



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.225>

RESEARCH ARTICLE

Участь деяких рідкісних та реліктових видів рослин у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лісостепової зони України

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

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

* Автор для листування: palynology@ukr.net

Реферат. Узагальнено результати аналізу видових складових палінофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів, розташованих на території сучасної Лісостепової зони України. Встановлено, що у формуванні видової складової цих викопних палінофлор, брали участь рідкісні та реліктові види (*Betula humilis*, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra*, *Linnaea borealis*, *Thalictrum foetidum*, *Scheuchzeria palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Utricularia intermedia* та *U. minor*), представлені у Червоній книзі України (2009). Вперше за узагальненими матеріалами палеофлористичних досліджень встановлено просторово-часову диференціацію поширення цих видів на Правобережжі та Лівобережжі Лісостепової зони впродовж аллереду–голоцену. Результати палінологічних досліджень свідчать, що Лівобережжя дослідженої території, порівняно з її Правобережжям, має більш високий ступінь палеофлористичної вивченості. Для кожного з рідкісних та реліктових видів обґрунтовано верхню межу участі в складі рослинного покриву Лісостепової зони впродовж основних періодів аллереду–голоцену та підтверджено загальну тенденцію регресивного характеру сучасних ареалів їхнього поширення. Отримані дані свідчать про перспективність використання палеофлористичних матеріалів для подальшої деталізації палеоботанічних реконструкцій та проведення палеофітохорологічних, хорологічних досліджень, а також розробки проблеми реліктів та їхніх рефугіумів.

Ключові слова: аллеред–голоцен, Лісостепова зона, палеофлористика, палінофлора, рідкісні та реліктові види, Україна

Вступ

Упродовж останніх років спостерігається зростання можливостей застосування результатів палеофлористичних досліджень відкладів аллереду–голоцену при реконструкції просторово-

часової диференціації поширення модельних видів флори України (Bezusko et al., 2018, 2019). У цьому контексті важливими є узагальнення відомостей про участь у видовій складовій викопних палінофлор пилових зерен та спор рідкісних та реліктових видів рослин

ARTICLE HISTORY. Submitted 14 January 2025. Revised 18 June 2025. Published 26 June 2025

CITATION. Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M., Nitsenko L.M. 2025. Participation of some rare and relict plant species in the palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Forest-Steppe zone of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(3): 225–233. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.03.225>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025

© Publisher PH "Akadempriodyka" of the NAS of Ukraine, 2025

This is an open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

(Bezusko et al., 2013; Tsymbalyuk, Bezusko, 2017). Наявність репрезентативних викопних палинофлор дозволяє визначати для кожного модельного таксону та часового зрізу модельний регіон у межах рівнинної частини України. При проведенні палеофлористичних досліджень нами використовується зонально-територіальний принцип, запропонований засновником української палінологічної школи з вивчення відкладів верхнього кайнозою академіком Дмитром Костьовичем Зеровим (Bezusko et al., 2011). Наприклад, історії поширення деяких рідкісних та реліктових видів, які представлені в Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009), присвячено узагальнення для Правобережжя та Лівобережжя Лісової зони (Bezusko et al., 2020). Реконструйована історія поширення цих видів у просторі та часі є основою для подальшої деталізації палеоботанічних реконструкцій та розробки проблеми реліктів та їхніх рефугіумів. Отримані відомості про індивідуальну історію поширення окремих рідкісних та реліктових видів перспективно враховувати при обґрунтуванні завдань їхнього збереження та охорони. Розширення списку видів рослин, які формують викопні палинофлори, передбачає використання результатів спеціальних паліноморфологічних досліджень та практичних розробок. Дослідження морфології пилоквих зерен сучасних рослин, у тому числі й "червонокнижних" видів флори України, для цілей палеопалінології проводяться із залученням даних світлової та сканувальної електронної мікроскопії (Tsymbalyuk, Bezusko, 2017; Tsymbalyuk et al., 2008, 2019, 2021a, 2021b).

Мета статті — узагальнити отримані нами результати видового визначення пилку рідкісних та реліктових видів рослин у складі палинофлор відкладів аллереду–голоцену сучасної Лісостепової зони України і реконструювати для кожного з цих модельних таксонів історію їхнього поширення у просторі та часі.

Матеріали та методи

Основним методом досліджень був спорово-пилковий аналіз. У просторі нами розглядається територія правобережної та лівобережної частин сучасної Лісостепової зони України у визначених нині межах (див. Didukh et al., 2011; Mala, 2016). У часі основна увага була

зосереджена на останньому кліматичному ритмі пізньольодовиків'я (міжстадіал аллеред — AL і стадіал пізній дріас — DR-3) та голоцені (пребореальний — PB, бореальний — BO, атлантичний — AT, суббореальний — SB та субатлантичний — SA часи). Вік меж цих основних часових інтервалів визначають такі радіовуглецеві дати — DR-2/AL — 11800 BP (Before Present — вік до нинішнього часу), AL/DR-3 — 11000 BP, DR-3/PB — 10300 BP, PB/BO — 9300 BP, BO/AT — 8000 BP, AT/SB — 4600 BP та SB/SA — 2500 BP (Bezusko et al., 2011). Матеріалом для аналізу та узагальнення відомостей про участь пилку рідкісних і реліктових видів слугували видові складові викопних палинофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів, розташованих на Правобережжі: Карпилівка (Шепетівський р-н, Хмельницька обл.), Клопотовське (Обухівський р-н, Київська обл.), та Лівобережжі: Чашевське (Конотопський р-н, Сумська обл.), Лощина (Богодухівський р-н), Лопаньське (Харківський р-н), Комарівка (Ізюмський р-н) — Харківська обл., Оржиця (Лубенський р-н), Перевод (Лубенський р-н) — Полтавська обл. та Чумгак (Золотоніський р-н, Черкаська обл.).

При проведенні палінологічних досліджень пилкові зерна доброї збереженості були ідентифіковані до родинного, родового та видового рівнів. Використовувались традиційні визначники (Kupriyanova, 1965; Kupriyanova, Aleshina, 1972, 1978; Bobrov et al., 1983) та спеціальні паліноморфологічні розробки для цілей спорово-пилкового аналізу (Monoszon, 1976; Artyushenko, Romanova, 1984; Tsymbalyuk et al., 2008, Tsymbalyuk, Bezusko, 2017). Латинські назви рослин наводяться переважно за списком судинних рослин України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), з деякими уточненнями.

Результати та обговорення

Нами були проаналізовані видові складові палинофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів, розташованих на території сучасної Лісостепової зони України. Отримані результати дозволили встановити у формуванні колективної викопної палинофлори досліджених відкладів участь пилку дев'яти видів рослин, які сьогодні представлені в Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009). Ці види мають різний природоохоронний статус: *Dryas*

Таблиця 1. Участь пилку рідкісних та реліктових видів у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Правобережжя Лісостепової зони України

Table 1. Participation of pollen of rare and relict plant species in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Right Bank of the Forest-Steppe zone of Ukraine

Таксон	Палінофлори відкладів аллереду–голоцену							Розріз	Район (Область)
	SA	SB	AT	BO	PB	DR-3	AL		
<i>Betula humilis</i>	–	–	–	+	+	+	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
	–	–	–	+	–	–	–	Карпилівка	Шепетівський (Хмельницька)
<i>Dryas octopetala</i>	–	–	–	+	+	+	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Linnaea borealis</i>	–	–	+	+	–	–	–	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Pinus cembra</i>	–	–	–	–	–	–	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Thalictrum foetidum</i>	–	–	–	–	–	+	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Scheuchzeria palustris</i>	–	+	–	+	–	–	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)
<i>Utricularia minor</i>	–	+	–	–	–	–	+	Клопотовське	Обухівський (Київська)

SA — субатлантичний, SB — суббореальний, AT — атлантичний, BO — бореальний, PB — пребореальний часи голоцену, DR-3 — пізній дріас, AL — аллеред; "+" — участь пилкових зерен у викопних палінофлорах; "–" — відсутність пилкових зерен у викопних палінофлорах.

SA — Subatlantic, SB — Subboreal, AT — Atlantic, BO — Boreal, PB — Preboreal times of Holocene, DR-3 — Late Dryas, AL — Allerød; "+" — participation of pollen grains in fossil palynofloras; "–" — absence of pollen grains in fossil palynofloras.

octopetala L. — рідкісний (Andriyenko, Mosyakin, 2009); *Betula humilis* Schrank, *Scheuchzeria palustris* L., *Pinus cembra* L., *Pinguicula vulgaris* L. (Andriyenko, 2009a, 2009b; Melnyk, Savchuk, 2009; Tasenkevych et al., 2009), *Utricularia intermedia* Hayne, *U. minor* L. — вразливий (Andriyenko, 2009c, 2009d); *Linnaea borealis* L., *Thalictrum foetidum* L. — зникаючий (Didukh, 2009; Tsaryk, Andriyenko, 2009). Чотири види — *B. humilis*, *D. octopetala*, *T. foetidum* та *P. cembra* — відзначені в Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009) як релікти. Аналіз результатів видового визначення пилку рідкісних та реліктових видів рослин показав, що участь пилку вибраних видів є різною в складі палінофлор відкладів аллереду–голоцену Лісостепової зони України. Пилкові зерна цих видів були ідентифіковані в складі викопних палінофлор відкладів двох фонових розрізів, які знаходяться на правобережній частині досліджуваної території. При цьому їхня участь та різноманітність були більшими у складі палінофлори відкладів розрізу Клопотовське (табл. 1).

На цей час для відкладів аллереду–голоцену Лівобережжя сучасної Лісостепової зони були отримані палеофлористичні характеристики для семи фонових розрізів. Порівняно з Правобережжям, відклади аллереду–голоцену цієї території мають більш високий ступінь палеофлористичної вивченості (табл. 2).

На нинішні особливості поширення багатьох аборигенних видів сучасної флори вплинули глобальні та регіональні події пізнього плейстоцену (див. Bezusko et al., 2011; Ehlers, 2020, 2022) та перехід від циклів льодовиків'я до сучасної епохи, голоцену (див. Kleorov, 1990; Kuneš et al., 2015; Willner et al., 2021, etc.). Узагальнені палеофлористичні матеріали (табл. 1, 2) свідчать, що у кожного з модельних видів рідкісних та реліктових рослин була індивідуальна історія поширення на території Лісостепової зони як у просторі, так і в часі. Наприклад, *Dryas octopetala* є видом, який сьогодні відсутній у флорі рівнинної частини України, але палеофлористичні дані показали, що він входив до складу перигляціальних фітоценозів, поширених на досліджуваній території впродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (AL і DR-3) та в ранньому голоцені. Розпад перигляціального рослинного комплексу відбувся в PB та BO часи раннього голоцену та призвів до поступового зникнення *D. octopetala* зі складу рослинного покриву на Правобережжі та Лівобережжі сучасної Лісостепової зони. При цьому поширення *D. octopetala* в складі перигляціальних фітоценозів встановлено в міжстадіалі AL, стадіалі DR-3 та в PB і BO часи раннього голоцену на території правобережної частини Лісостепової зони. На Лівобережжі цей вид траплявся в складі перигляціальних рослинних угруповань

Таблиця 2. Участь пилку рідкісних та реліктових видів у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лівобережжя Лісостепової зони України

Table 2. Participation of pollen of rare and relict plant species in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Left Bank of the Forest-Steppe zone of Ukraine

Таксон	Палінофлори відкладів аллереду–голоцену							Розріз	Район (Область)
	SA	SB	AT	BO	PB	DR-3	AL		
<i>Betula humilis</i>	–	–	–	+	–	+	+	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	–	–	+	+	+	+	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	–	–	+	+	+	+	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	+	–	–	Перевод	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	+	+	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
	–	–	+	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
	–	–	–	+	–	–	–	Комарівка	Ізюмський (Харківська)
	–	–	–	–	–	+	+	Чашевське	Конотопський (Сумська)
<i>Dryas octopetala</i>	–	–	–	–	+	+	+	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	–	–	–	+	+	+	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	+	–	–	Перевод	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	–	–	+	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
<i>Linnaea borealis</i>	–	–	–	–	+	+	–	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	–	–	+	+	+	–	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	+	+	–	–	+	–	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	–	–	–	+	+	+	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
	+	+	+	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
	–	–	+	–	–	–	–	Комарівка	Ізюмський (Харківська)
	–	+	–	+	–	–	–	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	–	+	+	–	–	+	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
<i>Scheuchzeria palustris</i>	–	+	+	+	–	–	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
	–	+	–	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
	–	–	+	–	–	–	+	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	+	+	–	–	–	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
<i>Pinguicula vulgaris</i>	–	–	+	–	–	–	+	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	–	+	+	–	–	–	–	Лощина	Богодухівський (Харківська)
<i>Utricularia intermedia</i>	–	+	–	–	–	–	–	Чашевське	Конотопський (Сумська)
	+	–	–	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)
<i>Utricularia minor</i>	–	+	+	–	–	–	–	Комарівка	Ізюмський (Харківська)
	–	+	+	+	–	–	–	Чумгак	Золотоніський (Черкаська)
	–	+	+	–	–	–	+	Оржиця	Лубенський (Полтавська)
	+	+	+	–	–	–	–	Лопаньське	Харківський (Харківська)

в AL, DR-3 та впродовж першої половини раннього голоцену (PB час). Наявні на цей час палеофлористичні дані свідчать, що подібною була історія поширення *D. octopetala* як в часі, так і в просторі на Правобережжі та Лівобережжі Лісової зони України (Bezusko et al., 2020).

Pinus cembra також відноситься до видів, які відсутні в сучасній флорі рівнинної частини України. Цей вид імовірно міг брати незначну участь у складі рослинності в міжстадіалі

аллеред на території Правобережжя Лісостепової зони (Київська область). Тим часом не можна також виключати і можливості вітрового заносу пилку *P. cembra* з правобережної частини сучасної Лісової зони (Bezusko et al., 2020).

До видів, які формували перигляціальні фітоценози на території Лісостепової зони впродовж аллереду–голоцену, входить також *Betula humilis* (номенклатура виду прийнята відповідно до Olshanskyi, Mosyakin, 2020; Applequist, 2023).

Палеофлористичні дані свідчать, що на Правобережжі Лісостепової зони участь цього виду в складі рослинного покриву підтверджується для другої половини раннього (ВО час), а на Лівобережжі — для першої половини середнього (АТ час) голоцену. Найбільш молоді за віком локальні місцезнаходження *B. humilis* за межами сучасного ареалу ймовірно знаходились на Лівобережжі, на території сучасних Сумської, Черкаської, Полтавської та Харківської областей. За палеофлористичними матеріалами *B. humilis* траплявся у складі рослинного покриву сучасної Лісової зони України впродовж всіх основних часових зрізів аллереду–голоцену (Bezusko et al., 2020).

Отримані палеофлористичні дані свідчать про участь *Thalictrum foetidum* у складі рослинного покриву на Правобережжі сучасної Лісостепової зони (Київська обл.) тільки впродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (АЛ та DR–3). Повністю свідчення поодиноких місцезростань цього виду зникли з території Правобережжя сучасної Лісової зони в суббореальний час (друга половина середнього голоцену) (Bezusko et al., 2020).

Історії поширення *Linnaea borealis* на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену та паліноморфологічні ознаки, важливі для видової ідентифікації викопного пилку цього виду, наведені в нашому попередньому узагальненні (Tsybalyuk, Bezusko, 2017). Результати палеофлористичних досліджень, отримані у цьому дослідженні для відкладів фонових розрізів Чашевське та Лощина, дещо розширюють наші відомості про історію поширення *L. borealis* на Лівобережжі Лісостепової зони. Встановлено участь *L. borealis* у складі рослинних угруповань на території Богодухівського р-ну Харківської області впродовж стадіалу DR–3 та в ранньому голоцені (РВ і ВО часи). Узагальнені палеофлористичні матеріали показали, що цей вид брав участь у формуванні рослинного покриву на території Харківської області в пізньому дріасі–голоцені. Радіовуглецева дата 2210 ± 60 BP визначає вік межі, після якої цей вид вже, ймовірно, не брав участі в складі рослинного покриву в субатлантичний час голоцену на території Харківського р-ну Харківської області.

У складі палінофлор відкладів аллереду–голоцену Правобережжя Лісостепової зони України відмічені пилкові зерна *Utricularia minor* (міжстадіал АЛ та SB час голоцену). На території

Лівобережжя у складі прибережно-водної рослинності брали участь *Pinguicula vulgaris* (міжстадіал АЛ, АТ та SB часи голоцену), *U. intermedia* (АТ, SB, SA часи голоцену) та *U. minor* (міжстадіал АЛ, ВО, АТ, SB та SA часи голоцену).

На підставі результатів палеофлористичних досліджень можна встановити участь *Scheuchzeria palustris* у складі рослинного покриву Правобережжя Лісостепової зони. На території Київської області цей вид траплявся впродовж аллереду та ВО і SB часів голоцену. На лівобережній частині Лісостепової зони участь *S. palustris* у складі рослинного покриву встановлено на території Черкаської області впродовж міжстадіалу АЛ та ВО і АТ часів голоцену. Реконструйовано також історію поширення *S. palustris* впродовж голоцену на території Сумської (ВО, SB часи) та Харківської (ВО, АТ, SB часи) областей.

Узагальнені палеофлористичні матеріали свідчать про регресивний характер поширення *B. humilis*, *D. octopetala*, *P. cembra*, *L. borealis*, *T. foetidum*, *S. palustris*, *P. vulgaris*, *U. intermedia* та *U. minor* у складі сучасного рослинного покриву Лісостепової зони. Для кожного зі згаданих рідкісних та реліктових видів можна встановити верхню межу поширення у просторі та часі на Правобережжі та Лівобережжі Лісостепової зони.

Наприклад, межа між середнім та раннім голоценом (АТ/ВО) є верхньою межею участі *B. humilis* та *D. octopetala* у складі рослинного покриву на території Київської області. Встановлена межа фіксує час, після якого *B. humilis* вже, найімовірніше, не брав участі у формуванні рослинних угруповань на Хмельниччині. За палеофлористичними матеріалами, SB/АТ є верхньою межею участі *L. borealis* у складі рослинного покриву Київщини. *Pinus cembra* міг траплятися в складі лісової рослинності на території Київської області в міжстадіалі аллеред (верхня межа поширення DR–3/АЛ). На Київщині верхню межу участі *T. foetidum* у формуванні рослинних угруповань зафіксовано в часовому інтервалі між раннім голоценом та пізньольодовиків'ям (РВ/DR–3), а для *S. palustris* та *U. minor* — між середнім та пізнім голоценом (SA/SB).

На Лівобережжі Лісостепової зони верхня межа поширення *B. humilis* у складі рослинного покриву на території Сумської, Полтавської та Черкаської областей фіксується на межі другої половини раннього та середнього голоцену (АТ/ВО). З території Пирятинського району

Полтавської області цей вид зникає раніше і верхню межу встановлено між першою та другою половинами раннього голоцену (BO/PB). Палеофлористичні матеріали дозволяють встановити верхню межу участі *B. humilis* у складі рослинного покриву на Харківщині на межі суббореального та атлантичного часів середнього голоцену. Верхня межа поширення *D. octopetala* (PB/DR-3) підтверджена для Сумської та Харківської, а (BO/PB) — для Полтавської та Черкаської областей. Верхня межа участі *L. borealis* у складі рослинного покриву фіксується між першою та другою половинами раннього голоцену (BO/PB) на Сумщині; на Черкащині — (AT/BO), на Полтавщині — (SA/SB).

У голоцені верхня межа поширення *S. palustris* (SB/AT) встановлена на Черкащині, а на Сумщині та Харківщині — (SA/SB). Верхня межа поширення *P. vulgaris* (SB/AT) встановлена на Сумщині. На Харківщині цей вид зникає зі складу рослинності на межі між середнім та пізнім голоценом (SA/SB). На Сумщині *U. intermedia* поступово зникає впродовж суббореального часу (верхня межа поширення SA/SB), а на Харківщині — у субатлантичний час голоцену. Верхня межа участі *U. minor* у складі рослинного покриву підтверджена на Полтавщині та Черкащині — (SA/SB). На Харківщині верхню межу поширення цього виду зафіксовано в пізньому голоцені.

Про регресивний характер поширення дев'яти модельних видів рідкісних та реліктових видів додатково свідчать результати порівняльного аналізу наведених даних про верхню межу їхньої участі в складі рослинного покриву Лісостепової зони в різні часові інтервали аллереду–голоцену з відомостями про їхнє сучасне поширення на досліджуваній території в межах адміністративних регіонів (Red Data Book..., 2009).

Отримані дані підтверджують участь *B. humilis* у складі рослинного покриву Лісостепової зони безпосередньо на території Київської та Сумської, *S. palustris* — Київської та Сумської, *U. intermedia* — Сумської та Харківської, *U. minor* — Київської, Черкаської, Полтавської та Харківської областей. Узагальнення палеофлористичних матеріалів дозволяє розширити наші відомості про просторову диференціацію участі у формуванні рослинного покриву Лісостепової зони в аллереді–голоцені. *B. humilis* — Хмельницька, Полтавська, Черкаська, Харківська, *D. octopetala* — Київська, Сумська, Полтавська,

Черкаська, Харківська, *L. borealis* — Сумська, Полтавська, Черкаська, Харківська, *P. cembra* — Київська, *T. foetidum* — Київська і *S. palustris* — Черкаська та Харківська області.

Висновки

Проаналізовано видовий склад палінофлор відкладів аллереду–голоцену дев'яти фонових розрізів сучасної Лісостепової зони України. Встановлено, що у формуванні видового складу цих викопних палінофлор брали участь пилкові зерна рідкісних та реліктових видів, представлених у Червоній книзі України (Red Data Book..., 2009) — *Betula humilis*, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra*, *Linnaea borealis*, *Thalictrum foetidum*, *Scheuchzeria palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Utricularia intermedia* та *U. minor*.

З'ясовано, що Лівобережжя дослідженої території, порівняно з її Правобережжям, має більш високий ступінь палеофлористичної вивченості.

Вперше за узагальненими матеріалами палеофлористичних досліджень встановлено просторово-часову диференціацію поширення дев'яти рідкісних та реліктових видів на Правобережжі та Лівобережжі Лісостепової зони впродовж аллереду–голоцену.

Для кожного з рідкісних та реліктових видів обґрунтовано верхні межі їхньої участі в складі рослинного покриву Лісостепової зони в основні часові інтервали аллереду–голоцену, що дозволяє використовувати ці дані як додаткові критерії в паліоестратиграфії досліджених відкладів та підтверджує загальну тенденцію регресивного характеру сучасних ареалів їхнього поширення.

Подяки

Автори вдячні Ганні Бойко та Сергію Мосякіну за цінні поради та допомогу при оформленні рукопису, і рецензентам за їхні корисні коментарі.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Л.Г. Безусько:  <https://orcid.org/0000-0001-6682-6129>

З.М. Цимбалюк:  <https://orcid.org/0000-0003-2768-0045>

Л.М. Ниценко:  <https://orcid.org/0000-0003-1945-7409>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andriyenko T.L. 2009a. *Pinguicula vulgaris*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 512. [Андрієнко Т.Л. 2009а. *Pinguicula vulgaris*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 512.]
- Andriyenko T.L. 2009b. *Scheuchzeria palustris*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 268. [Андрієнко Т.Л. 2009b. *Scheuchzeria palustris*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 268.]
- Andriyenko T.L. 2009c. *Utricularia intermedia*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 515. [Андрієнко Т.Л. 2009c. *Utricularia intermedia*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 515.]
- Andriyenko T.L. 2009d. *Utricularia minor*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 516. [Андрієнко Т.Л. 2009d. *Utricularia minor*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 516.]
- Andriyenko T.L., Mosyakin S.L. 2009. *Dryas octopetala*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 576. [Андрієнко Т.Л., Мосякін С.Л. 2009. *Dryas octopetala*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 576.]
- Applequist W.L. 2023. Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 73. *Taxon*, 72(1): 179–204. <https://doi.org/10.1002/tax.12871>
- Artyushenko A.T., Romanova L.S. 1984. *Morfologiya pyltsy reliktovykh, endemichnykh i redkikh vidov Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 48 pp. [Артюшенко А.Т., Романова Л.С. 1984. Морфология пыльцы реликтовых, эндемичных и редких видов Украины. Киев: Наукова Думка, 48 с.]
- Bezusko L.G., Karpiuk T.S., Mosyakin S.L., Bezusko A.G., Korniyenko O.M. 2013. Paleochorology of some rare species of lycophytes and ferns in the Slovechno-Ovruch Ridge area during the 13th century. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(6): 762–768. [Безусько Л.Г., Карпюк Т.С., Мосякін С.Л., Безусько А.Г., Корнієнко О.М. 2013. Палеохорологія деяких рідкісних видів вищих спорових рослин на території Овруцького кряжу в 13 ст. н. е. Український ботанічний журнал, 70(6): 762–768.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.06.762>
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. 2011. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u piznoti pleystotseni ta holotseni*. 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. 2019. Spatio-temporal differentiation of distribution patterns of *Salicornia perennans*, *Halimione verrucifera*, and *Suaeda cf. prostrata* (Chenopodiaceae) in the plain part of Ukraine during the Allerød–Holocene. *Journal of Geology, Geography and Geocology*, 28(2): 221–229. <https://doi.org/10.15421/111923>
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Tsymbalyuk Z.M. 2020. Uchast deyakykh ridkisnykh ta reliktovykh vydiv roslin u palinoflorakh vidkladiv alleredu–holotsenu Lisovoi zony Ukrainy. In: *Monitorynh ta okhrona bioriznomanittya v Ukraini. Roslynnyi svit ta hryby*. Vypusk 16. T. 1. Kyiv; Chernivtsi: Druk Art, pp. 9–12. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. 2020. Участь деяких рідкісних та реліктових видів рослин у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лісової зони України. В зб.: Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні. Рослинний світ та гриби. Випуск 16. Т. 1. Київ; Чернівці: Друк Арт, с. 9–12.]
- Bezusko L.G., Tsymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L. 2018. Spatiotemporal differentiation and distribution patterns of the genus *Plantago* L. (Plantaginaceae) in the plain part of Ukraine during the Allerød–Holocene. *Modern Phytomorphology*, 12: 95–105. [Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. 2018. Просторово-часова диференціація та поширення представників роду *Plantago* L. (Plantaginaceae) на рівнинній частині України в аллереді–голоцені. *Modern Phytomorphology*, 12: 95–105.] <https://doi.org/10.5281/zenodo.1319359>
- Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasevich V.F. 1983. *Spory paprotnikoobraznykh i pyltsa golosemennykh i odnodolnykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*. Leningrad: Nauka, 208 pp. [Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. 1983. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Ленинград: Наука, 208 с.]
- Didukh Ya.P. 2009. *Thalictrum foetidum*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 570. [Дідух Я.П. 2009. *Thalictrum foetidum*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 570.]
- Didukh Y.P., Fitsailo T.V., Korotchenko I.A., Iakushenko D.M., Pashkevych N.A. 2011. *Biotopes of the Forest and Forest-Steppe zones of Ukraine*. Kyiv: LLC Macros, 288 pp. [Дідух Я.П., Фіцайло Т.В., Коротченко І.А., Якушенко Д.М., Пашкевич Н.А. 2011. Біотопи лісової та лісостепової зон України. Київ: ТОВ “Макрос”, 288 с.]
- Kleopov Y.D. 1990. *Analysis of the flora of the broadleaved forests in the European part of the USSR*. Kiev: Naukova Dumka, 352 pp. [Клеопов Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев, Наукова думка, 352 с.]

- Kuneš P., Svobodová-Svitavská H., Kolář J., Hajnalová M., Abraham V., Macek M., Tkáč P., Szabó P. 2015. The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: long-term legacy of climate and human impact. *Quaternary Science Reviews*, 116: 15–27. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.03.014>
- Kupriyanova L.A. 1965. *Palinologiya serezhkotsvetnykh*. Moskva; Leningrad: Nauka, 214 pp. [Куприянова Л.А. 1965. *Палинология сережкоцветных*. Москва; Ленинград: Наука, 214 с.]
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. *Pylytsa i spory rasteniy flory Evropeyskoy chasti SSSR*, Т. 1. Leningrad: Nauka, 171 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. *Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР*, Т. 1. Ленинград: Наука, 171 с.]
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. *Pylytsa dvudolnykh rasteniy flory Evropeyskoy chasti SSSR. Lamiaceae–Zygophyllaceae*. Leningrad: Nauka, 184 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. *Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Lamiaceae–Zygophyllaceae*. Ленинград: Наука, 184 с.]
- Mala Y.I. 2016. *The boundary between Forest-Steppe and Steppe zones: eco-coenotic assessment (case study of the Right-Bank Ukraine)*. Kyiv: Naukova Dumka, 165 pp. [Мала Ю.І. 2016. *Межа між лісостепом і степом: еколого-ценотична оцінка (на прикладі Правобережної України)*. Київ: Наукова думка, 165 с.]
- Melnyk V.I., Savchuk L.A. 2009. *Betula humilis*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 343. [Мельник В.І., Савчук Л.А. 2009. *Betula humilis*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 343.]
- Monoszon M.Kh. 1976. Diagnostika pylytsy vidov roda *Thalictrum* L. In: *Palinologiya SSSR*. Moskva: Nauka, pp. 24–37. [Моноззон М.Х. 1976. Диагностика пыльцы видов рода *Thalictrum* L. В кн.: *Палинология СССР*. Москва: Наука, с. 24–37.]
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, xxiii + 345 pp. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Olshanskyi I.G., Mosyakin S.L. 2020. (2719) Proposal to conserve the name *Betula humilis* Schrank against *B. humilis* Marshall (*Betulaceae*). *Taxon*, 68(5): 1121–1122. <https://doi.org/10.1002/tax.12145>
- Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]
- Tasenkevych L.O., Melnyk V.I., Sirenko O.G. 2009. *Pinus cembra*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 45. [Тасенкевич Л.О., Мельник В.І., Сіренко О.Г. 2009. *Pinus cembra*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 45.]
- Tsaryk J.V., Andriyenko T.L. 2009. *Linnaea borealis*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 384. [Царик Й.В., Андрієнко Т.Л. 2009. *Linnaea borealis*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 384.]
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. 2017. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) in Ukraine: palynomorphological and paleofloristic aspects. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(6): 539–547. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. 2017. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) в Україні: палиноморфологічний та палеофлористичний аспекти. *Український ботанічний журнал*, 74(6): 539–547]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.539>
- Tsybalyuk Z.M., Celenk S., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2021a. Pollen morphology of some species of the genus *Cephalaria* Schrad. (*Caprifoliaceae*) and its significance for taxonomy. *Microscopy Research and Technique*, 84(4): 682–694. <https://doi.org/10.1002/jemt.23627>
- Tsybalyuk Z.M., Ivanova D., Nitsenko L.M. 2021b. Taxonomic significance of palynomorphological characteristics of selected *Centranthus* (*Caprifoliaceae*) species. *Hacquetia*, 20(2): 243–256. Available at: <https://ojs.zrc-sazu.si/hacquetia/article/view/8825>
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. 2008. Comparative morphological characterization of pollen grains of species of *Pinguicula* L. and *Utricularia* L. in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 65(4): 520–534. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. 2008. Порівняльно-морфологічна характеристика пилоквіткових зерен видів *Pinguicula* L. та *Utricularia* L. флори України. *Український ботанічний журнал*, 65(4): 520–534.]
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2019. Taxonomic significance of pollen morphology in *Succisa* and *Succisella*. *Biodiversity Research and Conservation*, 55(1): 1–6. <https://doi.org/10.2478/biorc-2019-0010>
- Willner W., Moser D., Plenck K., Ačić S., Demina O.N., Höhn M., Kuzemko A., Roleček J., Vassilev K., Vynokurov D., Kropf M. 2021. Long-term continuity of steppe grasslands in eastern Central Europe: Evidence from species distribution patterns and chloroplast haplotypes. *Journal of Biogeography*, 48(12): 3104–3117. <https://doi.org/10.1111/jbi.14269>

Participation of some rare and relict plant species in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Forest-Steppe zone of Ukraine

L.G. BEZUSKO, Z.M. TSYMBALYUK, L.M. NITSENKO

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. Results of our analysis of species components of palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of nine sections located in the territory of the modern Forest-Steppe zone of Ukraine are summarized. It is demonstrated that rare and relict species (*Betula humilis*, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra*, *Linnaea borealis*, *Thalictrum foetidum*, *Pinguicula vulgaris*, *Scheuchzeria palustris*, *Utricularia intermedia*, and *Utricularia minor*; all listed in the *Red Data Book of Ukraine*, 2009) participated in the formation of the species composition of these fossil palynofloras. For the first time, the spatiotemporal differentiation of the distribution of these species on both the Right Bank and the Left Bank of the Forest-Steppe zone during the Allerød–Holocene was established based on the generalized data of paleofloristic studies. Results of palynological studies indicate that the Left Bank of the studied territory, compared to the Right Bank, has a higher degree of paleofloristic study. For each of the rare and relict species, the upper limit of participation in the composition of the vegetation cover of the Forest-Steppe zone during the main Allerød–Holocene stages was substantiated, and the general tendency of the regressive character of the modern areas of their distribution was confirmed. The obtained data indicate the perspective of using paleofloristic materials for further detailing of paleobotanical reconstructions, as well as for paleophytochorological, chorological research, analyses of relicts and their refugia.

Keywords: Allerød–Holocene, paleofloristics, rare and relict species, palynoflora, Forest-Steppe zone, Ukraine