

CORRESPONDENCE

## Spatiotemporal differentiation and distribution patterns of the genus *Plantago* L. (Plantaginaceae) in the plain part of Ukraine during the Allerød–Holocene

Lyudmila G. Bezusko \*, Zoya M. Tsymbalyuk, Sergei L. Mosyakin

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Tereshchenkivska str. 2, 01004 Kyiv, Ukraine; \* [allagbez25@gmail.com](mailto:allagbez25@gmail.com), [palynology@ukr.net](mailto:palynology@ukr.net)

Received: 31.01.2018 | Accepted: 29.06.2018 | Published: 23.07.2018

---

### Abstract

Results of an analysis and generalization of data on participation of pollen grains of *Plantago* species (Plantaginaceae) in the collective pollen floras of the Allerød–Holocene deposits of the forest, forest-steppe and steppe zones of Ukraine are considered. Five model species (*P. lanceolata*, *P. major*, *P. maxima*, *P. media* and *P. urvillei*) were identified. It has been found that each of model species had its own individual history of distribution in the plain part of Ukraine during the Allerød–Holocene, which was caused by natural and anthropogenic factors. For pollen grains of each model taxon of *Plantago*, a set of quantitative and qualitative diagnostic characters has been provided, which should be taken into account in their identification during the palynological studies of the Pleistocene–Holocene deposits of Ukraine and adjacent territories.

**Keywords:** *Plantago*, paleofloristics, pollen morphology, Allerød, Late Dryas, Holocene, Ukraine

---

### Вступ

Успішне вирішення багатьох проблем сучасної палінології відкладів кватеру України передбачає комплексне використання результатів палео-

флористичних досліджень, важливим етапом яких є видова ідентифікація викопного пилку.

При проведенні палінологічних досліджень відкладів плейстоцену та голоцену актуальним та перспективним

є визначення пилоквих зерен представників роду *Plantago* L. (Behre 1981; Monoszon 1985; Pashkevich 1989; Kremenetski 1991; Kalynovych 2001; Bezusko et al. 2011; Tsymbalyuk & Bezusko 2011). Важливо, що видові визначення представників цього роду доповнюють відомості про склад як природної, так і синантропної флори голоцену. Ідентифікація фосильного пилку *Plantago* до видового рівня є важливою складовою деталізації палеоботанічних реконструкцій і з'ясування природних та антропогенних змін рослинного покриву минулого.

Для якісної інтерпретації палінологічних даних під час палеоботанічних реконструкцій вкрай необхідні спеціальні паліноморфологічні дослідження сучасних рослин (Bezusko & Bezusko 2002; Bezusko et al. 2011; Tsymbalyuk & Bezusko 2011; Mosyakin et al. 2017). Базовими у практиці спорово-пилкового аналізу завжди були і залишаються дані, отримані з застосуванням світлової мікроскопії (Monoszon 1973, 1976, 1985; Artyushenko & Romanova 1984; Romanova & Bezusko 1987). Однак, вдосконалена методика передбачає також використання методів сканувальної електронної мікроскопії. Найвищий рівень якості отриманих паліноморфологічних даних досягається при поєднанні цих двох методів мікроскопії (Tsymbalyuk et al. 2005; Tsymbalyuk & Bezusko 2017a, 2017b; Tsymbalyuk & Mosyakin 2013). Слід особливо наголосити на важливості паліноморфологічних досліджень для таксонів, пилок яких може бути визначений до видового рівня у викопному стані (Bezusko & Bezusko 2002; Bezusko et al. 2011; Tsymbalyuk et al. 2008, 2012). У цьому контексті

видові визначення фосильного пилку роду *Plantago* суттєво розширюють можливості використання результатів палеопалінологічних досліджень в палеофлористиці, палеофітоценології, палеоекології та палеофітохорології.

Саме тому метою статті було проаналізувати списки видового складу роду *Plantago* у паліофлорах відкладів аллереду–голоцену лісової, лісостепової та степової зон України; визначити модельні таксони; реконструювати поширення цих видів у просторі та часі; узагальнити діагностичні ознаки пилоквих зерен, які перспективно використовувати для видової ідентифікації у практиці палеопалінологічних досліджень.

## Матеріали і методи досліджень

Базовим палеофлористичним матеріалом стали отримані нами викопні паліофлори видового рівня для 29 розрізів, розташованих на території сучасних правобережних та лівобережних частин лісової, лісостепової та степової зон України. Ми також опрацювали публікації палеофлористичних досліджень з видовими визначеннями представників роду *Plantago*. При ідентифікації викопних пилоквих зерен видів роду *Plantago* використовувались діагностичні ознаки, наведені в другому томі визначника пилку та спор Європейської частини колишнього СРСР (Kupriyanova & Aleshina 1978) та спеціальні паліноморфологічні розробки М.Х. Моносзон (Monoszon 1985).

Для паліноморфологічних досліджень був використаний матеріал з Національного гербарію України (KW).

Для дослідження пилових зерен під світловим мікроскопом (Biolar) матеріал обробляли за стандартною ацетолізною методикою (Erdtman 1952). Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA), матеріал фіксували у 96 % етанолі та напильовали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Kupriyanova & Aleshina 1972; Punt et al. 1994; Tokarev 2002) з окремими модифікаціями (Tsybalyuk & Mosyakin 2013). Постійні препарати пилових зерен зберігаються в палінотеці KW-P (Bezusko & Tsybalyuk 2011).

## Результати та їх обговорення

### Палеофлористичні дослідження

Палінологічні дослідження відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України показали, що рід *Plantago* на цій території представлений п'ятьма видами – *P. lanceolata* L., *P. major* L., *P. maxima* Jacq., *P. media* L. та *P. urvillei* Opiz. (Pashkevich 1977, 1981, 1989; Kremenetski 1991, 1995; Bolikhovskaya 1995; Bezusko & Kotova 1997; Bezusko 1998; Bezusko & Tichonenko 1999; Kalynovych 2000, 2001; Kalynovych & Harmata 2001; Resler et al. 2002; Elovicheva 2003; Harmata et al. 2006; Kalinovyč et al. 2006; Horbanenko & Pashkevych 2010; Andrieieva 2011; Bezusko 2012, 2013; Bezusko & Mosyakin 2016; Bezusko et al. 2002, 2009, 2011, 2012; Chumak 2012; Mosyakin et al. 2017). Однак, ми вважаємо доцільним акцентувати увагу на певній фрагментарності палеофлористичних матеріалів, які потребують проведення подальших досліджень в галузі саме видової ідентифікації викопних пилових зерен *Plantago*.

Зазначимо, що в сучасній флорі України *P. lanceolata* поширений на лісових галявинах, на трав'янистих та кам'янистих схилах, а також в рудеральних оселищах; *P. major* трапляється переважно на забур'янених місцях, вздовж доріг, в посівах та на луках; *P. media* росте на луках (у тому числі остепнених), в розріджених лісах, на трав'янистих схилах та вздовж доріг; *P. maxima* зрідка трапляється на солонцюватих луках на півдні Лісостепу та в Степу; *P. urvillei* досить часто бере участь у формуванні степових та остепнених лучних фітоценозів, а також трапляється на кам'янистих схилах, переважно у південних (рідше північних) районах лісостепової зони, у степовій зоні, у степовому та передгірному Криму та зрідка – на території Закарпаття (Prokudin 1987).

Отримані палеофлористичні дані дозволяють реконструювати поширення цих модельних видів *Plantago* у просторі та часі (Табл. 1).

Можна дійти висновку, що у кожного з п'яти модельних видів була своя індивідуальна історія поширення на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену, спричинена як природними, так і частково антропогенними факторами. Наприклад, отримані нами результати палеофлористичних досліджень свідчать про значне просування *P. urvillei* в північному напрямку впродовж пізнього дріасу (стадіал останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я) та в пребореальний час голоцену на правобережжі та лівобережжі лісової та лісостепової зон України. У бореальний час голоцену *P. urvillei* вже не брав помітної участі у формуванні рослинного покриву лісової та правобережжя

**Таблиця 1.** Участь пилку видів роду *Plantago* в колективних палінофлорах відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України.

**Table 1.** Pollen participation of *Plantago* species in collective palynofloras of the Allerød–Holocene deposits in the plain part of Ukraine.

Таксон	Палінофлори відкладів аллереду–голоцену						
	SA	SB	AT	BO	PB	DR-3	AL
Лісова зона, Правобережжя							
<i>P. lanceolata</i>	+	+	+	+	+	–	+
<i>P. major</i>	+	+	+	+	–	–	–
<i>P. media</i>	+	+	–	–	–	–	–
<i>P. urvillei</i>	–	–	–	–	+	+	–
Лісова зона, Лівобережжя							
<i>P. lanceolata</i>	+	+	+	+	+	+	–
<i>P. major</i>	+	–	–	–	+	+	–
<i>P. media</i>	+	+	–	–	–	–	–
<i>P. urvillei</i>	–	–	–	–	+	+	–
Лісостепова зона, Правобережжя							
<i>P. lanceolata</i>	+	+	+	+	+	–	+
<i>P. major</i>	+	–	–	–	–	–	+
<i>P. media</i>	+	+	+	–	–	–	–
<i>P. urvillei</i>	–	–	–	–	+	+	+
Лісостепова зона, Лівобережжя							
<i>P. lanceolata</i>	+	+	+	–	+	+	–
<i>P. major</i>	+	+	+	+	–	+	–
<i>P. maxima</i>	–	+	–	–	–	–	–
<i>P. media</i>	+	+	+	–	–	+	–
<i>P. urvillei</i>	+	+	–	+	+	+	–
Степова зона, Правобережжя							
<i>P. lanceolata</i>	+	+	+	–	–	–	–
<i>P. major</i>	+	+	+	–	–	–	–
<i>P. maxima</i>	–	+	–	–	–	–	–
<i>P. media</i>	+	–	–	–	–	–	–
<i>P. urvillei</i>	+	+	–	+	–	–	–
Степова зона, Лівобережжя							
<i>P. lanceolata</i>	+	–	+	–	–	–	–
<i>P. major</i>	+	–	+	–	–	–	–
<i>P. maxima</i>	+	–	+	–	–	–	–
<i>P. media</i>	+	–	–	–	–	–	–
<i>P. urvillei</i>	+	–	+	–	–	–	–

лісостепової зон. Трапляється цей вид у складі рослинних угруповань на лівобережжі лісостепової (BO, SB та SA часи голоцену) і правобережжі (BO, SB та SA часи голоцену) та лівобережжі (AT та SA часи голоцену) степової зон. Поширення *P. urvillei* в аллереді – ранньому голоцені свідчить про його можливу участь у складі перигляціальних рослинних угруповань на території лісової та правобережжі лісостепової зон. Розпад перигляціального комплексу на цих територіях для *P. urvillei* та для деяких інших степових видів (наприклад, *Hippophaë rhamnoides* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.) фіксується на межі бореального та атлантичного часів голоцену. Зазначену межу можна розглядати як додатковий критерій в паліоестратиграфії відкладів голоцену (Bezusko & Mosyakin 2016).

*Plantago lanceolata* брав участь у складі рослинного покриву впродовж аллереду на території правобережної частини лісової та лісостепової зон, а *P. major* – на правобережжі лісостепової зони. У пізньому дріасі *P. lanceolata* та *P. major* були поширені також на лівобережжі лісової та лісостепової зон, а *P. media* – на лівобережжі лісостепової зони.

Слід наголосити, що на цей час найбільше обґрунтовується поширення зазначених видів роду *Plantago* для голоцену (останні 10300 років). Зокрема, *P. lanceolata* найчастіше був представлений у складі рослинного покриву правобережжя та лівобережжя лісової та лісостепової зон впродовж раннього, середнього та пізнього голоцену. Для правобережжя та лівобережжя степової зони участь цього виду підтверджена для середнього та пізнього голоцену. Однак, немає

підтвердження поширення *P. lanceolata* на території лівобережжя лісостепової зони для БО часу в ранньому голоцені, а також на лівобережжі степової зони впродовж SB часу середнього голоцену.

Участь *P. major* у формуванні рослинних угруповань голоцену підтверджена для правобережжя (БО, АТ, SB та SA часи) і лівобережжя (PB та SA часи) лісової та лівобережжя (БО, АТ, SB та SA часи) лісостепової зон. Для правобережжя та лівобережжя степової зони участь цього виду обґрунтована для середнього та пізнього голоцену. Не підтверджено тільки участь *P. major* на лівобережжі степової зони впродовж SB часу середнього голоцену.

*Plantago media* траплявся в складі рослинного покриву правобережжя та лівобережжя лісової зони впродовж SB і SA часів голоцену. На правобережжі і лівобережжі лісостепової зони цей вид був поширений в АТ, SB та SA часи голоцену. У формуванні рослинного покриву лівобережжя та правобережжя степової зони участь *P. media* зафіксована для SA часу голоцену.

У голоцені участь *P. maxima* у формуванні рослинних угруповань підтверджена для лівобережжя (SB час) лісостепової, а також правобережжя (SB час) і лівобережжя (АТ, SA часи) степової зон.

Слід наголосити, що наведені вище палеофлористичні дані про поширення п'яти модельних видів *Plantago* впродовж аллереду–голоцену перспективно враховувати при реконструкції як природних, так і антропогенних змін рослинного покриву на рівнинній частині України і на суміжних територіях. Наприклад, присутність у складі викопних паліофлор *P. lanceolata*, *P. major* та *P. media* дозволяє не лише

говорити про антропогенний вплив, а й суттєво його деталізувати. За цими даними ми можемо обґрунтувати поширення в просторі та часі угруповань синантропних видів. Залучення до палеофлористичних реконструкцій модельних видів роду *Plantago* дозволяє з більшою достовірністю реконструювати поширення степових (*P. urvillei*), лучних та лучностепових (*P. media*) угруповань, а також ценозів засолених лук (*P. maxima*).

### Паліноморфологічні дослідження

Детальні описи пилоквих зерен видів роду *Plantago* наведено в атласі-монографії (Tsybalyuk & Mosyakin 2013). У цій статті деталізовано лише діагностичні ознаки пилоквих зерен модельних таксонів з використанням методів світлової (СМ) та сканувальної електронної (СЕМ) мікроскопії.

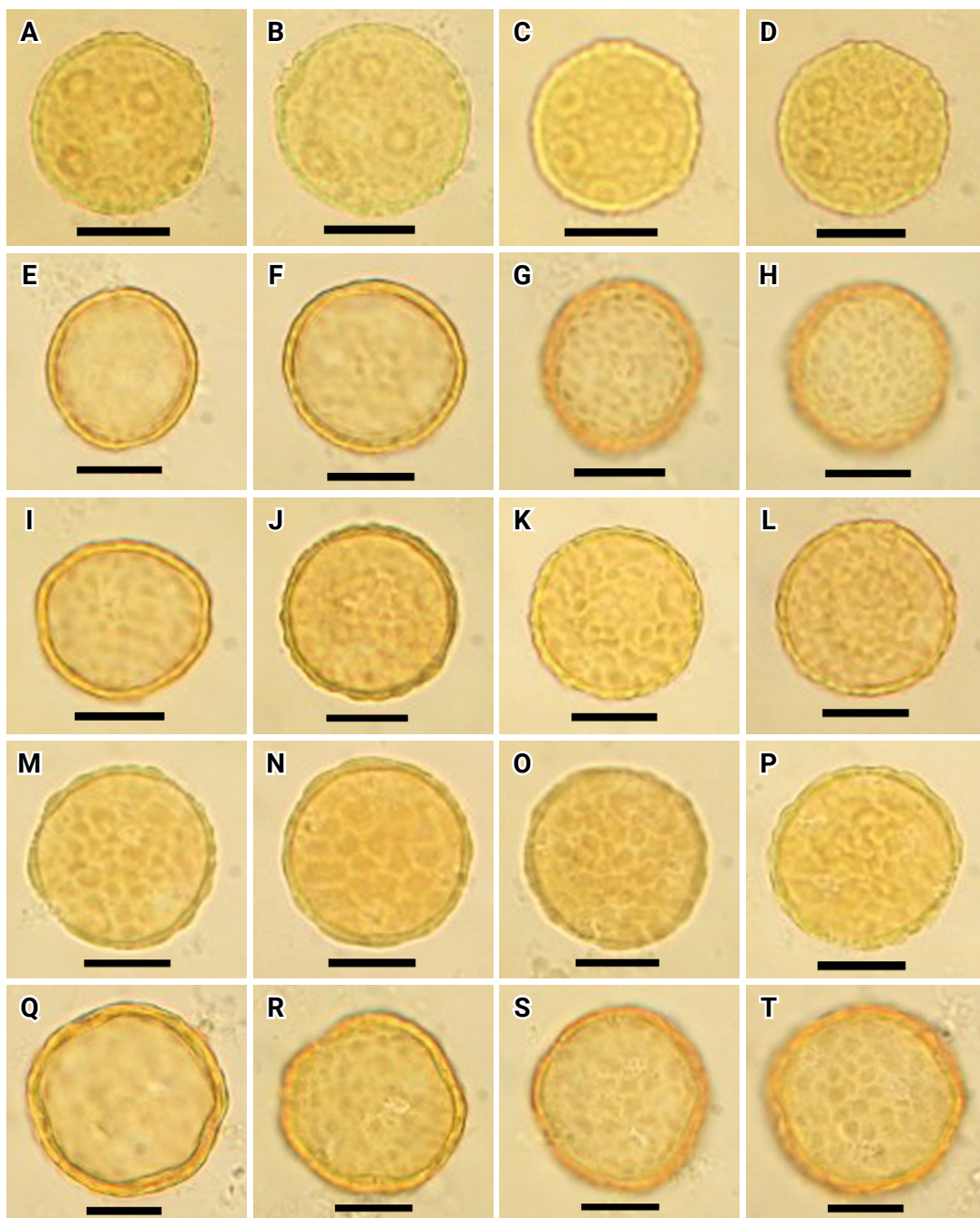
#### *Plantago lanceolata* (Рис. 1 А–Д; Рис. 2 А)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) 8–12-порові, сфероїдальні, в обрисах округлі, (21,3) 22,6–26,6 (27,9) у діаметрі. Пори 2,7–4,0 мкм у діаметрі, з чітким обідком і кришечкою. Екзина 1,1–1,6 мкм завтовшки. Скульптура екзини дрібногорбкувата.

СЕМ. Скульптура екзини шипикувато-дрібногорбкувата, зрідка згладжено-горбкувата. Горбочки дрібні, зрідка згладжені, 0,6–0,8 мкм у діаметрі, з шипиками розташованими на відстані 0,1–0,5 мкм один від одного. Пори з кришечкою та чітким, широким обідком, 1,4 мкм завширшки.

Досліджений зразок. м. Київ, Осокорки, заплава на лівому березі Дніпра (пісок), напроти ГРЕС (на правому березі). 15.06.1993, А.П. Ільїнська, М.В. Шевера (KW 34736).





**Рисунок 1.** Пилкові зерна роду *Plantago* (світлова мікроскопія): **A–D** – *P. lanceolata*; **E–H** – *P. major*; **I–L** – *P. maxima*; **M–P** – *P. media*; **Q–T** – *P. urvillei*. Масштабна лінійка – 10 мкм.

**Figure 1.** Pollen grains of *Plantago* (light microscopy): **A–D** – *P. lanceolata*; **E–H** – *P. major*; **I–L** – *P. maxima*; **M–P** – *P. media*; **Q–T** – *P. urvillei*. Scale bars – 10  $\mu$ m.

*Plantago major* (Рис. 1 Е–Н; Рис. 2 В)

СМ. П. з. (4) 6–10-порові, сфероїдальні, в обрисах округлі, 19,9–23,9 мкм у діаметрі. Пори 2,7–3,3 мкм у діаметрі, з нечіткими, зрідка непомітними краями, порові мембрани горбкуваті. Екзина 1,3–1,6 мкм завтовшки. Скульптура екзини дрібногорбкувата, горбочки чіткі, створюють на поверхні сітчастий рисунок.

СЕМ. Скульптура екзини шипикувато-дрібногорбкувата. Горбочки дрібні, зрідка зливаються своїми основами, утворюючи більші, 0,6–1,5 мкм у діаметрі, на горбочках розташовані шипики на відстані 0,1–0,2 мкм один від одного. Порові мембрани горбкувато-шипикуваті.

Досліджені зразки. 1. м. Київ, Осокорки, заплава на лівому березі Дніпра (пісок), напроти ДРЕС (на правому березі). 15.06.1993. А.П. Ільїнська, М.В. Шевера (KW 34735). 2. Україна. Чернігівська обл., Бобровицький р-н, околиці с. Нова Басань. На піщаному кар'єрі, вздовж дороги. 25.07.2002. А.П. Ільїнська, О.А. Футорна, І.І. Дяченко, Л.М. Ниценко (KW).

*Plantago maxima* (Рис. 1 І–Л; Рис. 2 С, D)

СМ. П. з. (4) 6–8-порові, сфероїдальні, в обрисах округлі, 18,6–22,6 (23,9) мкм у діаметрі. Пори 2,4–2,7 мкм у діаметрі, з нечіткими, нерівними, зрідка непомітними краями, порові мембрани горбкуваті. Екзина 1,1–2,4 мкм завтовшки. Скульптура екзини великогорбкувата, горбочки чіткі, створюють на поверхні сітчастий рисунок.

СЕМ. Скульптура екзини шипикувато-великогорбкувата. Горбочки великі, зрідка зливаються своїми основами, утворюючи більші, 0,8–1,5 мкм у діаметрі, на поверхні горбочків розташовані дрібні

шипики на відстані 0,1–0,2 мкм один від одного. Порові мембрани горбкувато-шипикуваті.

Досліджені зразки. 1. Кіровоградська обл., Новгородківський р-н, Митрофанівська балка. Засолена лука на березі ставу. 21.07.1995. Т.Л. Андрієнко, О.І. Прядко (KW). 2. [Росія] Хакасская авт. обл., Богградський р-н. Окр. с. Бей-Булак, залеж. 27.1968. Н. Мизева, С. Бакина (KW).

*Plantago media* (Рис. 1 М–Р; Рис. 2 Е)

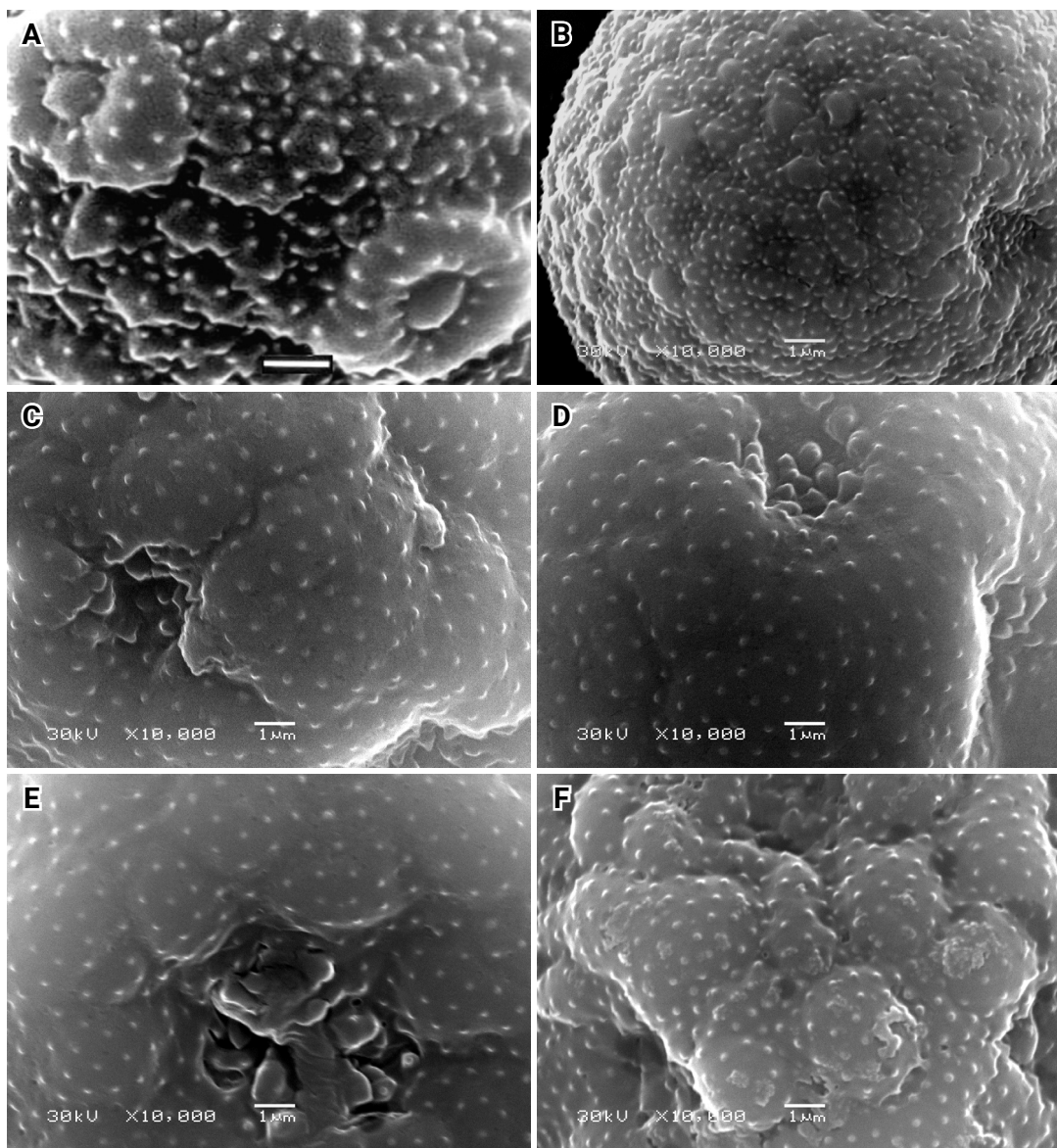
СМ. П. з. (4) 6–10-порові, сфероїдальні, в обрисах округлі, (18,6) 19,9–26,6 мкм у діаметрі. Пори 2,7–5,3 мкм у діаметрі, з нечіткими, нерівними, зрідка непомітними краями, порові мембрани горбкуваті. Екзина 1,3–2,4 мкм завтовшки. Скульптура екзини великогорбкувата, горбочки чіткі, створюють на поверхні сітчастий рисунок.

СЕМ. Скульптура екзини шипикувато-великогорбкувата. Горбочки великі, 1,5–2,0 мкм у діаметрі, з шипиками розташованими на відстані 0,3–0,4 мкм один від одного. Порові мембрани горбкувато-шипикуваті.

Досліджені зразки. 1. Рівненська обл., Дубенський р-н, с. Молодіжне, східні околиці, по краю лісопосадки, біля залізниці VН 554. 18.05.2002. В.І. Гончаренко. (KW 014075). 2. Україна. Тернопільська обл., м. Кременець. Поблизу школи-інтернату. 6.07.2003. Буркальова, Красиленко, Герасимчук (KW).

*Plantago urvillei* (Рис. 1 Q–T; Рис. 2 F)

СМ. П. з. (4) 6–10 (12)-порові, сфероїдальні, в обрисах округлі, (19,9) 21,3–26,6 мкм у діаметрі. Пори 2,7–5,3 мкм у діаметрі, з нечіткими або чіткими краями, порові мембрани горбкуваті, горбочки дуже чіткі. Екзина



**Рисунок 2.** Скульптура екзини пилоквих зерен роду *Plantago* (сканувальна електронна мікроскопія). Шипикувато-дрібногорбкувата: **A** – *P. lanceolata*; **B** – *P. major*. Шипикувато-великогорбкувата: **C, D** – *P. maxima*; **E** – *P. media*; **F** – *P. urvillei*.

**Figure 2.** Exine sculpture of *Plantago* pollen grains (scanning electron microscopy). Spinulose-microturbeculate: **A** – *P. lanceolata*; **B** – *P. major*. Spinulose-macroturbeculate: **C, D** – *P. maxima*; **E** – *P. media*; **F** – *P. urvillei*.

1,3–2,4 мкм завтовшки, дуже чітка. Скульптура екзини великогорбкувата, горбочки чіткі, утворюють на поверхні сітчастий рисунок.

СЕМ. Скульптура екзини шипикувато-великогорбкувата. Горбочки великі, зрідка зливаються своїми основами, утворюючи більші, 1,7–2,0 мкм у



діаметрі, з шипиками розташованими на відстані 0,1 мкм один від одного. Порівні мембрани горбкувато-шипикуваті.

**Досліджені зразки.** 1. Сумська обл., Лебединський р-н, заповідник “Михайлівська цілина”. Плато. 9.VI.1959. З.А. Саричева, Л.Г. Оляницька (KW). 2. Закарпатська обл., Ужгородський р-н, с. Кам’яниця-Невицьке. На схилах. 8.VI.1970. О. Дубовик (KW).

Результати паліноморфологічного аналізу показали, що серед досліджених видів найбільш вирізняються пилкові зерна *P. lanceolata*, які характеризуються чітким обідком та кришечкою (Рис. 1 А–D; Рис. 2 А), чого не виявлено в інших видів. Серед решти видів вирізняються пилкові зерна *P. major*, які мають шипикувато-дрібногогорбкувату скульптуру екзини (Рис. 1 Е–Н; Рис. 2 В), та пилкові зерна *P. maxima*, які мають менший діаметр пор (Рис. 1 І–L). Пилкові зерна близько споріднених видів *P. media* та *P. urvillei* подібні, але у *P. urvillei* чіткіші пори та екзина, а також скульптура порових мембран та екзини (Рис. 1 Q–T).

## Висновки

Нами вперше наведено узагальнені результати палеофлористичних досліджень для п’яти модельних видів роду *Plantago* (*P. lanceolata*, *P. major*, *P. maxima*, *P. media* та *P. urvillei*) та для кожного з них реконструйована історія поширення на рівнинній частині України в просторі та часі. Ці дані дозволяють суттєво деталізувати картину змін флори та рослинності минулого. Наведені приклади обґрунтовують особливу

важливість їхнього використання при внесенні коректив до реконструкцій як природних, так і антропогенних перебудов рослинного покриву на досліджуваній території впродовж основних періодів аллєреду–голоцену. Узагальнено кількісні та якісні діагностичні ознаки пилкових зерен модельних видів роду *Plantago*, використання яких є перспективним при видовій ідентифікації викопного пилку під час спорово-пилкового аналізу.

## References

- Andrieieva O.O.** 2011. Holocene palynoflora by northern part of Podolia (Ukraine). *XIII Rossiyskaya palinol. konf. s mezhdun. uchastiem “Problemy sovremennoy palinologii”* (Syktyvkar, Respublika Komi, 5–8 September 2011). **Vol. 2:** 13–18. (In Russian)
- Artyushenko A.T., Romanova L.S.** 1984. *Morfologiya pyltysy reliktovykh, endemichnykh i redkikh vidov flory Ukrainy*. Naukova dumka, Kiev. (In Russian)
- Behre K.** 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen et Spores* **23** (2): 225–245.
- Bezusko L., Tsymbalyuk Z.** 2011. Palynotheca of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. In: Shiyani N.M. (ed.), *Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum*: 138–141. Alterpress, Kyiv. (In Ukrainian)
- Bezusko L.G.** 2012. Paleobotanical characteristics of unique findings from archaeological excavations (Ukraine). *Ukr. Bot. J.* **69** (4): 530–543. (In Ukrainian)
- Bezusko L.G.** 2013. The pollen grains of cultivated and weed plants in the Late Holocene deposits of Ukrainian Polissia. *Ukr. Bot. J.* **70** (3): 318–325. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.03.318> (In Ukrainian)
- Bezusko L.G., Bezusko A.G.** 2002. Significance of palynomorphological studies of modern plants for Quaternary paleoecology. *Naukovi zapysky NaUKMA. Biologiya ta ekologiya* **20** (2): 425–428. (In Ukrainian)
- Bezusko L.G., Bezusko A.G., Tsymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L.** 2007. Prospects of using pollen grains of the genus *Plantago* L. (Plantaginaceae Juss.) for determining anthropogenic changes of the vegetation cover of Ukraine in the Holocene. *Ukr. Bot. J.* **64** (1): 3–12. (In Ukrainian)

- Bezusko L.G., Bezusko T.V., Mosyakin S.L. 2002.** A partial reconstruction of the flora and vegetation in the central area of early medieval Kiev, Ukraine, based on the results of palynological investigations. *Urban Habitats* **1** (1): 105–119. [http://urbanhabitats.org/v01n01/medievalkiev\\_pdf.pdf](http://urbanhabitats.org/v01n01/medievalkiev_pdf.pdf)
- Bezusko L.G., Karpiuk T.S., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. 2012.** The pollen floras of the Allerød and Late Dryas deposits of the Left-Bank Forest-Steppe zone of Ukraine. *Naukovi zapysky NaUKMA. Biologiya ta ekolohiya* **132**: 9–14. (In Ukrainian)
- Bezusko L.G., Kotova N.S. 1997.** Kultura lineynolentochnoy keramiki na Ukraine i ee prirodnoe okruzhennie. In: *Arkheologiya i etnologiya Vostochnoy Evropy*: 140–153. OGU, Odessa. (In Russian)
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L. 2016.** Prostorovo-chasova dyferentsiatsiya poshyrennya deyaktykh modelnykh taksoniv peryhlyatsialnoho typu roslynnoho pokryvu lisovoi zony Ukrainy protyahom piznoho driasu-holotsenu. *XXXVII sesiya Paleontolohichnoho tovarystva NAN Ukrainy "Problemy obgruntuvannya rehionalnykh stratoniv fanerozoju Ukrainy"* (Kyiv, 7–9 September 2016): 113–115. (In Ukrainian)
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. 2009.** Flora and vegetation of the Ovruch Ridge (Northern Ukraine) in the Early Middle Ages according to palynological evidence. *Quatern. Int.* **203** (1–2): 120–128. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.04.016>
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. 2011.** Patterns and trends of development of the plant cover of Ukraine in the Late Pleistocene and Holocene. Alterpress, Kyiv. (In Ukrainian)
- Bezusko T.V. 1998.** O vliyanii khozyaystvennoy deyatelnosti cheloveka na rastitelnyi pokrov Chernigovskogo Polesya v pozdnem golotsene (po materialam stoyanki Avtunichi). *Glavneyshie itogi v izuchenii chetvertichnogo perioda i osnovnye napravleniya issledovaniy v XXI veke*: 251–252. Saint-Petersburg. (In Russian)
- Bezusko T.V., Tichonenko Y.I. 1999.** Flora and vegetation reconstruction of the time of calf's life and death from Scythian burial ground (Pereschepino site, Poltava region). *Ukr. Bot. J.* **56** (6): 600–605. (In Ukrainian)
- Bolikhovskaya N.S. 1995.** Evolyutsiya lessovo-pochvennoy formatsii Severnoy Evrazii. *Izd-vo Mosk. un-ta, Moskva.* (In Russian)
- Chumak N.M. 2012.** Do dynamiky roslynnoho pokryvu Prykarpattya u piznolodovykiv'i ta holotseni (za danymy palinologichnoho vyvchennya torfovyscha Pidluzhzhya). *Mizhnar. nauk. konf. "Evolyutsiya ta antropohenizatsiya landshaftiv peredhirskykh i hirsykh terytoriy"* (Chernivtsi, 31 May –2 June 2012): 27–28. (In Ukrainian)
- Elovicheva Y.K. 2003.** Opornye razrezy pleystotsena Ukrainy i ikh korrelyatsiya s territoriy Belarusi. *IGAN Ukrainy. Mn. BGU.* (In Russian)
- Erdtman G. 1952.** Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. *Almqvist & Wiksell, Stockholm.*
- Harmata K., Kalinovyč N., Budek A., Starkel L., Veličkievič F. 2006.** Mire and Dnister valley near Majnyč. In: Harmata K., Machnik J., Starkel L. (eds), *Environment and man at the Carpathian foreland in the upper Dnister catchment from Neolithic to early Mediaeval period*: 32–43. Polska Akademia Umiejętności, Kraków.
- Horbanenko S.A., Pashkevych H.O. 2010.** Zemlerobstvo davnikh slov'yan. *Akademperiodyka, Kyiv.* (In Ukrainian)
- Kalinovyč N., Budek A., Starkel L. 2006.** Peat-bog in the Bystrycia River valley near Ozerne. In: Harmata K., Machnik J., Starkel L. (eds), *Environment and man at the Carpathian foreland in the upper Dnister catchment from Neolithic to early Mediaeval period*: 44–51. Polska Akademia Umiejętności, Kraków.
- Kalynovych N. 2000.** Palynological investigations of vegetation development in Upperdnister plane during Holocene. *Naukovyi visnyk Ukr. derzh. lisotekhnichnoho un-tu, Lviv* **10** (3): 69–74. (In Ukrainian)
- Kalynovych N. 2001.** Human impact on the vegetation cover in the Upper Dnister plane during Late Holocene. *Pratsi naukovoho tovarystva im. Shevchenka. Ekolohichnyi zbirnyk* **7**: 221–226. (In Ukrainian)
- Kalynovych N., Harmata K. 2001.** Rekonstruktsiya istorii roslynnosti Verkhnodnistrovskoi rivnyni v holotseni na osnovi palinologichnoho analizu torfovyykh vidkladiv. *Visnyk Lviv. un-tu. Seriya biologiya* **27**: 78–99. (In Ukrainian)
- Kremenetski C.V. 1991.** Paleoeкологиya drevneyshikh zemledeltsev i skotovodov Russkoy ravniny. *Nauka, Moskva.* (In Russian)
- Kremenetski C.V. 1995.** Holocene vegetation and climate history of southwestern Ukraine. *Rev. Palaeobot. Palynolog.* **85**: 289–301. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)00123-2](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)00123-2)
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972.** Pylytsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR. *Vol. 1.* Nauka, Leningrad. (In Russian)
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978.** Pylytsa dvudolnykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR. *Nauka, Leningrad.* (In Russian)
- Monoszon M.K. 1973.** Opredelitel pylytsy vidov semeystva marevykh (posobie po sporovopylytsevomu analizu). *Nauka, Moskva.* (In Russian)

- Monoszon M.K. 1976.** Diagnostika pylttsy vidov roda *Thalictrum* L. In: Zaklinskaya E.D. (ed.), *Palinologiya v SSSR*: 24–27. Nauka, Moskva. (In Russian)
- Monoszon M.K. 1985.** Morfologiya pylttsy vidov roda *Plantago* L. (posobie dlya sporovo-pyltsevoogo analiza). *Palinostratigrafiya mezozoya i kaynozoya Sibiri*: 65–72. Novosibirsk. (In Russian)
- Mosyakin S.L., Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.N. 2017.** Stepnye vidy v palinoflorakh otlozheniy pozdnego drias–golotsena ravninnoy chasti Ukrainy. *XIV Vserossiyskaya palinologicheskaya konf. "Aktualnye problemy sovremennoy palinologii"*: 202–205. Geograficheskii fakultet MGU, Moskva. (In Russian)
- Pashkevich G.A. 1977.** Palynological study of the section of the site Korman IV. *The multilayer Paleolithic site Korman IV on the Middle Dnister*: 105–111. Nauka, Moscow. (In Russian)
- Pashkevich G.A. 1981.** Dinamika rastitel'nogo pokrova Severo-Zapadnogo Prichernomor'ya v golotsene, ego izmeneniya pod vliyaniem cheloveka. *Antropogennyye faktory v istorii razvitiya sovremennykh ekosistem*: 74–86. Nauka, Moskva. (In Russian)
- Pashkevich G.A. 1989.** Paleobotanicheskie issledovaniya tripolskikh materialov mezhdurechya Dnepra i Yuzhnogo Buga. *Pervobytnaya arkhologiya*: 132–141. Naukova dumka, Kiev. (In Russian)
- Prokudin Y.N. (ed.) 1987.** Opredelitel vyschykh rasteniy Ukrainy. Naukova Dumka, Kiev. (In Russian)
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Thomas A.L. 1994.** Glossary of pollen and spore terminology. LPP Foundation, Utrecht.
- Resler I., Kalynovych N., Harmata K. 2002.** The alder forests in the Upper Dnister plain and history of their origin. *Yu.D. Kleopov ta suchasna botanichna nauka*: 279–186. Kyiv. (In Ukrainian)
- Romanova L.S., Bezusko L.G. 1987.** Pollen of certain species of weed plants of the family Caryophyllaceae Juss. – an indicator of human economic activity in the past. *Ukr. Bot. J.* **44** (1): 42–46. (In Ukrainian)
- Tokarev P.I. 2002.** Morfologiya i ultrastruktura pyltsevykh zeren. KMK, Moskva. (In Russian)
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. 2011.** Palinomorfologiya Chenopodiaceae Vent. ta *Plantago* L. flory Ukrainy dlya tsiley palinologii vidkladiv kvarteru. *XXXIII sesiya Paleontologichnoho tovarystva NAN Ukrainy "Problemy stratygrafii i korelyatsii fanerozoyskykh vidkladiv Ukrainy"*: 118–119. (In Ukrainian)
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. 2017a.** Pollen morphology of representatives of the genus *Sambucus* (Sambucaceae / Adoxaceae) in the flora of Ukraine for spore-pollen analysis. *Ukr. Bot. J.* **74** (2): 122–130. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.02.122> (In Ukrainian)
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. 2017b.** Pollen morphology of species of the genus *Viburnum* (Viburnaceae / Adoxaceae) in the flora of Ukraine for spore-pollen analysis. *Ukr. Bot. J.* **74** (3): 224–232. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.03.203> (In Ukrainian)
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G., Tsybalyuk T.I. 2012.** Palynomorphological features of *Suaeda acuminata* (C.A. Mey.) Moq., *Suaeda prostrata* Pall. and *Tamarix ramosissima* Ledeb. *Mod. Phytomorphol.* **1**: 167–172. <https://doi.org/10.5281/zenodo.162779> (In Ukrainian)
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. 2013.** Atlas of pollen grains of representatives of Plantaginaceae and Scrophulariaceae. Nash Format, Kyiv. (In Ukrainian)
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. 2005.** New approaches to developing an identification manual of pollen of Chenopodiaceae for pollen analysis (taxa occurring in Ukraine). *Naukovi zapysky NaUKMA. Biologiya ta ekolohiya* **43**: 19–25. (In Ukrainian)
- 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. *Ukr. Bot. J.* **65** (4): 520–534. (In Ukrainian)