

УДК 581.9 (234.421.1)

Л.О. Тасенкевич

### АРКТО-ТРЕТИННИЙ ЕЛЕМЕНТ ФЛОРИ КАРПАТ

*Тасенкевич Л.А. Аркто-третичний елемент флори Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 95-112.*

На основани морфологического сходства и различий, а также биогеографического анализа родственных таксонов произведена попытка выделения представителей аркто-третичного флорогенетического элемента во флоре Карпатской флористической подпровинции. В составе аркто-третичного элемента вычленены представители пяти флорогенетических групп: восточноазиатской, гималайско-алтайской, центральноазиатской, средневропейской, североамериканской и арктической.

*Tasenkewich L.O. Arctic-Tertiary element in the Carpathians' flora // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 95-112.*

An attempt to trace the Arctic-Tertiary roots among the members of the Carpathians' flora on the base of morphological affinity or differences occurred as well as on biogeographic analyses of the related taxa was made. The main five flogrogenetic groups in the Arctic-Tertiary element of Carpathian flora are to be distinguished: East-Asian, Himalayan-Altaic, Central-Asian, Middle-European, North-American and Arctic.

Питання становлення певної флори, визначення часу з якого входять до її складу ті чи інші елементи, що свідчать про її спорідненість з іншими флорами, або навпаки – про її відмінність і своєрідність, виявлення шляхів міграції елементів на різних етапах і в різні періоди формування флори, є одним із центральних питань флористики й історичної фітогеографії.

Розвиток гірської системи Карпат відбувався протягом третинного і четвертинного періодів. При піднятті гірської системи, ділянки її поверхні піднімалися разом з усією рослинністю, що в той час мала тропічний і субтропічний, переважно, лісовий характер [17, 28, 29]. Центри виникнення багатьох родів дерев, що формували ці ліси – *Abies* Mill., *Acer* L., *Carpinus* L., *Corylus* L., *Fagus* L., *Fraxinus* L., *Juglans* L., *Larix* Mill., *Picea* A.Dietr., *Pinus* L., *Populus* L., *Prunus* L., *Quercus* L., *Ulmus* L. тощо, знаходяться у Східній Азії. Такого ж походження мали бути й чагарники і трави, що входили до складу цих рослинних угруповань і супроводжували їх при просуванні на захід. Для цілої низки родів чагарників – *Clematis* L., *Daphne* L., *Euonymus* L., *Linnaea* L., *Rhododendron* L., *Ribes* L., *Salix* L., *Sambucus* L., *Syringa* L., *Vaccinium* L., східноазійське походження було доведене ще А.Engler [50], а належність трав'яних представників родів *Aconitum* L., *Androsace* L., *Anemone* L., *Aquilegia* L., *Caltha* L., *Chimaphila* Pursh, *Chrysosplenium* L., *Clematis* L., *Corallorhiza* Chatel., *Delphinium* L., *Gentiana* L., *Goodyera* R.Br., *Hepatica* Mill., *Isopyrum* L., *Listera* R.Br., *Monotropa* L., *Pedicularis* L., *Primula* L., *Pulsatilla* Mill., *Pyrola* L., *Saxifraga* L., *Swertia* L., *Thalictrum* L., *Trientalis* L., *Trollius* L. до цього ж східноазійського генетичного елемента стверджували різні дослідники [23, 44, 50, 56, 71].

Р. Scharfetter висловив думку про те, що види, які мігрували в гори Європи, були гірсько-лісовими, а не високогірними за характером [98]. Очевидно, що вони не

могли вижити в умовах все суворішого клімату гір, що піднімались, а слугували вихідними формами для виникнення характерних для високогір'їв ореофітів. Самі ж вони, залишившись в нижніх гірських поясах з настанням гляціального періоду, вимерли, чим пояснюється відсутність коренів сучасної ореофітної флори Карпат й інших середньоевропейських гір у складі флори Середньої Європи [93]. Подібної думки дотримувались О.І. Толмачов [23-25] і А.Л. Тахтаджян [19], стверджуючи, що елементи теператних східно- і центральноазійських лісів проникали в гори одночасно з підняттям євразійських Альпід (Гіндукушу, Кавказу, гір Малої Азії, Балкан, Карпат, Альп і Піренеїв), і формування ореофітів могло відбуватись незалежно в кожній з гірських споруд. Підтвердженням цієї гіпотези є дані, що стосуються видоутворення в секції *Aconitum* роду *Aconitum* L. [81]. Як припускає J. Miška, вихідною формою для цих видів міг бути диплоїдний або тетраплоїдний предок, що у складі теператних лісів примандрував у Терціалі в Європу, зокрема, на Балкани, де трапляється тетраплоїдний *A. divergens* Pančić subsp. *divergens*, який в наш час не має близьких форм ні в Південно-Східній Азії, ні на Кавказі і, можливо, є вихідною формою, або безпосереднім нащадком вихідної форми, для секції *Aconitum* в Центральній Європі [81, 101]. Ймовірно, що цей вихідний таксон мігрував з Балкан на північ двома шляхами: першим, північно-західним – до Альп, другим – на північний схід в Карпати. Наслідком сепарації з наступною ізоляцією було виникнення від спільного предка сестринських таксонів: карпатського (*Aconitum firmum* Rchb.) і альпійських (*A. napellus* L. і *A. tauricum* Wulfen) ендемів, що є прикладом еволюційної міграції і поступової дивергенції [72, 81].

**Засади флорогенетичного аналізу.** Визначення вітчизни таксонів – виду, або цілої групи – серії, роду, секції, за відсутності, або недостатності палеоботанічних даних, що у випадку з трав'яними рослинами є правилом, здійснюється із використанням географо-морфологічного методу, що успішно застосовувався багатьма визначними ботаніками у систематичних, філогенетичних і фітоісторичних дослідженнях [5, 7, 13, 21, 22, 35-37, 42, 44, 56]. Власне, визначаючи шляхи формування флори Середньої Європи, спочатку А. Engler [49, 50] і, розвиваючи його ідеї для Альп – L. Diels [43, 44], сформулювали положення про існування центрів виникнення (генетичних центрів) та шляхи проникнення з них елементів у середньоевропейську флору. Головними генетичними центрами, у яких слід шукати корені гірських флор Середньої Європи, є аркто-третинний (голаркто-третинний, за S. Pawłowska [88]) та древньосередземноморський [2, 23, 44]. Вплив ще одного генетичного центру – древньоафриканського, що як частина Гондвани, все частіше називається як ймовірний центр виникнення багатьох родин [12, 81], не був безпосереднім, оскільки нащадки вихідців з нього тією чи іншою мірою зазнавали трансформацій на своєму шляху в Європу в древньосередземноморському центрі.

Визначення центру походження таксонів – це виявлення регіону, в межах якого вони виникли, а групування їх за спільністю території походження – це виділення генетичних елементів флори. У флорі середньоевропейських гір, серед них – і у флорі Карпат, виділяється кілька генетичних елементів: аркто-третинний, древньосередземноморський та древньоафриканський [44, 49, 50, 56, 88].

Пропонована стаття присвячена характеристиці аркто-третинного генетичного елемента у флорі Карпат, і є першою з робіт, у яких планується викласти результати флорогенетичного аналізу флори Карпатської гірської флористичної підпровінції.

## Результати досліджень

Аркто-третинний флорогенетичний елемент охоплює рослини, що своїм походженням пов'язані з територією сучасного Голарктичного царства, або його частиною. Незалежно від того, в якій частині Голарктики знаходилась первинна батьківщина певної групи видів цього елемента, в багатьох випадках, за сучасним поширенням споріднених форм, можна встановити безпосередній центр виникнення видів, тобто визначити генетичну групу, до якої вони належать. Так само, як у флорах інших європейських гір [44, 49, 50, 56], у флорі Карпат можна виділити кілька таких генетичних груп.

**Східноазійська генетична група.** Види, які мають найбільше родичів у Східній Азії, очевидно, й свої корені мають власне там і належать до східноазійської генетичної групи. Одним із найяскравіших прикладів палеоендемів з цієї групи у флорі Карпат є *Syringa josikaea* Jacq. f. ex Rechb., найбільший осередок якого зберігся в Апусені в заростях і вологих лісах вздовж берегів річок і потоків в нижньому гірському поясі [46]. Другий осередок бузка східнокарпатського розташований на південних і північних мегасхилах Східних Бескид і налічує 20 локалітетів в межах висот 345-750 м [11]. *Syringa josikaea* є єдиним представником секції *Villosae* Scheidl. в Європі. Найближче споріднені з бузком східнокарпатським представники цієї секції зосереджені в Східній Азії (зокрема, найближчі родичі – *S. emodii* Wall. ex Royle, *S. wolfii* C.K. Schneid. та ще 14 видів), що свідчить про те, що *S. josikaea* є видом східноазійського походження і реліктом раннього терціалу, коли східноазійські види були широко представлені у флорі Середньої Європи [79, 88, 93]. Однак, можна з впевненістю стверджувати східноазійське походження цілого роду *Syringa* L., оскільки більшість представників другої секції роду – *Vulgares* C.K. Schneid., крім *S. vulgaris* L. (поширений в Малій Азії і на Балканах з реліктовими локалітетами в Карпатах – в Апусені і Трансільванії) та *S. afghanica* C.K. Schneid. (Афганістан, Пакистан) у своєму поширенні приурочені до Східної Азії [58].

Серед східнокарпатських ендемів аркто-третинні корені має також палеоендем *Saussurea porcii* Degen, відома лише з Покутсько-Мармароського округу Карпат і з Родни (з останнього округу вже зникла [45, 83]), найближчий родич якої, *S. serrata* DC., віддалена від цього локалітету на 2500 км [8, 90].

У Західних Татрах – це також *Delphinium oxyspalum* Borbás ex Pax, який разом з піренейським *D. montanum* DC. і альпійським *D. dubium* (Rouy et Fouc.) Pawł. утворюють секцію *Montana* Pawł., що в Європі не має форм, які б могли розглядатись як вихідні для цієї групи [87, 89, 90].

Рід *Aquilegia* L. виник у Східній Азії, де й досі збереглись морфологічно найбільш примітивні і найбільш древні його представники: без шпори – *A. ecalcarata* Maxim., з короткою шпорою – *A. glandulosa* Fisch. ex Link. та інші види з довгою прямою шпорою. В європейських горах виробились специфічні види – із прямою та із загнутою шпорою, як у *A. vulgaris* L., що вважається вихідною формою для всіх європейських *Aquilegia* [56], серед інших – й південно-східнокарпатських ендемів *A. transsilvanica* Schur та *A. nigricans* Baumg. subsp. *subscaposa* (Borbás) Soó (syn. *A. vulgaris* subsp. *subscaposa* (Borbás) Borza ).

Молекулярно-філогенетичними даними підтверджено центрально-східноазійське походження роду *Aconitum* [68], зокрема – євразійської секції

*Lycoctonum* DC., представленої у флорі Карпат двома видами – *Aconitum moldavicum* Насц. ex Rchb. та *A. lycoctonum* L., а неогеновий вік роду, що стверджувався рядом авторів [44, 49, 50], був підтверджений порівняльними морфолого-філогенетичними дослідженнями С.М. Зиман [4].

Рестантом тургайської лісової флори в Карпатах є *Hepatica nobilis* Schreber [6] – представник палеарктичного роду, диз'юнктивно поширеного в північній півкулі. Про древній, очевидно, міоценовий вік *H. nobilis* свідчить його європейсько-приалтайсько-східноманчжурсько-японський ареал [79]. Інший представник роду *Hepatica* Mill. – *H. transsilvanica* Fuss – палеоендем, що трапляється в Східних, Південних Карпатах і Апусені, є спорідненим із монтанними тибетським *H. henryi* (Oliv.) Stewart. та західногімалайсько-туркестанським *H. falconeri* (Thoms.) Stewart [79], що свідчить про те, що він, очевидно, утворився в ході міграції з азійського центру, радіаційної дивергенції та наступної ізоляції у периферійній частині ареалу їх спільного анцестрального виду.

Одним із дуже цікавих древніх третинних родів є *Streptopus* Michx., представлений у флорі Карпат диз'юнктивним гірським європейсько-східноазійсько-північноамериканським видом *S. amplexifolius* (L.) DC. Крім гір Європи, практично у кожному центрі, де трапляється *S. amplexifolius*, особливо по краю відповідної частини ареалу, виникли інші види: в південно-західному Китаї і Кореї – *S. simplex* Don, *S. parviflorus* Franch, *S. obtusatus* Fassett і *S. koreanus* (Komarov) Ohwi, в далекосхідному центрі – *S. streptopoides* (Ledeb.) Nels. et Macbr., в Північній Америці – *S. lanceolatus* (Aiton) Reveal.

Східноазійське походження родини *Linaceae* DC. ex Gray підтверджується тим, що найпримітивніші її представники – монотипний рід *Tirpitzia* Hallier f. і кілька видів близького до нього роду *Reinwardtia* Dumort., що мають життєву форму куща, поширені в Південно-Західному Китаї, на півночі Індії та В'єтнаму, де спостерігається найбільша родова різноманітність родини [20, 108]. В горах Середньої Європи усі представники родини – трав'яні рослини.

Древнім віком і східноазійським походженням *Lonicera caerulea* L. зумовлений її широкий ареал, який охоплює, крім європейських гір і Кавказу, ще й північноазійські гори, а також Японію і Північну Америку. Що первинним ареалом виду був гірський, свідчить диплоїдний набір хромосом ( $2n = 18$ ), виявлений у європейських гірських популяціях [34, 76, 82], та похідний тетраплоїдний ( $2n = 36$ ) – у популяціях з Арктики [14, 15].

Низка карпато-балканських видів також мають східноазійські корені. Зокрема, центр виникнення секції *Osmothamnus* (DC.) Pojark. роду *Rhododendron* L., розташований в тибетських високогір'ях, де є вихідні типи, що дали початок східносибірському *R. parviflorum* Adam та арктичному *R. lapponicum* (L.) Wahl. [10, 49]. З цього ж центру походять альпійські рододендрони *R. ferrugineum* L. і *R. hirsutum* L., а також карпатсько-балканський – *R. myrtifolium* Schott et Kotschy.

Родина *Saxifragaceae* Juss. також належить до аркто-третинного родового стовбура. У флорі Карпат вона представлена двома родами.

З роду *Chrysosplenium* L. 23 види поширені в Китаї, 14 – в Японії, 12 – в Гімалаях, 5 – в Північній Америці, 2 – в Південній Америці і 3 – в Європі [59], з них в Карпатах присутні голарктичний *Ch. alternifolium* L. та, виділений з субатлантичного європейського *Ch. oppositifolium* L. – ендемічний східно-південнокарпатський *Ch. alpinum* Schur (варто зазначити, що крайня східна точка поширення *Ch. oppositifolium* s.str., найближча до Карпат – це Дольний Шльонск на заході Польщі [85]). Східноазійське походження серії *Alternifolia* підтверджується цитологічними даними. Так,

*Ch. lanuginosum* Hook. f. et Thoms. зі Східних Гімалаїв має найнижче для роду хромосомне число ( $2n = 14$ ), що свідчить, що власне там могли бути його вихідні форми.

Рід *Saxifraga* L., монографічно детально вивчений А. Енглером [51, 52], крім південносхідноазійського, сформував японський, північноамериканський, південносибірський, а також і європейський центри високогірних форм. Крім властивих лише цим вторинним центрам таксонів, у їх флорах присутні й вихідці з первинного східноазійського центру. Серед них у флорі Карпат можна назвати:

– із секції *Ciliatae* Haw. (*Hirculus* Tausch) – критично загрожений гляціальний релікт *Saxifraga hirculus* L., що в наш час інтенсивно зникає в європейській неарктичній частині ареалу; він згадувався для Татр [91] та району Харгіта в Східних Карпатах [32];

– із циркумполярно-аркто-альпійської секції *Boraphila* Engl. – південно-центральноєвропейський альтимонтанний вид, відомий з Південних, Східних Карпат і Бігору – *S. stellaris* L., що в європейських горах дивергував в окрему расу – subsp. *alpigena* Temesy (*S. stellaris* subsp. *stellaris* поширений в арктичній частині Європи і Північній Америці, subsp. *prolifera* (Sternb.) Temesy – в арктичній частині Східної Європи), циркумполярно-аркто-альпійський *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. ex. Willd., відомий з Татр, Низьких Татр, Хочу, Великої Фатри в Західних Карпатах, Родни і Чехлау – в Східних та Фагарашу – в Південних Карпатах;

– євразійська секція *Porophyllum* Gaud., найпримітивніші представники якої ростуть в вологих лісах Гімалаїв і Юнь-Наня; в горах Середньої Європи – від Піренеїв до Західних Карпат вона представлена альтимонтанним кальцефільним видом *S. caesia* L., карпатсько-балканським монтанним кальцифільним петрофітом *S. marginata* Sternb, поширеним в Східних Карпатах і Апусені та карпатсько-балканським субальпійським кальцифілом *S. corymbosa* Boiss. (*S. luteo-viridis* Schott et Kotschy).

Найстаріша секція роду *Pedicularis* L. – *Anodontae* (Bunge) Maxim., представники якої поширені в Євразії і притихоокеанській Північній Америці, в Карпатах має кількох членів: *P. sceptrum-carolinum* L., основний ареал якого охоплює північну частину Євразії, Далекий Схід, включно з Японією, що свідчить про його, щонайменше, доплейстоценовий вік, оскільки наприкінці пліоцену Японські острови остаточно втратили зв'язок з материком, а в Карпатах він вважається гляціальним реліктом; *P. hacquetii* Graf, поширений на гірських луках Південно-Східних Альп, центральних Апеннін та Карпат; карпатогенні *P. exaltata* Besser (в голоцені поширився аж до Білорусі) та *P. limnogenae* A.Kern., відомий з масивів Жілеу і Бігор в Апусені й гір Македонії; для ще двох видів цієї секції, що мають циркумполярно-аркто-євразійсько-альпійський ареал – *P. oederi* Vahl і *P. verticillata* L., одними дослідниками обґрунтовувалось північноазійське походження [74, 75, 88], іншими стверджувалось, що вони виникли в сибірських горах, звідки мігрували на північ і захід [44, 56].

У складі флори є цілий ряд видів, що пережили плейстоценові кліматичні зміни в Карпатах та інших європейських горах *in situ* і пов'язані своїм корінням з азійськими центрами:

– *Oxalis acetosella* L., *Prunella vulgaris* L., у яких дивергенція між євразійськими і північноамериканськими представниками відбулась на підвидовому рівні при збереженні однакових хромосомних чисел, в той час як у *Hepatica nobilis* утворилось кілька хромосомних рас, а у роді *Waldsteinia* Willr, спеціалізація призвела до виникнення цілої серії вікарних видів: на заході Північної Америки (*W. idahoensis* Piper, *W. fragarioides* (Michx.) Tratt., *W. lobata* (Baldw.) Torr. et A.Gray), в Азії (*W. ternata*

subsp. *maximowicziana* Juz. ex Teppner, *W. ternata* (Stephan) Fritsch subsp. *ternata*), в Європі, з Карпатами включно – *W. triloba* Hornung і *W. geoides* Willd. [55, 72, 78, 79];

– *Conioselinum tataricum* Hoffm. – диз'юнктивний середньо-східноєвропейсько-сибірський вид [62], в Середній Європі очевидно зберігся в горах (Карпати, Східні Альпи) з третинного періоду і лише в голоцені поширився з сибірських і алтайських рефугіумів у Прибалтику і Північну Європу. Найближчий вид, що раніше трактувався як *C. tataricum* – *C. gmelinii* (Cham. et Schlecht.) C. et R., поширений на Алясці, в Сітці, Британській Колумбії, штатах Вашингтон і Орегон. Загалом, у Північній Америці відзначено 5 видів, причому чотири з них – у притихоокеанській частині, а один – *C. rubifolia* Kearney – в штаті Іллінойс, на західних відрогах Скелястих гір [80]. Кілька дрібних видів описані з Азії: *C. kamtschaticum* Rupr., *C. altaicum* Rupr., *C. longifolium* Turcz.;

– *Cimicifuga europaea* Schipcz., як частина диз'юнктивного євразійського виду *C. foetida* L. s. l., походить з Південно-Східної Азії [4] – вторинного центру диференціації роду *Cimicifuga* L., де за різними даними трапляється від 10 до 16 видів [4, 78]; другий центр різноманіття роду (на думку деяких дослідників – центр виникнення роду [4]) з сімома видами, котрі іноді трактуються як підвиди *C. foetida*, розташований в Північній Америці. Найближчі до *C. foetida* види – східноазійський *C. simplex* Wormsk. (Східний Сибір, Далекий Схід від Камчатки до Північного Китаю, Монголія, Японія), гімалайський – *C. frigida* Royle та поширений у тихоокеанській частині Північної Америки *C. elata* Nutt. [78];

– *Dendranthema zawadzki* (Herbich) Tzvelev – єдиний в Карпатах реліктовий локалітет цього виду зберігся на вапнякових скелях П'єнін [60, 115]. Найближчі оселища його розташовані на Середньоруській височині, над Пінегою і на Уралі. Більшість із майже 50 видів роду *Dendranthema* (DC.) Des Moul. поширені в Китаї, Японії, Кореї, Монголії та азійських просторах Російської Федерації [26]. І *Conioselinum tataricum*, і *Cimicifuga europaea*, і *Dendranthema zawadzki* збереглися в Карпатах у дуже специфічних ектопах, на вапнякових скелях, де вони могли пережити гляціал разом з іншими третинними реліктами [18, 70, 115].

– *Lysimachia nummularia* L. (*Primulaceae* Vent.), що є в Європі єдиним представником групи *Oppositifoliae* (sect. *Nummularia* (Hill) Klatt), багато представленої у флорі центрального Китаю, а також *Adoxa moschatellina* L., що належить до родини *Adoxaceae* Trautv., яка важалась монотипною аж до часу опису в Китаї двох монотипних близьких родів – *Tetradoxa* C.Y.Wu з єдиним видом *T. omeiensis* C.Y.Wu та *Sinadoxia* C.Y.Wu, Z.L.Wu et R.F.Huang з єдиним видом *S. corydalifolia* C.Y.Wu, Z.L.Wu et R.F.Huang [20, 108];

– *Cortusa matthioli* L. (s.l.) – диз'юнктивний європейський вид, єдиний представник роду в Європі, що зберігся тут лише в горах [79] (в Карпатах він розпадається на вікарні екологічні раси [69]). В азійській частині ареалу описано окремі раси, що різними дослідниками трактуються в різних рангах, найчастіше – як підвиди *C. matthioli* (subsp. *sibirica* (Andrz.) Nyár., subsp. *coreana* (Nakai) Nakai, subsp. *pekinensis* (V.Richt.) Kitag.), або сумнівного статусу дрібні види (*C. turkestanica* Losinsk., *C. altaica* Losinsk.), загалом – 10 таксонів;

– *Dryopteris villarii* (Bellardi) Woynar ex Schinz et Thell. subsp. *villarii* – виявлений в єдиному для всіх Карпат локалітеті в Татрах [95]. Основний осередок типового підвиду розташований в Альпах, не дуже численні локалітети розсіяні в горах Балканського півострова, один локалітет відомий в сусідстві – у північно-західній частині Малої Азії і ще один – в Апеннінах. Позаальпійські осередки можна вважати свідченням пульсації ареалу, зумовлених кліматичними змінами в минулому, або ж, як у випадку з балканськими та

малоазійським локалітетами – як релікти на міграційному шляху, що зв'язують європейську расу виду із центральноазійською – subsp. *midshelkensis* (Pavlov) Fraser-Jenk.

– Рід *Dracocephalum* L., представлений в Карпатах на найпівденніших відрогів степовими видами – європейсько-сибірськими *Dracocephalum ruyschiana* L., *D. thymiflorum* L. та центрально-східноєвропейсько-кавказьким *D. austriacum* L.

Окрім згаданих вище видів, А. Kozłowska [73] відносить до східноазійської генетичної групи ще цілий ряд таксонів:

– *Veratrum nigrum* L., що в Карпатах росте в термофільних угрупованнях передгір'їв Білих Карпат [47], в Трансільванії і Банаті [114] і має два споріднені види в Японії і Китаї;

– третинний релікт – *Staphylea pinnata* L. ( $2n = 24, 26$ ), що має один споріднений вид в Закавказзі – *S. colchica* Stev., котрий є її поліплоїдною расою ( $2n = 52$ ), та дев'ять (шість) інших – в помірно-теплій зоні північної півкулі [27];

– *Prunus fruticosa* Pall. (*Cerasus fruticosa* Pall.) – найбільше скупчення споріднених видів в Китаї, Японії і один вид – в Північній Америці;

– секція *Clematis* L. роду *Clematis* L. (*C. recta* L. і *C. vitalba* L.).

Твердження А. Engler про визначну роль аркто-третинного центру у становленні і розвитку судинних рослин в наступні роки було підтверджено цілою плеядою його послідовників. Прикладом такого типу робіт є фундаментальний еколого-географічний і порівняльно-морфологічний аналіз родини Ranunculaceae Juss. С.М. Зиман [4], завдяки чому автором доведено, що центром виникнення предка цієї родини є гірсько-тропічна міоценова флора Східної Азії, а подальша диференціація родини була пов'язана з міграціями, кліматичними та орографічними процесами, що ще раз підтверджує блискучу гіпотезу А. Engler.

**Гімалайсько-алтайська генетична група.** Група видів флори Карпат, що мають споріднені види в горах півдня Сибіру, на Алтаї аж до Гімалаїв – невелика. Серед таких видів можна назвати:

– *Anemone narcissifolia* L. з секції *Omalocarpus* DC., поширений в Євразії і на заході Північної Америки, що в Азії розпався на кілька географічних рас;

– *Callianthemum coriandrifolium* Rchb. – альтимонтанний вид, поширений в Центральних і Південних Альпах та в Карпатах (Західні, Високі, Низькі і Беланські Татри, Родна, П'ятра Крайулуї, Фагараш, а недавно виявлений в Чорногорі [106]), з поодинокими локалітетами в горах Боснії і в Піренеях [78, 111]. Найближче споріднені чотири види ростуть в горах Центральної Азії (що підтверджує думку С.М. Зиман про формування роду в азійських високогір'ях [4]), а з іншими видами роду, зокрема й з тими, що трапляються в Альпах – *C. rutifolium* (L.) Rchb. і *C. kernerianum* Freun, *C. coriandrifolium* перебуває лише у віддаленій спорідненості;

– *Juniperus sabina* L. – диз'юнктивний європейсько-західноазійський вид, поширення споріднених видів якого з секції *Sabina* Spach – *J. dahurica* Pall. (Далекий Схід, Східний Сибір, північна Монголія), *J. semiglobosa* Regel (Паміро-Алай, Західний і Центральний Тянь-Шань) і *J. jarkadensis* Kom. (Кунь-Лунь), свідчить про третинний вік секції. *Juniperus sabina* був значно поширенішим в Карпатах в пліоцені і плейстоцені [103, 105]; в наш час він зберігся в Західних Карпатах – в П'єнісах [102], в Східних Карпатах – на вапнякових скелях в масиві Красна [16,], в Бистрицьких горах, Вранчєї і Кепеціні, в Південних Карпатах – в масивах Козія, Парінг, Мехедінці, Чернеї та в Апусені – в масивах Мунтеле Марє і Траскеу [31]. Поза Карпатами, яловець козачий

трапляється в східній частині Піренеїв, в Альпах, на Балканах в горах Ріла, Стара Планина, Шар-Планина, в Криму, на Кавказі, в середній Росії та Південному Уралі [1, 9, 66, 78], тобто має ареал типовий для третинних реліктів азійського походження;

– секція *Scapiflora* Rchb. роду *Papaver* L. охоплює близько 30 видів, поширених в Арктиці і у високогір'ях помірної частини Голарктики. Менша кількість представників секції трапляється не в Арктиці і не у високогір'ях, а є рослинами південносибірських гірських степів. Систематичний аналіз секції привів до висновку, що власне гірсько-степові чи степово-лучні види (*P. nudicaule* L., *P. amurense* Hort. et Karst) є найближчими до вихідного типу секції. При відмиранні лісової рослинності на півночі і при піднятті гір в помірних широтах, з вихідних форм виникали вторинні утвори – типові арктичні і типові альпійські рослини, що багато в чому більш подібні між собою, ніж до вихідних форм [23]. В Карпатах таким ореофітом є *Papaver alpinum* L. (який, на думку деяких авторів, походить від *P. nudicaule*), що в результаті географічної дивергенції тут розмежувався на дві раси – subsp. *tatricum* (Nyár) Ehrend.) в Татрах і Великій Фатрі і subsp. *corona-sancti-stephani* (Zapař.) Borza, що зберігся в Родні (в двох масивах Східних Карпат –Тіблеш і Чехлау вже зник) та в Південних Карпатах в масивах Бучеджі, Бірсеї, П'ятра Крайулуї, Фагараш і Ретезат. В останній обробці групи *P. alpinum* [67], підкреслюється, що еволюційна дивергенція в групі не зайшла достатньо глибоко і численні географічні раси, що описувались з Арктики – *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh., *P. dahlianum* Nordh., *P. radicum* Rottb., *P. laestadianum* (Nordh.) Nordh. і з гір Середньої Європи – *P. suaveolens* Lapeyr., *P. rhaeticum* Leresche, *P. sendtneri* Kern., *P. burseri* Crantz, *P. kernerii* Hayek, серед них і карпатські subsp. *tatricum* і subsp. *corona-sancti-stephani*, мають розглядатись в межах широкого *P. alpinum*. Іншої крайньої точки зору дотримуються словацькі і деякі австрійські ботаніки, котрі західнокарпатську расу піднімають до рангу виду – *P. tatricum* (Nyár.) Ehrend., а в його межах розділяють популяції з Татр і Низьких Татр як окремі раси – subsp. *tatricum* і subsp. *fatraemagnae* Bernátová [107];

– *Saussurea pygmaea* (Jacq.) Spreng., облігатний кальцефіл, поширений в Альпах і в Татрах;

– *Leontopodium alpinum* Cass., єдиний представник роду в Європі, найближче споріднений з *L. ochroleucum* Beauv., поширеним в сибірських горах;

– аркто-альпійські види *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Rhodiola rosea* L., *Viola biflora* L., *Aster alpinus* L.;

– альпо-балкано-карпатський вид *Gentiana frigida* Haenke, поширений в горах Пірін і Ріла в Болгарії, в Східних Альпах (Штейермарк), Карпатах (Родна, Бучеджі, Фагараш, Ретезат), член космополітного роду *Gentiana*, який разом з двома азійськими родами *Crawfordia* Wallich і *Tripterospermum* Blume належить до монофілетичної субтриби *Gentianinae*, найбільше видове різноманіття яких спостерігається у Євразії, а поширення в західній півкулі розглядається як вторинне [61, 104];

– балкано-карпатський вид *Viola dacica*, що споріднений з деякими видами з Алтаю.

**Центральноазійська генетична група.** Серед представників цієї групи переважають таксони, що мають найбільше скупчення споріднених видів в Центральній Азії – в Туркестані, Джунгарії, Тянь-Шані і Алтаї [73, 88].

Серед видів, що ростуть в Карпатах, до цієї групи належать *Oxytropis pilosa* (L.) DC. з секції *Ortholoma* Bunge (переважна більшість видів цієї секції росте в горах



Центральної і Східної Азії [73]); *Astragalus onobrychis* (L.), найближчі види якого поширені в південно-західній Азії; *Sisymbrium polymorphum* (Murray) Roth зі спорідненими видами в Туркестані; *Linum flavum* L., що трапляється на остепнених ділянках в усіх частинах Карпат, *Ferula sadlerana* Ledeb. – єдиний представник середньоазійського роду в Середній Європі [63] та з роду *Stipa* L. – секція *Pseudoptilagrostis* Tzvel. (в Карпатах – *S. capillata* L.) і секція *Stipa* (*S. pennata* L., *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Steven), *Adonis flammea* Jacq., *A. aestivalis* L. (середземноморсько-ірано-туранського походження).

**Середньоєвропейська генетична група.** Цю групу формують види, що мають споріднені таксони в межах Середньої Європи – від Піренеїв до Балканських гір, натомість не мають їх, або мають лише незначну кількість, у віддалених регіонах Центральної чи Східної Азії, або Північної Америки [88]. Такою групою є секція *Auriculastrum* Schott роду *Primula* L., до якої належать *Primula auricula* L., поширена в Альпах, Апеннінах, горах північної частини Балканського півострова, в Західних (Татри, Низькі Татри, Хоч, П'єніни) і Південних Карпатах (масиви Вілкан, Годеану, Мехедінці, Чернеї), *P. minima* L., що росте в Східних Альпах, Судетах, Шар-Планіні в Сербії, Центральному Балкані, масивах Ріла і Пірін, в Західних, Східних і Південних Карпатах [92, 94], та *P. wulfeniana* Schott subsp. *baumgarteniana* (Degen et Moesz) Ludi, що є вікарним підвидом до поширеного в Східних Альпах *P. wulfeniana* subsp. *wulfeniana*. Центром виникнення секції є, очевидно, Альпи, оскільки тут відзначено 18 видів, що належать до неї (серед них – 12 альпійських ендемів і субендемів). У Середземномор'я проникло лише чотири види. Розміщення інших секцій роду *Primula*, так само як і споріднених родів, свідчить про їх походження з аркто-третинного генетичного центру [44, 56, 87, 92-94].

Подібним є походження роду *Soldanella* L., з якого чотири види і два підвиди входять до складу флори Карпат, серед них *S. carpatica* Vierh. – це західнокарпатський ендем, *S. pseudomontana* F.K.Mey. – ендем Західних і Східних Карпат, *S. hungarica* Simonk. subsp. *hungarica* – ендем Східних і Південних Карпат, *S. hungarica* subsp. *majra* (Neilr.) S.Pawl. – альпійсько-карпатсько-балканський вид, *S. montana* Willd. – піренейсько-альпійсько-карпатсько-балканський, а *S. pusilla* Baumg. – апеннінсько-альпійсько-карпатсько-балканський вид (слід зазначити, що основний ареал *S. pusilla* охоплює Центральні і Східні Альпи та Південні Карпати, а на півночі Апеннін і в горах південно-західної Болгарії відомі лише ізольовані локалітети). Усі види цього роду поширені в горах Середньої Європи – від північної Іспанії і Піренеїв до Балкан. З 11 видів в Альпах трапляються сім, серед них один вид і один підвид для Альп – ендемічні [86-88].

Середньоєвропейським за генезою є *Saxifraga wahlenbergii* Ball – татранський палеоендем, споріднений з піренейським *S. praetermissa* Webb. Обидва види A. Engler об'єднував у одну групу (grex) *Axilliflorae* Engl. секції *Dactyloides* Tausch [51, 52], а S. Pawłowska виділила *S. wahlenbergii* у монотипну ендемічну секцію *Perdurantes* S. Pawł. [84].

Крім секції *Dactyloides*, у високогір'ях Середньої Європи рід *Saxifraga* L. утворив інші ендемічні європейські секції: *Gymnopera* D.Don (syn. sect. *Robertsonia* (Haw.) Engler), єдиний представник якої в Карпатах – *S. cuneifolia* L. subsp. *robusta* D.A.Webb, поширений на вологих скелях в монтанному і субальпійському поясі Східних, Південних Карпат і Апусені, а поза Карпатами – в древньому ядрі Альп –

Ургебіргсальпен, в Динарах, Астурійсько-Кантабрійських горах, Севеннах, Піренеях, та південноєвропейська секція *Cotylea* Tausch (syn. *Miscopetalum* (Haw.) Sternb.), з якої *S. rotundifolia* L. представлений в Карпатах обома своїми підвидами – subsp. *rotundifolia*, розповсюдженим в усіх частинах високогір'я та балкансько-карпатським subsp. *heucherifolia* (Griseb.) Engler, який поширений в Східних, Південних Карпатах і Апусені.

Цікавою є історія розвитку *Saxifraga mutata* L. з секції *Aizoonia* Tausch. Він вважався альпінним видом, типовий підвид якого, альпо-карпатський subsp. *mutata* ( $2n = 28$  [82]), в Карпатах був відомий з реліктового локалітету в Низьких Татрах [33, 64] та одного місцезнаходження в Південних Карпатах в масиві Бірсеї [32, 97], що вважалося реліктовим з часів гляціалу [46]. Інший підвид – *S. mutata* subsp. *demissa* (Schott et Kotschy) D.A.Webb, є південнокарпатським ендемом, що трапляється в Чіукас, Бірсеї та Бучеджі [32, 46]. Каріологічними дослідженнями встановлено, що subsp. *demissa* має диплоїдний хромосомний набір ( $2n = 16$ ), а румунська популяція subsp. *mutata* – тетраплоїдний набір ( $2n = 32$ ) [110]. Очевидно, що в такій ситуації subsp. *demissa* може розглядатись як окремий вид (номенклатурне питання – це предмет окремого дослідження, оскільки синоніміка цього виду є досить складною), при цьому можна припустити, що вид *Saxifraga demissa*, внаслідок подвоєння набору хромосом, дав початок тетраплоїдній расі, ставши анцестральним типом для *S. mutata*. Ймовірно, ця поліплоїдна раса мігрувала в Альпи, втративши в результаті анеуплоїдних перебудов деякі хромосоми, внаслідок чого в альпійських популяціях встановилось хромосомне число  $2n = 28$ . А популяція *S. mutata* з Бірсеї ( $2n = 32$ ) є не залишком альпійської популяції, а реліктом вихідної поліплоїдної раси, що, всупереч попереднім уявленням про генезис виду, дає можливість припускати, що центром виникнення *S. mutata* є не Альпи, а Південні Карпати.

Хромосомний ряд, який існує в межах ще одного виду – *Salix retusa* L. s.l., ще раз засвідчує більш визначну роль Карпат у флорогенезі європейських гір, ніж вважалося досі. Для альпійських популяцій цього виду визначено хромосомні числа  $2n = 114, 152$  [82]. Карпатські популяції, котрі відрізняються морфологічно і на цій підставі виділялись різними авторами у різних рангах – *S. retusa* var. *kitabeliana* (Willd.) Rchb., *S. r.* subsp. *kitabeliana* (Willd.) Jáv., *S. kitabeliana* Willd., або їх самостійний статус заперечувався [39, 96], мають менше хромосомне число –  $2n = 76$  [65], що дає можливість припустити або їх первинність на території Карпат, звідки вони могли мігрувати в Альпи, або можливість зникнення популяцій з нижчим хромосомним числом в ході історичних кліматичних змін в Альпах.

Порівняння хромосомних чисел двох рас – аркто-альпійської *Arenaria ciliata* L. subsp. *ciliata*, що утворює поліплоїдний ряд з  $2n = 80, 120, 180$  і татранської *A. ciliata* subsp. *tenella* (Kit.) Br.-Bl., яка зберегла нижче хромосомне число  $2n = 40$  [54], дає підстави також припустити карпатське походження виду і те, що subsp. *tenella* є філогенетично старшою, географічно і генетично ізольована, дозволяє розглядати її як окремий вид – *Arenaria tenella* Kit., на думку J.Májovský і A.Uhríková [77] – древній аркто-третинний.

Голарктично-третинні корені має субсекція *Ferruginea* Tuckerm. роду *Carex* L. [49, 50, 56, 75], до якої серед карпатських осок належать центрально-південноєвропейська *Carex sempervirens* Vill. (росте у високогір'ях Західних, Східних і Південних Карпат), апенніно-альпо-карпато-балканська *C. firma* Host (Західні Карпати

– Татри, Східні Карпати – Родна, Чукас, Південні Карпати – Парінг, Бучеджі), альпо-балкано-карпатська *C. ferruginea* Scop. (єдине місцезнаходження в Карпатах – Східні Карпати, вершина Пентелеу в Мунтенських горах [32]). Інші споріднені види – *C. macrolepis* DC. (Апенніни, західна і південна частини Балкан), *C. mingrelica* Kük. (Кавказ); в Азії немає жодного виду з цієї субсекції, спільного з Європою.

Середньоєвропейське походження має група видів секції *Dentaria* Cranz роду *Cardamine* L., серед яких в Карпатах поширені *C. bulbifera* (L.) Crantz, *C. enneaphyllos* (L.) Crantz, *C. glanduligera* O.Schwartz та *C. trifolia* L.; варто зауважити, що *C. glanduligera*, центром виникнення якого є Карпати, найближчих своїх родичів має в Центральній Азії [44, 78, 99].

Родина *Gentianaceae* походить зі Старого Світу, де спостерігається найбільше родове різноманіття, а одна із найстаріших секцій роду *Gentiana* – *Coelanthae* auct., представлена високорослими і широколистяними видами, найбільшого розвитку досягла в європейських горах. В Карпатах – це альпо-судето-балкано-карпатський вид *Gentiana punctata* L., присутній в Західних, Східних і Південних Карпатах, середньоєвропейський – *G. lutea* L., відомий з Апусені, Південних і Східних Карпат.

Крім того, до цієї групи належать:

– із секції *Megalanthe* Gaudin (*Thylacites* Griseb.) роду *Gentiana*: в Карпатах – південно-східноєвропейські альтимонтанні види *G. clusii* Perr. et Song. (усі високогірні райони) та *G. acaulis* L. (Східні, Південні Карпати, Апусені), із секції *Calathianae* Froelich (*Cyclostigma* Griseb.) – поширений в Західних, Східних і Південних Карпатах *G. verna* L.;

– секція *Thora* DC. роду *Ranunculus* L., до складу якої входять три види: піренейсько-західноальпо-балкано-карпатський альтимонтанний вид, що розсіяно трапляється у високогірних районах Західних, Східних і Південних Карпат – *Ranunculus thora* L., східно-південноальпо-карпатський *R. hybridus* Borgia, поширений у Східних і Південносхідних Альпах, в Карпатах – виявлений F. Schur на вершині Коронгіс в Родні і в масиві Фагараш [100], а J.Ch.G. Baumgarten цитований з Бучеджі [30], та *R. brevifolius* Ten., поширений у високогір'ях центральної частини Апеннін, на Балканах та Криті;

– секція *Aconitifolii* Tutin роду *Ranunculus* представлена в усіх частинах Карпат лише одним видом – центрально-південноєвропейським монтанно-субальпійським *R. platanifolius*, дуже близьким до центральноєвропейського *R. aconitifolius* L., центром поширення останнього є Альпи. Третій представник секції – *R. seguieri* Vill., котрий в Карпати не заходить, поширений в Альпах та в гірських системах на південь і захід від них;

– з секції *Leucoranunculus* Boiss. – високогірний середньоєвропейський *Ranunculus alpestris* L., що в Карпатах росте у високогір'ях Західних Карпат та в Родні (Східні Карпати), Бірсеї, Бучеджі, Фагараші (Південні Карпати), і *R. crenatus* Waldst. et Kit. – альпо-балкано-карпатський вид, що в Карпатах відомий з території Румунії у Східних і Південних Карпатах;

– високогірний альпо-карпатський *Cerastium latifolium* L., поширений в Татрах і у Фагараші, та альпо-карпато-балканський *C. uniflorum* Clairv. з серії *Latifolia* Borza, що росте в Альпах, Високих Татрах і в горах Словенії;

– з секції *Porphyron* Tausch роду *Saxifraga* L. – *S. oppositifolia*, котрий у високогір'ях Європи утворив кілька географічних рас. Типовий підвид – subsp.

*oppositifolia* з європейських гір протягом плейстоцену поширився циркумполярно по всій Арктиці [56], а в Карпатах відомий із Татр, Низьких Татр і Малої Фатри [91.]; інший підвид – subsp. *rudolphiana* – східноальпо-балкано-карпатська раса, росте в альпійському поясі Східних Альп та Східних і Південних Карпат; ще один представник секції – піренейсько-альпо-карпато-балканський *S. retusa* Gouan – поширений у Високих Татрах, Родна, Чехлау, Фагараші і Кепеціні;

– єдиний представник секції *Xanthizoon* Griseb. – *Saxifraga aizoides* L., поширений в усіх високогірних частинах Карпат та в усіх гірських системах Європи, звідки він амфіатлантичним шляхом, через Ісландію і Гренландію потрапив в полярну Північну Америку і північно-західну частину Скелястих гір;

– *Astrantia major* L. s.l. – альпійський європейсько-кавказький вид, малоазійські і кавказькі локалітети якого зв'язують європейський осередок роду (5 видів) із південно-західноазійським [57];

– з трьох видів ендемічного європейського роду *Homogyne* Cass., два – ростуть в Карпатах: *H. alpina* (L.) Cass., поширений в горах Західної, Центральної і Південної Європи, а в Карпатах – в усіх регіонах, та альпо-карпато-балканський *H. sylvestris* Cass., що згадується для Родни і Фагарашу, хоча його присутність там не підтверджена [32];

– ендемічний європейський монтанний рід *Adenostyles* Cass. в Карпатах представлений одним видом *A. alliaria* (Gouan) A.Kern. (з двома підвидами – subsp. *alliaria*, поширеним у всіх європейських горах і всіх карпатських регіонах, та subsp. *hybrida* (Vill.) Tutin, відомий від Піренеїв до Південних Карпат;

– альпо-балкано-карпатський вид *Omalotheca hoppeana* (Koch) Sch.Bip. et F.W.Schultz (в Карпатах трапляється лише в Татрах) і *O. supina* (L.) DC. (циркумполярно-аркто-євразійсько-альпійський), близькі види яких трапляються в горах Середньої і Південної Європи та на Кавказі [88];

– секція *Oreinos* Asch. et Graebn. роду *Poa* L., у якій прослідковується поліплоїдний ряд: диплоїдний балканський ендемічний вид *P. pirinica* Stoj. et Acht. ( $2n = 14$ ), три-, тетраплоїдна альтимонтанна середньоевропейська раса *P. laxa* Haenke subsp. *laxa* ( $2n = 21, 28$ ), що трапляється у високогір'ях Західних, Східних, Південних Карпат і Апусені, гексаплоїд *P. flexuosa* Sm. (syn. *P. laxa* subsp. *flexuosa* (Hannf.) Nyl. ( $2n = 42$ ), що росте в горах на північному заході Європи й у північно-східній частині Північної Америки, та ще одна раса – subsp. *fernaldiana* (Hannf.) Nyl., розповсюджена південніше від subsp. *flexuosa* в Північній Америці. Ендемічна південнокарпатська раса – *P. laxa* subsp. *pruinosa* Nyár. (syn. *P. tremula* Schur, *P. nyaradyana* Hannf.) [46, 48], очевидно, є екологічною (кальцифільною) расою виду.

**Північноамериканська генетична група.** До неї належать види, які мають найбільшу кількість споріднених видів у Північній Америці, особливо в його притихоокеанській частині. Ця група рослин в Карпатах – нечисленна. Типовим представником її є *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit., що належить до групи *Nivalivirginense* Engl. et Irmisch. секції *Boraphila* Engl. За A. Engler [51], до останньої належать 22 види, з яких 18 – поширені в припацифічній частині Північної Америки, на північ від  $28^{\circ}$  північної широти, тобто там, ймовірно, є їх первинна вітчизна. В Карпатах *S. hieracifolia* є звичайною рослиною в поясі криволісся, на вологих скелях в Татрах (від 1200 до 2499 м н.р.м.) [85, 91], в масивах Родна, Чехлау і Фагараш.

Північноамериканське походження мають єдиний представник роду *Solidago* L. в Європі *Solidago virgaurea* L. і цілий рід *Antennaria* Gaertn. Більшість представників останнього в європейській частині ареалу роду трапляються на півночі, зокрема в полярній зоні, куди вони потрапили через так званий Берінговий міст [40]. В Карпатах рід представлений двома видами – *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., поширеним у всій Голарктиці, хоча на півдні – лише локально в горах, й *A. carpatica* (Wahlenb.) R.Br. – піренейсько-альпо-карпатським видом, досить рідкісним в карпатських високогір'ях (в Татрах – від субальпійського до субнівального поясу, в Східних Карпатах – в Свидовецькому масиві, та, за непідтвердженими даними [32] – в масивах Гутин і Чехлау). *A. carpatica* s.l. вважався голарктичним аркто-альпійським видом, проте, як виявилось, в полярних областях він представлений хромосомними расами нижчої плоідності: з Європи й Азії описано *A. villifera* Boriss. [13] ( $2n = 28, 42$ ) [112], а з Північної Америки – *A. lanata* (Hooker) Greene (syn. *A. lanatula* Chrtek et Pouzar) [40]) ( $2n = 28$ ) [112, 113], в той час як *A. carpatica* s.str. є октоплоїдом ( $2n = 56$ ) [113], що може свідчити, що її анцестральна форма походить з Північної Америки.

Третинний вид з близькоспорідненого з *Cimicifuga* L. роду [4] – *Actaea spicata* L., поширений на більшій частині території Європи, реліктові осередки якого в Азії вважаються доплейстоценовими реліктами широколистяних лісів [3, 6]. Видове різноманіття, яке спостерігається в роді *Actaea* L. в Центральній і Північній Америці, де, окрім *A. rubra* Willd. та *A. alba* Mill. (що деякими дослідниками розглядалися в межах виду *A. spicata* [116]), поширений *A. pachypoda* Elliot, який вважається найбільш древнім, ранньотретинним, представником роду, може свідчити про те, що американський континент є місцем морфологічної диференціації роду [4].

**Арктична генетична група.** Раніше вважалось, що до групи арктичного походження належать багато рослин, які в наш час мають аркто-альпійські ареали. Проте після докладного систематично-географічного аналізу виявилось, що більшість цих видів походить зі східноазійських гір. З певною правдоподібністю можна припускати арктичне походження для *Salix herbacea* L., яка в середньоевропейських горах не диференційована на географічні раси [44], а кілька близькоспоріднених видів має в Арктиці і в горах Центральної Азії. Так само, *Dryas octopetala* L., котра в горах Середньої Європи не поділена на раси, а близькоспоріднені форми має в Арктиці, горах Азії і північно-західної Америки [2, 88].

Арктичне походження припускається також для *Ranunculus glacialis* L. – виду, що з усіх квіткових рослин Європи здатний рости на найбільших висотах: в Західних Альпах він піднімається до висоти 4270 м, у Східних – до 3780 м. В Карпатах цей вид трапляється у найвищих положеннях Татр, Родна і Фагарашу. Ареал його охоплює гори Середньої Європи – від Сьєрра-Невади і Піренеїв, до Карпат, а на півночі – Шпіцберген, полярну частину Скандинавії, Ісландію та східну частину Гренландії. *R. glacialis* subsp. *glacialis* відсутній в полярній частині Азії і Америки, натомість в полярній зоні північно-східної Азії і північно-західної Америки росте інший підвид *R. glacialis* subsp. *chamissonii* (Schldl.) Huld., що є ще одним аргументом на користь припущення про арктичне походження не лише виду, а й секції *Crymodes* (A. Gray) Tutin.

## Висновки

За морфологічними рисами таксонів, особливостями їх ареалів, концентрацією споріднених таксономічних одиниць у певних частинах Голарктики, у флорі

Карпатської гірської флористичної підпровінції виділено представників аркто-третинного флорогенетичного елемента.

Переважаюча їх більшість належить до східноазійської та середньоевропейської генетичних груп, що відображає потужний вплив південно-східноазійського центру на формування флори європейських гір та високий рівень автохтонності гірських флор Європи із самого початку альпійського орогенезу.

Значно слабше представлені гімалайсько-алтайська, центральноазійська, північноамериканська та арктична генетичні групи.

Результати флорогенетичного аналізу дозволяють стверджувати про значно істотніший вплив флори Карпат на формування флор сусідніх гірських територій, ніж вважалось раніше, що ілюструють *Saxifraga mutata*, *Salix retusata* тощо.

1. Бобров Е.Г. *Pinophyta (Gymnospermae)* – Голосеменные // Флора европейской части СССР. Т. 1. – Л.: Наука, 1974. – С. 100-116.
2. Вульф Е.Н. Историческая география растений. История флор земного шара. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – 546 с.
3. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. – Свердловск, 1969. – 284 с.
4. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. – К.: Наук. думка, 1985. – 247 с.
5. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 354 с.
6. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – К.: Наук думка, 1990. – 351 с.
7. Комаров В.Л. Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. СПб. ботан. сада. – 1908. – Т. 28, вып. 1. – С. 1-176; Т. 29, вып. 2. – С. 179-388.
8. Липшиц С.Ю. Род *Saussurea* DC. (Asteraceae). – Л.: Наука, 1979. – 282 с.
9. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. – М.-Л.: Гос. изд-во с.-х. л-ры, 1954. – 911 с.
10. Мазуренко М. Рододендроны Дальнего Востока. – М.: Наука, 1980. – 231 с.
11. Мілкіна Л.І. Нові місцезнаходження *Syringa josikaea* Jacq. в Українських Карпатах // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 1. – С. 77-78.
12. Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent. // Автореф. дис. ... докт. біол. наук. – К., 2003. – 32 с.
13. Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат. – М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1949. – 302 с.
14. Ретина Т.А. О числах хромосом шести видов голубых жимолостей // Биол. науки. – 1969. – № 5. – С. 62-64.
15. Ретина Т.А. Изучение биологии голубых жимолостей (вопросы сезонного развития, биологии цветения, кариологии, гибридизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: – М., 1982. – 21 с.
16. Стойко С.М. Цікаве місцезнаходження нового для Українських Карпат виду – ялівцю козачого (*Juniperus sabina* L.) // Укр. бот. журн. – 1960. – Т. 17, № 3. – С. 72-78.
17. Сябряй С.В. Развитие флоры и растительности неогена Карпат (на примере Украинских Карпат): Автореф. дис. д-ра биол. наук. – К., 1986. – 54 с.
18. Тасенкевич Л.А. Высокогорный элемент во флоре Угольского заповедного массива в Закарпатье и его анализ // Флора и растительность высокогорий. Пробл. ботаники. Т.14 (1). – Новосибирск: Наука, 1979. – С. 76-81.
19. Тахтаджян А.Л. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии // Ботан. журн. – 1957. – Т. 42, № 11. – С. 1635-1653.
20. Тахтаджян А. Система Магнолиофитов // Л.: Наука, 1987. – 439 с.

21. Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики // Материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике, Неринга, 1983. – Л.: Наука, 1987. – 292 с.
22. Толмачев А.И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике. // Журн. Рус. ботан. о-ва. – 1931. – Т. 16, № 1. – С. 111-124.
23. Толмачев А.И. Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара // Пробл. ботаники. Т. 5. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 18-31.
24. Толмачев А.И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Пробл. ботаники. Т. 6. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 55-65.
25. Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Наука, 1986. – 195 с.
26. Цвелев Н.Н. *Dendranthema* (DC.) Des Moul. // Флора СССР. Т. 26. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 364-388.
27. Цвелев Н.Н. *Staphyleaceae* Lindl. – Клекачковые // Флора Восточной Европы. Т. 9. – С.-Пб: Мир и семья-95, 1996. – С. 336-337.
28. Шварева Н.Я. Миоценовая флора Предкарпатья. – К.: Наук. думка, 1983. – 160 с.
29. Шварьова Н.Я., Мамчур А.П. Миоценова флора Великої Угольки (Закарпаття). – Львів: ДПМ НАН України, 2003. – 144 с.
30. Baumgarten J.Ch.G. Enumeratio stirpium mango Transilvaniae principatus praeprius indigenarum in usum botanophilorum conscripta inque ordinem sexuali-naturalem concinnata. Tomus primus. Classes I-IX. phanerogamarum exhibens. – Vindobonae, 1816. – S. I-XXVII + 1-428.
31. Beldie Al. Familia Cupressaceae F.W.Neger // Flora Republicii Populare Române. V. 1 / Eds. T.Savulescu, E.I. Nyárády. – București: Editio Academiae Popularis Romanicae, 1952. – P. 177-188.
32. Beldie Al. Flora Românei. Determinator ilustrat al plantelor vasculare. – București: Editura Academiei R.S.R.– 1977. – Vol. I. – 412 p.
33. Bernátová D., Feráková V. *Saxifraga mutata* L. // Červená kniha ohrozených a vzácných druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vyššie rastliny. – Bratislava: Príroda, 1999. – S. 328.
34. Bertová L. *Loniceraeae* Dostál. Syn. *Caprifoliaceae* Vent. // Flóra Slovenska. T. 4/2. – Bratislava: VEDA, Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, 1985. – S. 69-97.
35. Briquet J. Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse // Engl. Bot. Jahrb., Leipzig. – 1891. – Bd. 13. – S. 47-105.
36. Briquet J. Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origins // Annu. Cons. Jard. Bot. Genève. – 1901. – Vol. 5, № 1-3. – P. 12-119.
37. Briquet J. Le développement des flores dans les Alpes occidentales. Avec aperçu sur les Alpes en général // Rés. sci. du Congrès intern. de botanique de Vienne, 1905. – Jena: Gustav Fischer, 1906. – P. 130-173.
38. Chen Sh., Xia T., Wang Y., Liu J., Chen S. Molecular systematic and biogeography of *Crawfordia*, *Metagentiana* and *Tripterispermum* (Gentianaceae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences // Annals of botany 2005, 96. – P. 413-424.
39. Chmelař J. Some comments on taxonomy and chorology of the willow species growing in Czechoslovak territory // Folia Dendrol., Bratislava. – 1985 – Vol. 12. – S. 15-29.
40. Chrtek J., Pouzar Z. Further comments on the problem of *Antennaria carpatica* // Preslia, Praha. – 1985. – Vol. 57, № 3. – S. 193-198.
41. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2<sup>nd</sup> ed. – Bronx, New-York: New-York Botanical Garden, 1988. – VIII + 555p.
42. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. – New-York: Columbia University Press, 1981. – XVIII + 1262 p.
43. Diels L. Pflanzengeographie. – Berlin: G.I.Göcchen, 1908. – 163 p.
44. Diels L. Genetische Elemente in der Flora der Alpen // Engl. Bot. Jahrb., Leipzig. – 1910. –

- Bd. 44, Beibl. 102. – S. 7-46.
45. Dihoru Gh., Dihoru A. Plante rare, periclitare și endemice în flora României – Lista Roșie // Acta Botanica Horti Bucurestiensis 1993–1994. București. –1994. – S. 173-197.
  46. Dihoru G., Pârnu C. Plante endemice în flora României. – București: Editura Ceres, 1987. – 179 p.
  47. Dostál J. Nová Květena ČSSR. – Praha: Academia, 1989. – 1563 s.
  48. Edmondson J.R. *Poa* L. // Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. – P. 159-167.
  49. Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Bd. 1–2. – Leipzig, 1879–1882. – Bd. 1. – 202 S., Bd.2. – 386 S.
  50. Engler A. Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit // Wiss. Erg. d. intern. Bot. Kongr. Wien, Jena, 1906. – S. 1-27.
  51. Engler A. Beiträge zur Entwicklung der Hochgebirgsfloren. Erläutert an der Verbreitung der Gattung *Saxifraga* // Abhandl. Kgl. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-math. Kl., Berlin, Verlag Akad. Wiss. – 1916. – № 1. – 114 S.
  52. Engler A. *Saxifragaceae* // Engler A. und K.Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2. Bd. 18 a, 1931. – S. 74-226, 483-486.
  53. Favarger C. Recherches cytotaxonomiques sur les populations alpines d'*Arenaria ciliata* L. (sens. lat.) // Ber. Schweiz. Bot. Ges., Wabern-Bern. – 1960. – Vol. 70. – P. 126-140.
  54. Favarger C. Nouvelles recherches sur les populations alpines et carpatiques d'*Arenaria ciliata* L. sens. lat. // Ber. Schweiz. Bot. Ges., Wabern-Bern. – 1963. – Vol. 73. – P. 161-178.
  55. Gajewski W. A cytogenetic study on the genus *Geum* L. // Monogr. Botan., Warszawa. – 1957. – Vol. 4. – P. 1-416.
  56. Gams H. Der Tertiäre Grundstock der Alpenflora //Jahrb. Vereins Schutze Alpenpflanzen. – 1933. – Bd. 5. – S. 7-37.
  57. Grinzescu J. Monographie du genre *Astrantia* // Ann. Conserv. Jard. Bot., Genève. – 1910. – Vol. 13-14. – P. 66-194.
  58. F.Grohmann. Oleaceae // Flora of Pakistan. – eFloras. Published on the Internet <http://www.efloras.org> [accessed 19 January 2010] Missouri Botanical Garden, St.Louis, MO&Harvard University Herbaria, Cambridge, MA.
  59. Hara H. Corresponding taxa in North America, Japan and the Himalayas // Taxonomy, phytogeography and evolution: Ed. D.H. Valentine. – London – New-York: Academic Press, 1972. – P. 61-72.
  60. Herbich F. Botanischer Ausflug in die Galizisch-karpatischen Alpen des Sandezer Kreises // Flora oder Allg. bot. Ztg. – 1834. – S. 561-575, 577-587.
  61. Ho T.N., Pringle J.S. Gentianaceae A. L. Jussieu // Flora of China – eFloras. Published on the Internet <http://www.efloras.org> [accessed 17 January 2010] Missouri Botanical Garden, St.Louis, MO&Harvard University Herbaria, Cambridge, MA
  62. Holub J. *Conioselinum tataricum* Hoffm. // Červená kniha ohrozených a vzácných druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vyššie rastliny. – Bratislava: Príroda, 1999. – S. 104-105.
  63. Holub J. *Ferula sadleriana* Ledeb. // Červená kniha ohrozených a vzácných druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vyššie rastliny. – Bratislava: Príroda. – 1999. – S. 156.
  64. Jasičová M., Futák J. *Saxifraga* L. Lomikameň // Flóra Slovenska. T. 4/2. – Bratislava: VEDA, Vydavat. Slovenskej akadémie vied, 1985. – S. 233-275.
  65. Izmailow R. Karyological studies in *Salix* L. 1. // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot., Kraków. – 1980. – Vol. 22. – P. 101-111.
  66. Јовановић В. Род *Juniperus* L. // Флора СР Србије. Т. 1. – Београд: Академија, 1970. – С. 158-167.
  67. Kadereit J.W. *Papaver* L. // Flora Europaea. Vol. 1 (2<sup>nd</sup> ed.). – Cambridge: Cambridge University Press, 1993. – P. 297-301.
  68. Kita Y., Ueda K., Kadota Y. Molecular phylogeny and evolution of the Asian *Aconitum* subgen. *Aconitum* (Ranunculaceae) // J. Plant Res. – 1995. – Vol. 108. – P. 429-442.
  69. Kobiv Yu. *Cortusa matthioli* (*Primulaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians):



- distribution, ecology, taxonomy and conservation // *Fragm. Flor. Geobot.* – 1999. – Vol. 44, № 2. – S. 355-374.
70. Kornaś J. Reliktowa kolonia roślin wysokogórskich w Małych Pieninach // *Ochrona przyrody.* – 1958. – Vol. 25. – S. 238-248.
71. Kornaś J. Corresponding taxa and their ecological background in the forests of temperate Eurasia and North America // *Taxonomy, phytogeography and evolution*; Ed. D.H. Valentine. – London – New-York: Academic Press, 1972. – P. 37-59.
72. Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. *Geografia roślin.* – Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 2002. – 634 s.
73. Kozłowska A. Elementy genetyczne i pochodzenie flory stepowej Polski // *Mém. Acad. Pol. Sc. L., Cl. Math.-Nat., Ser. B.,* Kraków, 1931. – S. 1-110.
74. Kulczyński S. Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora // *Bull. Intern. Acad. Polon. Sci. Lettr. Cl. Sci. math.-natur.,* 1923. – 1924. – S. 128-214.
75. Kükenthal G. *Cyperaceae-Caricoideae* // Engler A. *Pflanzenreich.* – 1909. – Bd. 38 (IV, 20). – S. 67-767.
76. Májovský J., Murín A., Feráková V. et al. Karyotaxonomický prehľad flóry Slovenska. – Bratislava: VEDA, Vydavat. Slovenskej akadémie vied, 1987. – 440 s.
77. Májovský J., Uhríková A. Kariotaxonomisches Studium einiger Arten der Flora der Slowakei // *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comen., Bot.,* Bratislava – 1982. – Vol. 29. – S. 97-102.
78. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1. // Jena: VEB Gustav Fischer, 1965. – 583 S.
79. Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 2. // Jena: VEB Gustav Fischer, 1978. – P. 259-421.
80. Miller T.R., Emmert S.Y., Johnson T., Robertson P.A. Status of *Cimicifuga rubifolia* Kearney in Illinois // *Abstr. Illinois State Academy of Science . 92-nd Annual Meeting, Rock Island, Ill., Apr. 7-8, 2000. Trans. Ill. State Acad. Sci.* – 2000. – Vol. 93, suppl. – P. 83.
81. Miłka J. The genus *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) in Poland and adjacent countries. A phenetic-geographic study. – Kraków: Institute of botany of the Jagellonian University, 2003. – 204 p.
82. Moore D.M. *Flora Europaea check-list and chromosome index* – Cambridge, London, New-York, New Rochelle, Melbourne & Sydney: Cambridge University Press, 1982. – 423 p.
83. Oltean M., Negrean G., Popescu A. et al. Lista roşie a plantelor superioare din România // *Studii, sinteze, documentatii de ecologie,* 1. – Bucureşti: Institutul de Biologie. – 1994. – P. 6-50.
84. Pawłowska S. De nonnullis Saxifragis carpaticis et balcanicis // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1953. – Vol. 28, №1. – S. 225-245.
85. Pawłowska S. *Saxifragaceae, Skalnicowate* // *Flora Polska. Rośliny naczyniowe Polski i ziem ościennych.* T. 7. – Warszawa: PWN. – 1955. – S. 51-84.
86. Pawłowska S. De *Soldanellis*, quae in parte septentrionali Carpatorum crescunt // *Fragm. Flor.Geobot.* – 1963. – Vol. 9, № 1. – S. 3-30.
87. Pawłowska S. Endemity // *Szata roślinna Polski.* T.1. – Warszawa: PWN, 1972. – S. 178-184.
88. Pawłowska S. Charakterystyka statystyczna i elementy flory polskiej // *Szata roślinna Polski.* T. 1. – Warszawa: PWN, 1972. – S. 129-206.
89. Pawłowski B. Studien über mitteleuropäische *Delphinien* aus der sogenannten Sektion *Elatopsis.* I-V // *Bull. Int. Acad. Polon. Sci.Math., Ser. B., Sci.Nat., Cracovie.* – 1933. – S. 29-44, 67-81, 91-106, 149-181.
90. Pawłowski B. Ogólna charakterystyka geobotaniczna Gór Czywczyńskich // PAU, *Rozpr. Wdzy. Mat.-Przyr., dz. B.6.* Kraków. – 1948. – Vol. 72.–S.1-80.
91. Pawłowski B. *Flora Tatr. Rośliny naczyniowe.* T. 1. – Warszawa; PWN –1956. – 672 s.
92. Pax F. *Primulaceae* // *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Vol. 4/1; Eds. A.Engler, K.Prantl. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. – 1897. – S. 98-116.
93. Pax F. *Gründzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. (Die Vegetation der Erde).* – Leipzig, B. 1, 1898 – 270 S.; B. 2, 1908 – 322 S.
94. Pax F., Knuth R. *Primulaceae* // *Das Pflanzenreich.* Vol. 22 (IV, 237); Ed. A.Engler. –

- Leipzig, 1905. – S. 1-386.
95. Piękoś-Mirkowa H., Mirek Z. *Dryopteris villarii* (Bellardi) Woynar ex Schinz. & Thell. – a new high-mountain species in the flora of Poland // *Fragm. Flor. Geobot.* – 1989. – Vol. 34, № 3-4. – P. 277-282.
  96. Rechinger K.H., Akeroyd J.R. *Salix* L. // *Flora Europaea*. Vol.1 (2<sup>nd</sup> ed.). – Cambridge: Cambridge University Press, 1993. – P. 53-64.
  97. Sanda V., Popescu A., Doltu M.I. Vegetația masivului Piatra Craiului // *Stud. Comun. Muz. Brukenthal. Ști. Nat., Sibiu.* – 1977. – Vol. 21. – P. 115-212.
  98. Scharfetter R. Über die Entstehung der Alpenflora // *Engl. Bot. Jahrb.* – 1929. – Bd. 62, H. 5. – S. 524-544.
  99. Schulz O.E. *Cruciferae* // *Natürliche Pflanzenfamilien*; Ed. A.Engler und K.A.E. Prantl. Bd. 17b. – Leipzig, 1936. – S. 1-401.
  100. Schur F. Enumeratio plantarum Transsilvaniae, exhibens: stirpes phaneroganas sponte crescentes atque frequentius cultas, cryptogamas vasculares, Characeas etiam muscos hepaticasque. – Vindobonae: Braumüller, 1866.– S. I–XVIII + 984.
  101. Seitz W. Die Taxonomie der *Aconitum napellus*-Gruppe in Europa // *Feddes Repert.* –1969. – Vol. 80, № 1. – S. 1-76.
  102. Smólski J. Jałowiec Sawina (*Juniperus sabina* L.) w Pieninach // *Ochrona przyrody.* – 1931. – Vol. 7. – S. 216-221.
  103. Środoń A. Roślinność Polski w czwartorzędzie // *Szata roślinna Polski*. T. 1. / Eds. W.Szafer, K.Zarzycki. – Warszawa: PWN, 1972. – S. 527-569.
  104. Struwe, L., V. A. Albert (eds.) *Gentianaceae: Systematics and natural history*. Cambridge: Cambridge University Press. – 652 pp.
  105. Stuchlik L. Roślinność Podhala w Neogenie // *Acta Palaeobot.* – 1973. – Vol. 18, № 1. – S. 45-86.
  106. Szucki P. New species of the Czarnohora Mts. flora // *Plaj.* – 1994. № 8. – S. 83-84.
  107. Šípošová H., Kubat K., Bernatova D. *Papaver* L. Mak // *Flora Slovenska*. T. 5(4). – Bratislava: VEDA, Vydavat. Sloven. akad. vied, 2002. – S. 25-60.
  108. Takhtajan A. Flowering plants. 2-nd ed. – Springer, 2009. – 906 p.
  109. Tassenkevich L. Vascular plants // Carpathian list of endangered species. / Eds. Z.Witkowski, W. Król, W. Solarz. – Vienna–Kraków: WWF–CEI, 2003. – P. 6-19.
  110. Tharnavski I. Die Chromosomenzahlen der Arten *Saxifraga demissa* Schott et Kotschy und *Saxifraga mutata* L. aus Rumänien // *Rev. Roum. biol. Ser. Biol. veg.* – 1981. – Vol. 26, № 1. – S. 79-81.
  111. Tutin T.G. *Callianthemum* C.A.Meyer // *Flora Europaea*. Vol. 1 (1<sup>st</sup> ed.). / Eds. Tutin T.G. et al. – Cambridge: Cambridge University Press, 1993. – P. 251.
  112. Urbańska K. *Antennaria carpatica* (Wahlb.) Bl. et Fing. s.l. in North America. 1. Chromosome numbers, geographical distribution and ecology // *Ber. Geobot. Inst. Rübel, Zürich.* – 1983. – Vol. 50. – S. 33-66.
  113. Urbańska K. Cyto-geographical differentiation in *Antennaria carpatica* s.l. // *Bot. Helv., Basel.* – 1983. – Vol. 93. – S. 123-131.
  114. Zahariadi C. *Liliaceae* // *Flora Republicae Socialisticae România*. T. 11. – București: Editio Academiae Republicae Socialisticae Romania, 1966. – 106-404.
  115. Zarzycki K. Małe populacje pienińskich roślin reliktowych i endemicznych, ich zagrożenie i problemy ochrony // *Ochrona przyrody, Kraków.* – 1976. – Vol. 41. – S. 7-79.
  116. Zolyomy B. Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Barje. Ungarn seit dem letzten Interglazial // *Acta Biol. Acad. Hung.* – 1953. – Vol. 4, № 4. – S. 367-409.