

Основні центри походження, філогенетичні зв'язки та історія розвитку *Caryophyllaceae* на території Східної Європи (на прикладі поширення окремих родів)

МИКОЛА МИХАЙЛОВИЧ ФЕДОРОНЧУК

FEDORONCHUK M.M., 2007: **The Main Centers of Origin, Phylogenetic Relationships, and Progression History of the Family *Caryophyllaceae* Juss. in Eastern Europe (Case Studies of Distribution of Selected Genera Distribution Example).** *Chornomorsk. bot. z.*, vol. 3, N1: 65-76.

The history of origin and Progression of *Caryophyllaceae* is connected with xerophytization of the Turgai flora, which was partly caused by the Oligocene and Miocene regressions of the Tethys, processes of orogenesis, and the Pleistocene glaciations. The Middle Asian and Mediterranean centers, which were connected to the Asia Minor and Balkan centers of diversity, played the main role in diversification of the family. Climatic and edaphic changes during the recent geological period (since the second part of the Holocene) promoted the formation of the new centers of diversity in the East European province, including the steppe zones of Ukraine (Black Sea coast area), in particular, the Pontic center. In these evolutionarily young centers, often weakly differentiated, morphologically endemic species were formed. The anthropogenic factors also played some role in further dispersal of some species of *Caryophyllaceae* of the Ukrainian flora, especially those originally confined to the Mediterranean region.

Key words: Caryophyllaceae, East European province, centers of origin, geographical range, phylogenetic links

ФЕДОРОНЧУК М.М., 2007: **Основні центри походження, філогенетичні зв'язки та історія розвитку *Caryophyllaceae* на території Східної Європи (на прикладі поширення окремих родів).** *Чорноморськ. бот. ж.*, т. 3, №1: 65-76.

Історія розвитку гвоздичних України тісно пов'язана з ксерофітизацією тургайської флори, що зумовлено скороченням Тетису в олігоцені – міоцені, процесами орогенезу й плейстоценовими зледеніннями. Основними центрами розвитку, які вплинули на формування гвоздичної фракції флори були середньоазійський, середземноморський, з якими пов'язані передньоазіатський та балканський центри різноманіття. Кліматичні та едафічні зміни, які мали місце протягом останнього геологічного періоду (з другої половини постгляціалу), сприяли становленню в Східноєвропейській провінції, включаючи й степову зону України (Причорномор'я), нових центрів різноманіття, зокрема понтичного, де відбулося формування еволюційно молодих, й тому ще недостатньо морфологічно відмежованих ендемічних видів. Розселенню деяких видів *Caryophyllaceae* України, первинний центр розвитку яких знаходиться в Середземномор'ї, сприяла також господарська діяльність людини.

Ключові слова: Caryophyllaceae, Східноєвропейська провінція, основні центри походження, ареал, філогенетичні зв'язки

При реконструкції історії розвитку рослинного покриву за браком фактологічного матеріалу, зокрема палеоботанічного, доводиться оперувати в основному емпіричними даними. Це стало однією з причин того, що в ботанічній літературі виникло два діаметрально протилежних підходи до флорогенезу – статистично-консерваційний (автохтонний) розвиток, прихильниками якого були Й.К. Пачоський [1910], І.І. СПРИГІН [1930, 1941], НУЛТЕН [1937], М.В. КЛОКОВ [1947],

М.М. ІЛЬІН [1963], А.В. КУМІНОВА [1963], К.А. СОБОЛЕВСЬКА [1973] та ін., та динамічно-міграційний, що бере початок від ENGLER [1879-1882], С. І. КОРЖИНСЬКОГО [1894], який поділяли також М.І. КУЗНЕЦОВ [1910], В.Л. КОМАРОВ [1908], Ю.Д. КЛЕОПОВ [1930, 1938, 1990], А.М. КРИШТОФОВИЧ [1933, 1936, 1938], а також Р.В. КАМЕЛІН [1973, 1996, 1998], Б.А. БИКОВ [1979], ДІДУХ [1992] й ін. З часом стало зрозумілим, що обидві теорії мають право на існування, але ні одну з них не слід абсолютизувати, й вони можуть лише доповнювати одна одну. При реконструкції історії розвитку флори слід виходити з реальності автохтонного розвитку, але також припускати можливість широких міграцій видів.

Для з'ясування історії розвитку флори важливе значення має аналіз сучасних ареалів видів та їх філогенетичних зв'язків. Особливо цінним у цьому відношенні є вивчення реліктових й ендемічних видів, зокрема, родини *Caryophyllaceae* флори України й суміжних територій. Наші розробки мають переважно гіпотетичний характер. Відсутність достовірних палеоботанічних даних не дає можливості реконструювати історію виникнення та розселення видів родини *Caryophyllaceae* на території України, тому вони базуються виключно на аналізі сучасного поширення видів, їх морфологічних і екологічних особливостей та філогенетичних зв'язків. Для більшості видів, в основному широкоареальних, хорологічні характеристики ("флорологічний елемент", за Б.В. ЗАВЕРУХОЮ [1985]), подано згідно MEUSEL, JÄGER, WEINERT [1965]. Зв'язки видів гвоздичних України з основними центрами розвитку та особливості їх розселення розглянуті на прикладах окремих груп родини *Caryophyllaceae*.

Stellaria L. Центр розвитку роду *Stellaria* s. l., включаючи *Alsine* L. і *Hylebia* (Koch) Fourg., ймовірно, знаходиться в горах східної частини Центральної Азії, де зараз представлена найбільша кількість видів. Саме звідси могло відбутися первинне розселення видів по всій Голарктиці. В Північну й Південну Америку види *Stellaria* могли проникнути через Північно-Східну Азію. Розселенню космополітних видів, зокрема, *S. media* (L.) Vill. [= *Alsine media* L.] могла сприяти також діяльність людини.

Деякі морфологічно відокремлені види роду *Stellaria* флори України, що мають обмежене поширення і зростають в надмірно зволжених екотопах, ймовірно, є гляціальними реліктами як, наприклад, *S. longifolia* Muhl. ex Willd., основна область поширення якого знаходиться в бореальній зоні, а в Україні зрідка трапляється по болотах в Карпатах. Гляціальним реліктом є також *S. crassifolia* Ehrh., що зростає в аналогічних екотопах Полісся і північного Лісостепу.

Silene L. Рід *Silene* має найбільший ареал з усіх родів триби *Sileneae*, що охоплює не лише Європу, Азію та Африку, але й Північну, частково Південну Америку. Таким широким поширенням рід *Silene* відрізняється від усіх інших родів підродини *Caryophylloideae*. Переважна більшість видів роду пов'язані з середземноморським центром різноманіття. Середземноморське походження багатьох видів *Silene* флори України можна простежити на прикладі їх поширення та генезисних зв'язків з спорідненими таксонами. Так, в Південній Європі та суміжних з нею Північній Африці й Передній Азії, разом з євразійським видом *S. nutans* L. (секція *Siphonomorpha* Otth.) зростають близькі види *S. langunensis* Chr. Smith й *S. bourgaei* Webb ex Christ. (Канарські острови), *S. insubrica* Gaud. й *S. livida* Willd. (Італія, північно-західна частина Іспанії), *S. brachypoda* Roux (Південь Франції, Італія), *S. catholica* Ait. f. (Іспанія). Близьким до *S. nutans* є південносхіднокарпатський *S. dubia* Herbach – дернинний багаторічник з численними вкороченими неплідними пагонами, який від *S. nutans* відрізняється опушеними, в основному зігнутими простими волосками міжвузлями суцвіття (у *S. nutans* міжвузля опушені переважно залозистими волосками), а також опушеними короткими одноклітинними війками по краях листочками (у *S. nutans* війки довші, багатоклітинні). Таким чином, *S. nutans* s. l. слід

розглядати як вид, центр походження якого знаходиться в горах Середземномор'я, звідки він широко розселився майже по всій Європі й Західному Сибіру, до Байкалу включно.

Середземноморський центр розвитку має група видів спорідненості *S. italica* (L.) Pers. aggr., яка включає близько 20 таксонів. Аналогічно з *S. nutans* s. l., дана група також характеризується наявністю перехідних форм від низьких напівкущиків з дуже розгалуженими надземними пагонами, поширеними в горах Греції (*S. fruticosa* L., *S. spinensis* Smith та ін.), до трав'янистих багаторічників з видовженими надземними пагонами, що характерно для Середземномор'я та Субсередземномор'я (*S. nemoralis* Waldst. et Kit., *S. gigantea* L. та ін.). Деякі види цієї групи є малорічниками з напіврозетковими надземними пагонами, які після першого плодоношення відмирають як, зокрема, у субсередземноморського виду *S. nemoralis*, з найбільш широким ареалом, що досягає помірної зони, де в Україні (Карпати, Закарпаття) проходить східна межа його поширення.

З середземноморським центром пов'язані також види секцій *Siphonomorpha* й *Suffruticosae* Rohrb. (напівкущики, часто з дуже розгалуженими надземними пагонами з лінійними листками й малоквітковими суцвіттями), з яких в Україні зростають *S. thymifolia* Smith, *S. supina* M. Bieb., *S. syreistschikovii* P. Smirn. й *S. cretacea* Fisch. ex Spreng., а також види секції *Pinifoliae* (рослини з щільними подушкоподібними дернинками й чисельними колючими прикореневими листками і майже безлистими малоквітковими стеблами), яка в Україні представлена кримським ендеміком *S. jailensis* N.I. Rubtzov.

Південноєвропейські та південнозахідноазійські однорічники секції *Compactae* (Boiss.) Schischk. (*S. armeria* L., *S. lithuanica* Zapal., *S. hypanica* Klokov), віднесені М.М. ЦВЕЛЬОВИМ [2004a] до описаного раніше роду *Atocion* Adans., також філогенетично пов'язані з однорічниками близьких груп Середземномор'я. Середземноморське походження, ймовірно, з центром виникнення у Західному Середземномор'ї мають види типової секції *Silene*, зокрема, види підсекцій *Dichotomae* (Rohrb.) Chowdhuri та *Psammophilae* (Talavera) Greuter, які в Україні представлені одно- або дворічниками, частина з яких занесена з Середземномор'я і поширилися як бур'яни (*S. galica* L., *S. dichotoma* Ehrh., *S. pendula* L.). За CHOWDHURI [1957] секція *Dichotomae* включає південноєвропейський вид *S. racemosa* Otth, кавказький *S. iberica* M. Bieb., іллірійсько-західноанатолійський *S. remotiflora* Vis., близькосхідний *S. oxyodonta* C. et W. Barley та південноіранський *S. lagenocalyx* Fenzl ex Boiss.

Середземноморське походження має секція *Behenantha* Otth (в Україні не представлена), з якої лише один вид – *S. antirrhina* L. заходить в Північну Америку, де зростає в близьких до Середземномор'я кліматичних умовах. Це дає підставу вважати ареал цього виду молодим, можливо, навіть синантропного походження, і що частина північноамериканських видів роду *Silene*, пов'язаних з Середземномор'ям, досягали американського континенту в різні часи, оскільки деякі з них є добре відмежованими один від одного. Дуже тісні зв'язки з Середземномор'ям проявляє секція *Sclerocalycine* (Boiss.) Schischk., представлена в Україні одним видом – *S. longiflora* Ehrh., яка включає каудексові трав'янисті багаторічники із здерев'янілими базальними частинами надземних пагонів. Основний центр розвитку секції міг мати місце в гірських країнах Близького Сходу (Ліван, Північно-Західний Іран, Туреччина), а також в північно-західній частині Африки, де нині вона є найбільш представленою.

Однак, незважаючи на те, що в Середземномор'ї зростає найбільша кількість видів роду (близько 250, у тому числі в Туреччині більше 120 видів), вважати, що рід *Silene* має лише середземноморське походження було б перебільшенням. Підтвердженням цього є те, що деякі секції роду, як і близькі до нього інші роди, наприклад, *Gastrolychnis* (Fenzl) Rechb. (відсутній в Україні), широко поширені поза

межами Середземномор'я, – в північних широтах Євразії, Північній, частково Південній Америці. Такий широкий, циркумполярно-арктичний ареал, що охоплює високогір'я Південної й Середньої Європи, а після диз'юнкції – арктичну Європу, Західну Азію та Північну Америку має, зокрема, секція *Nanosilene* Otth (відсутня в Україні). Це види, що пристосувалися до суворого клімату, з типовою для цих умов подушкоподібною формою росту й одноkwітковими пагонами. Їх сучасне поширення є залишками минулих ареалів. Генезисно вони віддалені від середземноморського центру розвитку й мають східноазійське походження.

Аналогічний ареал, з широкою диз'юнкцією (гори Південної й Середньої Європи, Північна Європа і, після перерви – західна частина Північної Америки) мають також види секції *Rupifraga* Otth. Частину цих видів з європейськими ареалами нещодавно було віднесено М.М. ЦВЕЛЬОВИМ [2001, 2004б] до окремого роду *Minjaevia* Tzvelev на тій підставі, що від *Silene* s. str. вони відрізняються зовнішнім виглядом і нагадують рід *Heliosperma* (Rchb.) Rchb. [= *Ixoca* Raf.]. Це низькорослі напіврозеткові рослини з голими стеблами та листками, з численними дрібними kwітками з дзвоникоподібною чашечкою й виімчастими пелюстками.

Широкий диз'юнктивний ареал, що простягається через Євразію, займає підсекція *Tataricae* Chowdhuri, представлена в Україні *S. tatarica* (L.) Pers. Ареал підсекції, з одного боку, охоплює Західну Євразію (від Балкан, Кавказу, до гірських масивів Середньої Азії), з іншого – заходить у Східну Азію. Якщо цей розірваний ареал є результатом давньої диз'юнкції, то це може бути одним із свідчень того, що підсекція є однією з давніх анцестральних груп роду *Silene*.

Все щойно розглянуте дає підставу вважати, що рід *Silene* має не один, а кілька різних за віком центрів розвитку.

Pleconax Raf. Рід *Pleconax* охоплює близько 12 видів, поширених в основному в Середземномор'ї, з яких *P. subconica* (Friv.) Šourková, зростає також в Україні (південь Степу, Крим). Це група видів (однорічників), яка добре відокремлена не лише від роду *Silene*, куди її раніше відносили як підрід [ШИШКИН, 1936] чи секцію [CHOWDHURI, 1957; SNATER, WALTERS, 1964a, b], але й від усіх інших родів триби *Sileneae*.

Найбільша кількість видів роду *Pleconax* представлена в Середземномор'ї й на Близькому Сході. Ймовірно, що саме тут знаходиться первинний ареал роду, звідки види розселилися (як адвентивні рослини) в помірну зону з океанічно-субконтинентальним кліматом – від Атлантики до Середньоазійських гір. Таким чином, ареал роду включає майже все Середземномор'я, Балкани, Західну та Центральну Європу, Причорномор'я та Передню Азію.

Oberna Adans. Рід *Oberna*, який нещодавно був повторно виділений із роду *Silene* на основі секції *Inflatae* (Boiss.) Chowdhuri, також генезисно пов'язаний з Середземномор'ям, хоча багато його представників нині поширені в горах Східної та Західної Азії, частково в Середній та південній частині Східної Європи. Найбільша кількість видів роду представлена в Східному Середземномор'ї, де вони зростають на кам'янистих відслоненнях в горах та кам'янистих морських узбережжях.

Широкий євразійський ареал, що охоплює лісову зону Євразії, а на півдні доходить до Центрального Кавказу й степів Північного Казахстану, має, зокрема, *O. behen* (L.) Kopp., що часто трапляється також в Україні, де зростає як в природних угрупованнях, а також як бур'ян на полях, в посівах зернових культур. На півдні, зокрема, в Криму (південні схили Кримських гір), на Центральному Кавказі та в Закавказзі *O. behen* заміщується середземноморським *O. commutata* (Guss.) Kopp., що заходить з Малої Азії, а на південному сході – гімалайським *O. wallichiana* (Klotzsch) Kopp., поширеним також в Середній Азії й на Кавказі. Як синантропна рослина, *O. behen* занесений в Північну та Південну Америку.

Із видів роду *Oberna* у флорі України близькими до *O. behen*, крім вже згаданого середземноморського *O. commutata* (Крим), є понтично-панонський *O. csereii* (Baumg.) Ikonn., кримсько-кавказький (новоросійський) *O. crispata* (Steven) Ikonn. та дещо більш віддалений південносибірський (східнономадійський) *O. procumbens* (Murr.) Ikonn. Близькими до *O. behen* є також гірські види секції *Fimbriatae* Boiss. роду *Silene* (високорослі трав'янисті багаторічники, що поширені на Кавказі й Близькому Сході). Із середньоєвропейських видів дуже близькими до *O. behen* s. str. є *O. bosniaca* (G. Beck) Holub (гірські райони Середземномор'я), *O. glareosa* (Jordan) Holub, *O. prostrata* (Gaudin) Holub, *O. humilis* (Schubert) Holub (високогір'я Французької Юри, Альп і Південних Карпат), *O. maritima* (With) Holub, *O. thorei* (Duf) Holub (атлантичне узбережжя Західної та Північної Європи).

Всі ці види західноєвропейськими авторами [CHATER, WALTERS, 1964a, b; FRIEDRICH, 1979] нерідко розглядаються як підвиди *O. behen*. Зростають рослини, в основному, на сонячних добре освітлених місцях (високогір'я, кам'янисті морські узбережжя, відкриті екотопи з щебенистими і піщаними ґрунтами), що свідчить про світлолюбну природу цих видів, а також про те, що їх первинний ареал міг бути в Східному Середземномор'ї і на Кавказі, де й зараз спостерігається найбільша різноманітність цієї групи таксонів.

За даними GODWIN [1956], знахідки в Ірландії й Англії насіння близького до *O. behen* виду *O. maritima*, датованого великим зледенінням та його сучасне поширення в Ісландії, де рослини зараз зростають в умовах "холодних степів", дає підставу стверджувати, що *O. maritima*, як і інші види спорідненості *O. behen*, могли пережити льодовиковий період у Західній Європі. Згідно MARS DEN-JONES, TURRILL [1957], формування південних видів спорідненості *O. behen* відбувалося в перигляціальній зоні Середземномор'я. Сучасне широке поширення *O. behen* в Середній та Східній Європі, а також в Сибіру могло відбутися вже за рахунок повторного проникнення виду з тимчасових рефугіумів, позбавлених в плейстоцені льодовикового покриву, якими, згідно з даними багатьох дослідників, могли бути Південна Європа, Балкани, Поділля, південні відроги Середньоросійської височини [ЛИТВИНОВ, 1890; ПАЧОСКИЙ, 1910; ЛАВРЕНКО, 1938, 1940, 1942; ГОРЧАКОВСКИЙ, 1963, 1968; ДОРОНИН, 1973; ТАХТАДЖЯН, 1978]. Багато сучасних місцезростань *O. behen* на північній межі ареалу виду, можливо, навіть усі наявні місцезростання, які зараз знаходяться в Північній Європі (центральна частина Скандинавії й Англія) є результатом архео-, та неосинантропного розширення його ареалу. Широке поширення виду в Північній та Південній Америці, а також в Південній півкулі Старого Світу дало підставу BROCKMANN et BOCQUET [1978] вважати *O. behen* синантропним видом. На високий ступінь таксономічної диференціації комплексу *O. behen* s. l. в значній мірі вплинуло також велике різноманіття умов місцезростання.

Otites Adans. Даний рід нараховує 26 видів, що поширені в Європі, на Кавказі й Малій Азії, деякі види доходять до Сибіру й північної частини Монголії та Китаю [ДЕВЯТОВ, 1987a, б]. Більшість видів роду поширені в межах південної частини Євразійської степової області, тобто за своєю природою є суто степовими видами і їх диференціація та розселення пов'язані з становленням степової флори. Ці види досить широко поширені в Причорноморсько-Казахстанській підобласті Євразійсько-степової області (за термінологією Є.М. ЛАВРЕНКО [1954]), а також в південних районах Центральноєвропейської та Атлантично-Європейської провінцій Циркумбореальної області (за термінологією А.Л. ТАХТАДЖЯНА [1978]) помірної зони Європи. В Південній Європі види *Otites* найбільш часто трапляються в Середземномор'ї та Малій Азії, але відсутні на островах Середземного моря. Межі між близькими видами роду *Otites* ще не досить чітко окреслені, що свідчить про їх відносно молодий вік. У західній частині ареалу рід представлений *O. borysthenica* (Grun.) Klokov, *O.*

pseudootites (Besser) Klokov та *O. cuneifolia* Raf., з них найбільш широке поширення має *O. borysthenica* – від Центральної Європи до Алтаю й Західного Сибіру, а також заходить у Північне Передкавказзя, Тяньшань, Саяни, до Центральної Якутії.

Вважається, що найбільш філогенетично старішою в роді *Otites* є секція *Ciliatae* Klokov [КЛОКОВ, 1974], зокрема, її ряд *Macrocarpae* Schischk. [ДЕВЯТОВ, 1987а, б; КЛЕОПОВ, 1936; ŠOURKOVÁ, 1977], який ми розглядаємо як підсекцію, що представлена виключно дводомними видами.

Silenanthe (Fenzl) Griseb. et Schenk. Високогірний рід *Silenanthe*, який нещодавно був повторно виділений з роду *Elizante* (Fenzl) Fenzl [ЦВЕЛЕВ, 2001, 2004в], нараховує близько 30 видів і займає дуже широкий, розірваний євразійський ареал, що простягається через Південну Європу, Малу, Середню та південно-західну частину Центральної Азії. В Європі він представлений п'ятьма видами: *S. elisabethae* (Jan) Tzvelev (Альпи), *S. lanuginosa* (Bertol.) Fedoronchuk, nom. provis. (Південні Альпи), *S. auriculata* (Smith) Tzvelev (Балкани), *S. requeenii* (Oth) Tzvelev (о-ви Корсіка, Сардинія) та *S. zawadskii* (Herbich) Griseb. et Schenk (ендемік Східних Карпат). Центр різноманіття цієї групи видів, знаходиться в горах Середньої Азії. Південноєвропейські представники роду, враховуючи їх однакове хромосомне число, велику морфологічну подібність, а також ізольованість ареалу слід розглядати як залишки анцестрального типу з широким євразійським поширенням. Тому *S. zawadskii*, що зрідка зростає на вапнякових скелях в субальпійській зоні Українських Карпат, як і інші європейські представники, ймовірно є реліктовим ендеміком, генезисні корені якого пов'язані з Давнім Середземномор'ям.

Євразійське поширення має також група родів, близьких до **Lychnis** L. s. str., зокрема, *Coronaria* Guett., *Cocyganthe* (Rchb.) Rchb., *Viscaria* Bernh., а також відсутні в Україні *Sophianthe* Tzvelev, виділений М.М. ЦВЕЛЬОВИМ [2001] з роду *Lychnis*, та *Polyschemone* Schott, Nym. et Kotsch, повторно виділений ЦВЕЛЬОВИМ [2001] з роду *Viscaria*, що пов'язані з далекосхідною мезофільною флорою. В західноєвропейській літературі [CHATER, WALTERS, 1964b; GREUTER, 1995a, b; FRIEDRICH, 1979] всі ці роди об'єднуються в рід *Lychnis* або включаються до роду *Silene*. Це трав'янисті багаторічники зі стрижневою кореневою системою, розвиненим каудексом, великими квітками, зібраними в головчасті дихазії або в пірамідально-волотисті суцвіття (тирси). Всі вони мають багато спільних ознак, габітуально нагадують види роду *Silene*, але відрізняються від *Silene* s. str. перш за все наявністю п'ятигніздої зав'язі й коробочки, що розкривається п'ятьма нерозщепленими зубцями (у *Silene* s. str. зав'язь тригнізда, коробочка розкривається трьома розщепленими зубцями або шістьма зубчиками). Їх ареал охоплює Євразію, від Середземномор'я до бореальної, частково арктичної зони. Один з видів цієї групи, *Viscaria alpina* (L.) G. Don f. [= *Steris alpina* (L.) Šourková], зростає також в Північній Америці. Найбільша видова різноманітність даних родів представлена в горах Євразії. Кількість видів, що входять до їх складу, невелика і більшість з них є оліготипними родами. Так, зокрема, рід *Lychnis* s. str. включає вісім видів, з яких сім є східноазійськими (*L. fulgens* Fisch. ex Curt., *L. congata* Maxim., *L. wilfordii* (Regel) Maxim. й ін.) і лише *L. chalconica* L., представлений також в Україні, має широкий євразійський ареал, що простягається від Східної Європи, через південну частину Західного Сибіру до Середньої та Східної Азії. Західна межа поширення даного виду, як і роду *Lychnis* в цілому, проходить через східну частину Понтичної провінції. Таким чином, центр розвитку роду *Lychnis* знаходиться в Східній Азії, зокрема, в горах Японії, де зростає переважна більшість видів.

Ареал також малочисленного (оліготипного) роду *Cocyganthe* обмежений помірною та бореальною зонами Євразії і включає лише два види – євросибірський, широко поширений в Україні *C. flos-cuculi* (L.) Fourg. та балканський *C. subintegra* (Hayek) Tzvelev. Більш південний ареал займає оліготипний рід *Coronaria*, до складу

якого входять два ксероморфні види: середньоземноморський лісовий *C. coriacea* (Moench) Schischk. et Gorschk., який на північно-західній межі поширення заміщується гірським альпійським ендеміком *C. flos-jovis* (L.) A. Br. *Coronaria coriacea* – характерний вид сухих широколистяних лісів Південної Європи, заходить також в Крим і в південносхідноазіатські гори.

Західноєвразійський ареал, з центром видового різноманіття в горах Південно-Східної Європи, має рід *Viscaria* [= *Steris* Adans.]. Із семи видів роду [ІКОННИКОВ, 1987] лише один вид – *V. viscosa* (Scop.) Aschers. має дещо ширший ареал, який доходить до Західного Сибіру. На західній межі ареалу, в Піренейсько-Апенінській альпійській області рід *Viscaria* представлений вже згадуваним на початку аналізу цієї групи родів високогірним видом *V. alpina*, який на півночі заходить в бореально-арктичну зону Європи та Північної Америки.

Melandrium Roehl. На території України достовірно зростає чотири види роду *Melandrium*: *M. dioicum* (L.) Coss. et Germ., *M. album* (Mill.) Garcke, *M. latifolium* (Poir.) Maire та *M. eriocalycinum* Boiss., що складають дві групи спорідненості: *M. dioicum* aggr. і *M. album* aggr. Це близькі таксони, які іноді розглядаються як підвиди *M. album* [LÖVE, 1944], однак добре розрізняються за забарвленням пелюсток, розмірами квітки, формою й розмірами чашечки та коробочки, характером зубців чашечки, кольором насінин, розмірами пилоквих зерен. Крім того є відмінності в ознаках вегетативних органів, біології цвітіння, екології й характері ареалів. Зокрема, *M. album* є більш ксерофітним і світлолюбним, ніж *M. dioicum*. WAKER [1947, 1948a, b] виводить *M. album* від *M. dioicum*-подібних предків, як результат ксерофілогенезу. Їх первинні природні ареали знаходяться в сухих лісах Південної Європи.

В Південних Карпатах та на Балканах *M. dioicum* заміщується на *M. heuffelii* (Soó) Fedoronchuk, nom. provis. [= *M. nemorale* (Heuffel ex Rchb.) A. Br.]; обидва види зростають в подібних ценозах. Дуже близьким до *M. dioicum* є також східноберійський *M. dicline* (Lag.) Willk [= *Silene dickinis* (Lag.) Lainz].

Близькими до *M. album* видами, що поширені в Криму, є південно-східноєвропейський *M. latifolium* та східносередземноморський *M. eriocalycinum*. Окремі раси з відхиленнями деяких ознак від названих видів спорідненості *M. album* трапляються на Кавказі, а також у Східному Причорномор'ї (*M. astracanicum* Pacz.).

Таким чином, поширені на Україні види роду, як і весь рід *Melandrium*, пов'язані з східносередземноморським, можливо, балканським центром розвитку. Широкому розселенню деяких видів роду, зокрема, *M. album* сприяла також господарська діяльність людини (неосинантропофіт).

Heliosperma (Rchb.) Rchb. Рід *Heliosperma*, відомий також як *Ixoca* Raf. є одним з двох ендемічних родів родини гвоздичних для Циркумбореальної області і включає 18 гірських європейських видів, поширених від Піренеїв до Карпат, з яких на Україні представлений лише один вид – *H. carpatica* (Zapał.) Kocov, ендемік Східних Карпат і Татр (ще один вид, *H. arcanum* Zapał., що наводився для України – окол. м. Заліщики, зник). Із усіх видів роду найбільш поширеним є *H. pusilla* Waldst. et Kit., що трапляється у високогір'ї від Французької Юри до Західних Карпат. Згідно NEUMAYER [1923] всі види роду *Heliosperma* є "вихідцями" з предкового *H. pusilla*, морфологічній відокремленості яких сприяла ізоляція їх місцезростань (кам'янисті екотопи всередині гірського лісового поясу), які займав предковий вид. Однак, не виключено, що ці південно-середньоевропейські та альпійсько-карпатські види, включаючи й східнокарпатсько-татранський ендемік *H. carpatica*, є реліктами вологого й теплого третинного періоду, а *H. pusilla*, який має широкий ареал, можливо, є еволюційно молодим таксоном.

Gypsophila L. Рід *Gypsophila* має широкий євразійський ареал, але основний центр його різноманіття знаходиться в Західному Середземномор'ї, Передній та Малій

Азії, де нараховується близько 75 видів, з яких 49 є ендемічними. Тут поширені також більш примітивні роди, близькі до *Gypsophila*, зокрема, *Bolanthus* (Ser.) Rchb., *Ankyropetalum* Fenzl, *Phryna* (Boiss.) Pax et K. Hoffm. і *Acanthophyllum* C.A. Mey, що може свідчити не лише про значне видове багатство триби *Caryophylleae*, але й про знаходження тут її центру розвитку. Одним з видів роду *Gypsophila*, який може в деякій мірі розкрити історію його розвитку та розселення в Східноєвропейській провінції, зокрема, й в Україні, є *G. fastigiata* L. – характерний представник західносарматської флори (кашубський елемент), що зростає в західній частині України та на Поліссі. Це широко поширений в Північно-Східній Європі (включаючи Скандинавію) вид, в межах якого ряд авторів виділяють два підвиди – subsp. *fastigiata* та subsp. *arenaria* (Waldst. et Kit.) Dom. В південній (панонській) частині ареалу (Нижня Австрія, Південь Словаччини, Угорщина) типовий підвид заміщується на subsp. *arenaria*, для якого характерні довші стебла, малоквіткові суцвіття з опушеними гілками й більшими квітками, а також більш розвинені, загострені горбочки на поверхні насінин, тоді як у subsp. *fastigiata* горбочки короткі й тупі. Таксономічно-хорологічна диференціація *G. fastigiata* на північну (subsp. *fastigiata*) та південну (subsp. *arenaria*) географічні раси свідчить про відносно недавню дивергенцію предкового виду, який мав південноєвропейське, ймовірно балканське походження.

Молодими ендемічними видами, що пов'язані з відслоненнями крейдяних порід, є *G. thyraica* A. Krasnova (ендемік Середнього Придністров'я) та *G. oligosperma* A. Krasnova (східний, сіверськодоонецько-донський вікаріант *G. thyraica*), які могли відщепитися від *G. altissima* L. Незначні морфологічні відмінності між названими видами можуть свідчити про їх відносно недавнє відокремлення.

Середземноморське походження мають також види родів *Queria* L., *Paronychia* Mill., *Agrostemma* L., *Petrorhagia* (Ser. ex DC.) Link, *Kohlruschia* Kunth, *Vaccaria* Wolf, *Velezia* L.

Dianthus L. Рід *Dianthus* налічує близько 300 видів, поширених у позатропічній Євразії та в горах Північної Африки. За видовим багатством в окремих регіонах та біоморфологічними особливостями видів можна вважати, що основними центрами його розвитку були гори Давнього Середземномор'я, зокрема, Передньої та Малої Азії, де відбулася одна з перших диференціацій роду. Це період міоцену – початок пліоцену, коли в Південно-Західній Азії й Давньому Середземномор'ї почалося формування ксерофітних видів, що пов'язано з редукцією Тетису, аридизацією клімату та процесами орогенезу [КЛЕОПОВ, 1936; ЛАВРЕНКО, 1930, 1938; КАМЕЛИН, 1973, 1998; ДИДУХ, 1992], звідки й почалася міграція видів у північному й східному напрямках. Східноазійські мезофільні корені мають, ймовірно, лише види секції *Macrolepides* (F.N. Williams) Klokov, що включає як далекосхідні (*D. shinanensis* Makino, *D. japonicus* Thunb., *D. barbatus* L., широко культивується в Європі), так і європейські (*D. compactus* Kit. et Schult.) види. Відсутність чітких зв'язків з іншими видами роду та їх морфологічна відокремленість (рослини без опушення, мають звужені в короткий черешок широкі листки з розвинутою лише палісадною паренхімою, трав'янисті приквіткові луски та великі хромосоми), а також розірваний ареал (Європа – Далекий Схід) дають підставу вважати дану секцію однією з давніх у роді *Dianthus*.

Більш просунутою є секція *Barbulatum* F. Williams, в якій простежується розвиток двох філогенетичних ліній – бореальної, мезофітної (підсекція *Hemisyrhix* F. Williams) та степової, більш ксерофітної (підсекція *Barbulatum* (F. Williams) Kuzmina). Остання підсекція бере свій початок від анцестральних форм Передньої Азії, рослини яких є напівкущиками, з напіврозетковими стеблами та розміщеними поодинокі або по кілька на пагонах квітками, що оточені шкірястими приквітковими листками. Близькі до анцестральних форм види секції поширені також в степовій зоні Східної Європи, на Кавказі та в Криму, що свідчить про наявність у пліоцені

передньоазійсько-малоазійсько-кавказько-кримського шляху розселення, звідки вони в кінці плейстоцену – на початку голоцену (після звільнення від вод степової зони і в кінці зледеніння) могли потрапити на рівнинні території Причорномор'я й дали початок новому видоутворенню. Кліматичні та едафічні зміни, що мали місце протягом останнього геологічного періоду, сприяли формуванню на території Понтичної (Східноєвропейської) провінції, включаючи й сучасну територію України, молодих, тому ще недостатньо морфологічно диференційованих географічних рас (*D. laevigatus* Klokov, *D. pseudoversicolor* Klokov, *D. carbonatus* Klokov, *D. guttatus* M. Bieb., *D. hypanicus* Andrz., *D. rigidus* M. Bieb., *D. pallidiflorus* Ser. й ін.).

Багато видів секцій *Carthusiani* (Boiss.) F. Williams та *Dianthus* у флорі України мають близьких родичів в горах Південної Європи та на Балканах, звідки, ймовірно, йшло їх розселення. Розселення з Балканського центру могло відбуватися у північному й східному напрямках. Зокрема, східним шляхом могло йти розселення видів спорідненості *D. pallens* Sibth. et Smith.-aggr. типової секції *Dianthus*: *D. pallens* s. str. (Балкани: Греція)→*D. cinnatomeus* Sibth. et Smith. (Балкани)→*D. lanceolatus* Steven ex Rchb. (Південне Поділля, Західне Причорномор'я, Крим: Тарханкут)→*D. elongatus* C.A. Mey. (Причорномор'я, Крим, Передкавказзя, Західне Закавказзя)→*D. leptopetalus* Willd. (Передкавказзя, басейн Нижньої Волги, південь Західного Сибіру, Середня Азія). Розселення цих видів із заходу на схід, крім аналізу морфологічних ознак, підтверджується також хорологічними даними, зокрема, наявністю розірваного ареалу у *D. lanceolatus*, що свідчить про його більш давній вік, ніж *D. elongatus*, який заміщає *D. lanceolatus* на сході.

З середньоазійським та передньоазійським центрами Давнього Середземномор'я пов'язана секція *Fimbriati* (Boiss.) F. Williams (= *Plumaria* Graebn.), багата на ендемічні види, що представлені по всьому Давньому Середземномор'ї, в пустелях Середньої Азії та в Південній Африці. На Далекий Схід заходить лише один бореальний вид – *D. superbus* L. Види секції характеризуються широким еколого-ценотичним діапазоном (зростають як в лісостепових й степових угрупованнях Євразії, так і в туркестансько-середземноморських скельних екотопах). Тут добре простежується перехід від рослин з слабо улисненими, мало розгалуженими надземними пагонами до густо улиснених рослин з дуже розгалуженими надземними пагонами, які утворюють густі подушки, що характерно для Середземномор'я.

Особливо чітко передньоазійські зв'язки секції *Fimbriati* можна прослідкувати у торочкуватих видів гвоздик підсекції *Plumaroides* F. Williams. Це дернинкові, переважно пісколюбні види спорідненості *D. arenarius* L., в межах яких виділяються дві лінії розвитку – південна, ареал якої охоплює південну частину Європи: *D. kitaibelii* (Janka) F. Novák (Балкани), *D. spiculifolius* Schur (Трансільванія, Закарпаття), і після диз'юнкції – *D. squarrosus* M. Bieb., *D. acicularis* Fisch. ex Ledeb. (Волзько-Уральський флористичний район) та північна або північноборова: *D. arenarius* L. s. str. (південь Скандинавії, Прибалтійський регіон), *D. borussicus* Vierh. (північна частина Середньої Європи, південь Прибалтики, Білорусь, суміжні райони України – окол. Новгород-Сіверського), *D. pseudoserotinus* Błocki (Розточчя-Опілля, Волинь). Виходячи з особливостей поширення видів цієї підсекції, її західна частина могла відокремитися від східної, можливо, ще в середині плейстоцену.

Аналогічно секції *Fimbriati* роду *Dianthus*, диференціація інших родів, зокрема, *Otites* Adans., *Cerastium* L. і т. д., основна частина ареалу яких представлена в євразійській степовій області, могла відбутися в період становлення степової флори. У степовій зоні Східноєвропейської провінції сформувався новий, понтичний центр розвитку. Наявність тут значної кількості вузьколокальних видів свідчить про те, що кліматичні та фізико-географічні умови провінції були сприятливими для їх автохтонного розвитку.

Розселенню деяких видів *Caryophyllaceae* у флорі України, більшість з яких мають середземноморське походження, сприяла також господарська діяльність людини. Зокрема, східносередземноморсько-близькосхідне походження має *Elisanthe noctiflora* (L.) Willk., яка нині в Європі та Середземномор'ї рідко трапляється в природних ценозах (лише як заносна рослина), а частіше як бур'ян. Відсутність у Середземномор'ї близьких до *E. noctiflora* видів, свідчить про те, що розселення виду вже тривалий час пов'язане з діяльністю людини і його слід розглядати як типовий археофіт. Це підтверджується також даними, отриманими THOMPSON [1973], згідно якого насіння *E. noctiflora* проростає при нижчих значеннях температури й більшій вологості ґрунту, ніж це має місце у середземноморських видів і є свідченням того, що вид вже встиг пристосуватися до більш мезофільних умов зростання, якими є агроценози. Ймовірно, що *E. noctiflora* із свого первинного ареалу, яким могло бути Східне Середземномор'я, у процесі землеробства заселив прилеглі території Південної, Центральної та Східної Європи (включаючи й Україну), звідки вже пізніше просунувся далеко на захід і північ (в Західну й Північну Європу). Так, за даними MEUSEL, MÜHLBERG [1979] *E. noctiflora* в Данії вперше була відмічена в середині позаминулого століття, тоді як нині даний вид є вже дуже поширеним майже по всьому континентальному узбережжі, включаючи й острови Західної Європи.

Розселення ще одного сегетального виду, *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert, широко поширеного майже по всій земній кулі, в тому числі й в Україні (крім Карпат), також зумовлено господарською діяльністю людини. Первинний ареал виду охоплює Східносередземноморську, Східно-Туранську, ймовірно також Понтичну область. Звідси як бур'ян вид поширився в південну частину Південної та Середньої Європи, тоді як у північній частині помірної зони він сьогодні трапляється лише епізодично (як занесений з посівним матеріалом). Вже в історичні часи вид прижився в Східній Азії, Манчжурії, Кореї, Китаї й Японії, а також був занесений до Північної Америки, Австралії та Новозеландії.

Таким чином, історія розвитку гвоздичних України тісно пов'язана з ксерофітизацією тургайської флори, що зумовлено скороченням Тетису в олігоцені – міоцені, процесами орогенезу й плейстоценовими зледеніннями. Основними центрами розвитку, які вплинули на формування гвоздичної фракції флори, були середньоазійський, середземноморський, з якими пов'язані передньоазійський та балканський центри різноманіття. Кліматичні та едафічні зміни, які мали місце протягом останнього геологічного періоду (з другої половини постгляціалу), сприяли становленню в Східноєвропейській провінції, включаючи й степову зону України (Причорномор'я) нових центрів різноманіття, зокрема, понтичного, де відбулося формування еволюційно молодих, й тому ще недостатньо морфологічно відмежованих ендемічних видів. Розселенню деяких видів *Caryophyllaceae* України, первинний центр розвитку яких знаходиться в Середземномор'ї, сприяла також господарська діяльність людини.

Список літератури

- БЫКОВ Б.А. Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. – Алма-Ата, 1979. – 106 с.
- ГОРЧАКОВСКИЙ П.Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Мат-лы по флоре и растит. СССР. – 1963. – Вып. 4. – С. 285-375.
- ГОРЧАКОВСКИЙ П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Труды Ин-та эколог. раст. и животных. Уральск. фил. АН СССР (Свердловск). – 1968. – Т. 59. – С. 1-207.
- ДЕВЯТОВ А.Г. Обзор рода *Otites* Adans. (*Caryophyllaceae*) // Новости сист. высш. раст. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1987а. – Т. 24. – С. 85-94.
- ДЕВЯТОВ А.Т. О систематическом положении *Otites krymensis* (Клеоров) Klokov и *O. trychocalycina* (Boiss.) Holub (*Caryophyllaceae*) // Новости сист. высш. раст. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1987б. – Т. 24. – С. 115-118.

- ДИДУХ Я.П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана) – К.: Наук. думка, 1992. – 256 с.
- ДОРОНИН Ю.А. Меловые боры Среднерусской возвышенности и Донецкого кряжа: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Воронеж. гос. ун-т. – Воронеж, 1973. – 20 с.
- ЗАВЕРУХА Б.В. Флора Волыно-Подоллии и ее генезис. – К.: Наук. думка, 1985. – 191 с.
- ИКОННИКОВ С.С. Заметки о семействе Caryophyllaceae, 8. // Новости системат. высш. раст. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1987. – Т. 24. – С. 79-84.
- ИЛЬИН М.М. Полиплоидия, видообразование и миграция // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л.: Наука, 1963. – Вып. 4. – С. 181-233.
- КАМЕЛИН Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 356 с.
- КАМЕЛИН Р.В. Азиатские горные элементы во флоре Кавказа // Флора и растительность Алтая (Труды Южно-Сибирского ботан. сада). – Барнаул: Изд-во Алтайского гос. ун-та, 1996. – С. 5-22.
- КАМЕЛИН Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во Алтайского гос. ун-та, 1998. – 239 с.
- КЛЕОПОВ Ю.Д. До історії рослинного вкриття України // Четверт. період. – К., 1930. – Вип. 1-2. – С. 123-151.
- КЛЕОПОВ Ю.Д. До систематики і географії Caryophyllaceae СРСР // Журн. Інст. ботан. АН УРСР. – 1936. – Т. 17, № 9. – С. – 91-126.
- КЛЕОПОВ Ю.Д. Реликты во флоре широколиственных лесов европейской части СССР // Проблемы реликтов во флоре СССР (Тез. совещ.) – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1938. – Вып. 2. – С. 16-25.
- КЛЕОПОВ Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – К.: Наук. думка, 1990 (1941). – 352 с.
- КЛОКОВ М.В. Эндемизм украинской флоры. – Дисс. докт. биол. наук: 03.00.05. / Ин-т ботаники АН УССР. – К., 1947. – 1262 с.
- КЛОКОВ М.В. Современное состояние изучения украинских гвоздичных // Новости сист. высш. и низш. раст. – К.: Наук. думка, 1974. – С. 7-67.
- КОМАРОВ В.Л. Введение к флорам Китая и Монголии // Acta Horti Petrop. – 1908. – Т. 29, № 1-2. – С. 179-388.
- КОРЖИНСКИЙ С.И. Следы древней растительности на Урале // Bull. Scad. Sci. Petersb. Ser. 5. – 1894. – № 1. – С. 21-31.
- КРИШТОФОВИЧ А.Н. Развитие ботанических провинций Евразии с конца мелового периода и связь их с современным распределением растительности // Труды I Всесоюз. геогр. съезда (11-18 апреля 1933, Ленинград) (Тез. докл.) – Л., 1933. – Вып. 1. – С. 271.
- КРИШТОФОВИЧ А.Н. Развитие ботанико-географических провинций Северного полушария с конца мелового периода // Сов. ботаника. – 1936. – № 3. – С. 9-24.
- КРИШТОФОВИЧ А.Н. История флоры Палеарктики в течение неогена на основании палеоботанических данных // Проблема реликтов во флоре СССР (Тез. совещ.) – М.; Л.: Наука, 1938. – Вып. 1. – С. 23-28.
- КРИШТОФОВИЧ А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Мат-лы по истории флоры и растит. СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1946. – Вып. 2. – С. 124-145.
- КУЗНЕЦОВ Н.И. Кавказские виды рода *Symphytum* (Tourne.) L. и значение их в истории развития флоры Кавказа // Зап. АН. – 1910. – Т. 25, № 5. – С. 94.
- КУМИНОВА А.В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. – 1963. – Вып. 4. – С. 438-464.
- ЛАВРЕНКО Е.М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Русск. ботан. общ. – 1930. – Т. 15, № 4. – С. 351-363.
- ЛАВРЕНКО Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР, 1. М.-Л., 1938. – С. 235-297.
- ЛАВРЕНКО Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – Т. 2. – С. 1-266.
- ЛАВРЕНКО Е.М. О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразийской степной области // Сов. ботаника, 1942. – Вып. 1-2. – С. 39-50.
- ЛАВРЕНКО Е.М. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники. – М.-Л.: Наука, 1954. – С. 155-191.
- ЛИТВИНОВ Д.И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России // Бюлл. МОИП, сер. биол. – 1890. – Вып. 3. – С. 3-123.
- ПАЧОСКИЙ И.К. Основные черты развития флоры юго-западной России // Записки Новоросс. общ-ва естествоисп. – 1910. – Т. 34. – С. 1-430.
- СОБОЛЕВСКАЯ К.А. Эколого-исторические аспекты флоры Алтая и их значение в интродукции // Успехи интродукции растений. – 1973. – С. 43-65.

- СПРЫГИН И.И. Растительный покров Средневожского края. – Самара: Средневожское краевое сельхозизд. "За сплошную коллективизацию", 1930. – 66 с.
- СПРЫГИН И.И. Реликтовые растения Поволжья // Мат-лы по истории флоры и растит. СССР. – 1941. – Вып. 1. – С. 293-314.
- ТАХТАДЖЯН Н.Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- ЦВЕЛЕВ Н.Н. О родах трибы Смолевковых (*Sileneae* DC., *Caryophyllaceae*) в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 2001. – Т. 33. – С. 90 – 113.
- ЦВЕЛЕВ Н.Н. Род Зоречка – *Atocion* Adans. // Флора Вост. Европы. – М.-С-Пб: Товарищ. науч. изданий КМК, 2004а. – Т. 11. – С. 215-216.
- ЦВЕЛЕВ Н.Н. Род Дивала – *Scleranthus* L. // Флора Вост. Европы. – М.-С-Пб: Товарищ. науч. изданий КМК, 2004б. – Т. 11. – С. 203-206.
- ЦВЕЛЕВ Н.Н. Род Песчанка – *Arenaria* L. // Флора Вост. Европы. – М.-С-Пб: Товарищ. науч. изданий КМК, 2004в. – Т. 11. – С. 182-186.
- ШИШКИН Б.К. Семейство Гвоздичные – *Caryophyllaceae* Juss. // Флора СССР. – М.-Л.: Изд. Акад. наук СССР, 1936. – Т. 6. – С. 386-870, 880-900.
- BAKER H.G. *Melandrium*. In Biological Flora of the British Isles // Jour. Ecol. – 1947. – vol. 35. – P. 271-292.
- BAKER H.G. Stages in invasion and replacement demonstrated by species of *Melandrium* // Jour. Ecol. – 1948а. – vol. 36. – P. 96-119.
- BAKER H.G. The ecotypes of *Melandrium dioicum* (L.) emend. Coss. et Germ // New Phytol. – 1948b. – vol. 47. – P. 131-145.
- BROCKMANN I., BOCQUET G. Ökologische Einflüsse auf die Geschlechtsverteilung bei *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (Caryophyllaceae) // Ber. Deutsch. Bot. Ges. – 1978. – Bd. 91. – S. 217-230.
- CHATER A.O., WALTERS S.M. Notes on European *Silene* // Feddes Repert. – 1964а. – Vol. 69. – P. 46-49.
- CHATER A.O., WALTERS S.M. *Silene* L. // Flora Europaea / Eds. Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. – Cambridge: Cambridge University Press, 1964b. – Vol. 1. – P. 158-181.
- CHOWDHURI P.K. Studies in the genus *Silene* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. – 1957. – Vol. 22, № 3. – P. 221-278.
- ENGLER A.W. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt insbesondere der extratropischen Florengebiete seit der Tertiärperiode. – Leipzig, 1879-1882. – Th. 1-2. – 202 S.
- FRIEDLICH H.C. Familie *Caryophyllaceae* // In Hegi G. [ed.] Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – Berlin-Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979. – Bd. 3, Teil 2. – S. 763-946.
- GODWIN W. The history of the British flora. – London, 1956. – 236 p.
- GREUTER W. *Silene* (Caryophyllaceae) in Grece: – a subgeneric and sectional classification // Taxon. – 1995а. – Vol. 44, № 4. – P. 543-581.
- GREUTER W. Studies in Greek Caryophylloideae: *Agrostemma*, *Silene*, and *Vaccaria* // Willdenowia. – 1995b. – Vol. 25, № 1. – P. 105-142.
- HULTEN E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quaternary period etc. – Stockholm, 1937. – 168 p.
- LÖVE D. Cytogenetic studies on dioecious *Melandrium* // Bot. Not. – 1944. – P. 125-213.
- MARSDEN-JONES E.M., TURILL W.D. Bladder Campions. London, 1957. – 224 p.
- MEUSEL H., JÄGER E., WEINERT E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. – Jena: Fischer Verl. – 1965. – Bd. 1. – 583 S.
- MEUSEL H., MÜHLBERG H. Unterfamilie Silenoideae (Lindl.) A. Br. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa / Ed. HEGI G. – Berlin-Hamburg: Verlag Paul Parey, 1979. – Bd. 3, Teil 2. – S. 947-1182.
- NEUMAYER H. Einige Fragen der speziellen Systematik, erläutert an einer Gruppe der Gattung *Silene* // Österr. Bot. Zeitschr. – 1923. – Bd. 72. – S. 276-287.
- ŠOURKOVÁ M. Taxonomic notes in *Silene* subgen. *Otites* // Preslia. – 1977. – Vol. 49, № 1. – P. 9-12.
- THOMPSON P.A. Seed germination in relation to ecological and geographical distribution // Taxonomy and Ecology / Ed. Heywood V.H. – London and New York, 1973. – P. 93-119.

Рекомендує до друку
І.І. Мойсієнко

Отримано 20.04.2007 р.

Адреса автора:

М.М. Федорончук
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
НАН України
вул. Терещенківська, 2
Київ, 016001
Україна
e-mail: syst@botany.kiev.ua

Author address:

M.M. Fedoronchuk
M.G. Kholodny Institute of Botany of the
National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereschchenkivska Str.
Kyiv (Kiev) 016001
Ukraine
e-mail: syst@botany.kiev.ua