

ДО ІСТОРІЇ ФОРМУВАННЯ ФЛОРИ ВОДОЙМ І БОЛІТ У СКЛАДІ ДАВНІХ ФЛОР ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Чорна Галина

канд. біол. наук, доцент кафедри біології та здоров'я людини, Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини

e-mail: udpu_botanica@ukr.net

ORCID: 0000-0002-9633-1618

З'ясовано, що для розробки проблеми реліктів та їхніх рефугіумів важливе значення мають результати палеофлористичних досліджень, проведених в Україні Д. К. Зеровим, О. Т. Артюшенко, Л. Г. Безусько та іншими палеоботаніками. Встановлено, що основою їх досліджень був спорово-пилковий аналіз відкладів пізнього плейстоцену та голоцену. Показано, що ці дані дозволяють реконструювати основні зміни у складі рослинного покриву, зокрема водойм і боліт, у зазначені відрізки часу. З'ясування тенденцій розвитку флористичного складу здійснено нами на основі комплексного аналізу палеоботанічних і сучасних флористичних даних з урахуванням міждисциплінарних досліджень. Сучасна флора водойм і боліт Лісостепу України включає ряд реліктових видів, ареали яких зазнали скорочення впродовж пізнього голоцену. До аналізу історії формування та поширення гідрофільної флори в Лісостепу України залучено дані геології, палеогеографії та палеогідрографії.

Ключові слова: гідрофільна флора; палеофлористика; палеопалінологія; спорово-пилковий аналіз; релікти; пізній плейстоцен; голоцен; Лісостеп України.

TO HISTORY OF THE FLORA FORMATION OF RESERVOIRS AND SWAMPS (AS PART OF THE ANCIENT FLORA) AT THE FOREST-STEPPE OF UKRAINE

Chorna Halyna

candidate of biological sciences, associate professor at the department of biology and human health, Pavlo Tychyna Uman State Pedagogical University

e-mail: udpu_botanica@ukr.net

ORCID: 0000-0002-9633-1618

The article summarizes the results of paleofloristic studies conducted in Ukraine by D.K. Zerov, O. T. Artiushenko, L. H. Bezusko and other paleobotanists. The basis of their research was the spore-pollen analysis of Late Pleistocene and Holocene sediments. These data make it possible to reconstruct the main changes in composition of the vegetation cover, in particular water bodies and bogs, in the specified time periods. In analysis of the history of the formation and distribution of hydrophilic flora in Forest-Steppe of Ukraine, we also included data from geology, paleogeography, and paleohydrography. The main goal of our work was to summarize and analyze geological, paleogeographic, paleohydrographic, paleobotanical data on the territory occupied by modern Forest-Steppe of Ukraine, as a precondition the formation of hydrophilic flora on this territory. Ascertainment of trends in the development of floristic composition of reservoirs and bogs of the Forest Steppe of Ukraine was carried out by us on the basis of a comprehensive analysis of paleobotanical and current floristic data, taking into account the materials of interdisciplinary research. Paleogeographic maps served as research materials; domestic and foreign literature on paleofloristics, paleopalynology, mainly the last climatic rhythm of the Late Ice Age and Holocene; florogenesis. The method of analysis and synthesis was used in the work. According to the recommendation of the International Code of Botanical Nomenclature for general botanical works, the authors are mostly not given with the names of taxa. It was found that hydrophytes can be considered the most ancient in the composition of regional flora, since they are the least exposed to the influence of external environmental factors. Fluctuations in specific conditions could be different in successive climatic epochs of the Holocene, but at least some types of water bodies could survive them in situ, be preserved from the features of the Würm interglacial period.

Keywords: hydrophilic flora; paleofloristics; paleopalynology; spore-pollen analysis; relics; Late Pleistocene; Holocene; Forest Steppe of Ukraine.

Негативні тенденції впливу на біоту нашої планети: порушення екологічного балансу, кліматичні зміни, антропогенна трансформація біотопів, багатофакторність і непередбачуваність наслідків впливу окремих факторів ускладнюють прогнозування змін і прийняття науково обґрунтованих рішень. У той же час біогеосистема Землі неодноразово переживала катаклізми як локального, так і планетарного рівня, зокрема під час плейстоценових зледенінь. Згодом, впродовж голоцену відбувались процеси формування флори та рослинного покриву сучасного типу. Отже, ретроспективні дослідження біоти та її формування в минулому актуальні щодо вироблення прогностичних сценаріїв майбутнього. В цьому плані важливою складовою є аналіз ґрунтовних палінологічних, палеоботанічних, палеогеографічних досліджень на теренах України, Європи та світу в цілому [9, с. 6].

Українська палеоботанічна та палінологічна школа, започаткована видатними вченими ХХ ст. О. Т. Артюшенко, Д. К. Зеровим, успішно розвивається нині, завдяки їх учням і послідовникам, насамперед Л. Г. Безусько, З. М. Цимбалюк та іншим. Ряд досліджень, що стосуються розвитку рослинного покриву у пізньому плейстоцені та голоцені, було проведено на території Лісостепу України, формування гідрофільної флори якого проаналізовано нами в цій роботі.

Основною метою нашої роботи було узагальнити та проаналізувати геологічні, палеогеографічні, палеогідрографічні, палеоботанічні дані щодо території, яку займає сучасний лісостеп України, як передумову формування на цій території гідрофільної флори. З'ясування тенденцій розвитку флористичного складу водойм і боліт Лісостепу України проведено нами на основі комплексного аналізу палеоботанічних і актуальних флористичних даних із урахуванням матеріалів міждисциплінарних досліджень.

Матеріалами досліджень послужили палеогеографічні карти; вітчизняна та зарубіжна література з палеофлористики, палеопалінології, переважно останнього кліматичного ритму пізнього льодовиків'я та голоцену; флорогенезу. В роботі використано метод аналізу та синтезу. Згідно рекомендації Міжнародного Кодексу ботанічної номенклатури для загальних ботанічних робіт автори при назвах таксонів здебільшого не наводяться. Нами розглянуто основні особливості флорогенезу водойм і боліт регіону із залученням даних щодо суміжних територій. Зазначимо, що процеси локального характеру могли маскувати прояв окремих загальних закономірностей щодо флорогенезу бореальних боліт Європи в цілому.

Територія, яку займає сучасний Лісостеп України, в різні епохи мала різну площу, конфігурацію та характер рослинного покриву. Так, в міоцені південна та південно-західна її частини були затоплені Сарматським морем. У кінці неогену більша частина сучасного Лісостепу характеризувалась степовою рослинністю, оскільки лісова зона була значно зміщена на північ. Суттєві зміни лісовкритої площі простежуються з I тисячоліття нашої ери, коли Придніпров'я, Побужжя, долини Удаю, Псла, Ворскли, правобережжя Сіверського Дінця, Хоролу, Сули були вкриті майже суцільними лісами, до XIX ст. з незначними за площею острівними лісами в басейнах більшості рік [5, с. 92].

В аспекті флорогенезу ми розглядаємо Лісостеп України суто територіально (в певних рамках географічних координат). Ця територія зручна щодо розгляду генезису флори як погранична за положенням між лісовою та степовою зонами, де на півшляху своїх міграцій зустрічались бореальні та характерні для степових водойм види. В плані генезису флори нами розглянуто водойми та евтрофні низинні болота як найбільш типові для Лісостепу з одного боку, а з іншого як ті, що поєднують в своєму складі типово гелофільні та амфігелофільні (гідрогелофільні) види.

При аналізі флорогенезу нами враховані об'єктивні дані геології, палеогеографії та палеогідрографії, палеокліматології, палеоботаніки, зокрема палеокарпології, спорово-пилкового аналізу, на основі яких інтерпретовані можливості формування сучасних ареалів гідрогелофільних рослин.

Особливості біосфер минулого відбиваються в літологічних, геохімічних, палеомагнітних, палеонтологічних ознаках шарів осадових порід. Саме за ними формуються

уявлення щодо еволюції біосфери. До основних рис, які можна охарактеризувати палеонтологічно, зокрема палеоботанічно, належать різноманітність видів та домінування окремих із них. Різноманітність відбиває структуру угруповань: чим вона складніша, тим більш щільно заповнений екологічний простір, тим більше видів. Домінування, тобто перевага виду або групи видів за чисельністю, біомасою, впливом на інші види тим яскравіше виражене, чим менша видова різноманітність. Ця ознака є досить типовою для очеретяних і осокових боліт.

Палеоботанічні дослідження дозволяють виявляти досить повні водно-болотні тафофлори, представлені територіальними або стратиграфічними сукупностями різноманітних тафоценозів: паліоценозами, карпоценозами, ксилоценозами, ризоценозами [24, с. 143]. Один із основних методів сучасної палеоботаніки – палеокарпология дозволяє діагностувати різноманітні діаспори: плоди, насіння, мегаспори. Палеокарпологічний метод особливо актуальний при вивченні генезису гідрофільних флор, оскільки основну масу фітодетриту в буровугільних та значну в тафоценозах озерно-болотних відкладів становлять саме гідрофіти та гелофіти. Виявлені флори такого характеру відомі з тисяч місцезнаходжень Євразії, сотень України.

Із відкладів неогенового та четвертинного періодів відомі десятки родів водних і болотних рослин, представлених як близькими до сучасних, так і вимерлими видами, як споровими: *Isoetes*, *Marsilea*, *Pilularia*, *Salvinia*; так і квітковими: *Brasenia*, *Euryale*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Ceratophyllum*, *Batrachium*, *Caltha*, *Polygonum*, *Elatine*, *Aldrovanda*, *Trapa*, *Myriophyllum*, *Menyanthes*, *Trapella*, *Utricularia*, *Hippuris*, *Butomus*, *Hydrocharis*, *Stratiotes*, *Alisma*, *Caldesia*, *Damasonium*, *Sagittaria*, *Najas*, *Croenlandia*, *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zannichellia*, *Juncus*, *Phragmites*, *Cyperus*, *Eleocharis*, *Cladium*, *Acorus*, *Calla*, *Lemna*, *Sparganium*, *Typha* [20, с. 30].

Серед виявлених знахідок є роди, відсутні у сучасній флорі Європи: *Dulichium*, *Decodon*, *Epipremnum*, *Echinodorus*. Флорогенетичні дослідження поглиблюються при глибокій систематичній обробці окремих таксонів, залученні до обробки значного викопного різновікового матеріалу та сучасних зборів із повних ареалів видів. Оскільки квіткові рослини, які становлять переважну більшість видового складу флори сучасних водойм і боліт, розпочали свій розвиток у крейдовому періоді, за час відліку початкової стадії флорогенезу ми беремо саме цей останній період мезозою. За палеогеографічними даними на досліджуваній території починаючи з цього періоду весь час існували не затоплювані морем ділянки суходолу. Згодом, в палеогені, зафіксовано безперечні свідчення заболоченості окремих ділянок сучасного Лісостепу.

В літературі відомі також більш давні реконструкції флор – раннього мезозою, карбонового та пермського періодів палеозою; виділення фітогеографічних одиниць – фітохорій та інтерпретація отриманих даних в геоботанічному аспекті – встановлення ориктоценозів [25, с. 125]. Для нас подібні роботи цікаві в методичному аспекті. Тодішні флори боліт були утворені давніми споровими, у прісних водоймах еконіша сучасних квіткових була заповнена харовими водоростями. Перші поодинокі знахідки харофітів відомі з силурійських шарів палеозою, масові – з девону. Завдяки прижиттєвому відкладанню вапна та кремнезему в спіральних клітинах навколо оогоніїв харові легко фосилізуються та зберігаються в геологічних шарах [12, с. 110].

В озерних екосистемах, які розвивалися паралельно морським, крупні переломи відбулися в середині крейди. Первинними продуцентами поряд із ціанофітами були харові водорості. У вельських проточних озерах розвивалися також зарості хвощів, які згодом часто захоронювалися на місцях зростання.

До пізньої крейди перші квіткові екологічно були пов'язані з періодично затоплюваними долинами річок та приморськими низовинами, де розвивалися в папоротево-цикадофітових угрупованнях. Сучасні дослідження проблеми походження квіткових в палеогеографічному та палеоекологічному аспектах завдяки знахідкам пилку та макро-залишків підтверджують зв'язок первинних квіткових з низинними навколководними

місцезростаннями [24, с. 299]. Крейдовий період в межах території України характеризувався переважанням континентальних умов над морськими. В ранній епосі для платформених областей характерна значна перевага суходолу, геосинклінальних (Карпати, Крим) – коливань поверхні та чергування морських і континентальних умов. За типом відкладів це час помірного клімату з періодичними коливаннями в бік похолодання (регресія басейну).

Клімат другої половини періоду м'який і теплий, органічний світ досяг значного розвитку. Континентальний режим зберігається до альбського часу на великій площі, що займає Український кристалічний щит, Дніпровсько-Донецьку та Галицько-Волинську западини. Альб-сеноманська трансгресія поширюється через Прип'ятський прогин в Дніпровсько-Донецьку западину. Особливо активно море наступає на суходіл в сеномані, смуга кристалічного щита від Корсуня-Шевченківського через Умань до м. Могильова-Подільського, очевидно, в цей час являла собою протоку, яка з'єднувала басейни Дніпровсько-Донецької і Причорноморської западин. Значне опускання території і дальша трансгресія моря простежуються в турон-коньякський час, суходіл лишається лише у вигляді окремих островів, найбільш виражених в районі Українського кристалічного щита.

У межах Волино-Подільської плити крейдове море в сантоні значно скоротилося в порівнянні з туронським, звільнивши низький суходіл. Великий острів суходолу, що займав частину Українського кристалічного щита та східну частину Волино-Подільської плити, зберігався і в кампанському віці, незважаючи на нову кампанську трансгресію. В маастрихтський вік, очевидно, відбулося різке скорочення морського басейну. Відклади цього віку у вигляді крейди та крейдоподібного мергелю відомі у відслоненнях по ріках Айдар, Сіверський Донець [4, с. 51].

Маастрихтський вік характеризувався первинною диференціацією ряду таксонів покритонасінних, в тому числі гідрофільних, які могли поширюватись в сприятливих до заселення умовах тодішньої водної мережі і на території України [4, с. 53]. Палеогеновий період характеризувався регресією моря та утворенням покладів бурого вугілля. Хоча в палеоцені значні простори України, і території сучасного Лісостепу зокрема, являли собою суходіл, в трьох регіонах існували морські басейни. Клімат палеоценової епохи був теплим, субтропічним, палеоценові морські западини неглибокими. На протязі раннього еоцену внаслідок ерозійної діяльності на деяких ділянках суходолу утворювалися низини, де нагромаджувалися піщано-глинисті породи. В породах канівського віку трапляються рештки дрібнолистяної вічнозеленої флори, які дозволяють припускати субтропічний, однак маловологий клімат того часу [14, с. 55].

Середньоеоценовий час характеризувався опусканням південної частини Східно-Європейської платформи, що спричинило трансгресію палеогенового моря. На територію України море наступало з боку Кримсько-Карпатської ділянки Тетісу. Український кристалічний щит відокремлював північне еоценове море від південного, його більша частина в цей час була суходолом. На півдні і південному сході щита існували низини – акумулятивні депресії, пов'язані з стародавніми розломами тектонічного характеру, переважно субмеридіонального напрямку. В цих депресіях утворювалися торфовища, з якими пов'язані буровугільні родовища. В межах сучасного Дніпровського буровугільного басейну їх нараховується понад сотня [4, с. 57].

Спорово-пилковим аналізом бурого вугілля Дніпровського басейну виявлено, що ці поклади утворилися з голонасінних та покритонасінних деревних субтропічних та тропічних рослин. На території Лісостепу в середньоеоценових відкладах бурого вугілля ідентифіковано пилки *Myriophyllum*, *Nymphaeaceae*, *Sparganium*, *Hydrocharitaceae*, *Typhaceae*, спори *Salvinia* sp., які зростали в опрісненій затоці моря. Клімат того часу був субтропічним, оскільки виявлено також пилки *Taxodium disticha*, *Nipa* sp. Оскільки, крім типових гідрофітів, спорово-пилковим аналізом встановлено зростання амфігелофітів і справжніх та печіночних мохів, охарактеризований для Юрківського буровугільного родовища в Звенигородському районі Черкаської обл. екотоп характеризувався початковими стадіями заболочування [14, с. 56].

Київський час палеогенового періоду характеризувався пануванням глибоководного моря, опусканням та затоплюванням західної частини щита. В напрямку Могилів-Подільського утворюється величезна затока, відклади в межах якої збереглися по р. Лядовій неподалік від м. Бара. Український кристалічний щит розчленовується протоками на острови, а Північне море з'єднується з водами Тетису. В приморських районах росли вічнозелені ліси. Рештки верхньо-еоценової тропічної рослинності, знайдені в спондилових глинах м. Києва ідентифіковані як *Sequoia carbonaria* (Rogow.) Schmalh., *Nipa burtinii* (Brongn.) Schmalh., *Bromelites dolinskii* Schmalh., *Ficus kiewensis* Schmalh. Існування тропічних лісів підтверджується ідентифікацією в спорово-пилкових комплексах верхньоеоценових відкладів України спор субтропічних папоротей із роду *Woodsia*, пилку покритонасінних із родів *Rhus*, *Castanea*. Не виключено, що заболочені ділянки цих лісів характеризувались інтенсивним торфоутворенням.

Знахідки в еоценових відкладах бурого вугілля (м. Черкаси) *Sphagnum teres*, *Drepanocladus* aff. *sendtheri*, видів *Caliergon* свідчать про поширення в той час евтрофних і мезотрофних лісових боліт. Місцем їх формування могла бути гориста північна частина Східно-Європейської платформи, звідки болотні види поширились в інші регіони Голарктики. Вже в палеогені проявилась одна із закономірностей поширення видів – болотні види холоднішої помірної зони поширювались на південь по палеогенових болотах терас річок меридіонального напрямку. Ці процеси продовжувалися в неогені, а згодом в четвертинному періоді [11, с. 106].

Клімат в олігоцені, порівнюючи з пізнім еоценом, був холоднішим, але досить м'яким, близьким до субтропічного. Внаслідок великих тектонічних рухів відбувалося скорочення палеогенового моря, але на південно-західному схилі Українського кристалічного щита існувала глибока затока на місці сучасних лівих притоків р. Дністра – рр. Лядової, Лозової, Мурашки. В харківський час олігоцену через Прип'ятський прогин встановились прямі зв'язки між басейнами України і Західної Європи, а через Північно-Донецьку западину та область середньої течії р. Дону з басейном Поволжя та Північного Кавказу [4, с. 59].

В еоцені-олігоцені на болотах України домінували *Alnus*, *Betula*, *Salix*, *Pinus*, *Picea* та теплолюбні *Taxodium*, *Sequoia lansdorfii*. Утворенню лісових болотних масивів сприяв вологий теплий клімат [11, с. 107]. Майже до міоцену на території сучасного Лісостепу переважали сирі, тіністі, мегатермні листяні листопадні та вічнозелені субтропічні ліси. На великих масивах лісових та чагарникових боліт (евтрофних і мезотрофних), біля джерел, у зниженнях рельєфу зростали мохи родів *Sphagnum*, *Polytrichum*, *Drepanocladus*, *Callergon* [11, с. 122].

Палеоботанічні дані підтверджують, що часом розквіту водної флори Євразії був кінець палеогену – олігоцен. В цей період рід *Salvinia* був представлений кількома видами: *S. aspera*, *S. sibirica*, *S. cerebrata*. Була багатшою і олігоценова флора сучасних монотипних чи оліготипних родів. В Західному Сибіру знайдено *Najas tevdenis*, *Caulinia irtyschensis*, *Caldesia cylindrica*, *C. proventita*, *Stratiotes sibiricus*, *Nymphaea longisperma*, *Nuphar macrospermum*, *Aldrovanda intermedia*, *A. clavata*. Древній рід *Ceratophyllum* вже мав у своєму складі сучасний вид *C. demersum*. Подібними до сучасних були види родів *Batrachium*, *Lemna*. Поліморфізм був притаманний роду *Trapa*.

Для олігоцену були притаманні також види родів, відсутніх нині як автохтонні у флорі Європи: *Pistia* (*P. sibirica*), *Decadon* (*D. gibbosus*, *D. sibiricus*), *Proserpinaca*, *Brasenia* (*B. rotundata*, *B. reidii*) [26, с. 157]. Рід *Azolla* в олігоцені був представлений видами: *A. sibirica*, *A. aspera*, *A. ventricosa*. Багатство олігоценової флори свідчить про стародавність прісноводних екосистем та наявність у їх складі ряду субтропічних і тропічних таксонів.

Флора багатого як сучасними, так і викопними видами, роду *Potamogeton* в олігоцені була представлена сімома видами: *P. echinatus*, *P. tavidensis*, *P. semirotundatus*, *P. gomelianus*, *P. erosus*, *P. corticosus*, *P. remizovii*. Характерно, що вже в палеогені (25–40 млн. р. тому) складалась характерна для прісноводної рослинності ярусність. Завдяки наявності придон-

ного ярусу; досить щільно зімкнутого ярусу рослин із плаваючими листками і вільноплаваючого ярусу водні екотопи використовувались найбільш повно [23, с. 56].

Процес утворення рівнинної пребореальної та тайгової флори відбувався однаково як на атлантичному, так і на тихоокеанському боці Євразії, які були незалежними один від одного. Вже в палеогені сформувалися провінційні відмінності між західною (Атлантичною або Фено-Скандинавською) та східною частинами Євразії. На Далекому Сході не було спустошуючого материкового зледеніння, яке різко проявилось в Європі, знищивши субтропічну аркто-третинну та пребореальну флору до Кавказу, Балкан, Альп, Піренеїв. Теплі долини гірських систем послужили рефугіумами для залишків термофільної флори, звідки окремі види під час інтерстадіалів і ксеротермічного періоду голоцену знову мігрували в північному напрямку.

Протягом більшої частини палеогенового періоду кайнозою існували можливості обміну флорою між Євразією та Північною Америкою завдяки єдиному масиву суші (Берінгії), який з'єднував названі континенти на місці Берінгової протоки та сучасного шельфу Берінгова моря. Берінгійський суходіл сформувався в пізній крейді внаслідок тектонічних рухів у Східній Азії та Ларамійського тектогенезу на північному заході Північної Америки. Берінгія відокремила область Канадської улоговини Північного Льодовитого океану від Тихоокеанського таласократону.

Надійних свідчень про палеогенове затоплення Берінгово-Чукотської платформи немає. На основі аналізу континентальної фауни та флори припускається існування Берінгової протоки в середньому еоцені – ранньому олігоцені [27, с. 559]. В палеогені відбулася видова диференціація тропічного крейдового роду *Typha*, початково пов'язаного з аркто-третинною рослинністю. Види роду поширювались вздовж літоралей слабо мінералізованих і прісноводних континентальних водойм. Часті регресії морських басейнів забезпечували широке коло новостворених екотопів по берегах лиманів і озер, наявність анемохорії – їх початкове заселення, здатність до вегетативного розмноження – надійне утримання. На межі між палеогеном (олігоцен) і неогеном (міоцен) в умовах бореалізації та континенталізації клімату високих широт у зв'язку з ізоляцією Полярного басейну виникла наймолодша секція роду – *Typha*, еволюція видів якої відбувалася у напрямку редукції генеративних органів. Відступання арктотретинних гідрофільних лісів звільнило обширні території, на яких відбувалося поширення гідрофільного високотрав'я. В архайчному роді *Typha* відсутність ізоляції на значних за площею екотопах сприяла проявам інтрогресивної гібридизації.

Неогеновий період знаменувався загальним підняттям платформенної частини, відступанням моря і утворенням обширного суходолу. Контури берегової лінії морських басейнів неодноразово змінювались в зв'язку з проявами альпійського орогенезу.

В ранньому тортоні море значно розширило свої межі, але подальші тектонічні рухи в Альпійській зоні складчатості скорочували межі морських басейнів, розчленовували їх на лагуни або ізольовані водоймища, які опріснювались. Клімат для широти Лісостепу України в тортоні був помірним, розвивались листопадні ліси. В пізньому тортоні вздовж берегової лінії тортонського басейну в районі Волино-Поділля розташовувалась низовина, що нагадувала сучасну Поліську. З центральної підвищеної ділянки суходолу стікали ріки невеликих розмірів. Більш значні ріки протікали, очевидно, в межах сучасної Дніпровсько-Донецької западини, а їх витoki містилися північніше території України.

Вздовж річкових долин були поширені листопадні ліси з граба, бука, дуба, берези, в'яза, клена, каштана, тополі, верби, вільхи, падуба, таксодіума. Субтропічна флора ідентифікована з територій за межами сучасного Лісостепу. У відкладах Амвросіївки, Зеленого Лугу знайдено лаври, магнолії, фікуси [4, с. 62]. Деревна рослинність була приурочена переважно до долин річок, про наявність яких свідчать палеонтологічні знахідки: на південь від м. Вознесенська знайдено залишки *Taxodium disticha*, *Salix alba*, *Alnus glutinosa*. Контури середньосарматського моря, яке залишило по собі відклади

карбонатних порід (вапняків та мергелів), окреслюють межі сучасного поширення в Україні *Nymphoides peltata*, кальцефільного виду гідатофітів.

Для міоцену достовірно відомі знахідки *Euryalle tenuicosta* і *E. sukaczewii*, близької до сучасної далекосхідної *E. ferox*, а також *Trapella*, *Hydrocharis*, *Utricularia*. На заході Лісостепу України ранньосарматське море вкривало частину південно-західного схилу Українського кристалічного щита. В цьому басейні продовжували розвиватись рифові відклади на тортонських рифах, зберігаючи їх північно-західний напрям. На схід мілководдя моря простягалася майже паралельно сучасній долині р. Пд. Буг, дещо виступаючи і затоплюючи територію навколо м. Балта та верхів'я р. Кодими. Черепашкові органогенні відклади з наближенням берега змінювали нагромадженнями піску.

В середньосарматський (бесарабський) час карпатський орогенез змінив контури берегової лінії сарматського моря. Морські води проникали через розмиту поверхню докембрійських порід в район Запоріжжя – Дніпропетровськ, затоплювали Консько-Ялинську та південну частину Дніпровсько-Донецької западини, утворюючи Дніпровську (Борисфенську) затоку з архіпелагом островів. В той же час західна берегова лінія Дністровської затоки перемістилась на схід.

Прилеглий до сарматського моря з півночі лісостеп був осередком розвитку сосни, ялини, берези, дуба, клена, бука, вільхи, липи, горіху, подокарпу, секвойї, платану, глоду, скумпії, тюльпанного дерева. Клімат тоді був, очевидно, тепліший і дещо посушливіший ніж сучасний [4, с. 64]. Регресія середньосарматського моря херсонського часу супроводжувалась утворенням пониженого суходолу – степової рівнини з прирічковими та балковими лісами. Лісостепова рослинність була поширена у середній течії річок, гірла яких знаходились на вододілі рр. Пд. Буг – Дністер. Переважали види гумідної термофільної тургайської флори європейського типу за участю елементів полтавської флори.

Початок меотичного віку в межах України ознаменувався новою трансгресією моря з боку Тетісу, але значно менш інтенсивною ніж у пізньому сарматі. Море не досягало сучасних меж Лісостепу, затопивши лише нешироку смугу на південь від Українського кристалічного щита, на межиріччі Пд. Бугу та Базавлука. Невелика територія Закарпаття була затоплена паннонським морем. Більша частина території сучасного Лісостепу являла собою понижену рівнину, де нагромаджувались континентальні відклади.

До мілководного понтичного моря примикала понижена рівнина, яка займала частину Волино-Поділля та Дніпровсько-Донецьку западину. Підвищена рівнина була розташована в межах сучасного Українського щита, місцями річки, що її перетинали, особливо під час літніх злив, мали стрімку течію. Вони переносили піски з галькою і валунами до 0,5 м в діаметрі. Понтичне море було останнім з морів, що на значних обширах вкривали територію України. В кінці понтичного віку понтичне озеро-море значно зменшилося за розмірами і зайняло простір приблизно в межах сучасного Чорного та Азовського морів, перетворилось в мілководний Кімерійський басейн. Підняття суходолу призвело до розмиву понтичних і залягаючих нижче відкладів, що сприяло формуванню річкових долин Дністра, Пд. Бугу та Дніпра. В Причорномор'ї сформувалися степи, вздовж річок до яких поширювалась бідна деревна рослинність. В кімерійському віці зими на території України були малосніжні, а літо жарке й сухе. Кімерійський басейн, як і понтичний, був ізольований від світового океану, опріснений.

Куяльницький вік характеризується посиленням алювіальної діяльності річок. В дельтах нагромаджується велика кількість гравію, піску та глини. Клімат цього періоду був теплішим ніж тепер, але холоднішим ніж в кімерійський вік. Прирічкові ліси були схожі на сучасні, хоча самі річки рівнинної території України мали мабуть характер блукаючих водотоків. На початку ранньочетвертинної епохи відбулося значне епейрогенічне підняття всієї території України і одночасне зниження базису ерозії – рівня замкненого басейну на місці сучасного Чорного моря. Рівень цього доевксинського басейну був на 80–100 м нижчий, ніж сучасний. Ріки виробляють в цей час остаточно сталі долини, розподіл

орографічних елементів стає близьким до сучасного. В середніх течіях річок Дністра та Пд. Бугу сформувалась низина, Волино-Подільська та Придніпровська височини. Низинне лівобережжя Дніпра поступово переходило в Східно-Європейську височину [4, с. 70].

Висота поверхні була нижчою, ніж сучасна, в Середньому Придністров'ї та Побужжі вона становила менше як 200 м над рівнем моря, а в басейні Сіверського Дінця менше 150 м. В районах із пухкими осадовими породами ріки виробили долини, які по ширині в 5–30 разів перевищували сучасні [4, с. 70]. За даними спорово-пилкового аналізу встановлено наявність зон степу та лісостепу і межу між ними. Південна межа лісової зони умовна, однак в зв'язку із значним зміщенням останньої на північ, більша частина території сучасного Лісостепу характеризувалася степовою рослинністю.

На межі пліоцену та плейстоцену відбулася досить важлива для генезису боліт подія – зростання значущості ценотичної ролі мохів, оскільки з'явилися відкриті мохові болота. В кінці пліоцену торф'яники деградували, захоронювались наносами. Заболочування виникало на нових ділянках земної поверхні в нових умовах. Це був останній корінний перелом в історії гідрогелофільної флори та рослинності, який стався в кінці третинного періоду внаслідок похолодання клімату.

Середина четвертинного періоду характеризувалася різким похолоданням і значним розвитком материкових зледенінь. Під час максимального, дніпровського, зледеніння льодовик досягав підніжжя Карпат, а в Середньому Придніпров'ї утворював дніпровський язик. Прилеглі до льодовика площі суходолу періодично вкривалися талими водами, які утворювали прильодовикові озера або стікали на південь потоками без певних русел, відкладаючи піщані і лесові осади. Влітку кількість талих вод збільшувалась, а взимку перигляціальна зона (майже не вкрита рослинністю, де в чому подібна до сучасних заплав) підлягала впливу морозних факторів. На південь від території розливів льодовикових талих вод стікання їх відбувалося по річкових долинах Дністра, який виробив каньйоноподібну долину; Пд. Бугу та Бужка, Сніводи, Собу, Синюхи, Інгула, Інгульця, Дніпра, Сіверського Дінця [4, с. 71].

Внаслідок просування льодовика по нерівній поверхні в районах міст Канева, Корсуня-Шевченківського, сіл Городища, Табурища утворилися гляціодислокації. Під час наступу льодовика талі води утворювали складну систему прохідних водно-льодовикових долин, які частково успадковані сучасними річковими долинами. Вплив льодовикових епох (міндель, рис, вюрм) призводив до корінних змін у рослинному покриві насамперед території, що становить зону Лісостепу [1, с. 316]. Протягом четвертинного періоду межа між Лісостепом і Степом кілька разів зміщувалась на південь чи північ. Рослинність змінювалась в різні періоди квартеру, однак спостерігалась тенденція до ксерофітизації [15, с. 18].

Специфіку водно-болотної флори Лісостепу України визначає те, що умови формування її в різних районах були нерівноцінними. Регіони, які вкривалися льодовиком, а згодом розміщувались біля його окраїни, де сформувалися прохідні долини внаслідок дії флювіогляціальних вод, геоморфологічно та палеогеографічно відмінні від тих, що не зазнали впливу покривного льодовика, але також були під впливом перигляціальної зони (Волино-Поділля) [4, с. 72].

Б. Л. Личков і В. М. Чирвинський [17, с. 33] між річками Гірський та Гнилий Тікич і системою Тясмина виявили кілька наскрізних долин, що з'єднували басейни Південного Буга та Дніпра. По цих долинах талі флювіогляціальні води проникали далеко на південь. За рахунок таких долин, зокрема на ділянці Стадниця – Клюки – Шуляки, сформувалася заболочена північно-східна гілка сучасного витoku Гірського Тікича. У долині Росі, утвореної із трансформованої льодовиком пра-Росі [13, с. 381] флювіогляціальні відклади сформували борову (вюрмську) та лесову (рисську) тераси.

У той час, коли у правобережній частині Лісостепу межа валунних відкладів Дніпровського льодовикового язика, перетинаючи Тетерев поблизу Житомира, доходить до сучасних витоків Росі біля Погребища, у лівобережній частині вона спускається за межі

Лісостепу до пониззя Орелі. Рештки льодовикової діяльності дніпровського зледеніння були зафіксовані в рельєфі у вигляді гляціодислокацій (Канів, Черкаси, Кременчук) [4, с. 71].

Флора сучасних водойм і боліт досить молода, як і флора Лісостепу в цілому, як та, що сформувалась на просторах, що перебували під впливом льодовика та флювіогляціальних наносів. Вона сформувалась під впливом флор суміжних територій відповідно до географічних, геоморфологічних, едафічних умов, торфово-болотних відкладів і має переважно міграційний характер [16, с. 594].

Уже в плейстоцені склад болотної флори був в основному такий же, як і в голоцені. Палеоботанічні знахідки свідчать про тогочасне існування таких болотних видів як *Eriophorum vaginatum*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Oxycoccus palustris*, тобто болотна флора складалася з видів, поширених і на сучасних болотах.

Відомі Ліхвинські відклади міндель-риського інтергляціалу поряд із озерними відкладами містять гідрогелофільні види *Phragmites australis*, *Carex pseudocyperus*, *C. rostrata*, *C. riparia*. Формування плейстоценової флори боліт, різко відмінної від пліоценової, залежало не лише від зміни термічного середовища, а також від глибоких змін біотичного характеру [2, с. 98].

Утворення четвертинної болотної флори відбувалося не шляхом бурхливого виоутворення, а шляхом поєднання видів різних флорогенетичних комплексів, які перемістилися на болота із дуже різних місцезростань: берегів річок і озер, лісів і гір, відкритих сирих пісків. Майже всі відомі міжльодовикові торф'яники утворилися шляхом заростання водойм як низинні болота. Види, які ввійшли до складу водних та болотних угруповань, переміщалися у названі екотопи не тому, що їм там було добре, а тому, що таким чином уникали конкуренції з боку інших, більш життєздатних видів [3, с. 47].

В озерно-алювіальних відкладах долини Середнього Дніпра неподалік м. Канева, вік яких за даними палеокарпологічного аналізу датовано за кінець мінделя – міндель-риський інтергляціал, виявлено залишки плодів *Potamogeton vaginatum* Turcz., *P. trichoides* Cham. et Schl., *P. oxyphyllus* Mig., *P. natans* L., *Sparganium minimum* Wallr., *S. simplex* Huds. та насіння *Typha* sp., *Najas marina* L., *Stratiotes aloides* L., *Scirpus lacustris* L., *Nymphaea alba* L., *Nuphar luteum* Sm., *Hippuris vulgaris* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Zannichellia palustris* L., *Butomus umbellatus* L., *Lemna trisulca* L.

За винятком роду *Potamogeton*, представленого у відкладах міндель-риського водоймища здебільшого вимерлими видами, охарактеризована вище тогочасна водна флора цілком відповідає сучасній [20, с. 33]. Дані спорово-пилкового аналізу вказують на наявність як сучасних представників флори: *Salvinia natans* (L.) All., *Chara* sp., так і вимерлих: *Azolla interglacialica* Nikit. Флора заболочених берегів тогочасного водоймища, очевидно, являла собою тимчасовий конгломерат мегатермних і мікротермних видів, оскільки було ідентифіковано як пилки *Nyssa* та *Taxodium*, так і залишки плодів *Betula humilis*, *B. nana*. Представники роду *Betula*, як і аркто-бореальний *Polygonum viviparum* L., могли в період міндель – рису залишитись на торфовищах Придніпров'я як реліквії недавнього міндельського зледеніння [3, с. 53].

В пізньопалеолітичний час в районі с. Межиріч Канівського р-ну Черкаської обл. лісостеповий ландшафт поєднував широколистяно-соснові ліси плато з великими лучними рівнинами заплав річок Росі і Росави. Наявність пилку *Alnus* у відкладах свідчить про заболоченість місцевості, пов'язаної з проточними водами. Про існування трав'яних боліт свідчить пилки *Cyperaceae*, *Butomaceae*, *Bidens*, а про поступове заболочування слабо проточних водойм – спори мохів *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Fontinalis hypnoides* Hartm [19, с. 132].

За результатами комплексних спорово-пилкових, малакофауністичних та літологічних досліджень заплави Середнього Дністра встановлено, що в пізньольодовиков'ї для регіону був характерний теплий і вологий клімат лісостепових ландшафтів. Для низьких заплав були характерні вологі луки, ліси, болота та чагарникові зарості. Спорово-пилковий комплекс теплої осциляції Аллереду (близько 14000 років тому) характеризується

переважанням серед пилку трав'янистих рослин *Cyperaceae*, поряд із *Poaceae*, серед спор участю мохів *Bryales*, *Sphagnales*.

Ранній голоцен (10000–7800 років тому) характеризувався порівняно з аллередом більш сухим і прохолодим кліматом. При збереженні зональних лісостепових ландшафтів значні площі займали соснові та березові ліси, чергуючись з ділянками степової рослинності ксеротичного типу. Про відсутність сприятливих умов для болотоутворення свідчить відсутність серед домінуючих груп трав'янистих рослин пилку *Cyperaceae*.

В середньому голоцені (7800–3300 років тому) в Середньому Придністров'ї значного поширення набуває лісова рослинність. У складі флори, як і загалом в Європі посилилась участь неморальних видів. Подекуди у складі лісів відмічено *Betula*, а на зволжених ділянках – *Alnus*. В пізньому голоцені (від 3000 років тому до наших днів) при загальному похолоданні та наростанні вологості клімату в лісостепу домінують сосново-широколистяні ліси і лучні степи. Поширюються також сфагнові болота. Нині хід природних процесів все більше трансформується під впливом антропогенних факторів [1, с. 321].

Реконструкція структури рослинного покриву західної частини України у верхньому плейстоцені за даними спорово-пилкового аналізу демонструє поєднання лісових, степових та тундрових елементів. Ценози тундрової плейстоценової рослинності, які існували у відмінних від сучасних кліматичних умовах, становлять перигляціально-тундровий тип. Наявність значного обводнення перигляціальної зони разом із пониженими температурами повітря і ґрунту обумовили входження до складу рослинного покриву елементів кріоксерофільного характеру на заболочених субстратах: *Betula nana* L., *B. humilis* Schrank., *Salix polaris* Wahl., *Ledum palustre* L. [6, с. 49].

Обмежену кількість власне гідрофільних видів: *Potamogeton* sp., *Typha* sp. пояснюємо пониженими температурами води у тогочасних водоймах. Спорово-пилковий аналіз дає змогу зареєструвати лише види, що вступають у фазу генеративного розвитку, серед гідрофітів перигляціальної зони могли бути також інші види, однак здатні в жорстких умовах середовища лише до вегетативної репродукції. У складі флори водойм міндель-риського інтергляціалу були представлені вже переважно сучасні рослини, хоча серед них траплялися і такі, які не дожили до голоцену на території Європи: *Euryale ferox*, *E. europaea* [15, с. 16]. Перший з названих видів зберігся в Південно-Уссурійському краї, де разом із *Nelumbium nuciferum*, *Brasenia schreberi* складає реліктовий комплекс водної флори, тісно пов'язаної з Пекінською флорою.

Кліматичний оптимум рис-вюрмського інтергляціалу був сприятливим як для лісової, так і для водної рослинності. Значне поширення, що перевищувало межі сучасного ареалу, було характерно для *Aldrovanda vesiculosa*, *Trapa natans*, *Najas flexilis*. В Семиходівському торфовищі, яке знаходиться за північною межею сучасного Лісостепу, виявлено карпологічні знахідки не лише *Najas marina*, *N. minor*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Ceratophyllum*, *Potamogeton*, які і тепер характерні для регіону, а і термофільного, вимерлого в Європі *Brasenia purpurea* Michx. [14, с. 30]. За даними спорово-пилкового аналізу встановлено вік ряду боліт Лісостепу України. В інтерстадіалі аллеред утворилися болота Згар, Гирлово, які були оточені широколистяними і хвойними лісами. В ранньому голоцені утворилися болота Сухий Лиман, Гельмязівське, Ірдинь, Мурафське, в оточенні соснових лісів і трав'янистих мезо-ксерофільних ценозів [2, с. 95].

Для середнього голоцену характерно утворення сфагнового болота Моховате, Золотоніського болота, а для пізнього – Драбино, Мале Перещепино. У відкладах боліт середнього голоцену збільшується участь пилку. *Alnus glutinosa*, водних рослин (*Nymphaeaceae*, *Hydrocharitaceae*) та амфігелофітів (*Typhaceae*, *Sparganiaceae*). Це пов'язано з розвитком перелічених боліт переважно у зниженнях других піщаних терас річок. У пізньому голоцені болота формуються також в заплавах струмків старих русел річок [2, с. 98]. В торфово-болотному районі Правобережного та Подільського Лісостепу торфові поклади складаються з низинних (евтрофних) торфів потужністю 1,9–4 (7) м. Утворилися ці торфи

переважно з очерету, або очерету та вільхи, очерету та осоки, іноді з прошарками гіпнових мохів.

Генезис боліт пов'язаний з долинно-балочною мережею, сформованою під впливом талих вод Дніпровського льодовика та розпочинався найчастіше з стадії очерету. У випадку відкладання торфу на місці залишкових водойм у складі очеретяного торфу багато залишків тілорізу, латаття, бобівника, рогузу. Роль очерету висока і у заболочуванні притерасних частин заплави, хоча їх розвиток починався з лісової стадії з переважанням у відкладах залишків вільхи [16, с. 597]. В подальшому розвитку боліт при зменшенні ступеня обводнення й проточності йшов за схемою очерет – осоки – гіпнові мохи. Однак, більшість боліт, не трансформованих антропогенним осушуванням, і нині перебуває в очеретяній стадії.

Рельєф території України під час останнього – вюрмського зледеніння мало відрізнявся від сучасного. За характером акумуляції осадків в межах низин можна виділити вкриті талими водами льодовика долину Дніпра; мало розчленовані лесові рівнини та алювіальні рівнини. В басейн верхнього Дністра річки з Карпат занесли велику кількість гальки; басейни річок Дніпра та Сіверського Дінця характеризуються наносами дрібно та середньозернистих пісків. В межах долин лівобережних притоків Дніпра талі льодовикові води змінювали місцевий базис ерозії і обумовлювали утворення окремих розширень – алювіальних рівнин [4, с. 72].

За допомогою спорово-пилкового та діатомового аналізів встановлено основні етапи розвитку окремих водойм Малого та Волинського Полісся в голоцені. У першу половину преборіального періоду водна товща озера Соколія змінювалася до повного висихання, у другу – озеро знову обводнювалося і майже до кінця атлантичного періоду являло собою неглибоку холодноводну прісноводну водойму евтрофного типу з ознаками заболочування [7, с. 32].

Під впливом місцевих факторів у другій половині середнього голоцену водна товща знову зменшилася, а в кінці атлантичного – на початку суббореального періоду озеро повністю перетворилося на болото, в якому розпочався процес торфоутворення. Оскільки гідрорежим неодноразово змінювався, чергувалися оптимуми розвитку водної та болотної флори, поступові зміни обумовлювали морфогенез в напрямку амфібійності видів.

Інший характер розвитку характерний для озера Печенія, в районі Грядового Побужжя, що виникло в кінці атлантичного періоду середнього голоцену на підстеляючих карбонатних породах. Згодом водойма обміліла, заросла, заболотилася і перетворилася на початку пізнього голоцену на мезотрофне болото з ознаками оліготрофності. У пізньому голоцені озерні водойми Малого Полісся не зазнали відновлення під впливом загального зволоження клімату в Україні, а продовжували своє існування як болота [7, с. 35].

Згідно даних палеопалінологічних досліджень з'ясовано, що в пізньому дріасі (стадіальне похолодання останнього кліматичного ритму пізньольодовиков'я) мікротермні види: *Betula nana*, *Alnus fruticosa*, *Botrichium cf. boreale* входили до складу перигляціальних угруповань лісової та лісостепової зон України. Під впливом потепління клімату міжльодовикового рангу на межі пізньольодовиков'я та голоцену (преборіальний час) почався швидкий процес розпаду перигляціальних угруповань [8, с. 3]. Названі вище та інші мікротермні види відсутні у складі сучасної флори України. За давніми літературними даними наводилось два локалітети циркумбореального, диз'юнктивно поширеного в Скандинавії, Середній і Атлантичній Європі, Західному Сибіру та Далекому Сході, гідрофільного виду – *Subularia aquatica*, з території України [20, с. 155]. Однак, нині з'ясовано, що цей вид, сучасний ареал якого повсюдно скорочується, наводився для флори України помилково [21, с. 422].

Інший рідкісний, реліктовий вид, який у теперішній час представлений у флорі України єдиною згасаючою популяцією на території Івано-Франківської області, *Linnaea borealis*, за даними палеофлористичних досліджень, мав суттєво більше поширення впродовж аллереду – голоцену. Зниклі місцезнаходження цього гляціального релікту встановлені зокрема для Київщини, лівобережжя Черкащини, Полтавщини та Харківщини. Комплексні

палеопалінологічні та радіовуглецеві дослідження дозволяють поглиблювати розробку проблеми реліктів та їхніх рефугіумів [22, с. 544].

Комплексні палеофлористичні та паліноморфологічні дослідження дозволили з'ясувати значно помітнішу роль у складі прибережно-водної флори часів аллереду – голоцену зникаючих і вразливих у складі сучасної флори України комахоїдних рослин родів *Utricularia* та *Pinguicula* (*Lentibulariaceae*) [10, с. 12].

На основі аналізу історії формування флори виявлено, що найбільш давніми в складі регіональних флор можна вважати гідрофіти, оскільки вони менше зазнають впливу змінних умов середовища (фізичні параметри водного середовища більш константні). Коливання конкретних умов могли бути різними в послідовні кліматичні епохи голоцену, але принаймні деякі водні види могли пережити ці коливання *in situ*, зберегтися з рис-вюрмського міжльодовиков'я.

З'ясовано, що під час наступання дніпровського льодовика окремі, особливо термофільні види, зникли, інші могли знову збільшити поширення і навіть зберегтися під час всіх фаз вюрмського зледеніння. Серед термофільних гідрофільних видів, характерних для сучасних водойм Лісостепу України, слід зазначити *Aldrovanda vesiculosa*, *Salvinia natans*, *Trapa natans*, які були включені до Червоної книги України (2009), однак два останні види в останні роки набули масового поширення у водосховищах Дніпровського каскаду та були виключені з оновленого переліку рідкісних видів флори України [18].

Перспективи подальших досліджень полягають у з'ясуванні особливостей формування флори у новоутворених водоймах і при розвитку вторинного заболочування внаслідок зміни гідрологічного режиму долини Дніпра внаслідок гідробудівництва ХХ ст. та катастрофічного руйнування греблі Каховського водосховища внаслідок воєнних дій у 2024 р.

Список використаних джерел

1. Артющенко О. Т., Воропай Л. І., Куниця М. О. та ін. Наслідки спорово-пилкових, малакофауністичних та літологічних досліджень голоценових відкладів заплави р. Дністра. *Український ботанічний журнал*. 1979. Вип. 36, № 4. С. 316–322.
2. Артющенко О. Т., Карєва О. В. Розвиток рослинності Черкащини в пізньо- та післяльодовиковий час за матеріалами спорово-пилкових досліджень. *Український ботанічний журнал*. 1965. Вип. 22, № 3. С. 91–100.
3. Артющенко О. Т., Ромоданова А. П., Христофорова Т. Ф. Історія розвитку рослинності та стратиграфія озерно-алювіальних відкладів долини Дніпра в Канівському районі. *Український ботанічний журнал*. 1969. Вип. 26, № 4. С. 47–55.
4. Атлас палеогеографічних карт Української і Молдавської РСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1960. 86 с.
5. Атлас природних умов і природних ресурсів Української РСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1978. 184 с.
6. Безусько Л. Г., Богуцький А. Б. Нові дані про рослинність західних областей України у верхньому плейстоцені. *Український ботанічний журнал*. 1986. Вип. 43, № 1. С. 47–51.
7. Безусько Л. Н., Водоп'ян Н. С., Каюткіна Т. М. Основні етапи розвитку рослинності та водойм Малого Полісся в голоцені. *Український ботанічний журнал*. 1985. Вип. 42, № 4. С. 30–35.
8. Безусько Л. Г., Карпюк Т. С., Безусько А. Г. Палеохорологія *Alnus fruticosa*, *Betula nana* та *Botrychium boreale* на рівнинній Україні в пізньому дріасі. *Український ботанічний журнал*. 2015. Вип. 72, № 1. С. 3–7.
9. Безусько Л. Г., Мосякін С. Л., Безусько А. Г. Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені. Київ: Альтерпрес, 2011. 448 с.
10. Безусько Л., Цимбалюк З., Ниценко Л. Участь *Pinguicula vulgaris*, *Utricularia intermedia* та *U. minor* (*Lentibulariaceae*) у паліофлорах відкладів флореду – голоцену малого Полісся. *Об'єкти природно-заповідного фонду України: сучасний стан та шляхи забезпечення ефективної їх діяльності*: матеріали Всеукр. наук.-практ. конф., з нагоди 10-ї річниці Національного природного парку «Мале Полісся». Славута, 2023. С. 10–14.
11. Бойко М. Ф. Аналіз бріофлори степової зони Європи. Київ: Фітосоціоцентр, 1999. 180 с.
12. Борисова О. В., Чорна Г. А. Матеріали до флори та синтаксономії харових водоростей України. *Український ботанічний журнал*. 2011. Вип. 68, №1. С. 105–112.
13. Веклич М. Ф. Геоморфологія річкових долин системи р. Росі. *Доповіді АН УРСР*. 1956. № 4. С. 380–383.
14. Зеров Д. К. Стратиграфія сфагнових боліт степової частини УРСР. *Ботанічний журнал АН УРСР*. 1946. Вип. 3, № 3–4. С. 29–37.
15. Зеров Д. К. Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. *Ботанічний журнал АН УРСР*. 1952. Вип. 9, № 4. С. 5–19.

16. Кузьмичов А. І. Стратиграфія та еволюція боліт торфово-болотного району Правобережного лісостепу. *Український ботанічний журнал*. 1974. Вип. 31, № 5. С. 594–599.
17. Личков Б. Л., Чирвинський В. М. Про тераси річок Гірського та Гнилого Тікичів в Українському кристалічному масиві. *Праці Геоморфологічного Інституту*. 1933. Вип. 9. С. 5–49.
18. Про затвердження переліків видів рослин та грибів, що заносяться до Червоної книги України (рослинний світ), та видів рослин та грибів, що виключені з Червоної книги України (рослинний світ). 2021: Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 15.02.2021 №111. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text> (дата звернення: 11.05.2025).
19. Ракіна Є. Ф. Палеогеографічне становище кінця верхнього плейстоцену (за палінологічними знахідками межирицьких розкопок). *Український ботанічний журнал*. 1978. Вип. 35, № 2. С. 131–133.
20. Чорна Г. А. *Флора водойм і боліт Лісостепу України. Судинні рослини*. Київ: Фітосоціоцентр, 2006. 183 с.
21. Чорна Г. А., Шиндер О. І., Багацька Т. С. *Subularia aquatica* (Brassicaceae) – фантомний вид флори України. *Український ботанічний журнал*. 2024. Т. 81, № 6. С. 417–426. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.06.418>
22. Цимбалюк З. М., Безусько Л. Г. *Linnaea borealis* (Caprifoliaceae) в Україні: паліноморфологічний та палеофлористичний аспекти. *Український ботанічний журнал*. 2017. Вип. 74, № 6. С. 539–547.
23. Щекіна Н. О. Результати спорово-пилкових досліджень палеогенових відкладів Звенигородського району Черкаської області. *Український ботанічний журнал*. 1958. Вип. 15, № 3. С. 54–59.
24. Axelrod D. I. Mesozoic palaeogeography and early angiosperm history. *Botanical Review*. 1970. № 3. P. 277–319.
25. Burleigh J. G., Mathews S. Assessing systematic error in the inference of seed plant phylogeny. *International Journal of Plant Sciences*. 2007. Vol. 168(2). P. 125–135.
26. Doyle F., Donoghue M. J. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology*. 1993. Vol. 19(2). P. 141–167.
27. Raven P. H., Axelrod D. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1974. Vol. 61(3). P. 539–673.

References

1. Artiushenko, O. T., Voropai, L. I., Kunytsia, M. O., Levytskyi, V. I. (1979). Naslidky sporovo-pylkovykh, malakofaunistychnykh ta litolohichnykh doslidzhen' holotsenovykh vidkladiv zaplavyny r. Dnistra. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 36, 4, 316–322 [in Ukrainian].
2. Artiushenko, O. T., Karieva, O. V. (1965). Rozvytok roslynnosti Cherkashchyny v pizno- ta pisliadolovykovyi chas za materialamy sporovopylkovykh doslidzhen. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 22, 3, 91–100 [in Ukrainian].
3. Artiushenko, O. T., Romodanova, A. P., Khrystoforova, T. F. (1969). Istoriia rozvytku roslynnosti ta stratyhrafiiia ozerno-aliuvialnykh vidkladiv dolyny Dnipro v Kanivskomu raioni. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 26, 4, 47–55 [in Ukrainian].
4. Atlas paleoheohrafichnykh kart Ukrainskoi i Moldavskoi RSR. (1960). Kyiv: Vyd-vo AN URSS. [in Ukrainian].
5. Atlas pryrodnykh umov i pryrodnykh resursiv Ukrain'skoi RSR. (1978). Kyiv: Vyd-vo AN URSS [in Ukrainian].
6. Bezuško, L. H., Bohutskyi, A. B. (1986). Novi dani pro roslynnist' zakhidnykh oblastei Ukrainy u verkh'n'omu pleistotseni. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 43, 1, 47–51 [in Ukrainian].
7. Bezuško, L. N., Vodop'ian, N. S., Kaiutkina, T. M. (1985). Osnovni etapy rozvytku roslynnosti ta vodoim Maloho Polissia v holotseni. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 42, 4, 30–35 [in Ukrainian].
8. Bezuško, L. H., Karpiuk, T. S., Bezuško, A. H. (2015). Paleokhorolohiia *Alnus fruticosa*, *Betula nana* ta *Botrychium boreale* na rivnynnii Ukraini v pizn'omu driasi. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 72, 1, 3–7 [in Ukrainian].
9. Bezuško, L. H., Mosiakin, S. L., Bezuško, A. H. (2011). Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u pizn'omu pleistotseni ta holotseni. Kyiv: Alterpres [in Ukrainian].
10. Bezuško, L., Tsymbaliuk, Z., Nytsenko, L. (2023). Uchast' *Pinguicula vulgaris*, *Utricularia intermedia* ta *U. minor* (Lentibulariaceae) u palinoflorakh vidkladiv fileredu – holotsenu maloho Polissia. *Ob'iekty pryrodno-zapovidnogo fondu Ukrainy: suchasnyi stan ta shliakhy zabezpechennia efektyvnoi yikh diial'nosti*: Proceedings of the All-Ukrainian Scientific and Practical Conference on the occasion of the 10th anniversary of the National Nature Park «Small Polissia». Slavuta, 10–14 [in Ukrainian].
11. Boiko, M. F. (1999). Analiz brioflory stepovoi zony Yevropy. Kyiv: Fitosotsiotsentr [in Ukrainian].
12. Borysova, O. V., Chorna, H. A. (2011). Materialy do flory ta syntaksonomii kharovykh vodorostei Ukrainy. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 68, 1, 105–112 [in Ukrainian].
13. Veklych, M. F. (1956). Heomorfolohiia richkovykh dolyn systemy r. Rosi. *Dopovidi AN URSS*. 4, 380–383 [in Ukrainian].
14. Zerov, D. K. (1946). Stratyhrafiiia sfahnovykh bolit stepovoi chastyny URSS. *Botanichnyi zhurnal AN URSS*. Vol. 3, 3–4, 29–37 [in Ukrainian].
15. Zerov, D. K. (1952). Narys rozvytku roslynnosti na terytorii Ukrainskoi RSR u chetvertynnomu periodi na osnovi paleobotanichnykh doslidzhen. *Botanichnyi zhurnal AN URSS*. Vol. 9, 4, 5–19 [in Ukrainian].
16. Kuzmychov, A. I. (1974). Stratyhrafiiia ta evoliutsiia bolit torfovo-bolotnoho raionu Pravoberezhnoho lisostepu. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 31, 5, 594–599 [in Ukrainian].
17. Lychkov, B. L., Chyrvynskyi, V. M. (1933). Pro terasy richok Hirskoho ta Hnyloho Tikychiv v Ukrainському кристалічному масиві. *Pratsi Heomorfolohichnoho Instytutu*. Vol. 9, 5–49 [in Ukrainian].

18. Pro zatverdzhennia perelikiv vydiv roslyn ta hrybiv, shcho zanosyatsia do Chervonoi knyhy Ukrainy (roslynnyi svit), ta vydiv roslyn ta hrybiv, shcho vykliucheni z Chervonoi knyhy Ukrainy (roslynnyi svit). 2021: Nakaz Ministerstva zakhystu dovkillia ta pryrodnykh resursiv Ukrainy vid 15.02.2021 №111. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text> [in Ukrainian].
19. Rakina, Ye. F. (1978). Paleoheohrafichne stanovyshche kintsia verkhnoho pleistotsenu (za palinologichnymi znakhidkami mezhyritskykh rozkopok). *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 35, 2, 131–133 [in Ukrainian].
20. Chorna G. A. (2006). *Flora of the ponds and bogs of Forrest-Steppe Zone Ukraine. Vascular plants*. Kyiv: Phytosociocentre [in Ukrainian].
21. Chorna H.A., Shynder O.I., Bagatska T.S. (2024). *Subularia aquatica* (Brassicaceae), a phantom species of the Ukrainian flora. *Ukrainian Botanical Journal*, Vol. 81, 6, 417–426. [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.06.418>
22. Tsymbaliuk, Z. M., Bezusko, L. H. (2017). *Linnaea borealis* (Caprifoliaceae) v Ukraini: palinomorfologichni ta paleoflorystychni aspekty. *Ukr. botan. zhurn.* Vol. 74(6). P. 539–547 [in Ukrainian].
23. Shchekina, N. O. (1958). Rezul'taty sporovo-pylkovykh doslidzhen' paleohenovykh vidkladiv Zvenyhorods'koho raionu Cherkas'koi oblasti. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. Vol. 15, 3, 54–59 [in Ukrainian].
24. Axelrod, D. I. (1970). Mesozoic palaeogeography and early angiosperm history. *Botanical Review*. Vol. 3, 277–319.
25. Burleigh, J. G., Mathews S. (2007). Assessing systematic error in the inference of seed plant phylogeny. *International Journal of Plant Sciences*. Vol. 168, 2, 125–135.
26. Doyle, F., Donoghue, M. J. (1993). Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology*. Vol. 19, 2, 141–167.
27. Raven, P. H., Axelrod, D. (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 61, 3, 539–673.