчики екзини.

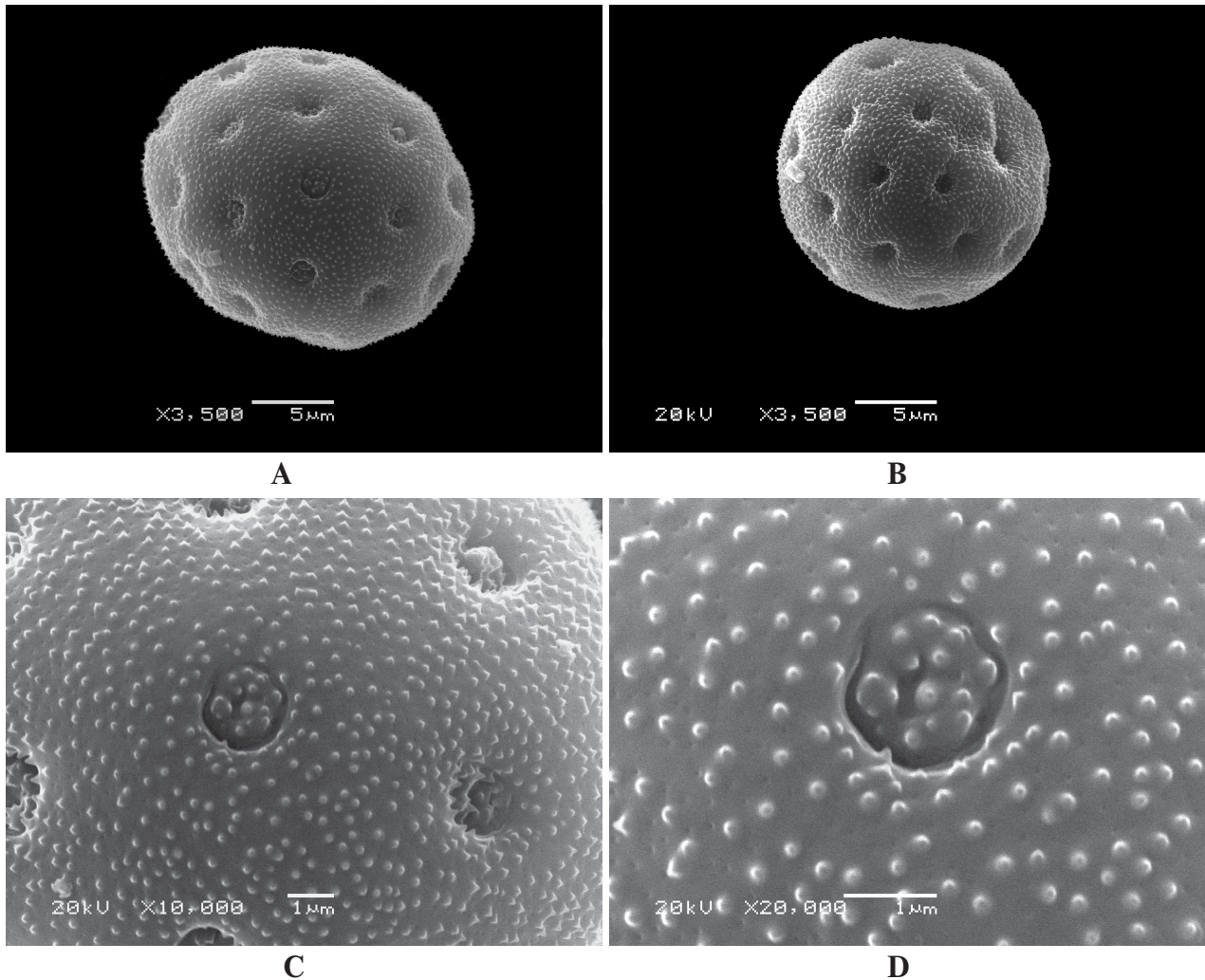


Рис. 2. Пилкові зерна *Ceratocarpus arenarius* (сканувальний електронний мікроскоп). А, В: загальний вигляд; С: скульптура екзини; D: пора

Fig. 2. Pollen grains of *Ceratocarpus arenarius* (scanning electron microscopy). A, B: general view; C: exine sculpture; D: pore

Висновки

Уперше за результатами палеофлористичних досліджень обґрунтовані основні тенденції в поширенні *C. arenarius* на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену. Встановлено, що вид брав участь у складі перигляціальної рослинності на території сучасних Лісової та Лісостепової (Лівобережжя) зон в аллереді та пізньому дріасі. З розпадом перигляціального комплексу придатні місцезростання *C. arenarius* скорочуються або й зовсім зникають зі складу природної рослинності на території Лівобережжя Лісостепової зони впродовж першої половини

раннього (РВ час) голоцену. Узагальнені палеофлористичні дані дозволили дійти висновку, що поширення *C. arenarius* на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену визначали як природні, так і антропогенні фактори. Поступове зростання ролі останніх факторів у середньому (АТ, SB часи) та пізньому (SA час) голоцені свідчить про те, що ймовірно у більшості випадків *C. arenarius* брав участь у формуванні синантропних рослинних угруповань. Узагальнено комплекс кількісних та якісних діагностичних ознак пилкових зерен *C. arenarius*, які доводять перспективність їхнього використання при видовій ідентифікації викопного пилку.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andreeva O.O. 2011. In: *Problemy sovremennoy palinologii: materialy XIII Rossiyskoy palinologicheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*, vol. 2. Syktyvkar, pp. 13–18. [Андреева О.О. 2011. Голоценовая палинофлора северной части Подолья (Украина). В сб.: *Проблемы современной палинологии: материалы XIII Российской палинологической конференции с международным участием (Сыктывкар, Республика Коми, 5–8 сентября 2011 г.)*, т. 2. Сыктывкар, с. 13–18].
- Arap R.Ya. 1972. *Ukrainian Botanical Journal*, 29(4): 506–513. [Арап Р.Я. 1972. Палинологічні дослідження поверхневих шарів ґрунту лісостепової частини УРСР. *Український ботанічний журнал*, 29(4): 506–513].
- Arap R.Ya. 1974. *Ukrainian Botanical Journal*, 31(1): 493–498. [Арап Р.Я. 1974. Співвідношення рецентних спорово-пилкових спектрів і складу рослинного покриву Волинського Полісся. *Український ботанічний журнал*, 31(1): 493–498].
- Arap R.Ya. 1976. *Palinologicheskie issledovaniya poverkhnostnykh sloev pochvy Ukrainского Polesya*. In: *Palinologicheskie issledovaniya osadochnykh otlozheniy Ukrainy i smezhnykh territoriy*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 11–16. [Арап Р.Я. 1976. Палинологические исследования поверхностных слоев почвы Украинского Полесья. В кн.: *Палинологические исследования осадочных отложений Украины и смежных территорий*. Киев: Наукова думка, с. 11–16].
- Artyushenko A.T. 1970. *Rastitelnost Lesostepi i Stepi Ukrainy v chetvertichnom periode (po dannym sporovo-pyltsevoogo analiza)*. Kiev: Naukova Dumka, 176 pp. [Артюшенко А.Т. 1970. *Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа)*. Киев: Наукова думка, 176 с.].
- Artyushenko A.T., Arap R.Ya., Bezusko L.G. 1982. *Istoriya rastitelnosti zapadnykh oblastey Ukrainy v chetvertichnom periode*. Kiev: Naukova Dumka, 136 pp. [Артюшенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. 1982. *История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде*. Киев: Наукова думка, 136 с.].
- Bezusko L.G., Kostylev A.V., Shelyag-Sosonko Yu.R. 1992. *Botanicheskiy Zhurnal*, 77(11): 67–71. [Безусько Л.Г., Костылев А.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1992. Маревые степной зоны Украины в голоцене. *Ботанический журнал*, 77(11): 67–71].
- Bezusko L.G., Kotova N.S. 1997. *Kultura lineyno-lentochnoy keramiki na Ukraine i ee prirodnoe okruzhenie*. In: *Arkheologiya i etnologiya Vostochnoy Evropy*. Odessa: OGU, pp. 140–153. [Безусько Л.Г., Котова Н.С. 1997. Культура линейно-ленточной керамики на Украине и ее природное окружение. В кн.: *Археология и этнология Восточной Европы*. Одесса: Изд-во ОГУ, с. 140–153].
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. 2011. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u piznomu pleystotseni ta holotseni. (Patterns and trends of development of the plant cover of Ukraine in the Late Pleistocene and Holocene)*. Kyiv: Alterpress, 448 pp. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Безусько А.Г. 2011. *Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені*. Київ: Альтерпрес, 448 с.].
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Tsymbalyuk Z.M. 2003. *Naukovi zapysky NaUKMA. Pryrodnychi nauky*, 22(3): 392–395. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. 2003. Пилок родини *Chenopodiaceae* Vent. – індикатор природних та антропогенних змін рослинного покриву України в голоцені. *Наукові записки НаУКМА. Природничі науки*, 22(3): 392–395].
- Bezusko T.V., Tykhonenko Yu.Ya. 1999. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(6): 600–605. [Безусько Т.В., Тихоненко Ю.Я. 1999. Реконструкція флори та рослинності за матеріалами розкопок скіфського могильника (урочище Перещепино, Полтавська область). *Український ботанічний журнал*, 56(6): 600–605].
- Bezusko L.G., Tsymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L. 2018. *Visnyk of Lviv University. Series Biology*, 77: 39–46. [Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. 2018. Поширення *Kochia prostrata* (*Chenopodiaceae*) на рівнинній частині України впродовж пізнього дріасу–голоцену: палеофлористичний та палиноморфологічний аспекти. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 77: 39–46].
- Bolikhovskaya N.S. 1981. *Rastitelnost i klimat Srednego Pridnestrovyia v pozdnem pleystotsene. Rezultaty palinologicheskogo analiza otlozheniy Kishlyanskogo Yara*. In: *Ketrosoy. Musterskaya stoyanka na Srednem Dnestre*. Moscow: Nauka, pp. 103–124. [Болиховская Н.С. 1981. Растительность и климат Среднего Приднестровья в позднем плейстоцене. Результаты палинологического анализа отложений Кишлянского Яра. В кн.: *Кетросы. Мустерская стоянка на Среднем Днестре*. Москва: Наука, с. 103–124].
- Bolikhovskaya N.S. 1995. *Evolutsiya lessovo-pochvennoy formatsii Severnoy Evrazii*. Moscow: Izd-vo Mosk. univ., 270 pp. [Болиховская Н.С. 1995. *Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии*. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 270 с.].
- Chumak N.M. 2012. In: *Evolutsiya ta antropohenizatsiya landshaftiv peredhirskykh i hirskykh terytoriy: materialy mizhnarodnoi naukovoї konferentsii*, pp. 27–28. [Чумак Н.М. 2012. До динаміки рослинного покриву Прикарпаття у пізньольдовиків'ї та голоцені (за даними палинологічного вивчення торфовища Підлужжя). В зб.: *Еволюція та антропогенізація ландшафтів передгірських і гірських територій: матеріали міжнародної наукової конференції (Чернівці, 31 травня–2 червня 2012 р.)*, с. 27–28].
- Dinesman L.G. 1977. *Biogeotsenozы stepyev v golotsene*. Moscow: Nauka, 160 pp. [Динесман Л.Г. 1977. *Биогеоценозы степей в голоцене*. Москва: Наука, 160 с.].
- Elovicheva Ya.K. 2003. *Opornye razrezy pleystotsena Ukrainy i ikh korrelyatsiya s territoriy Belarusi*. Minsk, 103 pp. (Dep. v BelISA. Mynsk, 16.06.2003, № D2346). (manuscript). [Еловичева Я.К. 2003. *Опорные разрезы плейстоцена Украины и их корреляция с территорией Беларуси*. Минск, 103 с. (Деп. в БелИСА. Минск, 16.06.2003, № D2346). (рукопис)].
- Erdtman G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 539 pp.

- Gerasimenko N.P. 1997. *Arkheologicheskiy almanakh (Donetsk)*, 6: 3–64. [Герасименко Н.П. 1997. Природная среда обитания человека на юго-востоке Украины в позднеледниковье и голоцене (по материалам палеогеографического изучения археологических памятников). *Археологический альманах (Донецк)*, 6: 3–64].
- Grichuk V.P. 1989. *Istoriya flory i rastitelnosti Russkoy ravniny v pleystotsene*. Moscow: Nauka, 183 pp. [Гричук В.П. 1989. *История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене*. Москва: Наука, 183 с.].
- Gusev Yu.D. 1996. *Ceratocarpus*. In: *Flora Europae Orientalis*, vol. 9. Ed. N.N. Tzvelev. St. Petersburg: Mir i Semya-95, pp. 74–92. [Гусев Ю.Д. 1996. *Ceratocarpus*. В кн.: *Флора Восточной Европы*, т. 9. Ред. Н.Н. Цвелев. СПб: Мир и Семья-95, с. 74–92].
- Hernández-Ledesma P., Berendsohn W.G., Borsch T., Von Mering S., Akhani H., Arias S., Castañeda-Noa I., Eggli U., Eriksson R., Flores-Olvera H., Fuentes-Bazán S., Kadereit G., Klak C., Korotkova N., Nyffeler R., Ocampo G., Ochoterena H., Oxelman B., Rabeler R.K., Sanchez A., Schlumpberger B.O., Uotila P. 2015. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order *Caryophyllales*. *Willdenowia*, 45(3): 281–383. <https://doi.org/10.3372/wi.45.45301>
- Ijlin M.M. 1936. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*, vol. 6. Ed. V.L. Komarov. Moscow; Leningrad: Editio Acad. Sci. URSS, pp. 2–354. [Ильин М.М. 1936. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Флора СССР*, т. 6. Ред. В.Л. Комаров. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 2–354].
- Ijlin M.M. 1952. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*, vol. 4. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Vyd-vo Ukr. RSR Acad. Sci., pp. 267–313. [Ильин М.М. 1952. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Флора Української РСР*, т. 4. Ред. М.І. Котов. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 267–313].
- Kadereit G., Mavrodiev E.V., Zacharias E.H., Sukhorukov A.P. 2010. Molecular phylogeny of *Atripliceae* (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*): Implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C_4 photosynthesis. *American Journal of Botany*, 97(10): 1664–1687. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000169>
- Kalinovyč N., Budek A., Starkel L. 2006. Peat-bog in the Bystrycia River valley near Ozerne. In: *Environment and man at the Carpathian foreland in the upper Dnister catchment from Neolithic to early Mediaeval period*. Krakow, pp. 44–51.
- Komar M.S. 2004. Palinologicheskaya kharakteristika ranneneopleystosenovykh otlozheniy opornogo razreza URZUF (Donetskaya obl.). In: *Problemi stratigrafii fanerozoju Ukraini*. Kyiv, pp. 234–235. [Комар М.С. 2004. Палинологическая характеристика раннеоплейстоценовых отложений опорного разреза УРЗУФ (Донецкая обл.). В кн.: *Проблеми stratigrafii fanerozoju Ukraini*. Київ, с. 234–235].
- Kremenetski C.V. 1991. *Paleoekologiya drevneyshikh zemledeltsev i skotovodov Russkoy ravniny*. Moscow: Nauka, 193 pp. [Кременецкий К.В. 1991. *Палеоэкология древнейших земледельцев и скотоводов Русской равнины*. Москва: Наука, 193 с.].
- Kremenetski C.V. 1995. Holocene vegetation and climate history of southwestern Ukraine. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 85: 289–301.
- Lu K.-Q., Li M., Wang G.-H., Xu L.-S., Ferguson D.K., Trivedi A., Xuan J., Feng Y., Li J.-F., Xie G., Yao Y.-F., Wang Y.-F. 2018. New pollen classification of *Chenopodiaceae* for exploring and tracing desert vegetation evolution in eastern arid central Asia. *Journal of Systematics and Evolution*, 57(2): 190–199. <https://doi.org/10.1111/jse.12462>
- Lukash O.V. 2008. *Ukrainian Botanical Journal*, 65(6): 863–870. [Лукаш О.В. 2008. Флоро комплекс штучно намитих пісків у заплаві р. Десни: формування і сучасний стан. *Український ботанічний журнал*, 65(6): 863–870].
- Monoszon M.Kh. 1973. *Opredelitel pylytsy vidov semeystva marevykh (posobie po sporovo-pyltsevomu analizu)*. Moscow: Nauka, 94 pp. [Монозон М.Х. 1973. *Определитель пыльцы видов семейства маревых (пособие по спорово-пыльцевому анализу)*. Москва: Наука, 94 с.].
- Monoszon M.Kh. 1985. Flora marevykh v pleystosenovykh otlozheniyakh Evropeyskoy territorii SSSR. In: *Palinologiya chetvertichnogo perioda*. Moscow: Nauka, pp. 25–44. [Монозон М.Х. 1985. Флора маревых в плейстоценовых отложениях Европейской территории СССР. В кн.: *Палинология четвертичного периода*. Москва: Наука, с. 25–44].
- Mosyakin S.L. 2003. Taxonomy, phytogeography and genesis of the family *Chenopodiaceae* Vent.: Dr. Sci. Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 525 pp. (manuscript). [Мосякін С.Л. 2003. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 525 с. (рукопис)].
- Mosyakin S.L. 2013. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(3): 289–307. [Мосякін С.Л. 2013. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі. *Український ботанічний журнал*, 70(3): 289–307]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.03.289>
- Mosyakin S.L., Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M. 2017. In: *Aktualnye problemy sovremennoy palinologii: materialy XIV Vserossiyskoy palinologicheskoy konferentsii*. Moscow, pp. 202–205. [Мосякін С.Л., Безусько Л.Г., Цымбалюк З.Н. 2017. Степные виды в палинофлорах отложений позднего дриаса—голоцена равнинной части Украины. В сб.: *Актуальные проблемы современной палинологии: материалы XIV Всероссийской палинологической конференции. Географический факультет МГУ*. Москва, с. 202–205].
- Mosyakin S.L., Tsybalyuk Z.M. 2002. *Ukrainian Botanical Journal*, 59(2): 159–163. [Мосякін С.Л., Цымбалюк З.М. 2002. Новый тип пилку у родини *Chenopodiaceae* Vent. *Український ботанічний журнал*, 59(2): 159–163].
- Mosyakin S.L., Tsybalyuk Z.M. 2004. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(6): 3–13. [Мосякін С.Л., Цымбалюк З.М. 2004. Паліноморфологічні особливості роду *Dyspha-*

- nia R. Br. emend. Mosyakin & Clemants (*Chenopodiaceae* Vent.). *Український ботанічний журнал*, 61(6): 3–13].
- Pashkevich G.A. 1977. Palinologicheskoe issledovanie razreza stojanki Korman IV. In: *Mnogosloynaya paleoliticheskaya stojanka Korman IV*. Moscow: Nauka, pp. 105–111. [Пашкевич Г.А. 1977. Палинологическое исследование разреза стоянки Кормань IV. В кн.: *Многослойная палеолитическая стоянка Кормань IV*. Москва: Наука, с. 105–111].
- Pashkevich G.A. 1981. Dinamika rastitelnogo pokrova Severo-Zapadnogo Prichernomor'ya v golotsene, ego izmeneniya pod vliyaniem cheloveka. In: *Antropogennyye faktory v istorii razvitiya sovremennykh ekosistem*. Moscow: Nauka, pp. 74–86. [Пашкевич Г.А. 1981. Динамика растительного покрова Северо-Западного Причерноморья в голоцене, его изменения под влиянием человека. В кн.: *Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем*. Москва: Наука, с. 74–86].
- Protopopova V.V. 1991. *Sinantroynaya flora Ukrainy i puti ee razvitiya*. Kiev: Naukova Dumka, 204 pp. [Протопопова В.В. 1991. *Синантропная флора Украины и пути ее развития*. Киев: Наукова думка, 204 с.].
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143: 1–81. <http://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Shovkoplyas I.H., Pashkevich G.O. 2011. Dobranichivska stojanka. In: *Kam'yana doba Ukrainy*, v. 14. Kyiv: Shlyakh, pp. 15–19. [Шовкопляс І.Г., Пашкевич Г.О. 2011. Добранічівська стоянка. В кн.: *Кам'яна доба України*, вип. 14. Київ: Шлях, с. 15–19].
- Skripnik N.P. 1987. *Chenopodiaceae*. In: *Opredivitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 84–93. [Скрипник Н.П. 1987. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка, с. 84–93].
- Solomakha V.A., Kostylov O.V., Shelyah-Sosonko Yu.R. 1992. *Synantropna roslynnist Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 252 pp. [Соломаха В.А., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1992. *Синантропна рослинність України*. Київ: Наукова думка, 252 с.].
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum*. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed 03 January 2019).
- Tsybalyuk Z.M. 2005. Pollen morphology of representatives of the family *Chenopodiaceae* Vent. (for taxonomy and spore-pollen analysis): Cand. Sci. Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 320 pp. (manuscript). [Цимбалюк З.М. 2005. Палиноморфологія представників родини *Chenopodiaceae* Vent. (для цілей систематики й спорово-пилкового аналізу): дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 320 с. (рукопис)].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. 2005. *Naukovi zapysky NaUKMA. Biologiya ta ekolohiya*, 43: 19–25. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. 2005. Нові підходи у розробці визначника пилку лободових для цілей пилкового аналізу (таксономія флори України). *Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія*, 43: 19–25].
- Velichko A.A., Grekhova A.V., Gribchenko Yu.N., Kurenkova E.I. 1991. *Pervobytnyi chelovek v ekstremal'nykh usloviyakh sredy. Stojanka Elisevichi*. Moscow, 192 pp. [Величко А.А., Грехова А.В., Грибченко Ю.Н., Куренкова Е.И. 1991. *Первобытный человек в экстремальных условиях среды. Стоянка Елисевици*. Москва, 192 с.].
- Velichko A.A., Gribchenko Yu.N., Kurenkova E.I., Novenko E.Yu. 1999. Geokhronologiya paleolita Vostochno-Evropeyskoy ravniny. In: *Landshaftno-klimaticheskie izmeneniya, zhivotnyi mir i chelovek v pozdnem pleystotsene i golotsene*. Moscow: Izd-vo RAN, pp. 19–50. [Величко А.А., Грибченко Ю.Н., Куренкова Е.И., Новенко Е.Ю. 1999. Геохронология палеолита Восточно-Европейской равнины. В кн.: *Ландшафтно-климатические изменения, животный мир и человек в позднем плейстоцене и голоцене*. Москва: Изд-во РАН, с. 19–50].
- Zhu G.L., Mosyakin S.L., Clemants S.E. 2003. *Chenopodiaceae*. In: *Flora of China*, vol. 5. Eds Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, pp. 351–414.
- Zubets R.Ya. 1971. *Ukrainian Botanical Journal*, 28(2): 192–198. [Зубець Р.Я. 1971. Спорово-пилкові дослідження поверхневих шарів ґрунту степової частини України. *Український ботанічний журнал*, 28(2): 192–198].

Рекомендує до друку Д.В. Дубина