

Паліноморфологія видів роду *Dipsacus* (*Dipsacaceae*) флори України: значення для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу

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

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

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2019. **Pollen morphology of species of *Dipsacus* (*Dipsacaceae*) in the flora of Ukraine: significance for taxonomy and spore-pollen analysis.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(1): 9–23.

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

Abstract. Pollen morphology of six species of the genus *Dipsacus* (*Dipsacaceae*) in the flora of Ukraine was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of these species are 3-porate, spheroidal, ellipsoidal or oblate-spheroidal; large-sized. Their outline in equatorial view is circular or oval, in polar view circular-triangular. Pores are distinct, longitudinal, circular and elliptical, with an annulus and operculum. Sculpture exine is spinate-spinulate. Additional characters of taxa of *Dipsacus* diagnostic at the species level for the purposes of taxonomy are the dimensions of pollen and pores, shape of pores, width of the annulus, structure of the operculum, structure of the exine, and the size and location of spines. The size of pollen and pores, shape of pores, and the width of the annulus are promising for the pollen identification in the spore-pollen analysis. The exine sculpture can be used for identification of pollen at the generic level. Palynomorphological data are partly consistent with the traditional system of genus. The significance of morphological features of pollen grains of representatives of the genus *Dipsacus* is more obvious at the species level. The available paleofloristic data on the participation of pollen grains of *Dipsacaceae* in the composition of subfossil spore-pollen spectra and palynofloras of the deposits of the Upper Pleistocene – Holocene of Ukraine are generalized. The high degree of fluctuation in participation of pollen of representatives of *Dipsacus* in paleofloristic material has been revealed. The generalized data allowed to substantiate the possibility and significance of the use of the presented palynomorphological data for taxa of *Dipsacus* of the flora of Ukraine in the practice of palynological studies of the Pleistocene and Holocene deposits.

Keywords: diagnostic characters, *Dipsacaceae*, *Dipsacus*, fossil palynoflora, Holocene, morphology, paleofloristics, pollen, taxonomy, Ukraine, Upper Pleistocene

Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Ниценко Л.М. 2019. **Паліноморфологія видів роду *Dipsacus* (*Dipsacaceae*) флори України: значення для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу.** *Український ботанічний журнал*, 76(1): 9–23.

Реферат. З використанням світлового і сканувального електронного мікроскопів досліджено пилкові зерна шести видів роду *Dipsacus* (*Dipsacaceae*) флори України. Встановлено, що пилкові зерна вивчених видів 3-порові, сфероїдальні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисах з екватора округлі або овальні, з полюса округло-трикутні; великих розмірів. Пори чіткі, переважно еліптичні, зрідка округлі, з внутрішнім обідком та кришечкою. Скульптура екзини шипувато-шипикувата. Додатковими діагностичними ознаками видового рівня роду *Dipsacus* для цілей систематики є розміри пилкових зерен і пор, форма пор, ширина обідка, будова кришечки, структура екзини, розмір та розташування шипів. Для визначення пилкових зерен при спорово-пилковому аналізі перспективними ознаками є розмір пилкових зерен та пор, форма пор, ширина обідка. Скульптуру екзини можна використовувати при ідентифікації пилку до родового рівня. Паліноморфологічні дані частково узгоджуються з розподілом видів за традиційною системою роду. Значення морфологічних особливостей пилкових зерен представників роду *Dipsacus* очевидніше на видовому рівні. Узагальнено існуючі на цей час палеофлористичні дані про участь пилкових зерен *Dipsacaceae* як у складі субфосильних спорово-пилкових спектрів, так і в палінофлорах відкладів верхнього плейстоцену–голоцену України. Встановлено високий ступінь фрагментарності участі пилку представників роду *Dipsacus* у палеофлористичних матеріалах. Узагальнені дані дозволили обґрунтувати актуальність та перспективність використання представленої паліноморфологічної розробки для роду *Dipsacus* флори України в практиці палінологічних досліджень відкладів плейстоцену та голоцену.

Ключові слова: верхній плейстоцен, викопна палінофлора, голоцен, діагностичні ознаки, морфологія, палеофлористика, пилкові зерна, систематика, Україна, *Dipsacaceae*, *Dipsacus*

Вступ

Рід *Dipsacus* L. згідно зі ст. 10.9 та 18.1 Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, грибів та рослин (Turland et al., 2018) є типовим родом родини *Dipsacaceae* Juss. та порядку *Dipsacales* (Takhtajan, 1987, 1997, 2009; Reveal, 2012). За системою, що базується переважно на молекулярно-філогенетичних даних (APG III, 2009; APG IV, 2016), представників *Dipsacaceae* включають до родини *Caprifoliaceae* s. l. (включно з *Valerianaceae* Batsch, *Morinaceae* Raf., *Diervillaceae* Ruck тощо). Молекулярно-філогенетичні дослідження представників родини *Dipsacaceae* і деяких споріднених родин проведені багатьма дослідниками (Donoghue et al., 1992; Caputo, Cozzolino, 1994; Bell et al., 2001; Bremer et al., 2001; Zhang et al., 2003; Caputo et al., 2004; Bell, Donoghue, 2005; etc.). За результатами молекулярних досліджень, родину *Dipsacaceae* (або загальну кладу, що включає цю групу) розділено на дві великі філогенетичні лінії (клади) (Carlson et al., 2009). Перша кладка включає представників родів *Pseudoscabiosa* Devesa, *Succisa* Haller та *Succisella* Beck і є сестринською групою по відношенню до групи родів *Knautia* L., *Pterocephalidium* G. López, *Dipsacus* і *Cephalaria* Schrad. ex Roem. & Schult. У цій кладі рід *Knautia* є сестринським по відношенню до *Pterocephalidium*, а рід *Dipsacus* – до *Cephalaria*. Друга кладка включає роди *Lomelosia* Raf. та *Pycnocomon* Hoffmanns. & Link, які є сестринськими по відношенню до субклади, що містить *Pterocephalus* Vaill. ex Adans., який, у свою чергу, є сестринським до групи, що включає представників родів *Scabiosa* L. і *Sixalix* Raf. Подальші молекулярно-філогенетичні дослідження у поєднанні з морфологічними даними, вірогідно, дозволять дещо деталізувати й вдосконалити обговорену вище загальну філогенетичну схему.

У світовій флорі рід *Dipsacus* налічує близько 15 видів, які поширені переважно у Північній Америці, Середній і Східній Європі, Західній Азії та Східній Індії (Takhtajan, 1987, 2009; Backlund, Donoghue, 1996; Mabberley, 1997). Таксономічну обробку роду *Dipsacus* для флори колишнього СРСР проведено Є.Г. Бобровим (Bobrov, 1957). Автор наводить сім визнаних видів і включає їх до триби *Dipsaceae* Rehb.; з цих видів п'ять (*D. sativus*, *D. laciniatus* L., *D. gmelinii* M.Bieb., *D. strigosus* Willd., *D. pilosus* L.) представлені у флорі України.

Таксономічну обробку роду *Dipsacus* для флори України здійснено М.І. Котовим (Kotov, 1961). Він визнав шість видів, що належать до двох підродів. С.Л. Мосякін та М.М. Федорончук (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) у номенклатурному конспекті судинних рослин України наводять шість визнаних видів роду *Dipsacus*.

Рід *Dipsacus* у паліноморфологічному аспекті досліджувався різними вченими. Раніше під світловим мікроскопом були охарактеризовані ознаки пилкових зерен роду загалом (Erdtman, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983). Детальніше під світловим мікроскопом вивчено пилкові зерна *D. gmelinii*, *D. pilosus* (Vinokurova, 1959) та *D. fullonum* L. (Kupriyanova, Aleshina, 1972). З використанням світлового мікроскопу досліджено пилкові зерна шести видів цього роду (Clarke, Jones, 1981), з них пилкок трьох видів вивчено під сканувальним електронним мікроскопом. В електронній базі даних PalDat є відомості про морфологію пилку *D. fullonum* та *D. laciniatus*, дослідженого під сканувальним електронним мікроскопом (Halbritter, 2016; Halbritter, Svojtka, 2016). Вивчено морфологічні особливості пилкових зерен *D. inermis* Wall. флори Пакистану (Perveen, Qaiser, 2011) та *D. strigosus* флори Ірану (Mostafa et al., 2017).

Одним із актуальних завдань сучасної палінології відкладів кватеру України є розвиток палеофлористичного напрямку досліджень, який переважно базується на родових та видових визначеннях викопного пилку (Bezusko et al., 2011; Sirenko, 2017) і потребує залучення новітніх комплексних паліноморфологічних розробок (Tymbalyuk, Mosyakin, 2013; Tymbalyuk, Bezusko, 2017a, b, c; Tymbalyuk et al., 2018).

Отже, метою нашої роботи було вивчення пилку та детальна паліноморфологічна характеристика представників роду *Dipsacus* (види флори України), оцінка таксономічної значущості ознак пилкових зерен для уточнення питань систематики та можливості їхнього використання для визначення пилку при спорово-пилковому аналізі, узагальнення наявних на цей час відомостей про участь пилку представників роду *Dipsacus* у складі субфосильних спорово-пилкових спектрів та паліофлор відкладів верхнього плейстоцену–голоцену України.

Матеріали та методи

Для палиноморфологічних досліджень був використаний матеріал з Національного гербарію України (гербарій Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України – KW; акронім наведено за *Index Herbariorum* (Thiers, 2008—onward). Для дослідження пилкових зерен під світловим мікроскопом (Biolar, SM) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). Постійні препарати пилкових зерен представників роду *Dipsacus* зберігаються у палинотеці Національного гербарію України (Bezusko, Tsybalyuk, 2011). Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA, SEM) матеріал фіксували в 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Kupriyanova, Aleshina, 1972; Tokarev, 2002; Punt et al., 2007), з окремими модифікаціями (Tsybalyuk et al., 2018). Нами досліджено пилкові зерна шести видів (12 зразків) роду *Dipsacus* флори України.

При проведенні актуопалинологічних та палеофлористичних досліджень використали метод спорово-пилкового аналізу. Матеріалом для узагальнення відомостей про участь пилку представників роду *Dipsacus* були палинологічні характеристики поверхневих проб ґрунтів, відібрані з території України (Arap, 1972, 1974, 1976, 1984; Stuchlik, Kvavadze, 1995; Bezusko et al., 2011) та викопні палинофлори відкладів верхнього плейстоцену—голоцену України (Artyushenko, 1970; Artyushenko et al., 1973, 1982; Pashkevich, 1977, 1987; Kremenetskiy, 1991; Bolikhovskaya, 1995; Gerasimenko, 1997; Bezusko et al., 2011; Bezusko, 2014; Gerasimenko et al., 2014; Sirenko, 2017). Зазначимо, що, враховуючи розподіл складу спорово-пилкового спектру на основні компоненти, який був запропонований В.П. Гричуком (Grichuk, 1989), пилкові зерна видів *Dipsacaceae* є локальним компонентом (пилки та спори, які переносяться повітрям на відстані, що вимірюються метрами). До цієї групи входить пилки комахозапильованих (ентомофільних) трав'яних рослин і спори низькорослих спорових рослин. У практиці спорово-пилкових досліджень при ідентифікації викопних пилкових зерен родини *Dipsacaceae* здебільшого використовувались діагностичні ознаки, наведені у відомому визначнику пилку та спор (Kupriyanova, Aleshina, 1972).

Характеристики пилкових зерен вивчених видів наведено за традиційною системою, прийнятою М.І. Котовим (Kotov, 1961). Усі зразки зібрані на території України. Дані гербарних етикеток наведені мовою оригіналу.

Результати та обговорення

Триба *Dipsaceae* Rchb.

Dipsacus L.

Підрид 1. *Virga* (Hill) Beck

Dipsacus pilosus L. (рис. 1, А–С; рис. 4, А–D)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) 3-порові, сплюснено-сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора округлі. Полярна вісь (п. в.) 66,5–79,8 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) 66,5–79,8 мкм. Пори чіткі, еліптичні, 11,9–19,9 мкм завдовжки, 4,0–10,6 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,7–4,0 мкм завтовшки, з кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів та шипів. Більша частина кришечок зберігається, а менша втрачається після ацетолізної обробки, зрідка по краю пори залишаються окремі вирости та шипи. Екзина 5,3–7,9 мкм завтовшки. Ектекзина вдвічі товстіша за ендекзину. Покрив утричі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина нерівномірно потовщена, вдвічі тонша за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, шипувато-гранулярна; гранули різного розміру, розташовані щільно, шипи майже не помітні на поверхні зерна, по краю помітні, розташовані дуже рідко.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і шипиків, які порівняно з шипами розташовані щільніше; шипи та шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 0,7–2,1 мкм заввишки, при основі 0,8–1,7 мкм, шипики 0,2–0,4 мкм заввишки, при основі 0,3–0,5 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами та шипами. Зрідка пори звужені й ніби скидаються на борозни.

Досліджені зразки: 1. [м. Київ] Голосіїв, молодий грабовий ліс. 20.VII 1931. В. Михайличенко, Є. Карнаух (KW). 2. Крым, Симферопольский р-н, Перевальное лесничество, у края Долгоруковской яйлы, у опушки. 15.VIII 1971. М. Котов (KW). 3. На лесной поляне в грабовом лесу близ с. Нараев

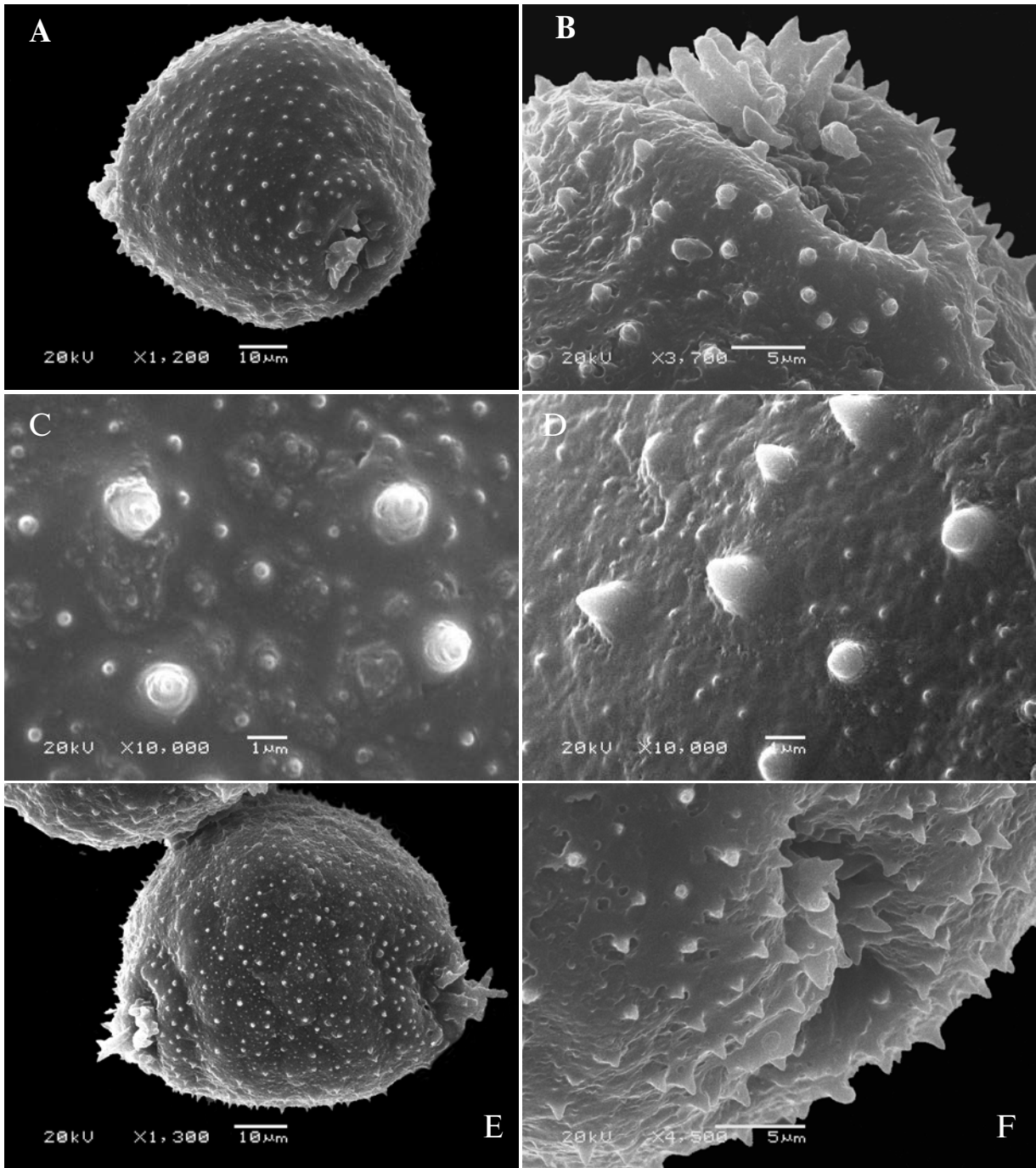


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Dipsacus* (сканувальний електронний мікроскоп). А–С: *D. pilosus*; D–F: *D. strigosus* (А: вигляд з екватора; Е: вигляд з полюса; В: паличкоподібні вирости по краю пори; F: кришечка; С, D: скульптура екзини)

Fig. 1. Pollen grains of *Dipsacus* (scanning electron microscopy). А–С: *D. pilosus*; D–F: *D. strigosus* (A: equatorial view; E: polar view; B: stick-shaped outgrowths on pore margin; F: operculum; C, D: exine sculpture)

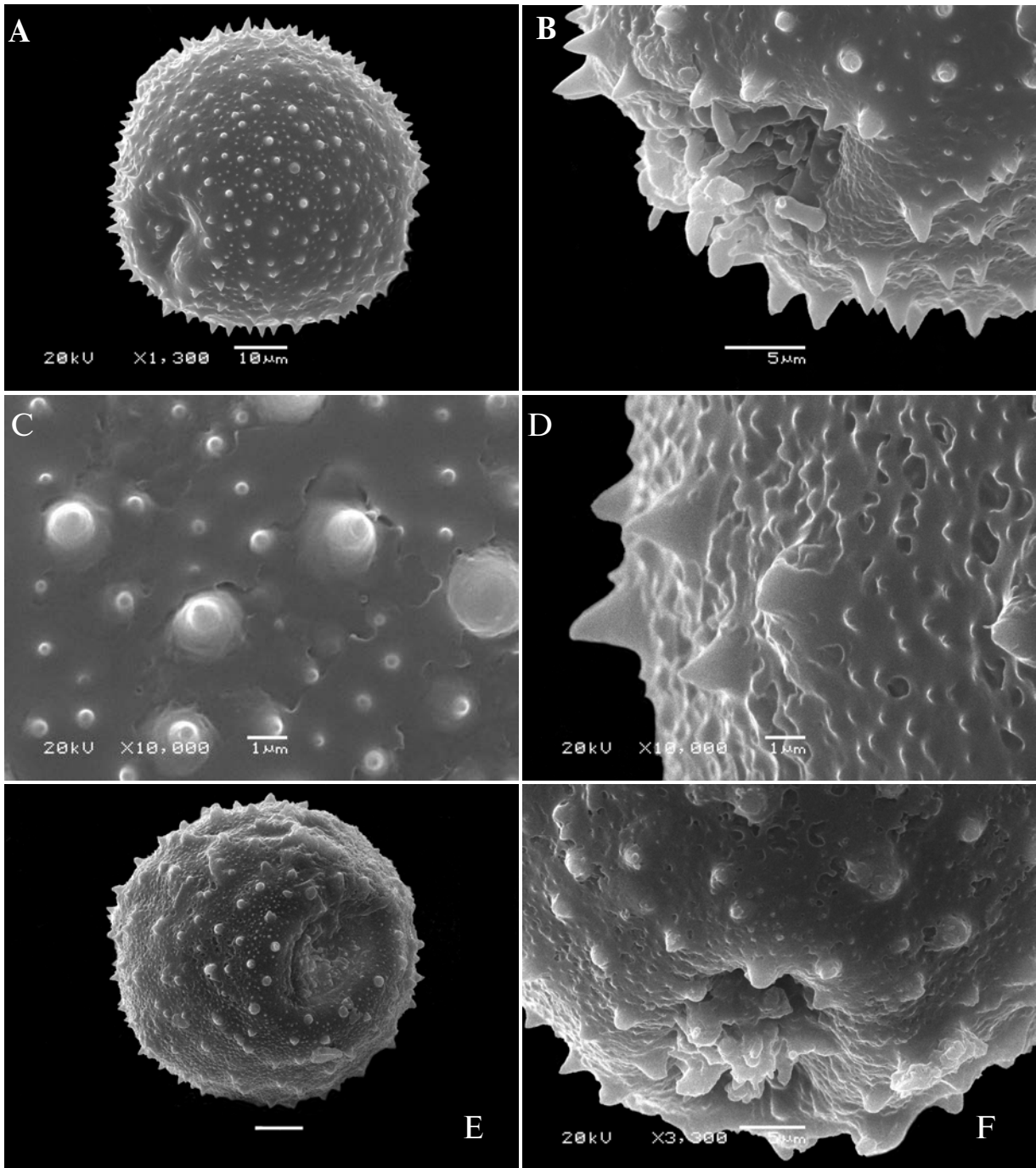


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Dipsacus* (сканувальний електронний мікроскоп). А–С: *D. gmelinii*; D–F: *D. sativus* (А, Е: вигляд з екватора; В, F: кришечка; С, D: скульптура екзини). Масштабна лінійка. Е: 10 мкм

Fig. 2. Pollen grains of *Dipsacus* (scanning electron microscopy). А–С: *D. gmelinii*; D–F: *D. sativus* (А, Е: equatorial view; В, F: operculum; С, D: exine sculpture). Scale bars. Е: 10 μm

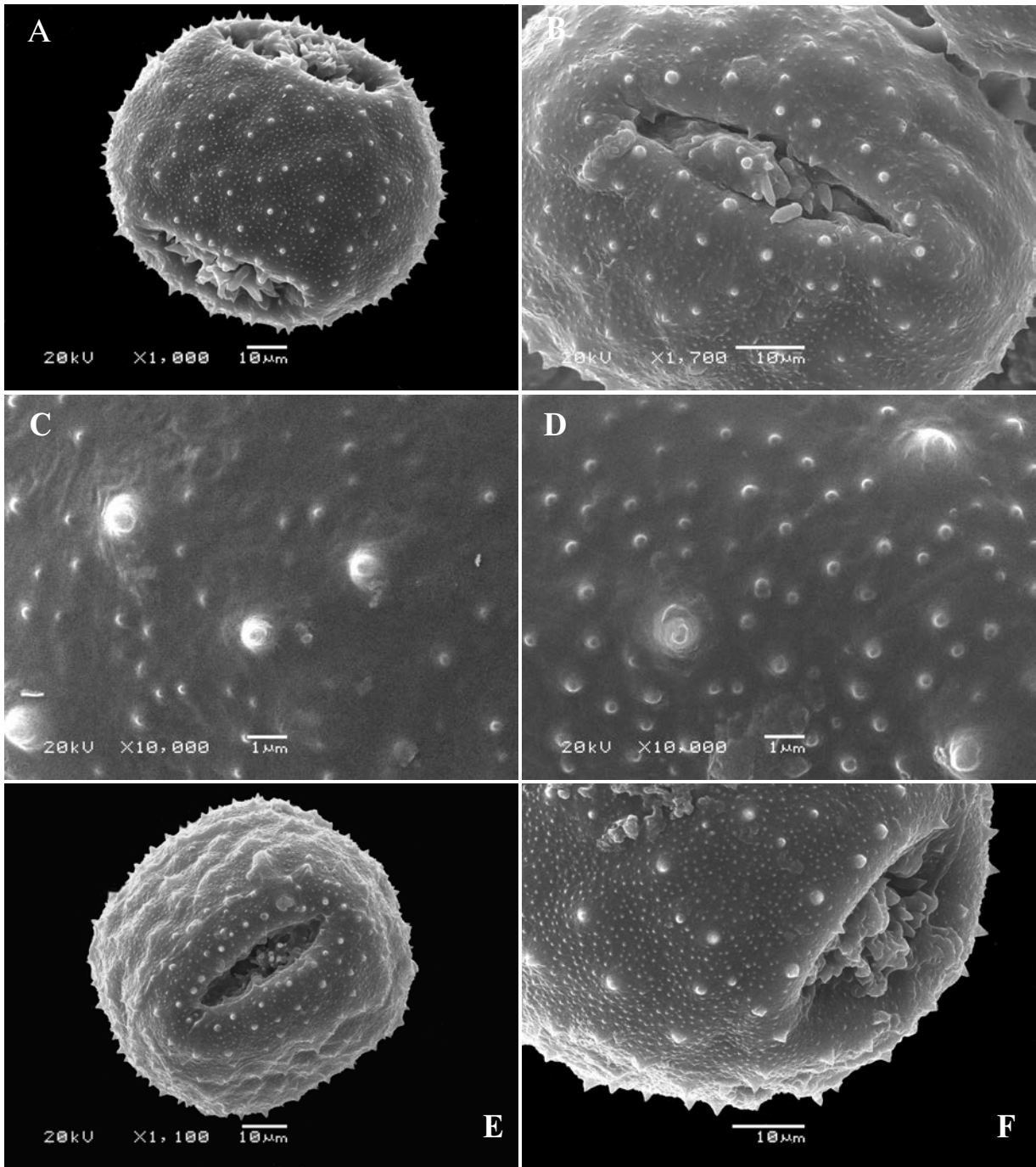


Рис. 3. Пилкові зерна роду *Dipsacus* (сканувальний електронний мікроскоп). А–С: *D. laciniatus*; D–F: *D. sylvestris* (А, Е: вигляд з екватора; В, F: кришечка; С, D: скульптура екзини)

Fig. 3. Pollen grains of *Dipsacus* (scanning electron microscopy). А–С: *D. laciniatus*; D–F: *D. sylvestris* (А, Е: equatorial view; В, F: operculum; С, D: exine sculpture)

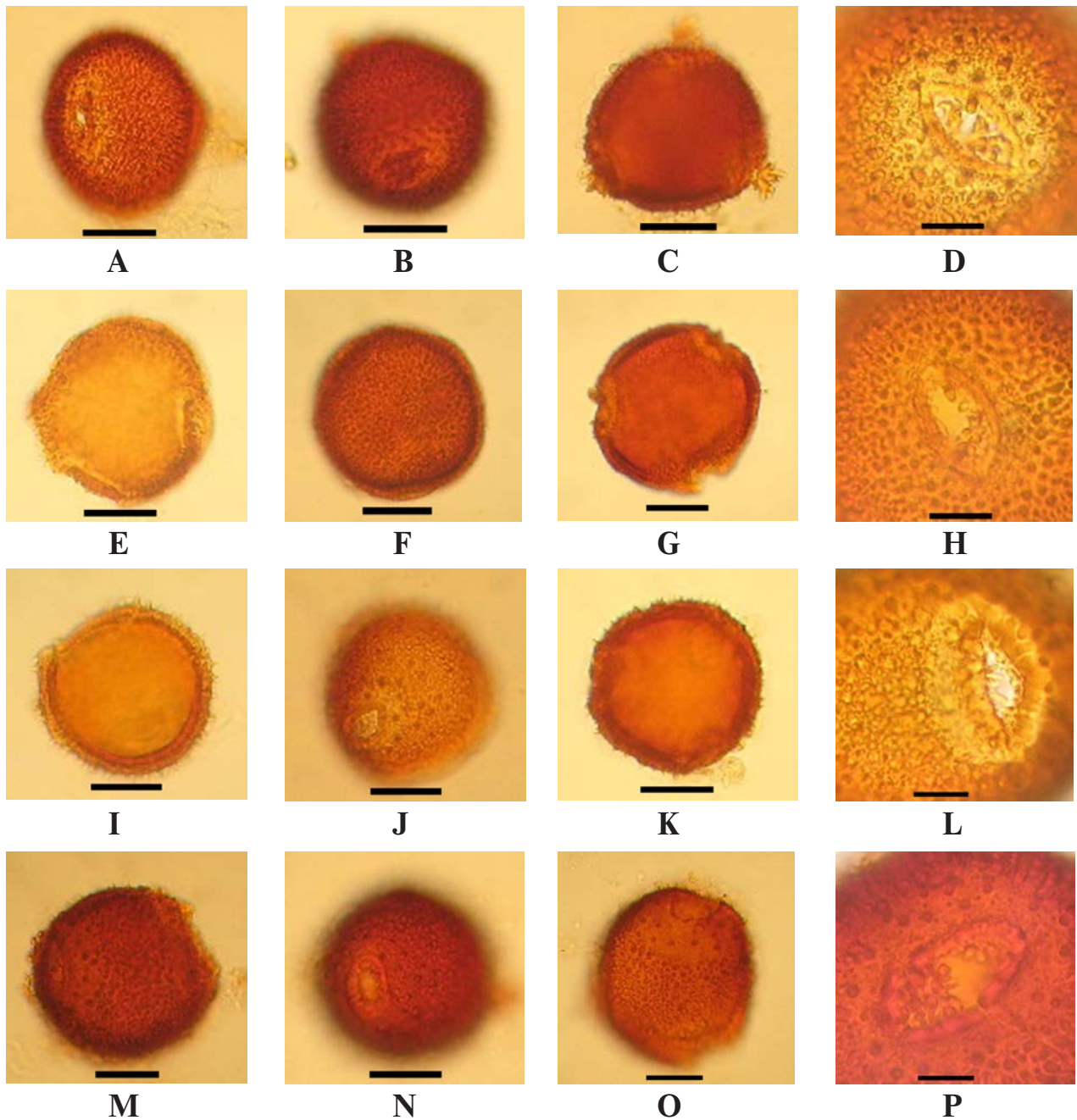


Рис. 4. Пилкові зерна роду *Dipsacus* (світловий мікроскоп). А–D: *D. pilosus*; Е–Н: *D. strigosus*; І–L: *D. gmelinii*; М–Р: *D. sativus* (А, В, Е, І, J, М, N: вигляд з екватора, $\times 400$; С, F, G, K, O: вигляд з полюса, $\times 400$; D, H, L, P: пора з паличкоподібними виростами, $\times 700$). Масштабна лінійка. А–Р: 10 мкм

Fig. 4. Pollen grains of *Dipsacus* (light microscopy). A–D: *D. pilosus*; E–H: *D. strigosus*; I–L: *D. gmelinii*; M–P: *D. sativus* (A, B, E, I, J, M, N: equatorial view, $\times 400$; C, F, G, K, O: polar view, $\times 400$; D, H, L, P: pore with stick-shaped outgrowths, $\times 700$). Scale bars. A–P: 10 μm

Бережанского р-на Тернопольской обл. 26.VII 1940. Собр. Данилевская, опр. Е. Карнаух (KW).

Dipsacus strigosus Willd. ex Roem. & Schult. (рис. 1, D–F; рис. 4, E–H)

СМ. П. з. 3-порові, еліпсоїдальні або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, округлі, з екватора овальні або округлі. П. в. 74,5–93,1 мкм, е. д. 71,8–87,8 мкм. Пори чіткі, еліптичні, 11,9–18,6 мкм завдовжки, 6,6–7,9 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,7–4,0 мкм завтовшки, з кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів та шипів. Більша частина кришечок втрачається, а менша зберігається після ацетолісної обробки. Екзина 6,6–9,3 мкм завтовшки. Ектекзина майже дорівнює або тонша за ендекзину. Покрив утричі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина нерівномірно потовщена, в 1,5 разів тонша або майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, шипувато-гранулярна; гранули різного розміру, розташовані щільно, шипи майже не помітні по краю зерна.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і шипиків, які порівняно з шипами розташовані щільніше; шипи та шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 0,8–1,5 мкм заввишки, при основі 0,7–1,3 мкм, шипики 0,2–0,3 мкм заввишки, при основі 0,3–0,4 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами та шипами.

Досліджені зразки: 1. Ворошиловградская [нині Луганська] обл., Лимаревский р-н, Лимаревский гос. кон. завод, пойма р. Деркула, между кустарниками. 2.VIII 1938. Н. Косец (KW). 2. Сталинская [нині Донецька] обл., Красноармейский [нині Покровський] р-н, с. Игнатьевка [нині Гнатівка], лес по балке. 1930. Ю. Клеопов, М. Котов (KW).

Підрид 2. *Dipsacus*

Dipsacus gmelinii M.Bieb. (рис. 2, A–C; рис. 4, I–L)

СМ. П. з. 3-порові, сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора округлі або овальні. П. в. 66,5–79,8 мкм, е. д. 63,8–86,4 мкм. Пори чіткі, еліптичні, 15,9–26,6 мкм завдовжки, 4,0–7,9 мкм завширшки, з внутрішнім

обідком, 2,7–4,0 мкм завтовшки, з кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів і шипів. Більша частина кришечок втрачається, а менша зберігається після ацетолісної обробки. Екзина 6,6–9,3 мкм завтовшки. Ектекзина майже дорівнює або тонша за ендекзину. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина нерівномірно потовщена, вдвічі тонша або майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, шипувато-гранулярна; гранули різного розміру, розташовані щільно, шипи з гострою верхівкою, добре помітні по краю зерна, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і шипиків, які порівняно з шипами, розташовані щільніше; шипи й шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 1,6–2,7 мкм заввишки, при основі 1,4–1,9 мкм, шипики 0,3–0,4 мкм заввишки, при основі 0,3–0,5 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами та шипами, зрідка вирости розташовані по краю пори або по центру порової мембрани.

Досліджені зразки: 1. Запорожская обл., Конские плавни, Яківлівська плавня (Мыс Доброй Надежды). 19.VIII 1925. О. Соколовський (KW). 2. Запорожская обл., Каменско-Днепровский р-н, с. Благовещенка, Конские плавни. 19.VIII 1930. М. Котов (KW).

Dipsacus sativus (L.) Honck. (рис. 2, D–F; рис. 4, M–P)

СМ. П. з. 3-порові, сплющено-сфероїдальні або сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора округлі. П. в. 79,9–97,1 мкм, е. д. 74,5–97,1 мкм. Пори чіткі, еліптичні, 15,9–23,9 мкм завдовжки, 6,6–13,3 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,7–6,6 мкм завтовшки, з кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів та шипів або паличкоподібні вирости розташовані по краю пори. Більша частина кришечок втрачається, а менша зберігається після ацетолісної обробки. Екзина 6,6–7,9 мкм завтовшки. Ектекзина втричі товстіша за ендекзину. Покрив утричі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина нерівномірно потовщена, удвічі тонша за стовпчиковий шар. Стовпчики нечіткі. Скульптура екзини чітка, шипувато-гранулярна; гранули різного розміру, розташовані щільно, шипи з гострою, зрідка із загнутою верхівкою, помітні по краю зерна, розташовані рідко.

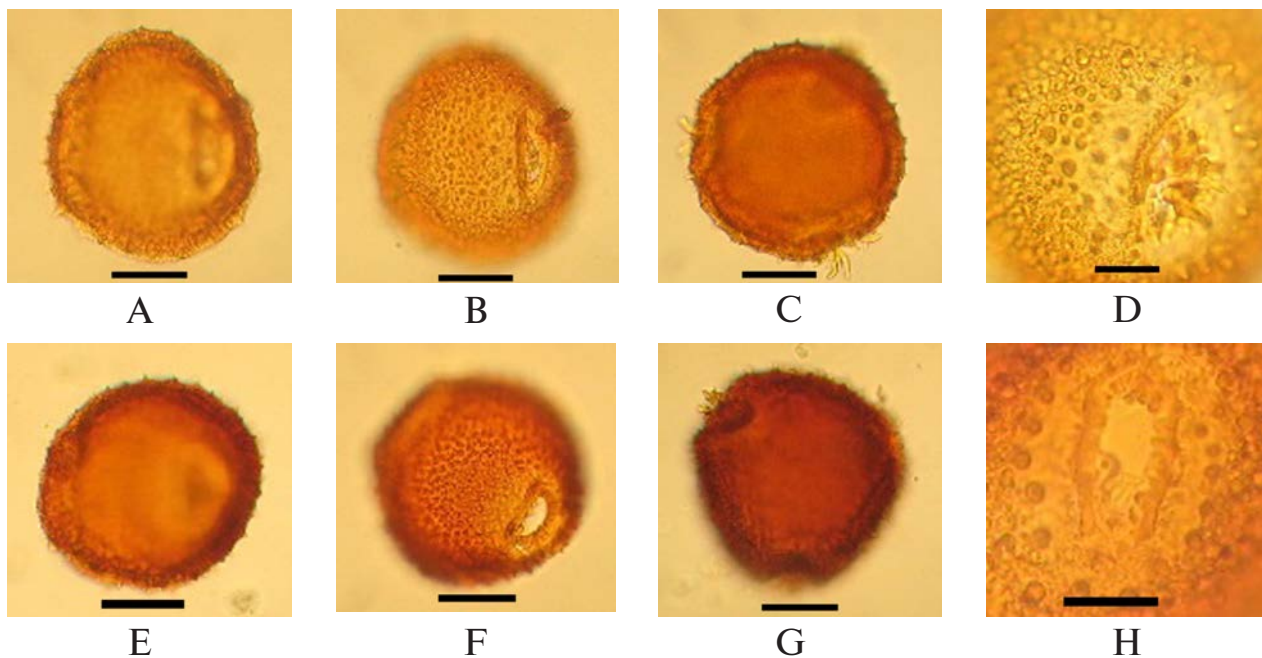


Рис. 5. Пилкові зерна роду *Dipsacus* (світловий мікроскоп). А–D: *D. laciniatus*; Е–Н: *D. sylvestris* (А, В, Е, F: вигляд з екватора, $\times 400$; С, G: вигляд з полюса, $\times 400$; D: пора з кришечкою, $\times 700$; H: пора, $\times 700$). Масштабна лінійка. А–Н: 10 мкм

Fig. 5. Pollen grains of *Dipsacus* (light microscopy). А–D: *D. laciniatus*; Е–Н: *D. sylvestris* (А, В, Е, F: equatorial view, $\times 400$; С, G: polar view, $\times 400$; D: pore with operculum, $\times 700$; H: pore, $\times 700$). Scale bars. А–Н: 10 μm

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і шипиків, які порівняно з шипами розташовані щільніше; шипи й шипики конусоподібні за формою, переважно з гострою, зрідка з загнутою верхівкою. Шипи 1,1–2,0 мкм заввишки, при основі 1,1–2,1 мкм, шипики 0,2–0,4 мкм заввишки, при основі 0,3–0,6 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами та шипами, які розташовані щільно, майже зливаються, або паличкоподібні вирости розташовані по краю пори.

Досліджений зразок: Киевская губ. Радом. уезда, около м. Хабное [нині Поліське, колишній районний центр Поліського району Київської обл., зараз у зоні відчуження Чорнобильської АЕС]. 22.VI 1853. А. Рогович [культивоване?] (KW).

Dipsacus laciniatus L. (рис. 3, А–С; рис. 5, А–D)

СМ. П. з. 3-порові, еліпсоїдальні, зрідка сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора овальні або округлі, по краю хвилясті. П. в. 75,8–103,7 мкм, е. д. 75,8–93,1 мкм. Пори чіткі, еліптичні, 15,9–26,6 мкм завдовжки, 5,3–11,9 мкм

завширшки, з обідком, 2,4–4,0 (5,3) мкм завтовшки, з кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів. Більша частина кришечок зберігається, а менша втрачається після ацетолізної обробки. Екзина 6,6–10,6 мкм завтовшки. Ектекзина вдвічі товстіша за ендекзину. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина нерівномірно потовщена, удвічі тонша за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, шипувато-гранулярна; гранули різного розміру, розташовані щільно, шипи з гострою верхівкою, слабо помітні по краю, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і шипиків, які порівняно з шипами розташовані щільніше; шипи й шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 1,4–2,7 мкм заввишки, при основі 1,2–1,8 мкм, шипики 0,3–0,5 мкм заввишки, при основі 0,3–0,5 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами з шипами та шипиками, або вирости розташовані по краю пори, по центру або по всій

поверхні порової мембрани. Зрідка пори звужені й закриті, скидаються на борозни.

Досліджені зразки: 1. Хмельницька обл., Сатанівський р-н [нині у складі Городоцького р-ну], с. Кринцілів, грабовий ліс. 8.VIII 1973. С.С. Морозюк (KW). 2. Сталинская [нині Донецька] обл., Володарський р-н, з-к "Каменные Могилы", балка. 20.VII 1957. Л. Панова (KW).

Dipsacus sylvestris Huds. (рис. 3, D–F; рис. 5, E–H)

СМ. П. з. 3-порові, сфероїдальні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, з екватора округлі або овальні. П. в. 66,5–89,1 мкм, е. д. 74,5–90,4 мкм. Пори чіткі, переважно округлі, зрідка еліптичні, 5,3–18,6 мкм завдовжки, 5,3–10,6 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,4–4,0 мкм завтовшки, з кришечкою, що складається з паличкоподібних виростів. Більша частина кришечок втрачається, а менша зберігається після ацетолізої обробки. Екзина 6,6–9,3 мкм завтовшки. Ектекзина майже дорівнює або тонша за ендекзину. Покрив удвічі тонший за стовпчиковий шар, ендекзина нерівномірно потовщена, вдвічі тонша або майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, розташовані більш-менш рівномірно. Скульптура екзини чітка, шипувато-гранулярна; гранули різного розміру, розташовані щільно, шипи з гострою верхівкою, помітні по краю, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і шипиків, які порівняно з шипами, розташовані щільніше; шипи й шипики конусоподібні за формою, з гострою верхівкою. Шипи 1,7–2,4 мкм заввишки, при основі 1,6–1,8 мкм, шипики 0,3–0,5 мкм заввишки, при основі 0,3–0,5 мкм. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами та шипами або вирости розташовані по краю пори. Зрідка пори звужені й закриті, скидаються на борозни.

Досліджені зразки: 1. Тульчинська округа. У х. Выдра, к N в 4 км от с. Пирожна [нині с. Пиріжна Кодимського р-ну Одеської обл.], сорное у дороги. 5.VIII 1929. М. Котов (KW). 2. Проскурівська округа. Между с. Гришки и с. Чернелевцы [нині с. Чернелівці Деражнянського р-ну Хмельницької обл.], у дороги. 1.VIII 1928. М. Котов (KW).

Результати досліджень показали, що пилкові зерна всіх вивчених видів роду *Dipsacus* 3-порові.

При дослідженні пилкових зерен під сканувальним електронним мікроскопом у деяких видів, зокрема, *D. laciniatus* та *D. sylvestris* зрідка пори дещо закриті й скидаються на борозни (рис. 3). Пилкові зерна сфероїдальні, еліпсоїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса округло-трикутні, зрідка округлі, з екватора округлі або овальні; великих розмірів, полярна вісь становить 66,5–103,7 мкм, екваторіальний діаметр 63,8–97,1 мкм. Найбільші пилкові зерна характерні для *D. laciniatus*. У пилкових зерен усіх досліджених видів пори чіткі, переважно еліптичні, у *D. sylvestris* округлі, зрідка еліптичні, 5,3–26,6 мкм завдовжки, 4,0–11,9 мкм завширшки, з внутрішнім обідком, 2,0–6,6 мкм завтовшки. Пори закриті кришечкою з паличкоподібними виростами, які зрідка розташовані по краю пори. Після ацетолізої обробки кришечки частіше втрачаються, але найщільніше прикріплені кришечки властиві для пилкових зерен *D. pilosus* і *D. laciniatus*.

Екзина товста, 5,3–10,6 мкм завтовшки. Ектекзина удвічі або утричі товстіша, майже дорівнює, або тонша за ендекзину. Покрив удвічі або утричі тонший за стовпчиковий шар; ендекзина нерівномірно потовщена, в 1,5 разів, удвічі тонша, або майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, товсті, розташовані більш-менш рівномірно, або нечіткі. Пилкові зерна *D. gmelinii* та *D. sylvestris* подібні за співвідношенням шарів екзини, інші види розрізняються за структурою екзини.

Скульптура екзини шипувато-шипикувата, складається з рідко розташованих шипів і шипиків, причому шипики розташовані щільніше порівняно з шипами. Шипи і шипики конусоподібної форми, з гострою верхівкою. Шипи 0,7–2,7 мкм заввишки, при основі 0,7–2,1 мкм; шипики 0,2–0,5 мкм заввишки, при основі 0,2–0,6 мкм. Найменші шипи характерні для пилкових зерен *D. strigosus*.

Ми співставили результати паліноморфологічних досліджень з системою роду *Dipsacus*, прийнятою М.І. Котовим (Kotov, 1961). Види підроду *Virga*, *D. pilosus* і *D. strigosus* подібні за розміром пор, шириною обідка й скульптурою екзини та відрізняються за іншими ознаками. Зокрема, пилкові зерна *D. pilosus* мають дещо менші розміри, ніж у *D. strigosus*, та щільніше прикріплені кришечки. Ці два види відрізняються за особливостями структури екзини, зокрема

за співвідношенням шарів екзини. Також для пилкових зерен *D. pilosus* характерні більші шипи.

Серед видів підроду *Dipsacus* пилкові зерна *D. gmelinii* мають менші розміри, а *D. laciniatus* – більші. Пилкові зерна *D. sativus* вирізняються за структурою екзини та дещо ширшим обідком. Пилковим зернам *D. sylvestris* характерні переважно більш округлі пори, на відміну від еліптичних в інших видів. Варто також відзначити, що у пилкових зерен *D. gmelinii* та *D. sativus* шипи розташовані щільніше, ніж у пилку *D. laciniatus* і *D. sylvestris*.

Результати нашого дослідження доводять, що пилкові зерна видів підроду *Virga* загалом характеризуються меншими шипами, на відміну від пилку видів підроду *Dipsacus*. Інші ознаки у пилкових зерен представників цих підродів перебиваються. Таким чином, значення особливостей морфології пилкових зерен краще проявляється на видовому рівні. За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень (Carlson et al., 2009) види підроду *Virga*, *D. pilosus* і *D. strigosus* внесені до однієї підклади, що частково узгоджується з морфологічними особливостями пилкових зерен. Оскільки молекулярно-філогенетичними методами поки ще досліджена невелика кількість видів роду *Dipsacus*, порівняння філогенетичних свідчень з паліноморфологічними даними ускладнене.

Результати аналізу субфосильних спорово-пилкових спектрів з території України (Zubets, 1971; Agar, 1972, 1974, 1976, 1984; Bolikhovskaya, 1981; Stuchlik, Kvavadze, 1995; Bezusko et al., 2011) свідчать про те, що пилки *Dipsacaceae* був переважно ідентифікований на рівні родини. На території Українських Карпат пилкові зерна *Dipsacaceae* трапляються у складі палінологічних характеристик поверхневих проб ґрунтів, відібраних у субальпійському поясі (полонини Пожижевська, 1700 м. над р. м. та Рівна, 1482 м над р. м.) (Агар, 1984). Пилки *Dipsacaceae* спорадично в невеликій кількості зафіксовано в складі субфосильних спорово-пилкових спектрів, відібраних на території Лісостепової (Природний заповідник "Михайлівська цілина") (Агар, 1972) та Степової (біосферні заповідники "Асканія-Нова" ім. Ф.Е. Фальц-Фейна та Чорноморський; Український степовий природний заповідник [відділення "Хомутовський степ" та "Кам'яні Могили"]); Казантипський природний заповідник;

Національний заповідник "Хортиця"; ландшафтний заказник "Обіточна коса", схили Куяльницького лиману, Арабатська стрілка) зон України (Zubets, 1971; Bezusko et al., 2011). На видовому рівні були зафіксовані знахідки пилкових зерен *Knautia arvensis* L. (Bezusko et al., 2011), на родовому – *Scabiosa* sp. (Kremenetskiy, 1991). Відмітимо, що на цей час пилкові зерна представників роду *Dipsacus* були нами ідентифіковані лише в складі двох палінологічних характеристик поверхневих шарів ґрунтів, відібраних на Правобережжі Степової зони України (схили Куяльницького лиману – підзона типчакково-ковилкових степів; Національний заповідник "Хортиця" – підзона різнотравно-типчакково-ковилкових степів).

Аналіз результатів палінологічного вивчення відкладів плейстоцену–голоцену України (Artyushenko, 1970; Artyushenko et al., 1973, 1982; Pashkevich, 1977, 1987; Kremenetskiy, 1991; Bolikhovskaya, 1995; Gerasimenko, 1997; Simakova, Puzachenko, 2008; Bezusko et al., 2011; Bezusko, 2014; Gerasimenko et al., 2014; Sirenko, 2017) свідчить про відсутність відомостей про пилки представників роду *Dipsacus* у складі викопних палінофлор. Здебільшого до викопних палінофлор у невеликій кількості входять пилкові зерна родини *Dipsacaceae*, які не визначені детальніше (Artyushenko et al., 1982; Simakova, Puzachenko, 2008; Bezusko et al., 2011; Bezusko, 2014; Gerasimenko et al., 2014; Sirenko, 2017). Варто відмітити, що до складу викопної флори відкладів максимуму останнього зледеніння (Last Glacial Maximum – LGM) з території Волинської височини входять пилкові зерна роду *Scabiosa* та *S. ochroleuca* L. (Bezusko, 2014). Видову складову деяких палінофлор відкладів плейстоцену–голоцену України формує пилка *Knautia arvensis* (Grichuk, 1972; Gubonina, 1975; Bezusko et al., 2011). Результати аналізу та узагальнення існуючих на цей час палеофлористичних матеріалів свідчать про участь пилкових зерен *K. arvensis* у видовій складовій палінофлор відкладів аллереду–голоцену, що дозволило нам уперше реконструювати просторово-часову диференціацію поширення цього виду на рівнинній частині України (Tsybalyuk et al., 2018).

Наведені нами результати палеофлористичних досліджень показали, що в практиці палінологічного вивчення як субфосильних проб, так і відкладів плейстоцену–голоцену України існують суттєві труднощі при визначенні

пилкових зерен *Dipsacaceae* до родового та видового рівнів. Припускаємо, що при проведенні палеопалінологічних досліджень частина викопного пилку представників роду *Dipsacus* була віднесена до родини *Dipsacaceae* (без детальнішої ідентифікації), що можна пояснити фрагментарністю паліноморфологічних даних для представників цієї родини.

Узагальнені результати проведених нами паліноморфологічних досліджень показали, що морфологічні ознаки пилкових зерен видів роду *Dipsacus* добре простежуються під світловим мікроскопом та є перспективними при визначенні викопного пилку для цілей палеопалінології. Ідентифікація викопного пилку на родовому та особливо видовому рівнях передбачає його добру збереженість. Враховуючи це, ми пропонуємо використовувати такий комплекс ознак: розмір пилкових зерен та пор, форма пор і ширина обідка. Скульптура екзینی під світловим мікроскопом у пилкових зерен усіх видів шипувато-гранулярна, не має значення для визначення пилку на видовому рівні, але може використовуватись при його ідентифікації до родового рівня. Отримані нами результати паліноморфологічного вивчення видів роду *Dipsacus* є важливими при проведенні палеофлористичних досліджень відкладів плейстоцену—голоцену, що дозволить суттєво деталізувати як природні, так і антропогенні зміни у складі рослинного покриву України та суміжних територій.

Висновки

Нами досліджено та проаналізовано морфологічні ознаки пилкових зерен шести видів роду *Dipsacus* флори України. Встановлено, що важливими діагностичними ознаками видового рівня для цілей систематики є розміри пилкових зерен і пор, форма пор, ширина обідка, будова кришечки, структура екзینی, розмір та розташування шипів. Для визначення пилкових зерен при спорово-пилковому аналізі перспективними ознаками є розмір пилкових зерен та пор, форма пор, ширина обідка. Скульптуру екзینی можна використовувати при ідентифікації пилку до родового рівня. Паліноморфологічні дані не повністю узгоджуються з традиційною системою роду. Морфологічні особливості пилкових зерен представників роду *Dipsacus* особливо вагомі на рівні видів.

За результатами палеофлористичних досліджень проаналізовано та узагальнено відомості про участь пилкових зерен як представників роду *Dipsacus*, так і родини *Dipsacaceae* у складі палінологічних характеристик поверхневих проб ґрунтів та палінофлор відкладів верхнього плейстоцену—голоцену України. На основі отриманих палеофлористичних матеріалів обґрунтовано актуальність і перспективність використання нової паліноморфологічної розробки роду *Dipsacus* флори України для деталізації реконструкції основних змін у складі рослинного покриву впродовж пізнього плейстоцену—голоцену.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105–121.
- Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV). 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1–20.
- Arap R. Ya. 1972. *Ukrainian Botanical Journal*, 29(4): 506–513. [Арап Р.Я. 1972. Палінологічні дослідження поверхневих шарів ґрунту лісостепової частини УРСР. *Український ботанічний журнал*, 29(4): 506–513].
- Arap R. Ya. 1974. *Ukrainian Botanical Journal*, 31(1): 493–498. [Арап Р.Я. 1974. Співвідношення рецентних спорово-пилкових спектрів і складу рослинного покриву Волинського Полісся. *Український ботанічний журнал*, 31(1): 493–498].
- Arap R. Ya. 1976. *Palinologicheskie issledovaniya poverkhnostnykh sloev pochvy Ukrainського Polesya*. In: *Palinologicheskie issledovaniya osadochnykh otlozheniy Ukrainy i smezhnykh territoriy*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 11–16. [Арап Р.Я. 1976. Палінологіческие исследования поверхностных слоев почвы Украинского Полесья. В кн.: *Палинологические исследования осадочных отложений Украины и смежных территорий*. Киев: Наукова думка, с. 11–16].
- Arap R. Ya. 1984. *Ukrainian Botanical Journal*, 41(1): 73–77. [Арап Р.Я. 1984. Палінологічні дослідження субфосильних проб з Українських Карпат. *Український ботанічний журнал*, 41(1): 73–77].
- Artyushenko A. T. 1970. *Rastitelnost Lesostepi i Stepi Ukrainy v chetvertichnom periode (po dannym spорово-pылtsevogo analiza)*. Kiev: Naukova Dumka, 176 pp. [Артюшенко А.Т. 1970. *Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа)*. Киев: Наукова думка, 176 с.].
- Artyushenko A. T., Arap R. Ya., Bezusko L. G. 1982. *Istoriya rastitelnosti zapadnykh oblastey Ukrainy v chetvertichnom periode*. Kiev: Naukova Dumka, 136 pp. [Артюшенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. 1982. *История рас-*

- тительности западных областей Украины в четвертичном периоде. Киев: Наукова думка, 136 с.].
- Artyushenko A.T., Pashkevich G.A., Parishkura S.I., Kareva E.V. 1973. *Paleobotanicheskaya kharakteristika opornykh razrezov chevertichnykh (antropogenovykh) otlozheniy sredney i yuzhnoy chasti Ukrainy*. Kiev: Naukova Dumka, 96 pp. [Артюшенко А.Т., Пашкевич Г.А., Паришкура С.И., Карева Е.В. 1973. *Палеоботаническая характеристика опорных разрезов четвертичных (антропогенных) отложений средней и южной части Украины*. Киев: Наукова думка, 96 с.].
- Backlund A., Donoghue M.J. 1996. Morphology and phylogeny of the order *Dipsacales*. In: *Phylogeny of the Dipsacales*, part 4. Ed. A. Backlund. Uppsala (Sweden): Uppsala Univ., pp. 1–55.
- Bell C.D., Donoghue M.J. 2005. Dating the diversification of *Dipsacales*: comparing models, genes, and evolutionary implications. *American Journal of Botany*, 92: 284–314.
- Bell C.D., Edwards E.J., Kim S.-T., Donoghue M.J. 2001. *Dipsacales* phylogeny based on chloroplast DNA sequences. *Harvard Papers in Botany*, 6(2): 481–499.
- Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M. 2011. Palynotheka of the M.H. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. In: *Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum*. Ed. N.M. Shiyani. Kyiv: Alterpress, pp. 138–141. [Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М. 2011. Палінотека Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. В кн.: *Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum*. Ред. Н.М. Шиян. Київ: Альтерпрес, с. 138–141].
- Bezusko L.H. 2014. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(6): 694–701. [Безусько Л.Г. 2014. Нові палінологічні характеристики підкрасилівського лесу Волинської височини. *Український ботанічний журнал*, 71(6): 694–701].
- Bezusko L.H., Mosyakin S.L., Bezusko A.H. 2011. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u riznomu pleystotseni ta holotseni*. Kyiv: Alterpress, 448 pp. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Безусько А.Г. 2011. *Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриття України у пізньому плейстоцені та голоцені*. Київ: Альтерпрес, 448 с.].
- Bobrov E.G. 1957. *Dipsacaceae*. In: *Flora SSSR*, vol. 24. Eds V.K. Shishkin, E.G. Bobrov. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 10–91. [Бобров Е.Г. 1957. *Dipsacaceae*. В кн.: *Флора СССР*, т. 24. Ред. В.К. Шишкин, Е.Г. Бобров. Москва; Ленинград.: Изд-во АН СССР, с. 10–91].
- Bolikhovskaya N.S. 1981. Rastitelnost i klimat Srednego Pridnestrova v pozdnem pleystotsene. Rezultaty palinologicheskogo analiza otlozheniy Kishlyanskogo Yara. In: *Ketrosy. Musterskaya stoyanka na Srednem Dnestre*. Moscow: Nauka, pp. 103–124. [Болиховская Н.С. 1981. Растительность и климат Среднего Приднестровья в позднем плейстоцене. Результаты палинологического анализа отложений Кишлянского Яра. В кн.: *Кетросы. Мустьерская стоянка на Среднем Днестре*. Москва: Наука, с. 103–124].
- Bolikhovskaya N.S. 1995. *Evolutsiya lessovo-pochvennoy formatsii Severnoy Evrazii*. Moscow: Izd-vo Mosk. un-ta, 270 pp. [Болиховская Н.С. 1995. *Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии*. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 270 с.].
- Bremer K., Backlund A., Sennblad B., Swenson U., Andreassen K., Hjertson M., Lundberg J., Backlund M., Bremer B. 2001. A phylogenetic analysis of 100+ genera and 50+ families of euasterids based on morphological and molecular data with notes on possible higher level morphological synapomorphies. *Plant Systematics and Evolution*, 229: 137–169.
- Caputo P., Cozzolino S. 1994. A cladistic analysis of *Dipsacaceae* (*Dipsacales*). *Plant Systematics and Evolution*, 189: 41–61.
- Caputo P., Cozzolino S., Moretti A. 2004. Molecular phylogenetics of *Dipsacaceae* reveals parallel trends in seed dispersal syndromes. *Plant Systematics and Evolution*, 246: 163–175.
- Carlson S.E., Mayer V., Donoghue M.J. 2009. Phylogenetic relationships, taxonomy, and morphological evolution in *Dipsacaceae* (*Dipsacales*) inferred by DNA sequence data. *Taxon*, 58(4): 1075–1091.
- Clarke G., Jones M.R. 1981. The Northwest European pollen flora. *Dipsacaceae. Review of Palaeobotany and Palynology*, 33: 1–25. [Reprinted in: *The Northwest European pollen flora*, vol. 3, parts 21–28. Eds W. Punt, G.C.S. Clarke. Amsterdam, etc.: Elsevier Sci. Publ. Company, pp. 21–25].
- Donoghue M.J., Olmstead R.G., Smith J., Palmer J.D. 1992. Phylogenetic relationships of *Dipsacales* based on *rbcL* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79: 333–345.
- Erdtman G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 539 pp.
- Fægri K., Iversen J. 1964. *Textbook of pollen analysis*. Oxford: Blackwell, 237 pp.
- Gerasimenko N.P. 1997. *Arkheologicheskii almanakh*. (Donetsk), 6: 3–64. [Герасименко Н.П. 1997. Природная среда обитания человека на юго-востоке Украины в позднеледниковье и голоцене (по материалам палеогеографического изучения археологических памятников). *Археологический альманах* (Донецк), 6: 3–64].
- Gerasimenko N.P., Korzun Yu.L., Ridush V.T. 2014. *Fizychna heohrafiya ta heomorfolohiya*, 2(74): 68–74. [Герасименко Н.П., Корзун Ю.Л., Ридуш В.Т. 2014. Природні зміни впродовж пізнього льодовиків'я та голоцену у Середньому Прип'ятті (за даними палеонтологічного та літологічного вивчення відкладів печери Буковинка, зал Сухий). *Фізична географія та геоморфологія*, 2(74): 68–74].
- Grichuk V.P. 1972. Osnovnye etapy istorii rastitelnosti yugo-zapada Russkoy ravniny v pozdnem pleystotsene. In: *Palinologiya pleystotsena*. Moscow: Nauka, pp. 9–53.

- [Гричук В.П. 1972. Основные этапы истории растительности юго-запада Русской равнины в позднем плейстоцене. В кн.: *Палинология плейстоцена*. Москва: Наука, с. 9–53].
- Grichuk V.P. 1989. *Istoriya flory i rastitelnosti Russkoy ravniny v pleystotsene*. Moscow: Nauka, 183 pp. [Гричук В.П. 1989. *История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене*. Москва: Наука, 183 с.].
- Gubonina Z.P. 1975. Palinologicheskie issledovaniya osnovnykh gorizontov lessov i iskopaemykh pochv yuzhnoy chasti Russkoy ravniny. In: *Problemy regionalnoy i obshchey paleogeografii lessovykh i periglyatsialnykh oblastey*. Moscow, pp. 43–59. [Губонина З.П. 1975. Палинологические исследования основных горизонтов лессов и ископаемых почв южной части Русской равнины. В кн.: *Проблемы региональной и общей палеогеографии лессовых и перигляциальных областей*. Москва, с. 43–59].
- Halbritter H. 2016. *Dipsacus fullonum*. In: *PalDat – a palynological database*. Available at: https://www.paldat.org/pub/Dipsacus_fullonum/301814 (Accessed 17 July 2018).
- Halbritter H., Svojtka M. 2016. *Dipsacus laciniatus*. In: *PalDat – a palynological database*. Available at: https://www.paldat.org/pub/Dipsacus_laciniatus/301809 (Accessed 17 July 2018).
- Kotov M.I. 1961. *Dipsacaceae*. In: *Flora URSS*, vol. 10. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Vyd-vo AN URSS, pp. 339–379. [Котов М.И. 1961. *Dipsacaceae*. У кн.: *Флора УРСР*, т. 10. Гол. ред. М.И. Котов. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 339–379].
- Kremenetskiy K.V. 1991. *Paleoekologiya drevneyshikh zemledeltsev i skotovodov Russkoy ravniny*. Moscow: Nauka, 193 pp. [Кременецкий К.В. 1991. *Палеоэкология древнейших земледельцев и скотоводов Русской равнины*. Москва: Наука, 193 с.].
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. *Pylytsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*, vol. 1. Leningrad: Nauka, 170 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. *Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР*, т. 1. Ленинград: Наука, 170 с.].
- Mabberley D.J. 1997. *The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 858 pp.
- Moore P.D., Webb J.A. 1983. *An illustrated guide to pollen analysis*. London, etc.: Hodder and Stoughton, 133 pp.
- Mostafa E.-N., Sedigheh N.-S., Rosa E. 2017. Pollen characters as taxonomic evidence in some species of *Dipsacaceae* from Iran. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 24(2): 129–136.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii + 345 pp.
- Pashkevich G.A. 1977. Palinologicheskoe issledovanie razreza stoyanki Korman IV. In: *Mnogosloynaya paleoliticheskaya stoyanka Korman IV*. Moscow: Nauka, pp. 105–111. [Пашкевич Г.А. 1977. Палинологическое исследование разреза стоянки Кормань IV. В кн.: *Многослойная палеолитическая стоянка Кормань IV*. Москва: Наука, с. 105–111].
- Pashkevich G.A. 1987. Palinologicheskaya kharakteristika otlozheniy mnogosloynnoy stoyanki Molodova V. In: *Mnogosloynaya paleoliticheskaya stoyanka Molodova V. Lyudi kamennogo veka i okruzhayushchaya sreda*. Moscow: Nauka, pp. 141–151. [Пашкевич Г.А. 1987. Палинологическая характеристика отложений многослойной стоянки Молодова V. В кн.: *Многослойная палеолитическая стоянка Молодова V. Люди каменного века и окружающая среда*. Москва: Наука, с. 141–151].
- Perveen A., Qaiser M. 2011. Pollen flora of Pakistan. *Dipsacaceae*. *Pakistan Journal of Botany*, 43(6): 2825–2827.
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143: 1–81. <http://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Reveal J.L. 2012. An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron*, 2012-37: 1–221. Available at: <https://www.phytoneuron.net/PhytoN-Magnoliidae.pdf>
- Simakova A.G., Puzachenko A.Yu. 2008. Rastitel'nost' v maksimal'noe pohlodanie poslednego oledeniya (LGM) ($\leftarrow=24.0\rightarrow=17.0$ кут ВР). In: *Evolutsiya ekosistem Evropy pri perekhode ot pleystotsena k golotsenu (24–8 tys. l. n.)*. Eds A.K. Markova, T. Van Kol'fekhoten. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK, pp. 315–341. [Симакова А.Г., Пузаченко А.Ю. 2008. Растительность в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM) ($\leftarrow=24.0\rightarrow=17.0$ кут ВР). В кн.: *Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.)*. Ред. А.К. Маркова, Т. Ван Кольфехотен. Москва: Тов. науч. изд. КМК, с. 315–341].
- Sirenko E.A. 2017. *Palinostratigrafiya kontinentalnikh verkhneplyotsenovykh–nizhneneopleystosenovykh otlozheniy yuzhnoy chasti Vostochno-Evropeyskoy platformy*. Ed. P.F. Gozhik. Kiev: Naukova Dumka, 166 pp. [Сиренко Е.А. 2017. *Палиностратиграфия континентальных верхнеплейстоценовых–нижнеплейстоценовых отложений южной части Восточно-Европейской платформы*. Ред. П.Ф. Гожик. Киев: Наукова думка, 166 с.].
- Stuchlik L., Kvavadze E.V. 1995. On the problem of actinopalynology in the Carpathians and Caucasus. *Acta Palaeobotanica*, 35: 73–83.
- Takhtajan A.L. 1987. *Sistema magnoliifitov*. Leningrad: Nauka, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. 1987. *Система магнолиофитов*. Ленинград: Наука, 439 с.].
- Takhtajan A.L. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. New York: Columbia Univ. Press, 663 pp.
- Takhtajan A. 2009. *Flowering Plants*. Dordrecht: Springer, xiv + 871 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>
- Thiers B. 2008–onward (continuously updated). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed 03 January 2019).

- Tokarev P.I. 2002. *Morfologiya i ultrastruktura pyltsevykh zeren*. Moscow: KMK Scientific Press, 51 pp. [Токарев П.И. 2002. *Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен*. Москва: Т-во науч. изд. КМК, 51 с.].
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.H. 2017a. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(2): 122–130. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. 2017а. Палиноморфологічні особливості представників роду *Sambucus* (*Sambucaceae/Adoxaceae*) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу. *Український ботанічний журнал*, 74(2): 122–130]. <http://doi.org/10.15407/ukrbotj74.02.122>
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.H. 2017b. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(3): 224–232. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. 2017б. Палиноморфологія видів роду *Viburnum* (*Viburnaceae/Adoxaceae*) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу. *Український ботанічний журнал*, 74(3): 224–232]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.03.203>
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.H. 2017c. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(6): 539–547. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. 2017с. *Linnaea borealis* (*Caprifoliaceae*) в Україні: палиноморфологічний та палеофлористичний аспекти. *Український ботанічний журнал*, 74(6): 539–547]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.539>
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.H., Nitsenko L.M. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(3): 248–259. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г., Нищенко Л.М. 2018. Палиноморфологічні особливості видів роду *Knautia* (*Dipsacaceae*): оцінка для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу. *Український ботанічний журнал*, 75(3): 248–259]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.03.248>
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. 2013. *Atlas of pollen grains of representatives of Plantaginaceae and Scrophulariaceae*. Kyiv: Nash Format, 276 pp. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. 2013. *Атлас пилкових зерен представників родин Plantaginaceae та Scrophulariaceae*. Київ: Наш формат, 276 с.]. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16968.11527>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds). 2018. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress. Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile*, 159: i–xxxvii + 1–254. <https://doi.org/10.12705/Code.201>
- Vinokurova L.V. 1959. Palinologicheskie dannye k sistematike semeystv *Dipsacaceae* i *Morinaceae*. In: *Problemy botaniki*, vol. 4. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 51–67. [Винокурова Л.В. 1959. Палинологические данные к систематике семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. В кн.: *Проблемы ботаники*, т. 4. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 51–67].
- Zhang W.-H., Chen Z.-D., Li J.-H., Chen H.-B., Tang Y.-C. 2003. Phylogeny of the *Dipsacales* s. l. based on chloroplast *trnL-F* and *ndhF* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 176–189.
- Zubets R.Ya. 1971. *Ukrainian Botanical Journal*, 28(2): 192–198. [Зубець Р.Я. 1971. Спорово-пилкові дослідження поверхневих шарів ґрунту степової частини України. *Український ботанічний журнал*, 28(2): 192–198].

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 25.01.2019