

T. Iefimenko, M. Antonyuk

MOLECULAR MECHANISMS OF PLANT TOLERANCE TO LOW TEMPERATURES

Low freezing temperatures is one of the most important abiotic stresses which cause severe injury and yield reduction in agronomically important plants. Freezing tolerance is greatly increased during a process of cold acclimation, which is an adaptive process taking place at low non-freezing (above zero) temperatures in plants and includes different physiological, biochemical and molecular changes. Plants can sense low temperatures to induce cold acclimation through alterations in membrane properties. CBF (C-repeat Binding Factors) are the main transcriptional regulators of freezing tolerance in plants, which regulate expression of many COR (Cold-Regulated) genes. Expression of CBF-genes is also regulated at transcriptional level by positive and negative regulators. Among COR-encoded products are dehydrins, antifreeze proteins, ice recrystallization inhibition proteins, antioxidant enzymes, and enzymes for biosynthesis of sugars and other osmoprotectors.

Keywords: abiotic stresses, freezing tolerance, transcriptional factors, COR-genes, dehydrins, antioxidant enzymes, osmoprotectors.

Матеріал надійшов 13.05.2014

УДК “624”/“627” 56:581.33 (477.8)

Безусько А. Г., Безусько Л. Г.

ПАЛІНОЛОГІЧНА ВИВЧЕНІСТЬ ВІДКЛАДІВ ВЕРХНЬОГО ПЛЕЙСТОЦЕНУ – ГОЛОЦЕНУ ЗАХІДНИХ РЕГІОНІВ УКРАЇНИ

У статті представлено результати аналізу палінологічних характеристик відкладів верхнього плейстоцену – голоцену Українських Карпат, Закарпаття та Прикарпаття; оцінено стан палінологічної вивченості досліджуваних відкладів у просторі та часі; розглядаються можливості застосування узагальнених палеопалінологічних матеріалів для деталізації палеофлористичних реконструкцій; визначено модельні таксони, перспективні для подальших палеоботанічних досліджень.

Ключові слова: палеопалінологія, верхній плейстоцен, голоцен, Україна.

Вступ

Реконструкція змін рослинного покриву та клімату на території західних областей України в кварталі базується на результатах палеоботанічних досліджень, серед яких провідне місце посідає метод спорово-пилкового аналізу. На сучасному етапі розвитку палінології відкладів верхнього

плейстоцену – голоцену потрібен як критичний аналіз існуючих даних, так і напрацювання нових матеріалів. Актуальною та перспективною є також оцінка узагальнених палеопалінологічних даних у контексті можливості їхнього подальшого застосування як для цілей деталізації та внесення коректив у палеоботанічні, палеоекологічні, палеокліматичні та історико-фітогеографічні

реконструкції, так і для визначення модельних таксонів видового рівня для подальших палеофлористичних і палеохорологічних досліджень. Слід наголосити, що при вивченні викопних флор міжльодовикових періодів суттєве значення мають результати палеокарпологічного (плейстоцен) [1] та ботанічного аналізу торфу (голоцен) [2–6]. Важливо, що результати палінологічного вивчення відкладів верхнього плейстоцену – голоцену формують одну з базових складових біостратиграфічних досліджень як на території західних областей, так і України загалом. Ступінь обґрунтованості періодизації відкладів верхнього плейстоцену – голоцену суттєво підвищується при застосуванні різних методів їхнього датування (термолюмісцентний, радіовуглецевий та ін.).

Відомо, що успішний розвиток палінології відкладів плейстоцену та голоцену значною мірою залежить від розробок методичного характеру як на рівні опробування та обробки зразків, так і на рівні інтерпретації палеопалінологічних характеристик. Зазначимо, що перші в Україні палінологічні дослідження поверхневих проб ґрунтів були проведені С. І. Паришковою [7] саме на території Карпат і Прикарпаття. У подальшому цілеспрямоване палінологічне вивчення субфосильних проб ґрунтів Українських Карпат проведено Р. Я. Арап [8] та Е. В. Квавадзе [9]. На території Середнього Подністров'я методичні розробки, спрямовані на підвищення рівня інтерпретації палінологічних характеристик відкладів квартеру, провела Н. С. Боліховська [10; 11], в Пригорганському Передкарпатті – Н. М. Чумак [12].

Мета статті – оцінити стан палінологічної вивченості відкладів верхнього плейстоцену – голоцену Українських Карпат, Закарпаття та Прикарпаття, обґрунтувати можливості застосування узагальнених палеопалінологічних матеріалів для цілей палеофлористики, паліноморфології, палеохорології та історичної фітогеографії.

Матеріали та методи досліджень

Основний метод досліджень – спорово-пилковий аналіз. Матеріал – палінологічні характеристики відкладів верхнього плейстоцену – голоцену західних регіонів України. У статті було узагальнено палеопалінологічні матеріали, отримані для модельних регіонів – Українські Карпати, Закарпаття та Прикарпаття; критично проаналізовано результати спорово-пилкового аналізу, які відповідають різним рівням досліджень і були отримані як авторами статті, так і представниками різних палінологічних шкіл [6].

Латинські назви рослин наведено за переліком судинних рослин України [13], з доповненнями та уточненнями згідно з новими таксономічними даними.

Результати та їх обговорення

Отримані результати критичного опрацювання наявних палінологічних характеристик відкладів пізнього плейстоцену – голоцену західних регіонів України розглянемо для модельних територій – Українські Карпати та Закарпаття і Прикарпаття.

Українські Карпати та Закарпаття. Встановлено, що палінологічна вивченість відкладів верхнього плейстоцену цих регіонів і сьогодні залишається фрагментарною. Відклади верхнього плейстоцену в загальних рисах палінологічно охарактеризовані в розрізі Королево (Закарпаття). Палінологічні матеріали були отримані для відкладів прилуцького (рісс-вюрмського міжльодовиків'я) та витачівського (один із ранньовюрмських міжстадіалів) горизонтів [14; 15]. Причому склад колективної паліофлори нараховує тільки 50 таксонів родового та родинного рівнів [15]. На основі цих даних було встановлено, що в прилуцький (рісс-вюрмський, микулинський) міжльодовиковий час на території Закарпаття панували широколистяні ліси, в яких головними лісоутворюючими породами були *Quercus* L., *Carpinus* L. та *Fagus* L. Невеликі площі займали хвойні ліси, сформовані *Pinus* L. та *Picea* L. Dietr. Зазначимо, що в лісах періоду рісс-вюрмського міжльодовиків'я був добре розвинутий трав'яний ярус. У той час клімат був теплішим та вологішим порівняно із сучасним. Зміни у складі лісової флори та рослинності відбувалися шляхом подальшого посилення ролі неморальних елементів та остаточного формування на їхній основі оліго- та мономініантних формацій широколистяних лісів. Можна дійти висновку, що вказані вище перебудови у складі флори та рослинності Закарпаття протягом рісс-вюрмського міжльодовиків'я відповідають тим, що мали місце на території рівнинної України [5; 6; 11; 16]. Протягом одного із ранньовюрмських міжстадіалів (витачівський горизонт) кліматичні умови, порівняно з рісс-вюрмським інтергляціалом, погіршилися, але загалом вони були більш м'якими, ніж зараз. На території Закарпаття в гірському поясі і в передгір'ях панувала лісова рослинність. На рівнинній території Закарпаття дубово-соснові ліси чергувалися з ділянками степової рослинності, яка в основному була представлена мезофільним різнотрав'ям.

Про деяке збільшення сухості клімату в той час може вказувати відсутність у складі спорово-пилкового комплексу з відкладів витачівського горизонту розрізу Королево пилкових зерен *Abies* Mill. [14; 15]. Варто наголосити, що останнім часом для відкладів верхнього плейстоцену отримано нові палеопалінологічні та палеопедологічні матеріали [17]. Заслужують на увагу інформативні палінологічні характеристики для розрізу Сокирниця-I (Закарпаття) [18]. Наявні на цей час палеопалінологічні та палеопедологічні матеріали стали основою для побудови карт, які віддзеркалюють гірські карпатські ландшафти в пізньому кліматичному оптимумі прилуцького та ранньому кліматичному оптимумі витачівського часів пізнього плейстоцену [19]. І сьогодні залишаються важливими результати палінологічного вивчення відкладів пізнього плейстоцену розрізу Молочний Камінь [20]. Отримані палінологічні характеристики відкладів одного з середньовалдайських міжстадіалів (-паудорф) підкріплено матеріалами радіовуглецевого датування (25550 ± 350 [Gr1-7761]). За цими комплексними даними зафіксовано суттєве зниження субальпійського та альпійського поясів. На місці сучасних букових пралісів росли розріджені соснові ліси (*Pinus sylvestris* L.). Існували також ділянки лісів з *Pinus cembra* L., *Larix* Mill. та *Pinus mugo* Turra. На рівні сучасних вапнякових скель були поширені рослинні угруповання субальпійського та альпійського поясів. Зазначимо, що сучасний альпійський пояс у Карпатах займає висоти в межах 1800–2100 м н. р. м. Арктоальпійські, альпійські і монтанні види, які ще й зараз зростають на вапнякових скелях на території Угольського заповідника, могли зберегтися тут від часів останнього валдайського (вюрмського) зледеніння [21]. Помітне зниження альпійського та субальпійського поясів у Карпатах до 300–700 м н. р. м. в інтервалі 25000–30000 BP за результатами палінологічних та радіовуглецевих досліджень підтверджується і для території Польщі [22].

Можна дійти висновку, що для реконструкції цілісної картини розвитку рослинного покриву на території Українських Карпат та Закарпаття протягом основних етапів пізнього плейстоцену (міжльодовиків'я, міжстадіали та стадіали) в подальшому потрібні цілеспрямовані комплексні дослідження з урахуванням досягнень сучасної палінології відкладів квартеру.

Зазначимо, що ступінь палінологічної вивченості відкладів голоцену Українських Карпат та Закарпаття є вищим [3; 4; 23–29]. Д. К. Зеров [30]

у межах тричленної схеми поділу голоцену запропонував таку схему розвитку рослинного покриву на території Українських Карпат. У ранньому голоцені були поширені ліси із сосни (*Pinus mugo*, *P. cembra*, *P. sylvestris*). У середньому голоцені панували широколистяно-смерекові ліси. У пізньому голоцені домінували ялицево-буково-смерекові ліси. У другій половині пізнього голоцену спостерігалось зменшення ролі бука і ялиці та збільшення участі *Pinus mugo*. М. І. Нейштадт [4] поділив територію колишнього Радянського Союзу на 26 районів, для кожного з яких визначив свій тип спорово-пилкових діаграм. Карпатський тип спорово-пилкових діаграм було визначено як сосново-смереково-ялицево-буковий. Характерною рисою цього типу діаграм є присутність у спорово-пилкових спектрах з відкладів пізнього голоцену пилкових зерен *Fagus* L., *Picea* A. Dietr. та *Carpinus* L. Але необхідно враховувати, що, як правило, палінологічні характеристики відкладів пізньольодовиків'я та голоцену Українських Карпат відповідають рівню відносної хронології [3; 4; 23–25; 30]. До того ж у більшості розрізів зразки органогенних порід для спорово-пилкових досліджень відбиралися з інтервалом у 25 см. Згідно з вимогами сучасної палінології відкладів квартеру інтервал відбору таких зразків становить 2,5–10 см і, крім того, має чітку тенденцію зменшення до 1 см [6]. Наприклад, на сьогодні з десяти розрізів голоцену Закарпаття (Лумшурське [3], Станислав [25], Негровець-I [Артюшенко О. Т.], Негровець-II [27; 28], Глуха Млака [Артюшенко О. Т.], Уголька [21], Апшинець [21], Лемське [3], Чорне Багно [3], Багно [Артюшенко О. Т.]) тільки в розрізі Негровець-II зразки для спорово-пилкових досліджень відібрано з інтервалом 10 см. Перелік палінофлори голоцену розрізу Негровець-II нараховує 120 таксонів різного рангу, і на цей час вона залишається найбагатшою для регіону. Загальний список палінофлори голоцену Закарпаття нараховує 163 таксони різного рангу (4 порядки, 52 родини, 45 родів та 62 види). Отримані дані свідчать, що в голоцені у складі рослинного покриву Закарпаття брали участь види рослин, які сьогодні представлено у Червоній книзі України [31] – *Larix polonica* Racib., *Pinus cembra*, *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & C. Mart., *Lycopodium annotinum* L., *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub, *D. complanatum* (L.) Holub, *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Marsilea quadrifolia* L., *Selaginella selaginoides* (L.) C. Mart. *S. helvetica* (L.) Spring, *Taxus baccata* L., *Linnaea borealis* L. [29].

На прикладі болота Апшинець, розташовано-го в боковому каре льодовикового походження на полонині гори Апшинець (1300 м н. р. м.), доведено, що високий вміст пилюк деревних порід у викопних спорово-пилкових спектрах (*Fagus sylvatica* L. – до 45,5 %, *Carpinus betulus* L. – 13,8 %, *Quercus* sp. – 8,2 %, *Picea* sp. (*P. abies* (L.) H. Karst.) – 17,2 % та ін.) за межами лісових поясів у гірських умовах пов'язаний з вітровим заносом [29]. Отримані матеріали добре узгоджуються з результатами палінологічних досліджень у гірських районах Українських Карпат та Кавказу [9]. Ці дані важливо враховувати при інтерпретації палеопалінологічних характеристик відкладів розрізів, розташованих у гірських регіонах.

За результатами палінологічних досліджень було реконструйовано картину розвитку гірських лісів Закарпаття в ранньому (BO), середньому (AT, SB) та пізньому (SA) голоцені. У ранньому голоцені були поширені хвойні ліси: соснові, ялинові, ялиново-соснові. До складу цих лісів у невеликих кількостях входили широколистяні породи (*Quercus* sp., *Carpinus betulus*, *Ulmus* sp. та ін.). Наявність цих порід здебільшого підтверджується палінологічними характеристиками відкладів, сформованих у другій половині раннього голоцену (бореальний час). У середньому голоцені (атлантичний та суббореальний часи) зменшувалися площі соснових та збільшувалися ділянки ялинових лісів. Помітно стає роль широколистяно-хвойних лісів. Наприкінці атлантичного часу поширилися площі буково-ялинових та ялиново-букових лісів. У суббореальний час сформувався пояс букових лісів. Збільшилися площі ялинових, ялиново-букових, ялиново-ялицево-букових та грабово-букових лісів. Встановлено, що букові ліси та ліси з наявністю бука на території гірської частини Закарпаття мали найбільше поширення в другій половині субатлантичного часу голоцену [27–29]. На основі палінологічних даних можна дійти висновку, що протягом пізнього голоцену участь широколистяних порід на досліджуваній території була помітно більшою, порівняно зі Східними Карпатами. Отримані дані свідчать, що *Taxus baccata*, *Larix polonica*, *Pinus cembra* брали участь у складі лісів Закарпаття в суббореальний час та протягом першої половини субатлантичного часу голоцену. Найбільш поширеними ці породи були у складі лісів Горган [29].

Зазначимо, що і сьогодні залишається відкритим питання про вік утворення в Українських Карпатах букових пралісів. Наприклад, висновок про можливість збереження там Угольського

букового пралісу протягом максимуму останнього зледеніння [32] потребує підтвердження результатами нових комплексних палеоботаничних та філогенетичних досліджень. Проблема поширення бука на території України в плейстоцені та голоцені і сьогодні залишається однією з актуальних та перспективних. А її вирішення має пряме відношення до обґрунтування можливості існування на території західних регіонів України як первинних, так і вторинних рефугіумів тепло- та вологолюбних деревних порід протягом максимуму останнього валдайського зледеніння [6].

Необхідно наголосити, що одним із важливих напрямів сучасної палінології відкладів голоцену є встановлення впливу антропогенного фактора на природну рослинність. Наявність у складі спорово-пилкових спектрів пилюк зерен рослин-індикаторів господарської діяльності людини дозволяє не тільки реконструювати загальну картину змін у складі рослинного покриву, а й диференціювати характер цього впливу. Можливість залучення до таких досліджень результатів радіовуглецевого датування суттєво підвищує ступінь достовірності отриманих матеріалів та можливостей для їх кореляції на суміжних територіях [6].

Прикладом таких комплексних досліджень на території Українських Карпат є вивчення відкладів пізнього голоцену сфагнового болота Мішок, яке знаходиться на території Регіонального ландшафтного парку «Надсянський» [33]. За результатами палінологічних та радіовуглецевих досліджень встановлено, що 70 см товща торфу сфагнового болота Мішок утворилася близько 500 років тому (470 ± 50 [Ki–15390]). Варто наголосити, що результати таких комплексних досліджень відкладів голоцену Українських Карпат відповідають рівню абсолютної хронології. Загальний список паліофлори другої половини субатлантичного–3 часу нараховує 109 таксонів різного рангу (3 порядки, 45 родин, 21 рід і 43 види). Отримані палеопалінологічні характеристики дозволили реконструювати картину природних та антропогенних змін у складі лісової рослинності на досліджуваній території за останні 500 років. Встановлено, що в цей час панував лісовий тип рослинності. Зміни у складі основних лісоутворюючих порід відбувалися шляхом поступового збільшення участі темнохвойних (*Picea*, *Abies* Mill.) та зменшення широколистяних (*Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Quercus* sp.) порід. Початок цих змін фіксує радіовуглецева дата 280 ± 50 [Ki–15389] років тому. За результатами палінологічних досліджень,

підкріплених радіовуглецевими датами, обґрунтовано вплив господарської діяльності людини на природну рослинність Регіонального ландшафтного парку «Надсянський». Вдалося зафіксувати короткотривалий період зменшення антропогенного впливу на природну рослинність, який мав місце близько 300 років тому. Встановлено, що у складі палінофлори пізнього голоцену болота Мішок брали участь види (*Linnæa borealis*, *Larix polonica*, *Huperzia selago*, *Diphasiastrum complanatum*, *Lycopodium annotinum*, *Pinus cembra*), представлені у Червоній книзі України [31].

Прикарпаття. Оцінюючи загальний стан палінологічної вивченості відкладів кватеру Прикарпаття, можна дійти висновку, що для відкладів пізнього плейстоцену її ступінь є досить високим. Відомо, що саме на цій території знаходиться розріз пізньоплейстоценових відкладів, який є одним з найбільш перспективних для палеоботанічних досліджень у Європі – розріз Колодіїв [34–39]. Отримані нами нові палінологічні дані [6] та результати попередніх палінологічних досліджень рісс-вюрмських відкладів розрізу Колодіїв дозволили нам встановити склад колективної палінофлори (124 таксони різного рангу, у тому числі 80 видів). У складі рослинного покриву Прикарпаття протягом оптимальних фаз рісс-вюрмського міжльодовиків'я брали участь види, які сьогодні відсутні в природній флорі України (*Juglans regia* L., *Corylus colurna* L., *Osmunda cinnamomea* L., *Ilex aquifolium* L.). Важливою складовою палінофлор оптимальних фаз рісс-вюрмського міжльодовиків'я Прикарпаття є *Taxus baccata*. Його пилокві зерна у незначній кількості трапляються в складі спорово-пилкових спектрів відкладів оптимальних фаз рісс-вюрмського міжльодовиків'я розрізів Снятин [5], Колодіїв [5] та Колодіїв III [6]. Палінологічні характеристики відкладів ранньовалдайських міжстадіалів були нами отримані для розрізу Колодіїв V [6]. Вони підтвердили нове трактування горохівського викопного ґрунтового комплексу [39], за яким у розрізі Колодіїв V, крім еемського ґрунту (торфу), є міжстадіальні ґрунти (найімовірніше – амесфорт + бреруп та оддерере).

Слід зазначити, що склад рісс-вюрмської палінофлори розрізу Єзупіль (Івано-Франківська область, Прикарпаття) формували *Quercus* sp., *Ulmus* sp., *Alnus* sp., *Fraxinus* sp., *Acer* sp., *Fagus* sp., *Tilia* sp., *Carpinus* sp., *Corylus* sp., *Cornus mas* L., *Frangula alnus*, *Euonymus europaea* L., *Lonicera xylostera* L., *Viburnum opulus* L., *Viscum* sp., *Hedera helix*, *Humulus lupulus* та ін. [40].

Загальні характеристики відкладів верхнього плейстоцену (прилуцький, витачівський та бузький горизонти) у розрізі Снятин отримані О. Т. Артюшенко [5].

Заслужують на високу оцінку результати палінологічного та радіохронологічного вивчення відкладів верхнього плейстоцену розрізів Середнього Подністер'я (Кормань IV, Молодова I, Молодова V) [11; 41; 42]. Наприклад, вік відкладів максимуму останнього зледеніння в розрізі Кормань IV визначають радіовуглецеві дати 18000 ± 400 [ГИН–719] та 18560 ± 2000 [СО АН–145]). Важливо наголосити, що для відкладів верхнього плейстоцену – голоцену отримано детальні палінологічні характеристики, до складу яких входять таксони видового рівня [11; 41; 42].

Наявність у складі викопних палінофлор відкладів верхнього плейстоцену – голоцену таксонів, визначених до рангів роду та виду, свідчить про необхідність критичного перегляду існуючих палеоботанічних матеріалів, на основі яких були зроблені висновки про наявність на території західних областей України первинних рефугіумів тепло- та вологолюбних деревних порід [5; 6; 32; 43; 44]. У цьому контексті особливу увагу необхідно приділити проблемі збереження гляціальних реліктів на території західних областей України протягом міжльодовикових та льодовикових періодів кватеру.

Палінологічна вивченість відкладів голоцену Прикарпаття відповідає як рівню відносної, так і абсолютної хронології [5; 6; 45–53]. Зауважимо, що для Прикарпаття кількісні показники клімату голоцену були визначені з використанням палінологічних характеристик відкладів розрізу Турова дача [47; 48]. Нові палеокліматичні дані кількісного рівня отримала Н. М. Чумак [12] для відкладів середнього дріасу – голоцену Пригорганського Передкарпаття.

Доцільно наголосити, що палінологічні характеристики відкладів верхнього плейстоцену – голоцену західних регіонів України представлено в Європейському палінологічному банку даних (EPD) (Арль, Франція) та використано для палеоботанічних та палеокліматичних реконструкцій при виконанні проектів BIOME 18000 та BIOME 6000 для території колишнього Радянського Союзу та Монголії [6].

Отримані нами узагальнені палеопалінологічні дані дозволяють визначити найперспективніші таксони для молекулярно-біологічних, паліноморфологічних, палеофлористичних та палеохронологічних досліджень. Нові палеоботанічні матеріали дозволять суттєво уточнити, деталізувати та корелювати історію розвитку

рослинного покриву на території Європи протягом плейстоцену та голоцену. Крім того, Українські Карпати (а цілком імовірно Прикарпаття) є територіями первинних рефугіумів деяких древних порід протягом максимуму останнього зледеніння [6]. Наявність результатів паліноморфологічного вивчення модельних таксонів дозволяє точніше ідентифікувати їхні пилкові зерна у викопному стані. Це суттєво підвищує рівень точності та детальності палеоботанічних реконструкцій для досліджуваних модельних територій [6; 54]. Серед перспективних для таких комплексних досліджень таксонів з території Українських Карпат і прилеглих до них регіонів є такі: *Pinus mugo*, *P. sylvestris*, *P. cembra*, *Fagus sylvatica*, *Larix polonica*, *Picea abies*, *Abies alba* Mill., *Taxus baccata*, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench, *A. viridis* (Chaix) DC. (= *Duschekia alnobetula* (Ehrh.) Pouzar, *Ulmus laevis*, *U. glabra* Huds., *U. suberosa* Moench, *Selaginella selaginoides*, *Rhododendron myrtifolium* Schott & Kotschy, *Tilia tomentosa* Moench, *T. cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., *Quercus petraea* Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L., *Cornus mas*, *Dryas octopetala* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Corylus avellana* L., *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *B. humilis* Schrank, *Fraxinus excelsior* L., *Huperzia selago*, *Botrychium boreale* Milde., *Botrychium lunaria*, *Lycopodium annotinum* та ін. До таких таксонів належать також *Alnus fruticosa* Rupr., *Betula nana* L., *Ephedra distachya* L., *Hippophaë rhamnoides* L., *Rhododendron luteum* Sweet, *Hedera helix* L., *Ilex aquifolium*, *Humulus lupulus*, *Corylus colurna*, *Juglans regia*, *Salvinia natans* (L.) All., *Osmunda cinnamomea*

Коротко зупинимось на прикладах індикаторного значення деяких із запропонованих до вивчення таксонів у контексті їхнього значення у формуванні рослинного покриву окремих періодів квартиру. Узагальнені палеопалінологічні матеріали свідчать, що перспективними таксонами для комплексного вивчення є основні лісоутворюючі породи – *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Abies alba*, *Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*, *Pinus sylvestris* та ін. Причому варто враховувати просторово-часову диференціацію поширення як монодомінантних, так і полідомінантних лісів на території західних регіонів України. Важливо також використовувати результати палеоботанічних досліджень щодо показових видів [1]. Наприклад, узагальнені результати дозволили нам встановити склад показових таксонів оптимальних фаз рісс-вюрмського міжльодовиків'я для західних регіонів України (*Picea omarica* (Pančić) Pуркуће, *P. excelsa*, *Pinus*

cembra, *Juglans regia*, *Taxus baccata*, *Hedera helix*, *Ilex aquifolium*, *Humulus lupulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Cornus mas*, *Ulmus laevis*, *U. glabra*, *U. suberosa*, *Corylus avellana*, *C. colurna*, *Tilia tomentosa*, *T. cordata*, *Abies alba*, *Fraxinus excelsior*, *Huperzia selago*, *Botrychium lunaria*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Salvinia natans* та ін.).

На прикладі двох з цих показових таксонів – *Taxus baccata* та *Juglans regia* – було проведено палеохорологічні дослідження для оптимальних фаз рісс-вюрмського міжльодовиків'я [55; 56]. Результати комплексних досліджень для *Taxus baccata* дозволили дійти висновку про поширення ареалу цього виду у східному напрямку. Результати палеохорологічних досліджень для *Juglans regia* свідчать, що максимум поширення лісів за участю цього виду на території рівнинної частини України мав місце в оптимальній фазі рісс-вюрмського міжльодовиків'я. У просторі – це західні регіони (Прикарпаття, Середнього Подністров'я), а у часі – пізній кліматичний оптимум (фаза M_6 паліозона граба за участю липи, дуба, в'яза, ліщини та ялини) [56].

Узагальнені нами результати палінологічних досліджень відкладів верхнього плейстоцену – голоцену досліджуваних територій свідчать, що деякі з модельних таксонів, пилкові зерна яких були ідентифіковані у викопних спорово-пилкових спектрах, є також важливими з погляду охорони природи. Наприклад, у Червоній книзі України [31] представлено *Betula humilis*, *Pinus cembra*, *Huperzia selago*, *Botrychium lunaria*, *Salvinia natans*, *Lycopodium annotinum*, *Linnaea borealis*, *Selaginella selaginoides*, *Diphasiastrum complanatum*. Важливо наголосити, що у складі рослинного покриву оптимальних фаз рісс-вюрмського міжльодовиків'я західних регіонів (Прикарпаття) брали участь види, які сьогодні не входять до природної флори України (*Ilex aquifolium*, *Corylus colurna*, *Juglans regia* та ін.). Флору заключних фаз міжльодовиків'я, міжстадіалів та стадіалів останньої льодовикової епохи формували види, які нині також відсутні у сучасній флорі України (*Betula nana*, *Alnus fruticosa*) та сучасній флорі Прикарпаття (*Linnaea borealis*, *Selaginella selaginoides*, *Pinus mugo*).

Узагальнені палеопалінологічні матеріали дозволяють визначити найперспективніші об'єкти для комплексних філогенетичних та палеоботанічних досліджень. Як наголошувалося вище, важливою складовою цих досліджень є блок паліноморфологічних досліджень, спрямованих на вдосконалення методичної основи спорово-пилкового аналізу. Ідентифікація викопного пилку до

родового та видового рівнів передбачає наявність результатів морфологічного вивчення пилоквих зерен сучасних рослин з використанням світлової та сканувальної електронної мікроскопії [6]. Наприклад, перспективно продовжити паліноморфологічне вивчення *Rhododendron luteum* та провести вивчення морфології пилку *R. myrtifolium*. Результати таких досліджень дозволять упевнено ідентифікувати пилок цих видів у викопному стані. А наявність прямих палеоботанічних свідчень у свою чергу дозволить встановити історію поширення цих видів на території України і відповідати на питання реліктового статусу *Rhododendron luteum* на Овруцькому кряжі та прилеглих до нього територіях. Важливими для палінології відкладів кватеру України є також спеціальні паліноморфологічні дослідження видів, представлених у Червоній книзі України [31].

Варто наголосити, що територію Прикарпаття можна розглядати як одну з модельних для успішного вивчення природних та антропогенних змін рослинного покриву протягом голоцену [12; 45; 46; 49–53]. А наявність видових визначень викопного пилку представників природної

та синантропної флори суттєво розширює можливість використання палеопалінологічних матеріалів для цілей палеофлористики та палеохорології.

Висновки

1. Узагальнено палеопалінологічні характеристики відкладів верхнього плейстоцену – голоцену Українських Карпат, Закарпаття та Прикарпаття. Оцінено сучасний стан палінологічної вивченості досліджуваних модельних територій у просторі та часі.

2. Уперше проаналізовано видовий склад викопних палінофлор верхнього плейстоцену – голоцену та визначено модельні таксони, перспективні для проведення паліноморфологічних, палеофлористичних, палеохорологічних та історико-фітогеографічних досліджень.

3. Узагальнено відомості про викопний пилок та спори видів, представлених у Червоній книзі України [31]. Отримані палеопалінологічні матеріали є базовими для проведення палеохорологічних досліджень.

Список літератури

- Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене / В. П. Гричук. – М. : Наука, 1989. – 183 с.
- Зеров Д. К. Болота УРСР. Рослинність та стратиграфія / Д. К. Зеров. – К. : АН УРСР, 1938. – 164 с.
- Артюшенко О. Т. Наслідки спорово-пилкового дослідження закарпатських боліт / О. Т. Артюшенко // Ботан. журн. – 1950. – Т. 7, № 2. – С. 32–39.
- Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене / М. И. Нейштадт. – М. : Изд-во АН СССР, 1957. – 403 с.
- Артюшенко А. Т. История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде / А. Т. Артюшенко, Р. Я. Арап, Л. Г. Безусько. – К. : Наукова думка, 1982. – 136 с.
- Безусько Л. Г. Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені / Л. Г. Безусько, С. Л. Мосякін, А. Г. Безусько. – К. : Альтерпрес, 2011. – 448 с.
- Паришкура С. І. Про склад пилку та спор у поверхневих шарах ґрунту деяких районів Карпат та Прикарпаття / С. І. Паришкура // Укр. бот. журн. – 1966. – Т. 23, № 4. – С. 69–72.
- Арап Р. Я. Палінологічні дослідження субфосильних проб з Українських Карпат / Р. Я. Арап // Укр. ботан. журн. – 1984. – Т. 41, № 1. – С. 73–77.
- Stuchlik L. On the problem of the actuopalynology in the Carpathians and Caucasus / L. Stuchlik, E. Kvavadze // Acta Palaeobotanica. – 1995. – Vol. 35, No. 1. – P. 73–83.
- Болиховская Н. С. Растительность и климат Среднего Приднестровья в позднем плейстоцене. Результаты палинологического анализа отложений Кишлянского яра / Н. С. Болиховская // Кетросы. Мустьверская стоянка на Среднем Днестре. – М. : Наука, 1981. – С. 103–127.
- Болиховская Н. С. Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии / Н. С. Болиховская. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1995. – 270 с.
- Чумак Н. М. Палеогеографічні умови Пригорганського Передкарпаття у голоцені (за палінологічними даними) : автореф. дис. ... канд. геогр. наук : 11.00.04 / Чумак Наталя Михайлівна. – К., 2013. – 18 с.
- Mosyakin S. L. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S. L. Mosyakin, M. M. Fedoronchuk. – Kiev, 1999. – XXIV + 345 p.
- Стратиграфия антропогенных обложений Закарпаття / О. М. Адаменко, Р. С. Адаменко, Г. Д. Гродецкая и др. // Палеонтологический сборник. – Львов : Вища школа, 1982. – № 19. – С. 28–37.
- Адаменко О. М. Антропоген Закарпаття / О. М. Адаменко, Г. Д. Гродецкая. – Кишинев : Штиинца, 1987. – 147 с.
- Артюшенко А. Т. Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа) / А. Т. Артюшенко. – К. : Наук. думка, 1970. – 176 с.
- Gerasimenko N. Quaternary palynostratigraphy of the Transcarpathian lowland / N. Gerasimenko // 7th European Palaeobotany-Palynology (6–11 September). – (Program&Abstracts). – Prague, 2006. – P. 46.
- Герасименко Н. П. Динамика палеоэкологических обстановок на стоянке Сокирница / Н. П. Герасименко // Европейский средний палеолит. – К. : Шлях, 2006. – С. 6–27.
- Матвіїшина Ж. М. Палеоландшафтні карти як результат кореляції природних умов палеогеографічних етапів / Ж. М. Матвіїшина, Н. П. Герасименко // Просторово-часова кореляція палеогеографічних умов четвертинного періоду на території України. – К. : Наук. думка, 2010. – С. 129–131.
- Гладилин В. Н. Палеогеография среднего и позднего юрм Закарпаття по данным исследований в пещере Молочный Камень / В. Н. Гладили, Г. А. Пашкевич // Палеоэкология древнего человека. – М., 1977. – С. 106–112.
- Безусько Л. Г. Історія розвитку рослинності Угольського заповідного масиву (за даними палінологічних досліджень і

- аналізу флори) / Л. Г. Безуцько, Л. О. Тасєнкевич // Укр. ботан. журн. – 1978. – Т. 35, № 5. – С. 506–512.
22. Mamakowa K. O pleniglacialnej florze z Nowej Huty i osadach czwartorzędowej doliny Wisły pod Krakowem / K. Mamakowa, A. Środoń // Rocznik. Polskiego tow. geologicznego. – Kraków, 1977. – Vol. 47, No. 4. – S. 485–511.
 23. Козий Г. В. Четвертичная история восточнокарпатских лесов : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Козий Григорий Васильевич. – Львов, 1950. – 30 с.
 24. Козий Г. В. До історії флори і рослинності Українських Карпат / Г. В. Козий // Конференція по вивченню флори та фауни Карпат і прилеглих територій. – К. : АН УРСР, 1960. – С. 87–93.
 25. Безуцько Л. Г. Палинологический анализ отложений горных болот Закарпатской области / Л. Г. Безуцько // VI конференция молодых ученых-ботаников Украины. – К. : Наукова думка, 1979. – С. 4–5.
 26. Демедюк Н. С. Условия образования и возраст Синевирского озера / Н. С. Демедюк, В. В. Колодий, М. В. Зденюк // Доклады АН УССР. Сер. Б. – 1985. – № 11. – С. 8–11.
 27. Безуцько Т. В. Нові дані про рослинний покрив Закарпаття у пізньому голоцені / Т. В. Безуцько // Матеріали Тижня студентської науки. – К. : НАУКМА, 1996. – С. 90–91.
 28. Безуцько Т. В. Палинологическая характеристика отложений горных болот Закарпаття / Т. В. Безуцько // Палинология в биостратиграфии, палеоэкологии и палеогеографии. Тезисы VII Всероссийской палинологической конференции. – М., 1996. – С. 17.
 29. Безуцько Л. Г. Палинологічна вивченість відкладів голоцену Закарпаття / Л. Г. Безуцько, А. Г. Безуцько, І. В. Ярема // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття: матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 50-річчю функціонування високотірного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України «Пожижевська» (Львів–Пожижевська, 23–27 вересня 2008 р.). – Львів, 2008. – С. 30–31.
 30. Зеров Д. К. Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботаничних досліджень / Д. К. Зеров // Ботан. журн. АН УРСР. – 1952. – Т. 9, № 4. – С. 5–19.
 31. Червона книга України. Рослинний світ / [за заг. ред. Я. П. Дідуха]. – К. : Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
 32. The Ugolsky Massif – a Refuge of Thermophilic Flora in the Ukrainian Carpathians / I. L. Navrotskaya, S. V. Syabryaj, L. G. Bezus'ko et al. // Acta Palaeobotanica. – Krakov, 1991. – Vol. 31, No. 1, 2. – P. 261–272.
 33. Безуцько А. Г. Природные и антропогенные изменения растительного покрова на территории регионального ландшафтного парка «Надсянский» в позднем голоцене (Украинские Карпаты) / А. Г. Безуцько, Л. Г. Безуцько, И. В. Ярема // Проблемы современной палинологии: материалы XIII Российской палинол. конф. с междунар. участием (Сыктывкар, Республика Коми, 5–8 сентября 2011 г.). – Сыктывкар : ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011. – Т. 2. – С. 38–40.
 34. Демедюк М. С. Про першу знахідку похованого торфовища микунського віку в Передкарпатті / М. С. Демедюк, Т. Ф. Христофорова // Доповіді АН УРСР. Сер. Б. – 1975. – № 8. – С. 678–682.
 35. Гуртовая Е. Е. Флора и растительность на востоке Средней Европы в микунское межледниковье / Е. Е. Гуртовая // Известия АН СССР. Сер. географ. – 1983. – № 4. – С. 78–86.
 36. Калинович Н. О. Палинологічна характеристика викопної гітї розрізу Колодів (Передкарпаття) / Н. О. Калинович // Вісник Львів. ун-ту. Сер. географ. – 2001. – Вип. 28. – С. 63–68.
 37. Калинович Н. О. Порівняльна палинологічна характеристика органічних відкладів розрізу Колодів (Передкарпаття) / Н. О. Калинович // Палеонтологічний збірник. – 2002. – № 34. – С. 97–103.
 38. Безуцько Л. Г. Палеофлористические, фито-стратиграфические и палеофитогеографические аспекты палинологии ресс-вюрмских отложений Украины (на примере разреза Колодиев, Ивано-Франковская область) / Л. Г. Безуцько, А. Г. Безуцько, С. Л. Мосьякин // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фито-стратиграфии. Труды Международной палеоботанической конф. (Москва, 17–18 мая 2005 г.). – М. : ГЕОС, 2005. – С. 44–49.
 39. Łanczont M. High-resolution terrestrial archive of climate oscillations during Oxygen Osothe Stages 5–2 in the loess-palaeosol sequence at Kolodiiv (East Carpathian Foreland, Ukraine) / M. Łanczont, A. Boguckyj // Geological Quarterly, 2007. – Vol. 51, No. 2. – P. 105–126.
 40. Komar M. Analiza pyłkowa górnoplejstocenijskich lessów i gleb kopalnych stanowisk Yezupil i Halyč / Lessy i paleolit Naddniestrza halickiego (Ukraina) / M. Komar ; M. T. Madeyska (red.). // Studia Geologica Polonica. – 2002. – Vol. 119. – S. 245–251.
 41. Пашкевич Г. О. Палинологическое исследование разреза стоянки Кормань IV / Г. О. Пашкевич // Многослойная палеолитическая стоянка Кормань IV. – М. : Наука, 1977. – С. 105–111.
 42. Пашкевич Г. А. Палинологическая характеристика отложений многослойной стоянки Молодова V / Г. А. Пашкевич // Многослойная палеолитическая стоянка Молодова V. Люди каменного века и окружающая среда. – М. : Наука, 1987. – С. 141–151.
 43. Артюшенко О. Т. До питання про рефугіуми широколистяних лісів на території Прикарпаття / О. Т. Артюшенко, В. С. Уткін // Укр. ботан. журн. – 1973. – Т. 30, № 4. – С. 418–426.
 44. Артюшенко А. Т. Морфология пыльцы реликтовых, эндемичных и редких видов флоры Украины / А. Т. Артюшенко, Л. С. Романова. – К. : Наук. думка, 1984. – 48 с.
 45. Черевко М. В. История развития растительности северо-западного Прикарпаття в голоцене на основании спорово-пыльцевых исследований Надднестрянско-Самборских болот : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Черевко Мария Васильевна. – К., 1967. – 20 с.
 46. Черевко М. В. Матеріали до історії рослинності Прикарпаття в післяльодовиковий період / М. В. Черевко // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. – 1967. – Вип. 3. – С. 102–111.
 47. Чернавская М. М. Изменчивость климата юго-запада европейской части СССР в голоцене / М. М. Чернавская, Г. А. Фогель // Доклады АН СССР. – 1989. – Т. 307, № 6. – С. 1474–1477.
 48. Чернавская М. М. Реконструкция климата Полесья и Предкарпаття по палинологическим данным / М. М. Чернавская, Г. А. Фогель // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1991, № 2. – С. 98–105.
 49. Калинович Н. О. Палинологічне дослідження розвитку рослинного покриву Верхньодністровської рівнини в голоцені / Н. О. Калинович // Науковий вісник Укр. держ. лісотехнічного ун-ту. – Львів, 2000. – Вип. 10.3. – С. 69–74.
 50. Калинович Н. Вплив людини на зміни рослинного покриву Верхньодністровської рівнини в пізньому голоцені / Н. Калинович // Праці наукового товариства ім. Т. Шевченка. Екологічний збірник. – 2001. – Т. 7. – С. 221–226.
 51. Калинович Н. Реконструкція історії рослинності Верхньодністровської рівнини в голоцені на основі палинологічного аналізу торфових відкладів / Н. Калинович, К. Хармата // Вісник Львів. ун-ту. Серія біол. – 2001. – Вип. 27. – С. 78–99.
 52. Реслер І. Вільшини Верхньодністровської рівнини та історія їх походження / І. Реслер, Н. Калинович, К. Хармата // Ю. Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука. – К., 2002. – С. 279–186.
 53. Чумак Н. М. Палинологічна індикація антропогенного впливу на формування рослинності Пригорганського Передкарпаття / Н. М. Чумак // Шевченківська весна (Матеріали

- X міжнародної наукової міждисциплінарної конференції студентів, аспірантів та молодих вчених). – К., 2012. – Частина II. – С. 184–187.
54. Цимбалюк З. М. Паліноморфологія видів роду *Plantago* L. S. L. флори Українських Карпат: актуоботанічні та палеопалінологічні аспекти / З. М. Цимбалюк, Л. Г. Безусько // Фіторізноманіття Карпат: сучасний стан, охорона та відтворення. – Ужгород : Ліра, 2008. – С. 163–166.
55. Палеохорологічні аспекти поширення *Taxus baccata* L. на території рівнинної України в оптимумі рісс-вюрмського міжльодовиків'я / Л. Г. Безусько, Т. С. Карпюк, С. Л. Мосякін, А. Г. Безусько // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 1. – С. 35–41.
56. Карпюк Т. С. Поширення *Juglans regia* L. на території рівнинної частини України в оптимумі рісс-вюрмського міжльодовиків'я / Т. С. Карпюк, Л. Г. Безусько, А. Г. Безусько // Еволюція органічного світу та етапи геологічного розвитку Землі : матеріали XXXV сесії Палеонтологічного товариства НАН України (Львів, 19–22 травня 2014 р.). – К., 2014. – С. 128–130.

A. Bezusko, L. Bezusko

PALYNOLOGICAL KNOWLEDGE OF THE SEDIMENTS OF THE UPPER PLEISTOCENE AND THE HOLOCENE FROM THE UKRAINIAN WESTERN REGIONS

The results of palynological analysis of the sediments of the Upper Pleistocene and the Holocene from Ukrainian Carpathians, Transcarpathian and Prycarpathian (Subcarpathian) regions are presented. The conditions of palynological knowledge of the deposits are reviewed in space and time. We considered possibilities of using generalized paleopalynological materials for detalization of the flora reconstructions. Model taxa, promising for further paleobotanical studies, were determined.

Keywords: paleopalynology, Upper Pleistocene, Holocene, Ukraine.

Матеріал надійшов 24.04.2014

УДК “627”[581.33: 582.542.11:551.4.032] (477)

Безусько Л. Г., Безусько А. Г.

ПЕРША ПОЯВА КУЛЬТУРНИХ ЗЛАКІВ У СКЛАДІ ПАЛІНОФЛОР ГОЛОЦЕНУ ФОНОВИХ РОЗРІЗІВ РІВНИННОЇ ЧАСТИНИ УКРАЇНИ

У статті розглядається просторово-часова диференціація першої появи Cerealia у складі палінофлор голоцену лісової, лісостепової та степової зон України (28 фонових розрізів). Встановлено, що найбільша кількість репрезентативних розрізів зосереджена в правобережній частині лісової зони. Найчастіше саме в цих фонових розрізах перша поява Cerealia фіксується в палінофлорах SA часу голоцену (останні 2500 років).

Ключові слова: палеопалінологія, палінофлора, голоцен, *Cerealia*, Україна.

Вступ

Результати палеоботанічних досліджень є одними з базових при вирішенні такої складної проблеми міждисциплінарного рівня, як історія

поширення землеробства на території України в минулому [1–7]. Зазначимо, що, порівняно з палеопалінологічними, палеоетноботанічними матеріалами є більш інформативними при встановленні асортименту зернових культур та бур'янових