

НОВІ ПІДХОДИ У РОЗРОБЦІ ВИЗНАЧНИКА ПИЛКУ ЛОБОДОВИХ ДЛЯ ЦІЛЕЙ ПИЛКОВОГО АНАЛІЗУ (ТАКСОНИ ФЛОРИ УКРАЇНИ)

Наведено результати паліноморфологічного вивчення 80 видів родини Chenopodiaceae флори України (світлова та сканувальна електронна мікроскопія). Запропоновано основні принципи побудови нового визначника пилкових зерен Chenopodiaceae для цілей спорово-пилкового аналізу. Узагальнено дані про таксономічний склад Chenopodiaceae у викопних флорах пізнього плейстоцену та голоцену України.

Родина лободових (*Chenopodiaceae*) належить до надзвичайно перспективних груп для палінології відкладів пізнього кайнозою, а особливо квартеру, на території Північної Євразії [1-8 та ін.]. Відомо, що при реконструкції змін у складі рослинного покриву основних етапів пізнього кайнозою України помітну роль відіграють дані про участь пилку лободових у складі викопних спорово-пилкових комплексів [9-14 та ін.]. Зазначимо, що у використанні даних про участь пилку лободових у складі палінологічних характеристик відкладів пізнього кайнозою України можна умовно виділити два етапи. Для першого з них характерною є ідентифікація викопного пилку лободових до рівня родини, для другого - визначення пилкових зерен доброї збереженості до видового рівня. Протягом останніх 30 років ідентифікація викопного пилку лободових до рівня виду сприяла суттєвій деталізації палеоботанічних реконструкцій для основних етапів плейстоцену та голоцену України [15-20 та ін.].

Важливим при проведенні палеоботанічних реконструкцій на основі палеопалінологічних характеристик є врахування результатів вивчення поверхневих проб ґрунтів різного генезису. В Україні такі методичні розробки з урахуванням визначення пилку лободових до рівня родини були проведені Р. Я. Арап [21-23]. Узагальнені дані наведено у праці О. Т. Артюшенкотайїспівавторів [24]. При прове-

денні подальших спорово-пилкових досліджень поверхневих ґрунтів степової зони України пилки родини лободових, що добре зберігся у викопному стані, визначався до видового рівня [25; 26]. Комплексні геоботанічні та палеопалінологічні дослідження поверхневих проб ґрунтів України з подальшим систематичним застосуванням видових визначень викопного пилку лободових дають змогу дійти висновку, що їх високий вміст у складі викопних спорово-пилкових спектрів, як правило, свідчить про наявність порушених (природним чи штучним шляхом) або засолених ґрунтів і не є доказом поширення в минулому злаково-лободових та злаково-полиново-лободових фітоценозів [18]. А наявність у складі викопних спорово-пилкових спектрів пилку лободових у кількості, яка перевищує 60 %, вказує на поширення у минулому галофітних рослинних угруповань [27]. Отримані дані стосовно визначення викопного пилку лободових, як на родинному, так і видовому рівнях, дали змогу визначити основні домінантні комплекси пилкових спектрів поверхневих проб ґрунтів правобережжя та лівобережжя степової зони України [28] та внести корективи до типології субфосильних пилкових спектрів аридної зони Європейської частини колишнього Радянського Союзу [29].

Аналіз та узагальнення результатів видової ідентифікації викопного пилку лободових у складі палінологічних характеристик відкладів

плейстоцену України свідчить, що на сьогодні найповніше охарактеризована палінофлора лободових пізнього плейстоцену Волино-Поділля [19; 30 та ін.]. За цими даними, у складі колективної викопної палінофлори пізнього плейстоцену лободові представлені 18 видами: *Atriplex oblongifolia* Waldst. & Kit., *A. patula* L., *A. prostrata* Boucher ex DC, *A. sagittata* Borkh., *A. tatarica* L., *Chenopodium album* L., *C. foliosum* Aschers., *C. glaucum* L., *C. polyspermum* L., *C. rubrum* L., *C. suecicum* J. Murr., *C. urbicum* L., *C. vulvaria* L., *Corispermum hyssopifolium* L. s. 1., *Dysphania botrys* (L.) Mosyakin & Clemants, *Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Borbas, *Polycnemum arvense* L., *Salsola tragus* L. Вони є представниками сучасної флори Волино-Поділля, що налічує 8 родів та 37 видів зазначеної родини. Встановлено, що 8 видів, які входили до складу флори лободових пізнього плейстоцену, не є компонентами сучасної флори дослідженої території: *Bassia sedoides* (Pall.) Ashers., *Ceratocarpus arenarius* L., *Dysphania aristata* (L.) Mosyakin & Clemants, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., *S. prostrata* Pall. [8].

Отримані нами матеріали та аналіз даних літератури свідчать про наявність видових визначень викопного пилку лободових у палінологічних характеристиках відкладів раннього та середнього плейстоцену Півдня України [14; 20 та ін.] і відкладів пізньолободовиків'я (алерд, пізній дріас) рівнинної частини України [15; 31-33 та ін.]. Зазначимо, що видові визначення пилку лободових дали змогу суттєво деталізувати палеоботанічні реконструкції пізнього плейстоцену Середнього Подністров'я [34; 35] та Новгород-Сіверського Полісся [35]. Сучасний рівень палінологічних досліджень відкладів голоцену України надає можливість не тільки визначати загальний склад викопних палінофлор для різних часів голоцену, а й аналізувати їх природну та антропогенну складові. Важливими при проведенні таких палеоботанічних реконструкцій є відомості про видовий склад лободових та результати його екологічного аналізу [7].

Надійну основу для ідентифікації викопного пилку створюють спеціальні паліноморфологічні дослідження сучасних рослин для цілей спорово-пилкового аналізу, розроблені за комплексом якісних та кількісних ознак, що розглядаються у порядку їх діагностичної значущості [5]. Результати таких цілеспрямованих паліноморфологічних досліджень є методичною основою для розвитку як методу спорово-пилкового аналізу, так і індикаційної палеофлористики [5; 36].

Окремі відомості про морфологічні ознаки пилку родини лободових, у яких вміщено малюнки, що дають змогу ідентифікувати пилкові зерна у викопному стані, наведено вже у перших визначниках, розроблених для цілей спорово-пилкового аналізу [37; 38]. Ще в 1950-ті роки О. Д. Заклінська вказувала на перспективність вивчення морфологічних особливостей пилкових зерен представників *Chenopodiaceae*. Вона зазначала, що ідентифікація викопного пилку лободових є надзвичайно важливою, оскільки представники цієї родини дуже різноманітні за своєю екологією. На її думку, одним з найголовніших завдань паліноморфології лободових було встановлення ознак, на основі яких пилки родини лободових можна було б визначати до родового та видового рівнів. У працях О. Д. Заклінської можна знайти короткі описи пилку окремих представників лободових, що супроводжуються схематичними малюнками [39; 40]. Водночас вона відзначала досить одноманітну будову пилку лободових і підкреслювала, що його кількісні ознаки дуже варіюють у межах роду й виду, що суттєво ускладнює ідентифікацію викопного пилку лободових на цих таксономічних рівнях. Отримані О. Д. Заклінською дані дали змогу їй дійти висновку, що єдині ознаки родових відмінностей пилку, а саме діаметр зерна і кількість пор, можуть бути використані лише в деяких випадках [39].

Згодом морфологію пилку представників *Chenopodiaceae* почала досліджувати М. Х. Моносзон. У 1951-1952 рр. виходять її перші праці, присвячені паліноморфології представників лободових для цілей спорово-пилкового аналізу. Пізніше, 1973 р., виходить її узагальнююча праця «Определитель пыльцы видов семейства маревых (пособие по спорово-пыльцевому анализу)». У цьому дослідженні наведено детальні характеристики пилкових зерен 99 видів родини *Chenopodiaceae* флори колишнього Радянського Союзу. В основу визначника було покладено комплекс морфологічних та морфометричних ознак, який містив елементи будови і розміри пилку, розташовані в порядку їх діагностичної значущості: I - кількість пор; II - характер контуру зерна (1 - слабкохвилястий; 2 - значно хвилястий; 3 - не хвилястий, рівно округлий); III - діаметр пор; IV - діаметр зерна; V - інші ознаки (1 - текстура екзини; 2 - порові каналці; 3 - товщина екзини) [5]. За цими ознаками дослідниця склала ключі для визначення видів *Chenopodiaceae* за пилковими зернами. Поряд з описами пилку видів М. Х. Моносзон наводить характеристику пилку родини лободових за підродинами *Cyclolobeae* C. A. Mey. і *Spirolobeae* C. A. Mey. (які нині систематика-

ми не визнаються як монофілетичні природні таксони). Вона зазначає, що в межах єдиного багатопорового типу можна виокремити цілу низку морфологічних особливостей, які дають змогу робити визначення пилку до рангу роду і навіть виду. Проте для деяких родів (зокрема, *Suaeda*, *Atriplex*, *Corispermum* та ін.) визначення пилку до виду досить ускладнене. А для родів *Salsola*, *Kochia*, *Chenopodium* видові визначення можливі у зв'язку із значним різноманіттям морфологічних ознак пилку [3-5]. Для характеристики пилку підродин лободових дослідниця пропонує використовувати відношення діаметра пор до діаметра зерна (індекс а). Величина цього індексу в межах родини варіює від 3,1 до 12,1. Для пилку підродини *Cyclolobeae*, що має дрібні пори, індекс має величину більше 6. Для пилку підродини *Spirolobeae* з великими порами величина індексу становить менше 6. М. Х. Моносзон пропонує використовувати цей індекс для розрізнення пилку видів лободових з пилком інших родин. Наприклад, для пилку *Salsola subaphylla* (*Chenopodiaceae*) величина індексу становить 4,4-5,7, а для *Silene repens* (*Caryophyllaceae*) - від 5,4 до 6,7. Авторка зазначає, що видові визначення можливі, оскільки окремі ознаки будови пилку і їх поєднання досить стійкі в межах видів. М. Х. Моносзон дослідила пилкові зерна декількох зразків *Krascheninnikovia ceratoides*. Дослідження показали, що суттєвих відмінностей у морфологічних ознаках пилку різних зразків не спостерігається, однак існує характерне варіювання діаметра зерна і товщини екзини. У викопного пилку морфологічні та морфометричні ознаки можуть мати ширші межі коливань. Для пилку різних видів вони виражені по-різному, у одних варіюють тільки кількісні ознаки, в інших - і кількісні, і якісні. Такі відхилення пов'язані з тим, що у фосильному стані перебуває як еталонний пиллок не одного екземпляра (а часто навіть і не однієї популяції), а пиллок з багатьох зразків, популяцій чи навіть видів, а також матеріал, який накопичився за багато років [3; 4].

Слід зазначити, що описи пилку 24 видів лободових та їх мікрофотографії наведено в першому томі визначника для цілей палінології відкладів квартеру Європейської частини колишнього Радянського Союзу [41].

М. Х. Моносзон зазначає, що для видових визначень фосильних мікрозалишків необхідно використовувати лише добре збережений пиллок [3-5]. Відомо, що ідентифікація пилку представників родини лободових до видового рівня у складі спорово-пилкових спектрів з відкладів квартеру багатьох розрізів території колишнього Радянського Союзу, що була

проведена особисто М. Х. Моносзон та за допомогою її визначника [5] іншими дослідниками, істотно розширила наші відомості про палеоекологічні умови міжльодовикових, міжстадіальних та льодовикових етапів квартеру Північної Євразії. Але не можна заперечувати і той факт, що усунення труднощів в обґрунтуванні достовірності видових визначень викопного пилку лободових [42; 43] потребує продовження паліноморфологічного вивчення лободових для цілей спорово-пилкового аналізу. Зважаючи на те, що у деяких випадках точне визначення пилку лободових до виду ускладнене навіть на сучасному матеріалі через різні причини (наприклад, гібридизація, внутрішньовидова варіабельність та ін.), ми на прикладі *Chenopodiaceae* флори України спробували здійснити пошук інших суттєвих ознак для визначення викопного пилку.

Для цілей спорово-пилкового аналізу ми провели паліноморфологічні дослідження 80 видів, що належать до 22 родів лободових флори України. Для паліноморфологічних досліджень використано гербарний матеріал. Зразки пилку було відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (Київ, *KU*). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, *Biolar*) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом G. Erdtman [38]. Вимірювали 20 пилкових зерен кожного зразка при збільшенні $\times 700$. Мікрофотографії пилкових зерен зроблено фотокамерою Contax 167 МТ при збільшенні $\times 1000$ на мікроскопі Axioskop. Морфологію пилку під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, *JSM-35C*) ми вивчали на неацетолізованому і лише окремі зразки - на ацетолізованому пилку. Матеріал фіксували у 96-процентному етанолі та напилювали шаром золота. При складанні характеристик пилку використано сучасну термінологію П. І. Токарева [44].

Відомо, що при визначенні викопного пилку, як правило, користуються описами, зробленими під світловим мікроскопом. Однак сучасний рівень палінологічних досліджень вимагає вивчення оболонки пилку також і під сканувальним електронним мікроскопом [45]. Оскільки ми провели детальні дослідження ультраскульптури поверхні мезопоріуму і порових мембран під сканувальним електронним мікроскопом, це дало змогу переглянути й уточнити важливість деяких ознак пилку, що можуть бути використані при ідентифікації фосильного пилку лободових. Перш за все це стосується характеру скульптури та текстури екзини. Зосередимося на характеристиці *якісних ознак* пилку лободових, які спостерігаються під світловим мікроскопом (див. рис. 1).

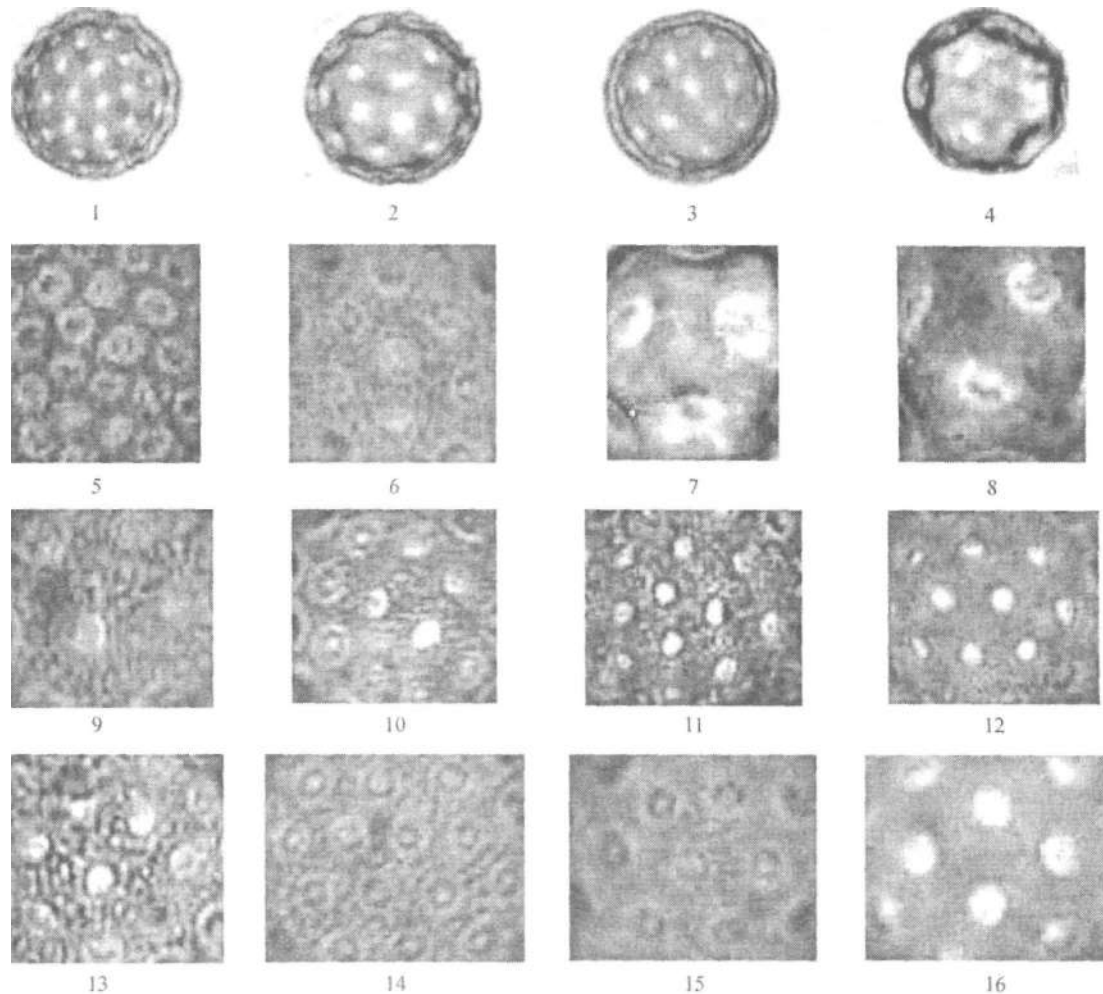


Рис. 1. Морфологічні ознаки пилку представників родини лободових (СМ): форма (1, 2, 3, - сфероїдальна, 4 - багатогранна); обрис (1 - хвилястий, 2 - слабкохвилястий, 3 - округлий, 4 - округло-кутастий); облямівка (5 - чітка, 6 - нечітка, 7, 8 - не проглядається); скульптура (9 - чітка, 10 - нечітка, 11, 12 - не проглядається); текстура (13 - внутрішньовеликокрапчаста, 14 - внутрішньоневеликокрапчаста, 15 - внутрішньодрібнокрапчаста, 16 - внутрішньодрібнокрапчаста, не проглядається).

Форма і обрис. Досліджено пилкові зерна сфероїдальної (в обрисі слабкохвилясті, хвилясті або округлі) або багатогранної форми (в обрисі округлі, округло-кутасті або кутасті).

Апертури. За типом апертур пилкові зерна багатопорові з порами, що рівномірно розташовані на поверхні оболонки. Обриси пор округлі, зрідка видовжені, чіткі або нечіткі, зрідка не проглядаються. Навколо пор спостерігається світла кільцева зона, для якої М. Х. Монозон запропонувала термін «облямівка» [5]. Ми погоджуємося з М. Х. Монозон в тому, що облямівка видима лише при певному положенні тубуса мікроскопа. Наші дослідження засвідчують, що для пилкових зерен одного зразка облямівка може бути чіткою і нечіткою. У пилку окремих представників, зокрема роду *Polycnemum*, вона не проглядається. Чіткість облямівки залежить деякою мірою від ступеня заглиблення пор, що характерно для пилку з великою їх кількістю.

Якщо пори достатньо заглиблені, облямівка чітка, коли вони підняті - нечітка.

Екзина. Оптичний розріз екзини дає змогу розглянути ектекзину й ендекзину. Ендекзина тонша за ектекзину, вона є чіткою і рівномірно потовщеною або ж нечіткою і нерівномірно потовщеною, інколи межі ектекзини та ендекзини важко відділити. Стовпчиковий шар ектекзини містить стовпчики циліндричної форми, які переважно нечіткі або не проглядаються, зрідка чіткі. Проекції стовпчиків утворюють текстуру екзини.

Текстура екзини. Під світловим мікроскопом можна спостерігати, що стовпчики проектується світлими крапками. Порівняно товсті стовпчики проектується великими крапками, і текстуру ми характеризуємо як внутрішньовеликокрапчасту. Відповідно, стовпчики порівняно меншого розміру утворюють внутрішньодрібнокрапчасту текстуру і стовпчики порівняно невеликого роз-

міру - внутрішньоневеликокрапчасту. Крапки текстури розташовані рідко або густо, текстурний малюнок чіткий або нечіткий.

Скульптура екзини у досліджених пилкових зерен формують шипики. На початкових етапах, коли морфологію пилку вивчали лише під світловим мікроскопом, встановити наявність шипиків на поверхні екзини було досить важко. Тому деякі автори при описі пилку лободових вказують, що скульптура відсутня [41] або поверхня екзини гладка [5]. Наші дослідження ацетолізованих пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом показали, що шипики не руйнуються після ацетолісної обробки, а, отже, при визначенні пилку необхідно враховувати цю ознаку. Слід зауважити, що шипики у пилку лободових незначного розміру. Дослідження пилкових зерен під світловим мікроскопом надають можливість вивчати найбільші скульптурні елементи екзини. Підтвердити існування на поверхні екзини дрібних шипиків можливо лише при дослідженні пилку під сканувальним електронним мікроскопом. Для досліджених пилкових зерен відповідно до розмірів шипиків встановлено три підтипи скульптури: великошипикуватий (діаметр шипиків біля основи становить 0,2-0,4 мкм, а висота-0,15-0,3 мкм), дрібношипикуватий (відповідно 0,1-0,2 та 0,15-0,2 мкм) і ультрадрібношипикуватий (відповідно 0,05-0,2 та до 0,1 мкм). Дослідження під світловим мікроскопом показали, що чітко розмежувати ці підтипи неможливо. У пилку з ультрадрібношипикуватою скульптурою під світловим мікроскопом шипики нечіткі або майже не проглядаються, тому поверхня виглядає гладкою і видно лише текстурний рисунок. У пилку з дрібношипикуватою скульптурою на поверхні проглядаються нечіткі або чіткі шипики, далі видно текстурний рисунок. У пилку з великошипикуватою скульптурою проглядаються чіткі шипики, далі йде текстурний рисунок. При визначенні пилку дуже важливо розмежувати скульптуру і текстуру екзини.

Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом показали, що *скульптуру поверхні порових мембран* також формують шипики. Під світловим мікроскопом можна спостерігати, що

шипики розташовані у центрі і займають більшу частину, розташовані майже по всій поверхні або не проглядаються. Як правило, більша кількість шипиків на поверхні порових мембран характерна для пилку з більшим діаметром пор. Під світловим мікроскопом можна побачити, що вони розташовані по всій поверхні або займають більшу її частину. У пилку з меншим діаметром пор шипиків значно менше на поверхні порових мембран, тому під світловим мікроскопом можна спостерігати, що вони розташовані у центрі або не проглядаються.

Кількісні ознаки

Кількість пор підраховується на всьому зерні. Спочатку підраховують пори, які розташовані по обрису зерна і видимі в оптичному розрізі, потім на одній поверхні. Для того щоб отримати загальну кількість пор, необхідно подвоїти кількість пор на одній поверхні і додати кількість пор, що підрахована по обрису [5]. Для досліджених пилкових зерен характерна кількість пор 8-100 (150). Встановлено, що найменша їх кількість властива для пилку всіх видів роду *Poÿcnetum* та ін., найбільша - для пилку видів *Spinacia*, *Bassia*, *Kochia* та ін.

Відстань між порами вимірювалася в центрі зерна між краями сусідніх пор; вона становить 1,33-5,32 мкм. Відстань між центрами пор обчислювалася додаванням діаметра однієї пори до відстані між краями пор [5].

Діаметр пилкових зерен варіює від 13,3 до 53,2 мкм, **діаметр пор** - 1,33-6,65 мкм, **товщина екзини** - 1,2-3,32 мкм.

Отримані нами дані покладено в основу нового визначника пилку лободових для цілей спорово-пилкового аналізу. Вперше базовими визначено якісні ознаки пилку лободових, а саме текстура та скульптура екзини, за якими ми виокремили дев'ять груп. Ми пропонуємо використовувати новий визначник для ідентифікації фосильного пилку лободових спочатку до окремих груп і підгруп (за кількістю пор) з подальшим зіставленням комплексу якісних і кількісних ознак пилку певного виду з пилком інших видів.

1. Гричук В. П. Итоги изучения истории флоры и растительности на территории СССР и задачи дальнейших работ // Палинология четвертичного периода. - М.: Наука, 1985. - С. 5-23.
2. Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. - М.: Наука, 1989. - 183 с.
3. Монозон М. Х. Описание пыльцы видов семейства маревых, произрастающих на территории СССР (для целей пыльцевого анализа) // Тр. Геогр. ин-та АН СССР. Мат-лы по геоморф. и палеогеогр. СССР. - 1952. - Т. 52. - Вып. 7. - С. 127-196.
4. Монозон М. Х. О видовых определениях ископаемой пыльцы маревых // Докл. АН СССР. - М.: Изд-во АН СССР, 1957. - Т. 114. - № 3. - С. 648-651.
5. Монозон М. Х. Определитель пыльцы видов семейства маревых (пособие по спорово-пыльцевому анализу). - М.: Наука, 1973. - 96 с.
6. Монозон М. Х. Флора маревых в плейстоценовых отложениях Европейской территории СССР // Палинология четвертичного периода. - М.: Наука, 1985. - С. 25-44.
7. Безусько Л. Г., Мосякін С. Л., Цимбалюк З. М. Пилок родини *Chenopodiaceae* Vent. - індикатор природних та ан-

- тропогенних змін рослинного покриву України в голоцені // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська академія». Природничі науки. - 2003. - Т. 22. - С. 392-395.
8. Безусько Л. Г., Мосякін С. Л. Видовые определения пыльцы маревых и возможности их использования в палинологии отложений квартера Украины // Тезисы V чтений А. Н. Криштофовича (Санкт-Петербург, 25-26 октября 2004 г.). - СПб: РАН, БИН, РБО, 2004. - С. 3-4.
 9. Артюшенко А. Т. Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа). - К.: Наук. думка, 1970. - 173 с.
 10. Артюшенко А. Т., Арап Р. Я., Безусько Л. Г. История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде. - К.: Наук. думка, 1982. - 136 с.
 11. Артюшенко А. Т., Пашкевич Г. А., Паршикура С. И., Карева Е. В. Палеоботаническая характеристика опорных разрезов четвертичных (антропогенных) отложений средней и южной части Украины. - К.: Наук. думка, 1973. - 96 с.
 12. Шекина Н. А. История флоры и растительности юга Европейской части СССР в позднем миоцене - раннем плиоцене. - К.: Наук. думка, 1975. - 200 с.
 13. Сябрий С. В., Шекина Н. А. История растительного покрова Украины в миоцене. - К.: Наук. думка, 1983. - 172 с.
 14. Губонина З. П. Палинологические исследования основных горизонтов лессов и ископаемых почв южной части русской равнины // Проблемы палеогеографии лессовых и перигляциальных областей. - М.: ИГ АН СССР, 1975. - С. 43-59.
 15. Пашкевич Г. А. Динамика растительного покрова Северо-Западного Причерноморья в голоцене, его изменения под влиянием человека // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. - М.: Наука, 1981. - С. 74-86.
 16. Болиховская Н. С., Пашкевич Г. А. Динамика растительности в окрестностях стоянки Молодова-1 в позднем плейстоцене (по материалам палинологического исследования) // Молодова-1. Уникальное мустьерское поселение на Среднем Днестре. - М.: Наука, 1982. - С. 120-145.
 17. Гуртовя Е. Е. Условия формирования дубового горизонта на северной окраине Подольской возвышенности // Палинология четвертичного периода. - М.: Наука, 1985. - С. 147-158.
 18. Безусько Л. Г., Костылев А. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Маревые степной зоны Украины в голоцене // Ботан. журн. - 1992. - Т. 77. - № 11. - С. 67-71.
 19. Безусько Л. Г., Безусько А. Г. Палинологічна характеристика верхньоплейстоценових лесів Волино-Поділля // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська академія». Біологія та екологія. - 1999. - Т. 10. - С. 4-9.
 20. Комар М. С. Стратиграфія та палеогеографія раннього плейстоцену півдня України: Автореф. дис. ... канд. геол. наук. - К., 1997. - 22 с.
 21. Арап Р. Я. Палинологічні дослідження поверхневих шарів ґрунту лісостепової частини УРСР // Укр. ботан. журн. - 1972. - Т. 29. - № 4. - С. 506-513.
 22. Арап Р. Я. Співвідношення рецептних спорово-пилкових спектрів і складу рослинного покриву Волинського Полісся // Укр. ботан. журн. - 1974. - Т. 31. - № 4. - С. 493-498.
 23. Арап Р. Я. Палинологічні дослідження субфосильних проб з Українських Карпат // Укр. ботан. журн. - 1984. - Т. 41. - № 1. - С. 73-77.
 24. Артюшенко О. Т., Арап Р. Я., Безусько Л. Г., Паршикура-Турло С. /., Пархоменко Г. О. Співвідношення складу субрецептних спорово-пилкових спектрів і сучасної рослинності України // Укр. ботан. журн. - 1986. - Т. 43. - № 3. - С. 57-62.
 25. Безусько Л. Г., Безусько А. Г., Єсєвський С. О. Актупалинологічні аспекти палеоекології голоцену (на прикладі степової зони України) // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська академія». Природничі науки. - 1998. - Т. 5. - С. 51-57.
 26. Безусько Л. Г., Безусько А. Г., Мосякін С. Л. Сучасний стан палинологічної вивченості поверхневих шарів ґрунтів степової зони України // Степові і галофільні екосистеми України: 36. наук. праць, присвячених 100-річчю з дня народження д-ра біол. наук проф. Г. І. Білика. Київ, 7 квітня 2004 р. / Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного НАНУ. - К., 2004. - С. 398-414. Укр. - Деп. в ДНТБ України 17.05.04, № 24 - Ук. 2004.
 27. Безусько Л. Г., Костильов О. В., Попович С. Ю. Відображення складу родин сучасної рослинності Арабатської стрілки у спорово-пилкових спектрах // Укр. ботан. журн. - 1992. - Т. 49. - № 5. - С. 60-67.
 28. Безусько Л. Г., Безусько А. Г. Основні домінантні комплекси пилкових спектрів поверхневих проб ґрунтів степової зони України // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська академія». Біологія та екологія. - 1999. - Т. 10. - С. 10-15.
 29. Динесман Л. Г. Биогеоценозы степей в голоцене. - М.: Наука, 1977. - 160 с.
 30. Безусько Л. Г., Богущкий А. Б. Палинологічна вивченість відкладів дубнівського викопного ґрунту Волино-Поділля. Сучасний стан та перспективи // Проблеми стратиграфії фанерозою України: Збірник наукових праць Інституту геологічних наук. - К., 2004. - С. 238-241.
 31. Безусько Л. Г. Рослинний покрив та клімат України в пізньольодовиків'ї // Укр. ботан. журн. - 1999. - Т. 56. - № 3. - С. 449-45.
 32. Безусько Л. Г. До історії лісів рівнинної частини України в аллереді // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська академія». Спец. вип. - 2001. - Т. 19. - Ч. 2. - С. 391-393.
 33. Безусько Л. Г., Безусько А. Г. Рослинний покрив лісової зони України в пізньому дріасі // Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська академія». Біологія та екологія. - 2002. - Т. 20. - С. 3-8.
 34. Пашкевич Г. А. Палинологическая характеристика отложенной многослойной стоянки Молодова-V // Многослойная палеолитическая стоянка Молодова-V. Люди каменного века и окружающая среда. - М.: Наука, 1987. - С. 141-151.
 35. Болиховская Н. С. Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии. - М.: МГУ, 1995. - 270 с.
 36. Моносзон М. Х. Методические предпосылки индикационной палеофлористики // Методические вопросы палинологии. - М.: Наука, 1973. - С. 20-26.
 37. Пыльцевой анализ. - М.: Гос. изд-во геол. л-ры, 1950. - 571 с.
 38. Erdtman G. An introduction in to pollen analysis. - Waltham, Mass.: The Chronica Botanica Co., 1943. - 239 p.
 39. Заклинская Е. Д. Морфологическое описание пыльцы травянистых и некоторых кустарниковых растений по семействам // Пыльцевой анализ. - М.: Изд-во геолог. л-ры, 1950. - С. 286-355.
 40. Заклинская Е. Д. Морфология пыльцы некоторых видов пустынных растений // Пустыни СССР и их освоение. - М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1954. - С. 602-628.
 41. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР. - Л.: Наука, 1972. - Т. 1. - 170 с.
 42. Мосякін С. Л., Безусько Л. Г. Огляд палеоботаничних свідчень про походження та розселення *Chenopodiaceae* Vent. II Укр. ботан. журн. - 2004. - Т. 61. - № 3. - С. 80-87.
 43. Мосякін С. Л., Безусько Л. Г. Происхождение и ранняя эволюция маревых (*Chenopodiaceae* Vent.): палеоботанические данные в свете таксономии и географии // Тезисы V чтений А. Н. Криштофовича (Санкт-Петербург, 25-26 октября 2004 г.). - СПб: РАН, БИН, РБО, 2004. - С. 57-58.
 44. Токарев П. И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. - М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002. - 51 с.
 45. Завьялова Н. Е. Проблемы и перспективы электронно-микроскопических исследований в палеопалинологии // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. - 2004. - Т. 109, вып. 1. - С. 75-79.

Z. Tsymbalyuk, S. Mosyakin, L. Bezusko

**NEW APPROACHES TO DEVELOPING AN IDENTIFICATION MANUAL
OF POLLEN OF *CHENOPODIACEAE* FOR POLLEN ANALYSIS
(TAXA OCCURRING IN UKRAINE)**

Results of palynomorphological studies of 80 species of Chenopodiaceae of the flora of Ukraine are presented (light and scanning electron microscopy). General principles and criteria are proposed for a new identification manual of pollen grains of Chenopodiaceae; the manual is specially designed for pollen analysis. Data on the taxonomic composition of Chenopodiaceae in fossil pollen floras of the Late Pleistocene and Holocene of Ukraine are generalized.