



doi: 10.15407/ukrbotj74.06.539

## *Linnaea borealis* (Caprifoliaceae) в Україні: палиноморфологічний та палеофлористичний аспекти

Зоя М. ЦИМБАЛЮК, Людмила Г. БЕЗУСЬКО

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

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. *Linnaea borealis* (Caprifoliaceae) in Ukraine: palynomorphological and paleofloristic aspects. Ukr. Bot. J., 2017, 74(6): 539–547.

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

**Abstract.** Pollen morphology of *Linnaea borealis* (Caprifoliaceae s. l.; Linnaeaceae s. str.) was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains are 3(4)-colporate, prolate, spheroidal or oblate-spheroidal in shape, medium- and large-sized. Their outline in equatorial view is elliptical, oval or circular, in polar view slightly 3-lobed or circular-triangular to circular-rectangular. Colpi are short or medium in length, slit-shaped, with pointed ends; membranes are smooth. Endoapertures are indistinct or distinct, with thickened margins. Exine sculpture is spinulose. According to the generalized materials of paleoflora studies of the Upper Pleistocene–Holocene deposits in Ukraine, the history of distribution of *L. borealis* in space and time has been reconstructed. The use of integrated paleofloristic and radiocarbon data allowed reconstructions of spatiotemporal patterns of distribution and dispersal of *L. borealis* during the Allerød – Holocene. The case study of *L. borealis* confirmed the promising use of paleofloristic data for further paleobotanical reconstructions, for paleochorological and recent chorological research, and for solving the problem of glacial relics and their refugia.

**Keywords:** *Linnaea borealis*, pollen grains, morphology, diagnostic features, spore-pollen analysis

### Вступ

*Linnaea borealis* L. – рідкісний, реліктовий вид, що зростає в Україні за межами основної частини свого ареалу і включений до "Червоної книги України" (Chegova knyha..., 2009). Центром різноманіття роду *Linnaea* L. є Китай, але його представники також поширені в Японії, Кореї, на сході Росії, у Центральній Азії, Гімалаях і Мексиці (Landrein, Prenner, 2016). Раніше рід *Linnaea* був представлений видом *Linnaea borealis* (Mabberley, 1997) і в різних варіантах системи А.Л. Тактаджяна (Takhtajan, 1987, 1997, 2009) включався до родини Caprifoliaceae Juss., триби Linnaeae разом з родами *Symphoricarpos* Duhamel, *Heptacodium* Rehder, *Dipelta* Maxim., *Kolkwitzia* Graebn., *Abelia* R. Br. та *Zabelia* (Rehder) Makino у попередніх варіантах системи і з родами *Dipelta*, *Kolkwitzia*, *Abelia* та *Zabelia* в останньому варіанті системи (Takhtajan, 2009). За новітньою системою, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних даних,

рід також включений до родини Caprifoliaceae, але у ширшому розумінні, яка включає представників інших родин порядку Dipsacales (APG IV, 2016). У системі J.L. Reveal (2012) рід належить до родини Linnaeaceae Backlund. Нещодавно було запропоновано значно ширше розуміння обсягу цього роду (Christenhusz, 2013), включаючи види, які раніше розглядалися у складі самостійних родів *Abelia* (за винятком секції *Zabelia*), *Diabelia* Landrein, *Dipelta*, *Kolkwitzia* та *Vesalea* M. Martens & Galeotti, загалом 16 видів, що підтверджується і молекулярно-філогенетичними даними (Bell et al., 2001; Jacobs et al., 2010; Wang et al., 2015).

Морфологічні особливості пилкових зерен *L. borealis* вивчали різні дослідники. У деяких працях наведені окремі морфологічні ознаки пилкових зерен цього виду, які були описані під світловим мікроскопом (Erdtman, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983). Іншими авторами детальніше досліджені пилкові зерна *L. borealis* під світловим (Basset, Crompton, 1970; Kupriyanova, Aleshina, 1972; Artyushenko, Romanova, 1984) та скануваль-

© З.М. ЦИМБАЛЮК, Л.Г. БЕЗУСЬКО, 2017

ним електронним мікроскопами (Donoghue, 1985; Maciejewska, 1997).

Метою нашої роботи було дослідження та уточнення морфологічних особливостей пилкових зерен *L. borealis*; визначення діагностичних ознак пилкових зерен для цілей спорово-пилкового аналізу; узагальнення існуючих та нових відомостей про участь пилку *L. borealis* у палинофлорах відкладів верхнього плейстоцену—голоцену рівнинної частини України та Українських Карпат. Ця публікація продовжує серію статей (Bezusko et al., 2007, 2010, 2013; Tsybalyuk et al., 2005, 2006, 2008, 2012; Mosyakin et al., 2017; Tsybalyuk, Bezusko, 2008, 2017a, b), в яких розглядаються питання можливості застосування нових палиноморфологічних досліджень сучасних рослин для точнішої ідентифікації їхніх викопних пилкових зерен при проведенні спорово-пилкового аналізу.

## Матеріали та методи

Для палиноморфологічних досліджень був використаний матеріал з Національного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КВ). Пилкові зерна досліджували під світловим мікроскопом (Biolar), матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізічним методом (Erdtman, 1952). Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA) матеріал фіксували в 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою (Tsybalyuk, Mosyakin, 2013). Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Kurpianova, Aleshina, 1972; Punt et al., 1994; Tokarev, 2002).

При проведенні палеофлористичних досліджень застосовували метод спорово-пилкового аналізу. У просторі нами розглядається територія рівнинної частини України (Лісова, Лісостепова, Степова зони) та Українські Карпати, у часі – пізній плейстоцен—голоцен.

Матеріалом для аналізу та узагальнення відомостей про участь пилку *L. borealis* слугували викопні палинофлори відкладів рісс-вюрмського міжльодовиків'я, нижнього горизонту верхньоплейстоценових лесів, аллереду—голоцену рівнинної України та Українських Карпат. Були використані як отримані нами результати спорово-пилкового аналізу досліджуваних відкладів (Artyushenko et al., 1982; Bezusko et al., 2009; 2011);, так і наявні на цей час літературні дані (Gurtovaia,

1983; Bolikhovskaya, 1995). Наводяться також отримані нами нові палеофлористичні матеріали для нижнього горизонту верхньоплейстоценових лесів у розрізі Нововолинськ (Волинська височина), відкладів середнього (АТ час) голоцену в розрізі Комарівка (Лісостепова зона, Лівобережжя), відкладів середнього (АТ та СВ часи) голоцену в розрізі Лопаньське (Лісостепова зона, Лівобережжя), які підкріплені результатами радіовуглецевого датування, відкладів пізнього (SA час) голоцену скважини Б-46 (Мале Полісся) та відкладів середнього (СВ час) і пізнього (SA час) голоцену в розрізі Звенигород—Коцурівське (Опілля).

При ідентифікації викопних пилкових зерен *L. borealis* у спорово-пилкових спектрах відкладів верхнього плейстоцену—голоцену рівнинної частини України та Українських Карпат нами використовувались діагностичні ознаки, наведені в першому томі визначника пилку та спор європейської частини колишнього СРСР (Kurpianova, Aleshina, 1972) та в монографії, присвяченій результатам морфології пилку реліктових, ендемічних та рідкісних видів флори України (Artyushenko, Romanova, 1984).

## Результати та обговорення

Наводимо характеристику пилкових зерен *Linnaea borealis* (рис. 1, *a–h*; рис. 2, *a–f*).

**Світловий мікроскоп.** Пилкові зерна 3(4)-борозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса слабо 3-лопатеві, округло-трикутні, округло-чотирикутні, з екватора еліптичні, овальні або округлі. Полярна вісь 38,6–67,8 мкм, екваторіальний діаметр 42,6–70,5 мкм. Ширина мезокольпіїв мів 29,3–59,8 мкм, діаметр апокольпіїв мів 22,6–39,9 мкм. Борозни короткі, або середньої довжини, щілиновидні й закриті, або відкриті, овальні з загостреними кінцями, 1,9–4,0 мкм завширшки, 15,9–26,6 мкм завдовжки, за довжиною дорівнюють або перевищують ори, борозні мембрани гладенькі. Ори з нечіткими або чіткими краями, інколи з потовщеними, 7,9–19,9 мкм завширшки, 13,3–26,6 мкм завдовжки. Екзина 2,4–5,3 мкм завтовшки. Покрив тонкий, майже утричі тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики переважно чіткі, тонкі, зрідка нечіткі. Ендекзина тонша за ектекзину, чітка, рівномірно потовщена. Скульптура екзини чітка, шипикувата, шипики з гострою верхівкою.

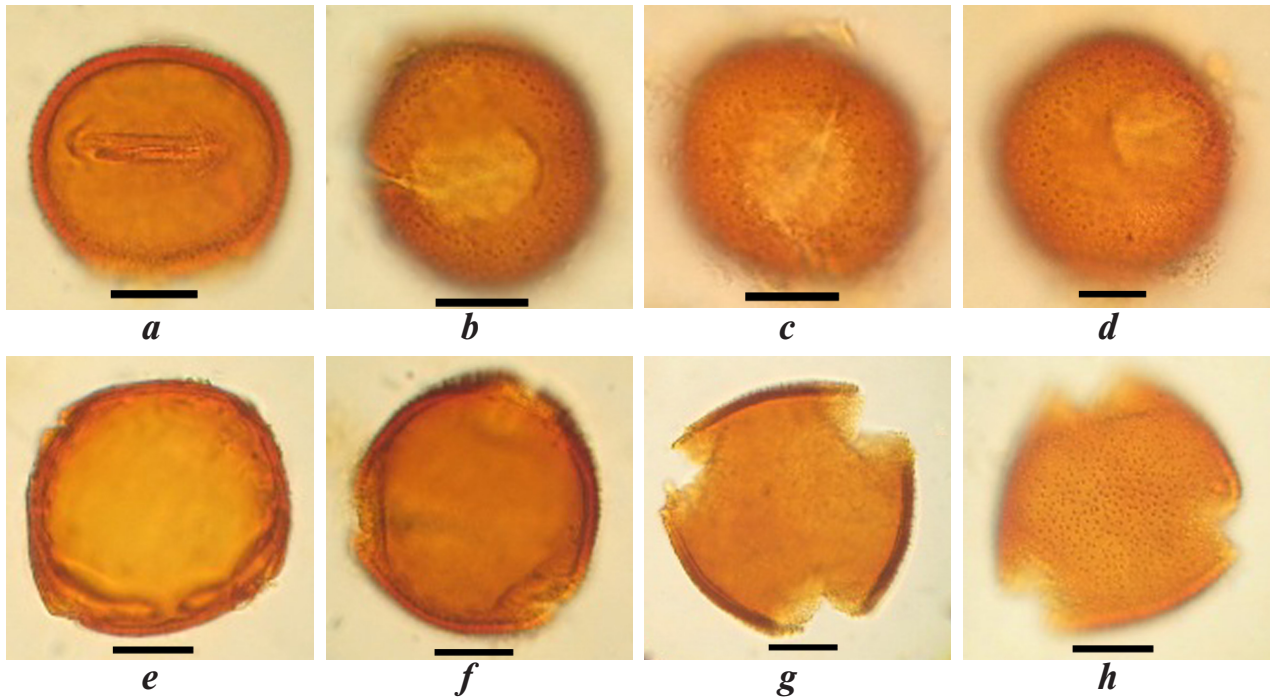


Рис. 1. Пилкові зерна *Linnaea borealis* (світловий мікроскоп): *a–e* – вигляд з екватора; *f–h* – вигляд з полюса. Масштабна лінійка: 10 мкм

Fig. 1. Pollen grains of *Linnaea borealis* (light microscopy): *a–e* – equatorial view; *f–h* – polar view. Scale bars: 10 µm

**Сканувальний електронний мікроскоп.** Скульптура екзини шипикувата. Шипики переважно дрібні, конусоподібні, з гострою верхівкою, інколи із загнutoю; зрідка між дрібними шипиками розташовані ультрадрібні; інколи на поверхні виявлено поодинокі перфорації. Краї борозен шипикуваті, мембрани гладенькі.

**Досліджені зразки.** 1. Волинська обл., Любешівський р-н, НПП "Прип'ять-Стохід". Бучинська дача. Сосновий ліс чорницево-зеленомошний. 7.VI 2010, О.І. Прядко (КИ). 2. [Poland, Województwo podkarpackie] Plantae Poloniae Exsiccatae. Leżajsk (palat. Leopoliensis). Las klasztorny. – In silva. – 2.VI 1930, 001764, Ig. M. Nowiński (КИ). 3. Урал, Башкирия. Карасдель. Елово-пихтовый лес – на крутом левом берегу р. Уфы. 14.VI 1942, Д. Зеров (КИ). 4. Нижегородский край, быв. Ветлужский у. Окр. д. Ки...во [нерозбірливо]. В елово-пихтовом лесу. 3.VII 1930, А. Смирнова (КИ).

Результати наших палиноморфологічних досліджень декількох зразків *L. borealis* показали, що пилкові зерна дещо варіабельні за розмірами, на що також вказували деякі дослідники (Курґіанова, Aleshina, 1972). Наприклад, пилкові зерна зразків

№ 3, 4 мали менші розміри, як указано в багатьох роботах (Basset, Crompton, 1970; Artyushenko, Romanova, 1984; Maciejewska, 1997), у зразку № 1 зерна мали більші розміри відповідно до вказаних в літературі (Курґіанова, Aleshina, 1972). Дж. Дж. Басет та С.У. Кромптон (Basset, Crompton, 1970) відзначають, що для пилкових зерен *L. borealis* характерні відкриті борозни, хоча результати наших досліджень та дані інших авторів (Maciejewska, 1997) показали, що пилковим зернам цього виду властиві як закриті, так і відкриті борозни. Варто зазначити, що узагальнені нами морфологічні та морфометричні дані загалом узгоджуються з результатами інших авторів.

#### Палеофлористичні дослідження

Ми проаналізували та узагальнили палеофлористичні дані про участь пилкових зерен *L. borealis* у палинофлорах відкладів верхнього плейстоцену та голоцену України. Результати аналізу засвідчують, що пилок *L. borealis* входить до складу колективної рісс-вюрмської палинофлори відкладів торфу, які сформувалися в розрізах Колодіїв та Колодіїв–V (Івано-Франківська обл.) впродовж фази M<sub>7</sub> за схемою

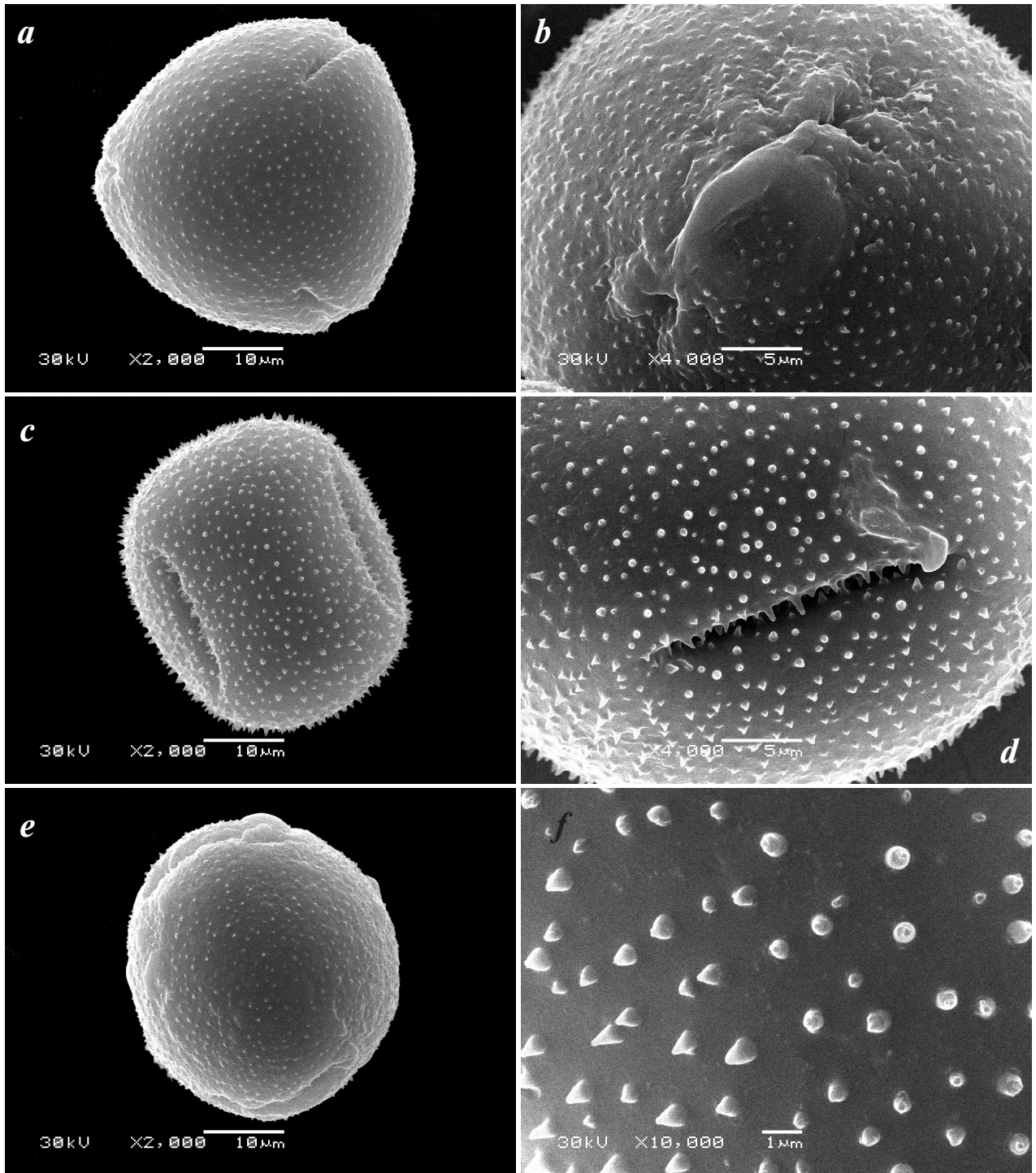


Рис. 2. Пилкові зерна *Linnaea borealis* (сканувальний електронний мікроскоп): *a* – вигляд з полюса; *c, e* – вигляд з екватора; *b, d* – аперттури; *f* – шипикувата скульптура екзини

Fig. 2. Pollen grains of *Linnaea borealis* (scanning electron microscopy): *a* – polar view; *c, e* – equatorial view; *b, d* – apertures; *f* – spinulose exine sculpture

Участь пилку *Linnaea borealis* у складі палінофлор відкладів аллереду—голоцену Лісової, Лісостепової зон України та Українських Карпат

Participation of pollen of *Linnaea borealis* in palynofloras of the Allerod—Holocene deposits of the Forest and Forest-Steppe zones of Ukraine, and the Ukrainian Carpathians

| Розріз/район/область                              | Палінофлори відкладів аллереду—голоцену |     |      |    |    |      |    |
|---|---|-----|------|----|----|------|----|
|   | SA*                                     | SB  | AT   | BO | PB | DR-3 | AL |
| Лісова зона, Правобережжя                         |   |     |      |    |    |      |    |
| Стоянів—І/Радехівський/Львівська                  | —                                       | +** | —*** | —  | —  | —    | —  |
| Дорошив/Нестерівський/Львівська                   | —                                       | —   | —    | +  | —  | —    | +  |
| Скважина Б—46/Золочівський/Львівська              | +                                       | —   | —    | —  | —  | —    | —  |
| Звенігород—Коцурівське/ Пустомитівський/Львівська | +                                       | +   | —    | —  | —  | —    | —  |
| Старники/Дубнівський/Рівненська                   | —                                       | —   | —    | —  | —  | +    | +  |
| Іква— І/Кременецький/Тернопільська                | —                                       | —   | +    | —  | —  | +    | —  |
| Лісова зона, Лівобережжя                          |   |     |      |    |    |      |    |
| Кукарінське/Репкінський/Чернігівська              | —                                       | +   | —    | +  | +  | +    | —  |
| Романьково/Ямпільський/Сумська                    | —                                       | +   | +    | +  | —  | +    | +  |
| Лісостепова зона, Правобережжя                    |   |     |      |    |    |      |    |
| Колопотовське/Обухівський/Київська                | —                                       | —   | +    | +  | —  | —    | —  |
| Лісостепова зона, Лівобережжя                     |   |     |      |    |    |      |    |
| Чугмак/Драбівський/Черкаська                      | —                                       | —   | —    | +  | +  | +    | —  |
| Орлиця/Пирятинський/Полтавська                    | —                                       | +   | +    | —  | —  | +    | —  |
| Лопаньське/Дергачівський/Харківська               | +                                       | +   | +    | —  | —  | —    | —  |
| Комарівка/Ізюмський/Харківська                    | —                                       | —   | +    | —  | —  | —    | —  |
| Українські Карпати                                |   |     |      |    |    |      |    |
| Мішок/Турківський/Львівська                       | +                                       | —   | —    | —  | —  | —    | —  |

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.

В.П. Гричука (Grichuk, 1989) (Gurtovaya, 1983; Bezusko et al., 2011). Пилкове зерно *L. borealis* було нами ідентифіковано в спорово-пилкових спектрах відкладів лесу—І в розрізі Нововолинськ (Волинська обл.). Зафіксовано також наявність пилкових зерен цього виду в складі палінофлори відкладів алтинівського горизонту (лес III; лужська стадія пізнього валдаю) в розрізі Араповичи (Чернігівська обл.) (Bolikhovskaya, 1995).

Зазначимо, що наявні на цей час палеофлористичні матеріали засвідчують, що найчастіше пилкові зерна *L. borealis* формували палінофлори

відкладів аллереду—голоцену рівнинної частини України (13 розрізів) та Українських Карпат (розріз Мішок на території Регіонального ландшафтного парку "Надсянський", Львівська обл.) (Bezusko et al., 2009). При цьому репрезентативні розрізи розташовані на території сучасних Лісової (8 розрізів), Лісостепової (5 розрізів) зон та Українських Карпат (1 розріз). Узагальнені нами палеофлористичні дані дозволили встановити просторово-часову диференціацію участі *L. borealis* у викопних палінофлорах аллереду—голоцену (див. таблицю).

Наведені в таблиці результати палеофлористичних досліджень засвідчують, що порівняно із сучасним поширенням *L. borealis* у флорі України (Chervona knyha..., 2009; Pryadko, 2011) його участь у складі рослинного покриву Лісової та Лісостепової зон була суттєво більшою впродовж аллереду—голоцену. Важливо, що палеофлористичні матеріали дозволяють провести їхнє порівняння з відомостями про зниклі місцезнаходження цього гляціального релікта, наведені в статті О.І. Прядко (Pryadko, 2011). Участь *L. borealis* у складі рослинного покриву на Харківщині в АТ, SB та SA часи голоцену підтверджують дані по розрізах Лопаньське та Комарівка. При цьому слід зауважити, що результати комплексних палеопалінологічних та радіовуглецевих досліджень відкладів розрізу Лопаньське дозволяють встановити час поширення *L. borealis* в SB-1 (4300±60 BP [Ки-3054]), SB-2 (4030±70 BP [Ки-3053]) та SB-3 (2750±40 BP [Ки-3052]). Отримані дані дали змогу також зафіксувати дату – 2210±60 BP [Ки-3051], що визначає межу, після якої цей вид в SA-I час голоцену вже не брав участі в складі рослинного покриву поблизу досліджуваного розрізу. На Лівобережжі Лісостепової зони існували також окремі місцезростання *L. borealis* впродовж пізнього дріасу—голоцену (Черкаська та Полтавська обл.) На Правобережжі Лісостепової зони палеофлористичні дані обґрунтовують участь *L. borealis* у складі рослинного покриву в Обухівському р-ні, Київської обл. впродовж середнього (АТ та SB часи) голоцену.

Результати палеофлористичних досліджень свідчать про наявність місцезростань *L. borealis* на території Лівобережжя сучасної Лісової зони впродовж аллереду—голоцену (див. таблицю). Досить поширеним був цей вид у складі рослинного покриву Малоого Полісся (розрізи Стоянів-I, Дорошів, скважина Б-46, Старники, Іква-I) і також він траплявся на Опіллі (розріз Звенігород—Коцурівське). Радіовуглецева дата 11750±300 [Ки-1301] фіксує час участі *L. borealis* у складі рослинних угруповань поблизу розрізу Старники в міжстадіалі аллеред. Отримані нами палеофлористичні матеріали також дозволили деталізувати участь *L. borealis* у складі рослинного покриву впродовж SA часу голоцену. Встановлено, що цей вид зрідка брав участь у формуванні рослинності в SA-1 та SA-2 часи голоцену. На цей час не має палеофлористичних даних про участь його пилоквих зерен у складі палінофлор SA-3 часу голоцену

(останні 800–1000 років) на рівнинній частині України. Але встановлено, що *L. borealis* брав участь у формуванні рослинного покриву поблизу розрізу Мішок на території Українських Карпат (Bezusko et al., 2009). Радіовуглецева дата 280±50 [Ки-15389] визначає час, коли цей вид зафіксовано для території Регіонального ландшафтного парку "Надсянський" (SA-3 час голоцену).

## Висновки

У результаті проведеного дослідження уточнено морфологічну характеристику пилоквих зерен *L. borealis*. Встановлено, що пилокві зерна варіабельні за розмірами, інші ознаки – форма, обрис, будова апертур, товщина та скульптура екзени залишаються сталими, їх можна використовувати для визначення пилоквих зерен при проведенні спорово-пилокового аналізу. Отримані результати паліноморфологічного дослідження будуть використані для подальшого порівняння з такими представників близькоспоріднених родів родини *Caprifoliaceae*.

На прикладі гляціального релікту *Linnaea borealis* обґрунтовано актуальність його подальшої видової ідентифікації у викопному стані з використанням нових результатів паліноморфологічних досліджень для цілей палінології відкладів квартеру Північної Євразії.

За даними аналізу видового складу палінофлор відкладів верхнього плейстоцену—голоцену України визначено ті, що містили пилокві зерна *L. borealis*. Уперше за узагальненими матеріалами комплексних палеофлористичних та радіовуглецевих досліджень встановлено просторово-часову диференціацію поширення *L. borealis* впродовж аллереду—голоцену.

Результати узагальнення палеофлористичних даних про участь *L. borealis* у складі рослинного покриву України впродовж пізнього плейстоцену—голоцену дозволяють не лише суттєво деталізувати палеоботанічні реконструкції, але також перспективно їх урахувувати при вирішенні проблеми поширення реліктових видів у просторі та часі.

Визначені місцезнаходження *L. borealis* на території сучасних Лісової, Лісостепової зон та Українських Карпат можна розглядати як можливі рефугіуми цього реліктового гляціального виду. Важливим є продовження палеохорологічних (Карпук, 2014), хорологічних (Pryadko, 2011), популяційних (Burlaka, 2016) досліджень, присвячених цьому

надзвичайно цікавому виду, з урахуванням нових та узагальнених нами палеофлористичних даних.

Таким чином, реліктовий статус сучасних локалітетів *L. borealis* в Україні та загалом регресивний характер його ареалу на нашій території не викликають сумнівів, а тому включення цього виду до "Червоної книги України" з природоохоронним статусом "зникаючий" та необхідність суворої охорони виду в Україні, є цілком обґрунтованими, у тому числі палеоботанічними свідченнями.

## Подяки

Автори висловлюють щирю вдячність чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного) за цінні поради в процесі підготовки статті до друку.

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

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., Arap R.Ya., Bezusko L.G. *Istoriya rastitel'nosti 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.]

Artyushenko A.T., Romanova L.S. *Morfologiya pyl'tsy reliktovykh, endemichnykh i redkikh vidov flory Ukrainy*, Kiev: Naukova Dumka, 1984, 48 pp. [Артюшенко А.Т., Романова Л.С. *Морфология пыльцы реликтовых, эндемичных и редких видов флоры Украины*, Киев: Наук. думка, 1984, 48 с.]

Basset J.J., Crompton C.W. Pollen morphology of the family *Caprifoliaceae* in Canada. *Pollen Spores*, 1970, 12: 365–380.

Bell C.D., Edwards E.J., Kim S.-T., Donoghue M.J. *Dipsacales* phylogeny based on chloroplast DNA sequences. *Harvard Papers Botany*, 2001, 6(2): 481–499.

Bezusko L.G., Bezusko A.G., Tymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 2007, 64(1): 3–12. [Безусько Л.Г., Безусько А.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Перспективи використання пилку роду *Plantago* l. (*Plantaginaceae* Juss.) при визначенні антропогенних змін рослинного покриву України в голоцені. *Укр. бот. журн.*, 2007, 64(1): 3–12].

Bezusko A.H., Yarema I.V., Bezusko L.H., Tasyenkevych L.O., Danylyuk K.M., Kovalyukh M.M. *Naukovi zapysky NaUKMA*, Ser. Biolohiya ta ekolohiya, 2009, 93: 3–10. [Безусько А.Г., Ярема І.В., Безусько Л.Г., Тасенкевич Л.О., Данилюк К.М., Ковалюх М.М. Палінологічні та радіохронологічні характеристики відкладів пізнього голоцену сфагнового болота Мішок (Львівська область, Україна. *Наук. записки НаУКМА*, Сер. Біологія та екологія, 2009, 93: 3–10].

Bezusko L.H., Karpyuk T.C., Mosyakin S.L., Tymbalyuk Z.M., Korotchenko I.A., Bezusko A.G. *Naukovi zapysky NaUKMA*, Ser. Biolohiya ta ekolohiya, 2013, 142: 15–22. [Безусько Л.Г., Карпюк Т.С., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М., Коротченко І.А., Безусько А.Г. Використання антропогенної складової палінофлор відкладів пізнього голоцену українського полісся: палеопалінологічний, паліноморфологічний та палеохронологічний аспекти. *Наук. записки НаУКМА*, Сер. Біологія та екологія, 2013, 142: 15–22].

Bezusko L.H., Mosyakin S.L., Bezusko A.H. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u piznyomu pleystotseni ta holotseni (Patterns and trends of development of the plant cover of Ukraine in the Late Pleistocene and Holocene)*, 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.]

Bezusko L.H., Tymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bogutskiy A.B., Bezusko A.H. *Fizychna geografiya ta geomorfologiya*, 2010, 1(58): 57–66. [Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Богуцький А.Б., Безусько А.Г. Використання видових визначень пилку *Chenopodiaceae* флори України для палеогеографічних реконструкцій пізнього плейстоцену (на прикладі Волино-Поділля). *Фізична географія та геоморфологія*, 2010, 1(58): 57–66].

Bolikhovskaya N.S. *Evolutsiya lessovo-pochvennoy formatsii Severnoy Evrazii*, Moscow: Izd-vo Moscow un-ta, 1995, 270 pp. [Боліховская Н.С. *Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии*, М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995, 270 с.]

Burlaka M.D. *Naukovi zapysky Derzh. Pryrodovnav. muzeiu*, 2016, 32: 31–38. [Бурлака М.Д. Порівняльна оцінка популяцій та оселищ *Linnaea borealis* L. в Україні. *Наук. записки держ. природознав. музею*, 2016, 32: 31–38].

*Chervona knyha Ukrainy. Roslynni svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [Червона книга України. *Рослинний світ*, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, 912 с.]

Christenhusz M.J.M. Twins are not alone: a recircumscription of *Linnaea* (*Caprifoliaceae*). *Phytotaxa*, 2013, 125(1): 25–32.

Donoghue M.J. Pollen diversity and exine evolution in *Viburnum* and the *Caprifoliaceae* sensu lato. *J. Arnold Arbor.*, 1985, 66: 421–469.

Erdtman G. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*, Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 pp.

Faegri K., Iversen J. *Textbook of pollen analysis*, Oxford: Blackwell, 1964, 237 pp.

Grichuk V.P. *Istoriya flory i rastitel'nosti Russkoy ravniny v pleystotsene*, Moscow: Nauka, 1989, 183 pp. [Гричук В.П. *История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене*, М.: Наука, 1989, 183 с.]

Gurtovaya E.E. *Izvestiya AN SSSR*, Ser. geograf., 1983, 4: 78–86. [Гуртовая Е.Е. Флора и растительность на востоке Средней Европы в микулинское межледниковье. *Изв. АН СССР*, Сер. географ., 1983, 4: 78–86].

- Jacobs B., Pyck N., Smets E. Phylogeny of the *Linnaea* clade: Are *Abelia* and *Zabelia* closely related? *Mol. Phylogen. Evol.*, 2010, 57: 741–752.
- Karpyuk T.S. In: *Aktualni problemy botaniky ta ekolohii: materialy mizhnar. konf. molod. uchenykh*, Uman, 2014, pp. 56–57. [Карпюк Т.С. Поширення *Linnaea borealis* L. на території України від пізнього плейстоцену до сучасності. В кн.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: мат. міжнар. конф. молод. учених*. Умань, 2014, с. 56–57].
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. *Pylytsa i spory rastenyi 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.].
- Landrein S., Renner G. Structure, ultrastructure and evolution of floral nectaries in the twinflower tribe *Linnaeae* and related taxa (*Caprifoliaceae*). *Bot. J. Linn. Soc.*, 2016, 181: 37–69.
- Mabberley D.J. *The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants*. Edition 2, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997, 858 pp.
- Maciejewska I. Pollen morphology of the polish species of the family *Caprifoliaceae*. Pt 2. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 1997, 66(2): 143–151.
- Moore P.D., Webb J.A. *An illustrated guide to pollen analysis*, London, etc.: Hodder and Stoughton, 1983, 133 pp.
- Mosyakin S.L., Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.N. In: *Aktualnye problemy sovremennoy palinologii: mat. XIV Vseros. palinol. konf.*, Moscow: Izd-vo Moscow Univ., 2017, pp. 202–205. [Мосякін С.Л., Безусько Л.Г., Цымбалюк З.Н. Степные виды в палинофлорах отложений позднего дриаса–голоцена равнинной части Украины. В сб.: *Актуальные проблемы современной палинологии: мат. XIV Всерос. палинол. конф.*, М.: Изд-во МГУ, 2017, с. 202–205].
- Pryadko O.I. *Ukr. Bot. J.*, 2011, 68(5): 733–738. [Прядко О.І. *Linnaea borealis* L. в Україні. *Укр. бот. журн.*, 2011, 68(5): 733–738].
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Thomas A.L. *Glossary of pollen and spore terminology*, Utrecht: LPP Foundation, 1994, 71 pp.
- Reveal J.L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron*, 2012, 2012-37: 1–221.
- Takhtajan A.L. *Systema Magnoliophytorum*, 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*, Berlin: Springer Verlag, 2009, 871 pp.
- 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.G. In: *Sovremennaya ekologiya – nauka XXI veka: mat. mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (Ryazan, 17–18 okt. 2008 g.)*. Ed. E.S. Ivanov, Ryazan: Ryazan. Univ. Press, 2008, pp. 619–622. [Цымбалюк З.М., Безусько Л.Г. Новые возможности использования пыльцы *Linum usitatissimum* L. в палинологии отложенной голоцена. В сб.: *Современная экология с наука XXI века: мат. междунар. науч.-практ. конф. (17–18 окт. 2008 г.)*. Отв. ред. Е.С. Иванов, Рязань: Изд-во Рязан. ун-та, 2008, с. 619–622].
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. *Ukr. Bot. J.*, 2017a, 74(2): 122–130. [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.G. *Ukr. Bot. J.*, 2017b, 74(3): 224–232. [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.G., Tsybalyuk T.I. *Modern Phytomorphology*, 2012, 1: 167–172. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г., Цимбалюк Т.І. Палиноморфологічні особливості *Suaeda acuminata* (С.А. Мей.) Моқ., *Suaeda prostrata* Pall. і *Tamarix ramosissima* Ledeb. *Modern Phytomorphol.*, 2012, 1: 167–172].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. *Nauk. zapysky NaUKMA*, Ser. Biolohiya ta ekolohiya, 2005, 53: 19–25. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Нові підходи у розробці визначника пилку лободових для цілей пилкового аналізу (таксони флори України). *Наук. зап. НаУКМА*, Сер. Біологія та екологія, 2005, 53: 19–25].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. *Nauk. zapysky NaUKMA*, Ser. Biolohiya ta ekolohiya, 2006, 54: 24–30. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Морфологія пилку роду *Plantago* L. s. l. (*Plantaginaceae* Juss. s. str.) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу. *Наук. зап. НаУКМА*, Сер. Біологія та екологія, 2006, 54: 24–30].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. *Ukr. Bot. J.*, 2008, 65(4): 520–534. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Порівняльно-морфологічна характеристика пилкових зерен видів *Pinguicula* L. та *Utricularia* L. флори України. *Укр. бот. журн.*, 2008, 65(4): 520–534].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Atlas pylkovykh zeren predstavnykiv rodyn Plantaginaceae ta Scrophulariaceae (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.].
- Tsybalyuk Z.M., Tsybalyuk T.I., Bezusko L.G. In: *Aktualnye problemy sovremennoy biomorfologii*. Ed. N.P. Savinykh, Kirov: Izd-vo Raduga-Press, 2012, pp. 335–342. [Цымбалюк З.М., Цымбалюк Т.И., Безусько Л.Г. Палиноморфологические особенности представителей родов *Triticum* L. и *Secale* L. флоры Украины (для целей палеопалинологии). В кн.: *Актуальные проблемы современной биоморфологии*. Ред. Н.П. Савиных, Киров: Изд-во "Радуга-Пресс", 2012, с. 335–342].
- Wang H.-F., Landrein S., Dong W.-P., Nie Z.-L., Kondo K., Funamoto T., Wen J., Zhou S.-L. Molecular phylogeny and biogeographic diversification of *Linnaeoideae* (*Caprifoliaceae* s. l.) disjunctly distributed in Eurasia, North America and Mexico. *PLoS ONE*, 2015, 10: 1–26.

Рекомендує до друку  
Д.В. Дубина

Надійшла 10.08.2017



Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) в Україні: палиноморфологічний та палеофлористичний аспекти. Укр. бот. журн., 2017, 74(6): 539–547.

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

З використанням світлового та сканувального електронного мікроскопів досліджено пилкові зерна *Linnaea borealis*. Встановлено, що пилкові зерна 3(4)-борозно-орові, еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса слабо 3-лопатеві, округло-трикутні, округло-чотирикутні, з екватора еліптичні, овальні або округлі; середніх та великих розмірів. Борозни короткі, або середньої довжини, щілиноподібні; мембрани гладенькі. Ори нечіткі або чіткі, інколи з потовщеними краями. Скульптура екзини шипикувата. За узагальненими матеріалами палеофлористичних досліджень відкладів верхнього плейстоцену–голоцену України реконструйована історія поширення *L. borealis* у просторі та часі. Використання комплексних палеофлористичних та радіовуглецевих даних дозволило обґрунтувати просторово-часову диференціацію поширення *L. borealis* впродовж аллереду–голоцену. На прикладі *L. borealis* доведено перспективність використання результатів палеофлористичних досліджень для подальшої деталізації палеоботанічних реконструкцій, проведення фітопалеохорологічних, хорологічних досліджень, а також розробки проблеми реліктів та їхніх рефугіумів.

**Ключові слова:** *Linnaea borealis*, пилкові зерна, морфологія, діагностичні ознаки, спорово-пилковий аналіз

Цымбалюк З.Н., Безусько Л.Г. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) в Украине: палиноморфологический и палеофлористический аспекты. Укр. бот. журн., 2017, 74(6): 539–547.

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

С использованием светового и сканирующего электронного микроскопов исследованы пыльцевые зерна *Linnaea borealis*. Установлено, что пыльцевые зерна 3(4)-бороздно-оровые, эллипсоидальные, сфероидальные или сплющено-сфероидальные по форме, в очертании с полюса слабо 3-лопастные, округло-треугольные, округло-четырёхугольные, с экватора эллиптические, овальные или округлые; средних и больших размеров. Борозды короткие или средней длины, шелевидные; мембраны гладкие. Оры нечеткие или четкие, иногда с утолщенными краями. Скульптура экзины шипиковатая. По обобщенным материалам палеофлористических исследований отложений верхнего плейстоцена-голоцена Украины реконструирована история распространения *L. borealis* в пространстве и во времени. Использование комплексных палеофлористических и радиоуглеродных данных позволило обосновать пространственно-временную дифференциацию распространения *L. borealis* в течении аллереда–голоцена. На примере *L. borealis* доказана перспективность использования результатов палеофлористических исследований для дальнейшей детализации палеоботанических реконструкций, проведения фитопалеохорологических, хорологических исследований, а также разработки проблемы реликтов и их рефугиумов.

**Ключевые слова:** *Linnaea borealis*, пыльцевые зерна, морфология, диагностические признаки, спорово-пыльцевой анализ