

Таксономічний комплекс *Centaurea stoebe* s. l. (Asteraceae) у флорі України

Олександр І. Шиндер

Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка НАН України (Київ)
e-mail: shinderoleksandr@gmail.com; orcid: <https://orcid.org/0000-0003-1146-0873>

SHYNDER, O. The taxonomic complex *Centaurea stoebe* s. l. (Asteraceae) in the flora of Ukraine. — At the ecological and geographical stage of development of the Ukrainian plant taxonomy, three species were indicated within the polytypic taxon *C. stoebe* s. l., such as *C. micranthos*, *C. pseudomaculosa*, and *C. rhenana*, and probably partially *C. borysthena*. Modern research methods have shown that the polymorphism of *C. stoebe* s. l. is smaller than it was thought previously and this taxon is represented by two main subspecies. The typical subspecies (subsp. *stoebe*) has a diploid cytotype. Another subspecies has a tetraploid cytotype and is untyped. It is an alien plant in the flora of Western Europe and North America. Preliminary distribution maps of both subspecies in Ukraine are presented, their main synonyms are indicated, and key features are given. Information on the hybridogenic species *C. × varnensis* is presented and a map of its distribution in Ukraine is shown.

Вступ

Палеоарктичний рід Волошка (*Centaurea* L.) із родини Asteraceae відноситься до великих і надзвичайно поліморфних груп Царства рослин. В його межах за сучасними даними нараховується біля 600 політипних видів, які розподілені між порівняно невеликою кількістю секцій. Переважаюча більшість волошок поширені в області Давнього Середземномор'я (Черепанов 1994; Ochsmann 2000; Hilpold *et al.* 2014). У флорі України за даними останнього таксономічного зведення вказувалося 76 природних видів роду (Mosyakin & Fedoronchuk 1999).

Внутрішньородові таксони роду є досить монолітними конгломератами, але в їх межах систематика на рівні видів завжди була проблематичною, особливо в часи використання виключно морфологічних методів.

Лише в останні два-три десятиліття систематика волошок зазнала кардинальних змін завдяки використанню молекулярних та інших сучасних методів досліджень. Для багатьох груп роду отримані нові відомості про їх філогенетичні взаємозв'язки, зокрема, для того, щоб зробити рід *Centaurea* монофілетичним його колишній тип *Centaurea centaurium* L. довелося виділити в окремий рід і було обрано новий тип (*Centaurea paniculata* L.). Але багато проблем у систематиці окремих груп роду залишилися невирішеними до цього часу (Ochsmann 2000; Hilpold *et al.* 2014).

Типові проблеми таксономічної диференціації характерні для середньоевропейського комплексу волошок групи спорідненості із *Centaurea stoebe* L. Широкоареальність і поліморфність цього політипного виду сприяла багатозамовним спробам виділення із його складу в різних частинах ареалу окремих різнорангових таксонів. Хоча до складу цієї групи входить порівняно невелика кількість таксонів, але для них характерна висока варіабельність ознак і традиційно вони класифікуються з великим труднощами (Ochsmann 2000; Wells *et al.* 2008).

В Україні рослини зі складу цієї групи поширені майже по всій рівнинній території за винятком гір і найбільш заліснених районів Полісся. Історія внутрішньовидової диференціації *C. stoebe* L. s. l. є яскравим прикладом застосування якісно відмінних підходів на різних етапах розвитку систематики рослин.

Еколого-географічний етап внутрішньовидової диференціації *Centaurea stoebe* s. l. в Україні

У східноєвропейських працях XIX — першої пол. XX ст. *C. stoebe* s. l. був відомий насамперед як *Centaurea maculosa* Lam. (Шмальгаузен 1897) і лише окремі дослідники виділяли степову расу — *Centaurea micranthos* S. G. Gmel. (= *Centaurea biebersteinii* DC.) (Prodan & Nyárády 1964; Доброчаєва 1965; та ін.). Такий стан речей логічно відображав погляди природодослідників на природну диференціацію флорорізноманіття на етапі первинних флороінвентаризаційних досліджень, адже в той час основними географічними регіонами території сучасної України вважалися лісова і степова зони.

В середині минулого століття у вітчизняній систематиці рослин набуло розвитку вчення В. Л. Комарова про географічні раси і їх ряди на основі мототипічної концепції виду (Котов 1965). Відповідно до цих засад і у зв'язку з плановим вивченням флорорізноманіття було видане фундаментальне видання «Флора УРСР», яке залишається основним вітчизняним флористичним зведенням. Видовий склад волошок флори України опрацювала Д.М. Доброчаєва (Доброчаєва 1965; Ільїнська *et al.* 2016). Керуючись морфолого-географічним методом, авторка розділила комплекс *C. maculosa* (= *C. stoebe* s. l.) у флорі України на три вікарні види (еколого-географічні раси) ряду *Maculosae*: середньоевропейську *Centaurea rhenana* Voreau (Захід, Поділля), східноєвропейську *Centaurea pseudomaculosa* Dobroc. (Придніпровська височина, Лівобережжя) і понтичну *C. micranthos* (Степ, південний Лісостеп). Ці види мали власні ареали, які частково перекривалися, а найбільша географічна дезінтеграція між усіма трьома видами, виходячи із наведених переліків місцезнаходжень, була в Правобережному Лісостепу (рис. 1).

Виділені таксони морфологічно розрізнялися за незначними кількісними і частково якісними відмінностями: загальним габітусом, розмірами кошиків, кольором і формою придатків листочків обгортки кошика тощо.

Подібним чином були опрацьовані і інші споріднені групи волошок секції *Acrolophus*¹, зокрема з ряду *Arenariae* для Правобережної України були наведені 3 види: *Centaurea borysthenica* Gruner, *Centaurea odessana* Prodan, *Centaurea savranica* Klokov; ряду *Ovinae* — *Centaurea besseriana* DC.; ряду *Cylindraceae* — адвентивний вид *Centaurea diffusa* Lam. Ця система представників роду *Centaurea* нашої флори всесторонньо відповідає прийнятим на той час канонам, а зважаючи на високий рівень опрацювання, вона висвітлена і в останніх флористичних зведеннях, які охоплюють територію нашої флори (Определитель... 1987; Черепанов 1994).

Еколого-географічний підхід до вивчення видової різноманітності рослинного покриву був вимогою часу і мав високу ефективність для потреб інвентаризації нашої флори. Але його недоліком була надмірна подрібненість значної кількості виділених таксонів видового рівня, що знаходило конструктивну критику серед сучасників (Котов 1965). В монографічному опрацюванні системи роду *Centaurea* Доброчаєва дотрималася балансу між наявним об'єктивним різноманіттям форм і деталізації окремих його внутрішньородових груп (Доброчаєва 1965). Завдяки цьому більша частина видів волошок із авторської обробки до нашого часу визнаються як окремо існуючі таксони (Hilpold *et al.* 2014; *etc.*).

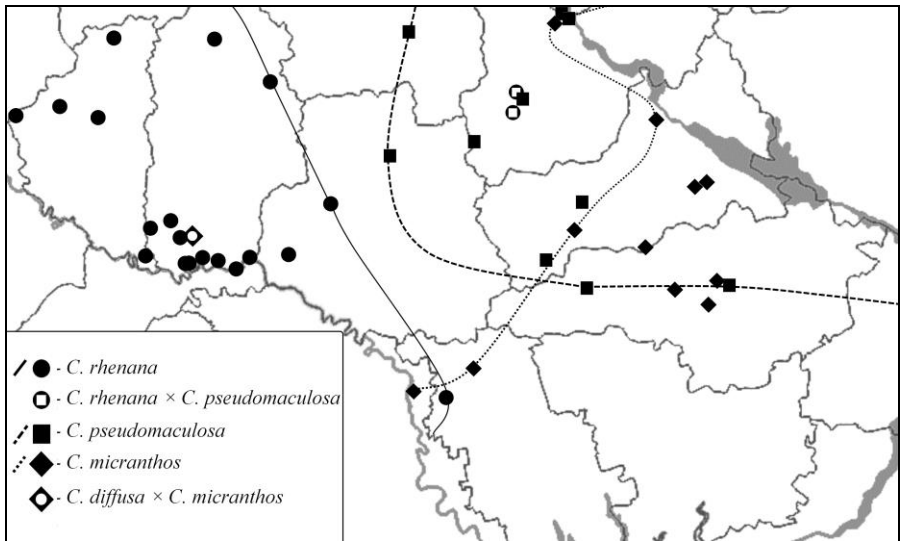


Рис. 1. Географічна диференціація видів ряду *Maculosae* (*Centaurea stoebe* s. l.) в Правобережному Лісостепу, за (Доброчаєва 1965; Ільїнська *et al.* 2016).

Лініями наведено східну межу ареалу *C. rhenana*, південно-західну межу ареалу *C. pseudomaculosa* і північну межу ареалу *C. micranthos*.

¹ У східноєвропейських джерелах — підрид *Acrolophus* (Доброчаєва 1965; Черепанов 1994).

Секція *Acrolophus* не стала виключенням у пануючій тенденції поділу широкоареальних видів-агрегатів (рядів у інтерпретації вітчизняних систематиків) на «малі» види, які представляли окремі ботаніко-географічні регіони і мали відповідний еколого-морфологічний набір ознак. Це добре ілюструється на прикладі ряду *Maculosae*, до складу якого входили: середньоевропейська *C. rhenana* із лучно-степових і вапнякових місцезростань в умовах достатнього вологозабезпечення Придністров'я і Західної України, північнопонтична *C. pseudomaculosa* із лучних степів Лісостепової зони, а також понтична *C. micranthos*, яка мала найбільш ксерофітний характер. Види із сусідніх рядів органічно доповнювали цей ботаніко-географічний комплекс: *C. savranica* була піщаною расою Південного Поділля, *C. borysthenea* — приурочена до пісків Нижнього і Середнього Придніпров'я, *C. besseri* — вид гранітних відслонень півдня Придніпровської височини тощо. Але така диференціація різноманіття базувалася на фенотипічних ознаках рослин у межах певного географічного регіону, що не завжди узгоджувалося зі сформованим генотипом. Внаслідок цього сукупність ознак окремих рослин у всіх трьох видів зі складу *C. stoebe* s. l. формували безперервний ряд і наведені в ключах та описах відмінності між ними виявилися малоефективними для потреб детальних флористичних досліджень. Часто ключі взагалі не працювали при ідентифікації волошок досліджуваної групи у районі проходження окреслених ареалів їх малих видів, зокрема, у Правобережному Лісостепу. На практиці не рідко для ідентифікації рослин найбільш дієвим виявлявся географічний критерій.

Таксономічна різноманітність секції *Acrolophus* доповнюється природною схильністю волошок до гібридизації, що на практиці надзвичайно ускладнювало ідентифікацію окремих рослин у наведеному об'ємі. Втім, на проблеми морфологічного розмежування малих видів ряду *Maculosae* вказували і окремі авторські хорологічні вказівки в цитованій обробці роду. Так, для околиць Білої Церкви Доброчасна навела гібрид *C. rhenana* × *C. pseudomaculosa* із кількох місцезнаходжень (Ільїнська *et al.* 2016), хоча перший із батьківських видів був відомий не ближче як за 170 км. Подібним чином гібрид *C. diffusa* × *C. micranthos* було вказано для Кам'янець-Подільського району, хоча північно-західна межа поширення *C. micranthos* була проведена через м. Рибницю (Молдова), за 200 км.

В ході вивчення флори Правобережного Лісостепу ми також зіткнулися із практичною складністю розрізнення малих видів ряду *Maculosae*. Так, у переважаючої більшості рослин цієї групи із сухих місцезростань в Лісостепу розмір кошиків становить біля 7–10 мм, тобто менше, ніж вказано для *C. pseudomaculosa* (10–12 мм), але за іншими ознаками, насамперед, будовою і кольором придатків листочків обгортки, вони цілком вкладаються у опис даного виду. В той же час, навіть у південній смузі Правобережного Лісостепу і в місцезростаннях, типових для розповсюдження більш південних видів (залізничних насапах та ін.) ми не зустрічали рослин, які б цілком відповідали опису *C. micranthos*, хоча цей вид був наведений для південної частини Лісостепу (рис. 1). У зв'язку з цим у нас склався враження, що рослини із

набором ознак *C. micranthos* узагалі не характерні для Лісостепу, а опис таксону імовірно ґрунтується на особинах, що мають крайні ознаки в ряду мінливості по лінії ксерофітності умов зростання.

Рослини зі Східного Поділля часто важко розмежувати між *C. pseudo-maculosa* і *C. rhenana*, особливо із сухих рудеральних місцезростань. В той же час, волошки на вапнякових схилах Середнього Придністров'я переважно цілком відповідають характеристикам *C. rhenana*. А от рослини із півдня Східного Поділля часто мають ознаки усіх трьох видів, наприклад, ми такі відмічали в Бершадському районі Вінницької області і Подільському районі Одеської області. Отже, на Східному Поділлі та південній частині Придніпров'я наявна зона перекриття множин морфометричних характеристик популяцій *C. stoebe* s. l., які були описані як окремі раси ряду *Maculosae*. Така слабкість морфологічної диференціації могла б відповідати різновидностям чи навіть нижчим категоріям внутрішньовидової мінливості.

Морфологічна мінливість волошок, зокрема в секції *Acrolophus*, сприяла тому, що в різних регіонах Європи було описано велику кількість їх видів і внутрішньовидових таксонів. Так, у флорі Румунії було наведено 69 видів роду і для багатьох із них були вказані чисельні форми (Prodan & Nyárády 1964). А кількість гібридних комбінацій із бінарними назвами у цій роботі нараховує 134 одиниці і для багатьох із гібридів (в т. ч. за участі *C. rhenana* і *C. micranthos*) також були наведені різновиди і форми.

У загальноєвропейській монографічній обробці було наведено 76 політипних видів даної систематичної групи (Dostál 1976). Це був своєрідний підсумок вивчення таксономічної різноманітності роду *Centaurea* у флорі Європи на основі ботаніко-географічного підходу з використанням насамперед класичних критеріїв виду: морфологічним, географічним, еколого-біологічним тощо. Всі три представники нашої флори із групи *C. stoebe* s. l. фігурували в даній обробці як окремі систематичні одиниці: *C. biebersteinii* subsp. *biebersteinii* (= *C. micranthos*), *C. rhenana* subsp. *rhenana* та *C. rhenana* subsp. *pseudomaculosa* (Dobroc.) Dostál. До цієї групи було приєднано і ендемічну расу *C. savranica*, описану із Савранських пісків: *C. rhenana* subsp. *savranica* (Klokov) Dostál, яка вітчизняними систематиками вважалася проміжною (гібридною?) між представниками рядів *Arenariae* та *Ovinae* (Доброчаєва 1965).

В цілому, не применшуючи важливість узагальнення різноманітності європейських волошок на новому етапі, яку виконав Dostál, описи окремих таксонів і ключі для їх визначення мали переважно схематичний характер і часто «працювали» лише для рослин із типовими ознаками. Крім того, згаданий приклад підпорядкування таксону із групи «піщаних волошок» – *C. savranica* — до політипного виду *C. rhenana*, місцезростання якого не пов'язані із піщаним субстратом, вказує на формалізм і спірність принаймні деяких систематичних рішень у цитованій обробці роду.

В цілому, використання класичних методів систематики дозволило описати у складі групи спорідненості *C. stoebe* s. l. цілу низку широкоареальних та ендемічних таксонів флори Європи, які формально становити складну і дово-

лі цілісну систему, але мали низький рівень морфологічної і географічної диференціації (Ochsmann 2000; Španiel *et al.* 2008), що призводило до постійної плутанини і частой неможливості точної ідентифікації конкретних рослин. Таким чином, в даній групі класичні методи систематики майже вичерпали себе ще в кінці минулого століття.

Сучасні погляди на об'єм *Centaurea stoebe* s. l. і його географічні особливості в Україні

Новим поштовхом до вивчення таксономічної структури секції *Acrolophus* стало залучення новітніх методів систематики, зокрема каріологічного, молекулярного і генетично-популяційного. Зростанню інтересу до уточнення таксономічного складу цих волошок сприяло не лише їх загальне різноманіття, а й інвазія деяких представників у Північній Америці. Причому, у різних штатах США чужорідні волошки наводилися під різними назвами: *C. biebersteinii*, *C. diffusa*, *C. maculosa*, *C. stoebe* subsp. *micranthos* (S. G. Gmel. ex Gugler) Hayek та ін. (Vivanco *et al.* 2004; Treier *et al.* 2009; Mráz *et al.* 2011; Мосякін 2014; *etc.*).

Порівняльне вивчення даної групи волошок на популяційному рівні в межах природного ареалу та в нових умовах дозволило значно розширити існуючі відомості про них. Насамперед було з'ясовано, що *C. stoebe* s. l. в Європі представлена двома основними комплексами з різним хромосомним набором: диплоїдами ($2n = 18$) і тетраплоїдами ($2n = 36$), а реальна різноманітність окремих еколого-географічних рас виявилася значно нижчою, ніж вважалося на етапі виключно порівняльно-морфологічного методу їх розмежування. На основі проведення детального вивчення великої кількості популяцій волошок і їх гербарних зразків із групи *C. stoebe* s. l. Оксман дійшов до висновку, що більша частина рослин на території Центральної Європи, насамперед відомі як *C. maculosa*, *C. rhenana*, *C. stoebe* та деякі інші, є диплоїдами і мають дворічний життєвий цикл. Морфологічні відмінності між цими рослинами, які раніше вважалися різними таксонами із власними ареалами, виявилися не істотними або взагалі були відсутні в умовах паралельної культури, а отже їх слід розглядати в межах одного таксону — *C. stoebe* subsp. *stoebe*, який є аборигенним у Центральній Європі (Ochsmann 2000).

На противагу типовому підвиду Оксман виділив тетраплоїдний *C. stoebe* subsp. *micranthos*, який мав полікарпічний життєвий цикл і походив із Південно-Східної Європи. Крім того, було підтверджено самотійність кількох ендемічних гірських таксонів у ранзі підвидів *C. stoebe* (Ochsmann 2000; Španiel *et al.* 2008). На основі нових відомостей про диференціацію *S. stoebe* s. l. за плоідністю було встановлено, що в Північній Америці інвазійне поширення набула саме тетраплоїдний підвид, а в значно меншій кількості відмічені також *C. diffusa* та гібридогенний вид *Centaurea* \times *varnensis* Velen. (= *Centaurea* \times *psammogena* Gáyer) і як одиничні випадки — три- і гексаплоїди різного походження (Ochsmann 2001; Treier *et al.* 2009; Mráz *et al.* 2011; та ін.). На даний час ці дослідження проведені різними дослідницькими групами

на вибірці в кілька тисяч рослин, що підкреслює високу достовірність отриманих результатів.

Номенклатура тетраплоїдної волошки зі складу *C. stoebe* s.l. залишається нечіткою, для її означення використовувалися різні назви, зокрема: *C. stoebe* s.l., *C. stoebe* subsp. *micranthos* (Ochsmann 2000) і *C. stoebe* subsp. *australis* (Pancic ex A.Kern.) Greuter (Greuter 2003). Останній тріноміал є пріоритетним над попереднім і набув широко поширення у публікаціях та базах даних. Проте, на даний час типіфікація назви тетраплоїда остаточно не проведена у зв'язку з тим, що пов'язана із номенклатурною колізією: в протолозі *Centaurea australis* Pancic ex A. Kern. наведено 3 місцезнаходження в Угорщині, із яких представлено лише два гербарні збори. Перевірені живі рослини з одного locus classicus виявилися диплоїдами, в той же час інший зразок має ознаки тетраплоїда, але популяцію з другого locus classicus ще не вдалося дослідити. Не може бути використана до тетраплоїду і назва *C. biebersteini*, оскільки типовий зразок за переконанням Мраза зі співавторами є диплоїдом, тобто відноситься до *C. stoebe* subsp. *stoebe*. Таким чином, для тетраплоїдного підвиду нині відсутня легітимна назва і її вибір залежить від зразка, який у майбутньому буде типіфіковано (Španiel et al. 2008; Mráz et al. 2011). Для розрізнення обох таксонів у публікаціях чи гербарних зразках нині фахівці, які займаються даною проблемою, використовують позначення плоїдності, наприклад: *C. stoebe* 2x і *C. stoebe* 4x.

Загальні географічні особливості обох підвидів *C. stoebe* на сьогоднішній день цілком встановлені (див. fig. 1 у (Treier et al. 2009)): *C. stoebe* subsp. *stoebe* має європейський тип ареалу, а *C. stoebe* 4x має первинний ареал орієнтовно на південному сході Європі, а у своєму вторинному ареалі розсіяно поширений у південній смузі та на заході Європи і на Кавказі та є широкопоширеним інвазійним видом у Північній Америці (Španiel et al. 2008; Treier et al. 2009; Mráz et al. 2011; Мосякін, 2014). У багатьох працях звертається увага, що саме завдяки поліплоїдності *C. stoebe* 4x набув підвищеної життєвості і високого рівня пристосовуваності до зростання і розповсюдження на нових територіях, що характерно для інвазійних чужорідних рослин.

На сьогоднішній день деталі походження *C. stoebe* 4x залишаються не з'ясованими, але воно є алополіплоїдним. Один генотип тетраплоїду походить від *C. stoebe* subsp. *stoebe*, а інший — від якогось ще не встановленого виду із регіону Причорномор'я; принаймні для частини тетраплоїдів другим батьківським таксоном може бути *Centaurea arenaria* M. Bieb. ex Willd., оскільки морфологічно між ними є подібні риси (повідомлення Мраза). В ході інвазійного розповсюдження тетраплоїду в межах ареалу *C. stoebe* subsp. *stoebe* на Європейському континенті частими є випадки існування їх змішаних популяцій, через що навіть висловлювалася думка про недоцільність розглядати ці рослини в якості окремих таксонів (Španiel et al. 2008). Проте пізніше було встановлено, що різна плоїдність забезпечує біологічну ізоляцію обох підвидів, що є важливим критерієм таксономічної самостійності, до

того ж, обидва підвиди мають чітку онтогенетичну і морфологічну диференціацію (Mgáz *et al.* 2011).

Поширення обох підвидів на території України на даний час можна охарактеризувати лише в загальному, адже спеціальні дослідження в цьому напрямку майже не проводилися. В роботі Траєра (Treier *et al.* 2009) наведено 15 популяцій *C. stoebe* 2x і 4x із території України, а пізніше 3 локалітети *C. stoebe* 2x (= *C. stoebe* subsp. *stoebe*) повторно наведені у (Blair & Hufbauer 2010). Восени 2020 р. Мраз збирав відомості про зразки *C. stoebe* s. l. в деяких гербаріях України для підготовки хорологічного зведення по цьому виду і люб'язно поділився з нами визначеннями зразків у гербарії Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України (КВНА) до виходу своєї публікації. На основі цих поки фрагментарних відомостей наводимо попередню картосхему поширення *C. stoebe* 4x в Україні (рис. 2).

Як видно, реальні хорологічні особливості обох таксонів мають мало що спільного із актуальною ще донедавна географічною характеристикою видів ряду *Maculosae* флори України (Доброчаєва 1965). *Centaurea stoebe* subsp. *stoebe* широко розповсюджений у Лісостепу із заходженням у сусідні зони. А тетраплоїдний підвид *C. stoebe* s. l. за існуючими поки відомостями зустрічається рідше і тяжіє до південно-західних регіонів та Середнього Придніпров'я.

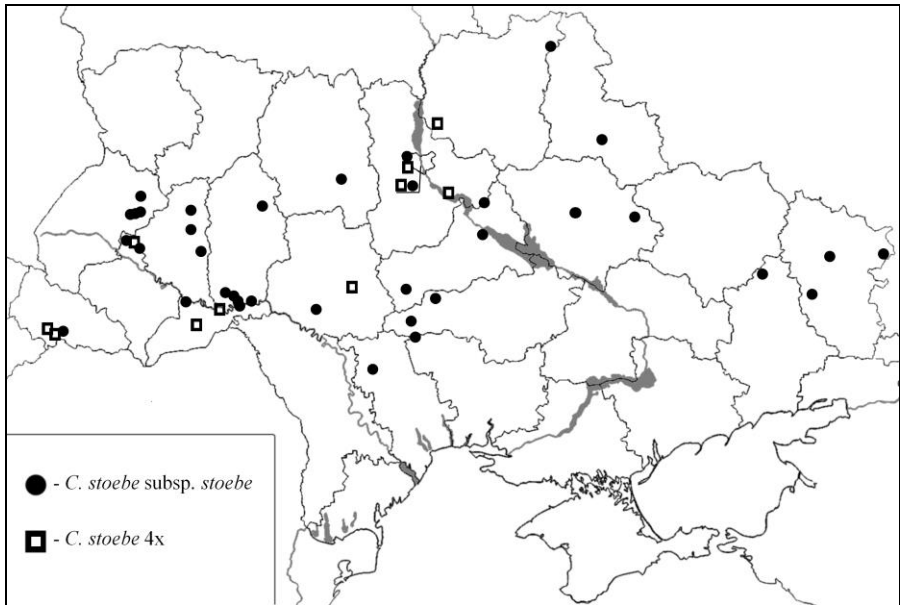


Рис. 2. Поширення підвидів *Centaurea stoebe* s. l. в Україні, за даними гербарію КВНА та (Treier *et al.* 2009).

Втім, дана картосхема охоплює далеко не весь ареал обох таксонів, адже *C. stoebe* s. l. відомий із більшості регіонів України, включаючи Крим (Доброчаєва 1965; та ін.). Обидва підвиди присутні і у спонтанній флорі Національного ботанічного саду та інших районах м. Києва.

Цікавим виявився кількісний розподіл перевизначених таксонів у гербарії КВНА — із 87 зразків *C. stoebe* s. l. (під назвами *C. maculosa*, *C. micranthos*, *C. pseudomaculosa* і *C. rhenana*) Мраз встановив наступну їх приналежність: 32 — *C. stoebe* 2x (= *C. stoebe* subsp. *stoebe*), 1 — *C. stoebe* 2x з інтрогресією до *C. × psammogena* (= *C. × varnensis*), 15 — *C. stoebe* 4x, 8 — імовірно *C. × psammogena* (= *C. × varnensis*), 31 — не визначено або види з інших груп. Імовірно, подібний розподіл характерний і для інших гербаріїв України.

В ході опрацювання відповідних гербарних зразків ми звернули увагу, що рослини, перевизначені як *C. stoebe* 4x, морфологічно подібні до рослин із ряду *Arenariae*. Раніше ми такі рослини із Правобережного Лісостепу відносили до *C. borysthenica* або імовірного гібриду *C. borysthenica* × *C. pseudomaculosa*. За поясненнями Мраза, у *C. stoebe* 4x присутні деякі риси *C. arenaria*, оскільки останній є одним із імовірних предків тетраплоїдного підвиду. А от стосовно власне *C. borysthenica* — науковець не бачив його типу і на даний час йому не відоме систематичне положення цього таксону. Найвні зразки, які зберігалися під назвою *C. borysthenica* в гербарії КВНА, детально не аналізувалися, але попередньо серед них присутні як *C. stoebe* 4x, так і *C. arenaria*.

Отже, за існуючою нині концепцією об'єму *C. stoebe* s. l., прийнятою західними фахівцями і підкріпленою результатами лабораторних досліджень, більша частина волошок, які в Україні (і в Східній Європі загалом) традиційно визначалися як види ряду *Maculosae* sensu Доброчаєва, відноситься до цілком монолітного *C. stoebe* subsp. *stoebe*, включаючи *C. pseudomaculosa* (Мраз не бачить у цьому сумнівів, хоча і волів би дослідити рослини з locus classicus цього таксону, який нині перебуває на окупованій території Донбасу і тому недоступний для досліджень).

Натомість *C. stoebe* 4x, судячи з наявних відомостей, поєднує рослини, які вітчизняними флористами відносилися як до таксонів ряду *Maculosae*, так і до ряду *Arenariae*, зокрема *C. borysthenica*. В майбутньому ще доведеться з'ясувати наскільки зразки *C. stoebe* 4x представлені серед гербарних зборів *C. borysthenica* і не виключено, що останній таксон є збірним і поєднує сукупність особин *C. arenaria* та *C. stoebe* 4x.

Навіть Грунер у діагнозі цього виду зазначив: «Species modo descripta inter *C. arenariam* M. B. et *C. Biebersteinii* DC. intermedia» (Gruner 1868). Однією із ключових ознак *C. borysthenica* (а також *C. odessana*) є пурпурові основи придатків листочків обгортки (Gruner 1868; Доброчаєва 1965; Черепанов 1994) — особливість, характерна і для *C. stoebe* 4x. Щоправда, в описі *C. borysthenica* також зазначено, що це — дворічні рослини, як і інші види ряду *Arenariae*. У зв'язку із цим актуальним є ідентифікація типу *C. borysthenica*.

Ще одна «піщана» волошка флори України — ендем Савранських пісків *C. savranica* — була описана як таксон, в якому поєднані ознаки рядів *Arenariae* і *Oviniae* (Доброчасва 1965). В близькості цього таксону до *C. arenaria* s. l. ми мали змогу переконатися безпосередньо *in situ*, вивчаючи рослинний покрив даного піщаного масиву. Але в західних джерелах цей вид ще з часів монографічної обробки Dostál'a (1976) прийнято розглядати у складі *C. stoebe* s. l. (Hilpold *et al.* 2014; *etc.*), імовірно, внаслідок його малознаності у Західній Європі. У зв'язку з цим систематичне положення *C. savranica* ще потребує спеціального дослідження.

Оскільки тетраплоїдний і ще не типіфікований підвид *C. stoebe* s. l. мало-відомий вітчизняним флористам, наводимо ключ для визначення обох таксонів (Wells *et al.* 2008; Mráz *et al.* 2011) та їх синоніми auct. fl. ucr.

— Рослини монокарпічні, дворічні; після відцвітання не утворюють зимуючих розеток (рідко однорічні або багаторічні); стебло одне, рідше їх кілька, 20–120 см; складне суцвіття волотисте, з відносно короткими гілками; кошики перед цвітінням широкояцевидні (відношення довжини до ширини в середньому 1,2), 7–11 мм в діаметрі; квіток (26–) 35–76 (–93); листочки обгортки зелені до яскраво-зеленого; бічних торочок на придатках 6–10 з кожного боку *C. stoebe* subsp. *stoebe* (*C. biebersteinii* DC. p. p. max., *C. maculosa* auct., *C. micranthos* S. G. Gmel. p. p. max., *C. pseudomaculosa* Dobrocz. p. p. max., *C. rhenana* Boreau, *C. stoebe* subsp. *australis* (Pancic ex A. Kern.) Greuter p. p.).

— Рослини полікарпічні, короткоживучі багаторічники; після відцвітання утворюють зимуючі розетки; стебел кілька до багатьох, 40–150 см; складне суцвіття волотисте, з довгими гілками; кошики перед цвітінням вузькояцевидні (відношення довжини до ширини в середньому 1,35), (5) 6–7 (8) мм в діаметрі; квіток у кошику (15–) 25–50 (–83); листочки обгортки темно-зелені, часто з фіолетовим відтінком; бічних торочок на придатках 4–7 із кожного боку *C. stoebe* 4x (тетраплоїдний цитотип) (*C. biebersteinii* DC. p. p., *C. borysthena* Gruner p. p., *C. micranthos* S. G. Gmel. p. p., *C. pseudomaculosa* Dobrocz. p. p., *C. stoebe* subsp. *australis* (Pancic ex A. Kern.) Greuter p. p.).

Наостанок відмітимо, що в майбутньому потребує уточнення і імміграційний статус *C. stoebe* 4x у різних регіонах України — не виключено, що первинний ареал цього таксону охоплює Закарпаття, Західний Лісостеп і Степ а в інших регіонах це — занесений адвентивний вид (кенофіт).

Таким чином, використання новітніх методів систематики створило засади не лише для вирішення цілого комплексу проблем у таксономії представників секції *Acrolophus* роду *Centaurea*, а і дозволило переосмислити внутрішньовидову структуру та об'єм політипічного виду *C. stoebe*. Як своєрідний феномен сприймається те, що цілком відособлений морфологічно та ізольований біологічно тетраплоїдний підвид довгий час «пропускався» багатьма

поколіннями монографів роду, в той час як зі складу *C. stoebe* s. l. були описані значно менш диференційовані морфологічно малі раси, чимало з яких узагалі не мають систематичного значення. Але відносно представників секції *Acrolophus* у флорі України в цілому окреслилися нові хорологічні та систематичні питання, які ще лише належить розв'язати в майбутньому.

Поширення *C. × varnensis* в Україні

Генетично пов'язаний із *C. stoebe* s. l. також маловідомий вітчизняним флористам нотовид *C. × varnensis*, який походить від гібридизації диплоїдних таксонів *C. diffusa* і *C. stoebe* subsp. *stoebe*. Для флори України Доброчаєва уже наводила гібрид *C. diffusa* × *C. micranthos* (Льїнська et al. 2016; Доброчаєва 1965) і згадала комбінацію *C. rhenana* × *C. diffusa* (Льїнська et al. 2016). Пізніше Цвелев описав під бінарною назвою гібрид *Centaurea* × *dobroczaevae* Tzvelev (*C. diffusa* × *C. pseudomaculosa*), який вказав і для Харківської області та зауважив, що цей нотовид має в цілому широкий ареал на півдні Східної Європи (Цвелев 1985). Нещодавно для території України було вказано кілька місцезнаходжень *C. × psammogena*, рослини з яких були відібрані для проведення генетичних досліджень (Blair & Hufbauer 2010).

Для флори сусідньої Румунії були наведені *C. diffusa* × *C. rhenana* (*C. × psammogena*) і *C. diffusa* × *C. micranthos* (*Centaurea* × *simonescui* J.Wagner & Prodan) (Prodan & Nyárády 1964). Всі ці комбінації і бінарні назви стосуються одного гібриду, який часто зустрічається саме під бінарною назвою *C. × psammogena* (Ochsmann 2001; Wells et al. 2014; etc.), але пріоритетною є назва *C. × varnensis* (Hilpold et al. 2014).

Морфологічно *C. × varnensis* має проміжні ознаки між обома батьківськими таксонами і в цих межах дуже варіює. Це монокарпічні рослини з овальним стеблом (не приземисті, як *C. diffusa* і не вузько-обернено-пірамідальні, як *C. stoebe* s. str.), досить сильно розгалуженим суцвіттям з невеликими вузько-яйцевидними кошиками 3,5–8 мм в діаметрі; квіти мають забарвлення від білого до пурпурового; на верхівці листочка обгортки частіше присутня колючка, але вона менш розвинута, ніж у *C. diffusa*, напівприлегла, переважно не колюча і має бурувате забарвлення.

Первинна батьківщина *C. × varnensis* — Європейський континент, а в Північну Америку він був занесений разом із *C. diffusa* та *C. stoebe* 4 х, хоча і зустрічається значно рідше від них (Ochsmann 2001). Проведення молекулярно-порівняльного вивчення популяцій із України та Північної Америки засвідчило, що на Американський континент *C. × varnensis* потрапив у вже стабілізованому вигляді, але подеколи приймав участь у зворотних схрещуваннях із *C. diffusa*. Натомість, в Україні відбувається постійне оновлення гібридного генотипу внаслідок тісного контакту батьківської пари (Blair & Hufbauer 2010).

Цікавими є номенклатурні особливості *C. × varnensis* у зв'язку з плоідністю в межах *C. stoebe* s. l. Цей нототаксон часто позначався як гібрид *C. diffusa* × *C. micranthos* — тобто, назва *C. micranthos* тут наведена для означення саме

диплоїдного таксону *C. stoebe* subsp. *stoebe*, що додатково делегітимізує цей епітет для позначення тетраплоїдного підвиду (що досить часто зустрічається) навіть в якості синоніму. Що ж до гібридизації *C. diffusa* і *C. stoebe* 4x — відомості про це суперечливі. За одними даними такі гібриди трапляються дуже рідко і є стерильними триплоїдами (Ochsmann 2001). За іншими — спеціально проведені досліді по схрещуванню *C. diffusa* і *C. stoebe* 4x закінчилися безрезультатно (Blair & Hufbauer 2010).

У нашій країні *C. × varnensis* зустрічається, імовірно, повсюдно, де перекриваються ареали *C. diffusa* і *C. stoebe* subsp. *stoebe*, але в більшості випадків він «проглядається» флористами. На основі літературних відомостей (Доброчасова 1965; Цвелев 1985; Blair & Hufbauer 2010; Ільїнська *et al.* 2016), гербарних матеріалів КВНА та власних польових досліджень ми здійснили першу інвентаризацію локалітетів цього нотовиду в Україні (Додаток) і наводимо картосхему його поширення (рис. 3).

На даний час відомі нам місцезнаходження *C. × varnensis* лише частково покривають імовірний ареал цього таксону, але майбутні дослідження дозволять заповнити відсутні хорологічні відомості. Найбільше знахідок цього нотовиду відомо з Правобережного Лісостепу і Донбасу.

В ході наших польових досліджень у місцезростаннях *C. × varnensis* або неподалік завжди були присутні обидва батьківські таксони — *C. diffusa* і *C. stoebe* subsp. *stoebe*. Це свідчить про належність принаймні частини виявлених зразків до гібридів першого покоління, що підтверджує опубліковані раніше відомості про постійну гібридизацію між цими рослинами на теренах України. Відомості про життєвість гібридних рослин у наших умовах і наявність стабілізованих популяцій, які зростають незалежно від батьківських таксонів, нині відсутні.

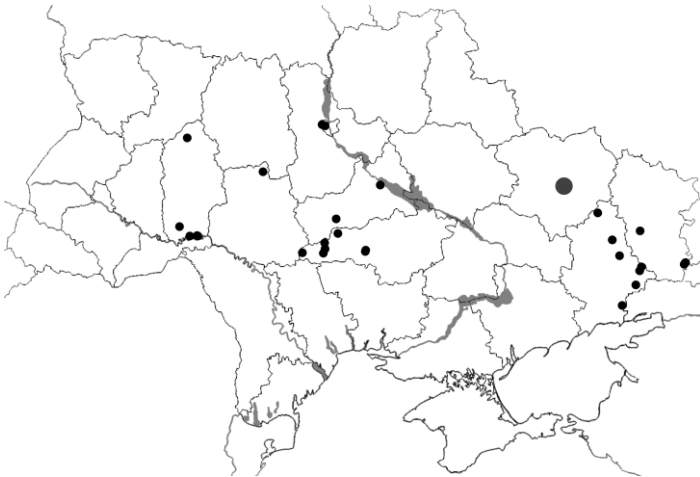


Рис. 3. Поширення *Centaurea × varnensis* в Україні (Додаток).

[Для Харківської обл. у праці Цвельова (1985) наведена лише загальна вказівка.]

Подяки

Щиро вдячний Патрікові Мразу та Андрію Новікову за наданий матеріал і цінні консультації, котрі були використані при написанні даної публікації.

Література • References

- Доброчасва, Д. М. 1965. Рід 928. Волошка — *Centaurea L.* *Флора УРСР. Том 12.* Наукова думка, Київ, 37–165.
- Львінська, А. П., В. В. Протопопова, М. В. Шевера (упор.). 2016. *Дарина Микитівна Доброчасва. До 100-річчя від дня народження.* Академперіодика, Київ, 1–168.
- Котов, М. І. 1965. Нові види, описані з флори УРСР, та їх критичний перегляд. *Український ботанічний журнал*, 2: 95–101.
- Мосякін, А. С. 2014. *Судинні рослини природної флори України, інвазійні у Північній Америці: еколого-географічний аналіз та моделювання потенційних ареалів:* дис. ... канд. біол. наук, 03.00.05 — ботаніка. Київ, 1–270.
- Определитель высших растений Украины.* 1987. [За ред. Ю. Н. Прокудина]. Наукова думка, Київ, 1–548.
- Цвелев, Н. Н. 1985. Заметки о некоторых видах европейской части СССР. *Новости систематики высших растений.* Наука, Ленинград, 22: 266–277.
- Черепанов, С. К. 1994. Род 110. Василек — *Centaurea L.* *Флора Европейской части СССР. Том 7.* Наука, СПб, 260–288.
- Шмальгаузен, И. 1897. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа: в 2 томах. Том 2.* Изд-во Киев. ун-та, Киев, I–XVI, 1–752.
- Blair, A. C., R. A. Huffbauer. 2010. Hybridization and invasion: One of North America's most devastating invasive plants shows evidence for a history of interspecific hybridization. *Evolutionary Applications*, 3 (1): 40–51. DOI:10.1111/j.1752-4571.2009.00097.x
- Dostál, J. 1976. 138. *Centaurea L.* *Flora Europaea. 4.* Cambridge University Press, London; New York; Melbourne, 254–301.
- Greuter, W. 2003. The Euro+Med treatment of Cardueae (Compositae): generic concepts and required new names. *Willdenowia*, 33: 49–61.
- Gruner, L. 1868. Enumeratio plantarum, quas anno 1865 ad flumina Borysthenum et Konkam inferiorem in Rossiae australis provinciis Catherinoslaviensi et Taurica (collegit). *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 51 (3): 406–459.
- Hilpold, A., N. Garcia-Jacas, R. Vilatersana, A. Susanna. 2014. Taxonomical and nomenclatural notes on *Centaurea*: A proposal of classification, a description of new sections and subsections, and a species list of the redefined section *Centaurea*. *Collectanea Botanica*, 33: 1–29. DOI:10.3989/collectbot.2013.v33.001
- Keil, D. J., J. Ochsmann. 2006. *Centaurea.* *Flora of North America North of Mexico, Volume 19.* Oxford University Press, New York, 181–199.
- Mosyakin, S. L., M. M. Fedoronchuk. 1999. *Vascular Plants of Ukraine. A nomenclatur checklist.* Kyiv, I–XXIII, 1–346.
- Mráz, P., R. S. Bourchier, U. A. Treier, U. Schaffner, H. Müller-Schärer. 2011. Polyploidy in phenotypic space and invasion context: a morphometric study of *Centaurea stoebe* s.l. *International Journal of Plant Sciences*, 172 (3): 386–402. DOI: 10.1086/658151
- Ochsmann, J. 2001. An overlooked knapweed hybrid in North America: *Centaurea ×psammogena* Gayer (diffuse knapweed × spotted knapweed) [Poster in *Internat. Knapweed Sympos., Coeur d'Alene, ID, USA*]. URL: <https://bit.ly/3aOOP9M>
- Ochsmann, J. 2000. Morphologische und molekularsystematische Untersuchungen an der *Centaurea stoebe* L. — Gruppe (Asteraceae — Cardueae) in Europa. *Dissertation Botanicae.* Berlin, Stuttgart, 324: 1–242.
- Prodan, I., E. I. Nyárády. 1964. Genul 582 *Centaurea L.* *Flora Reipublicae Popularis Romanicae. IX.* Acad. RPR., 785–951.

- Španiel, S., K. Marhold, I. Hodálová, J. Lihová. 2008. Diploid and Tetraploid Cytotypes of *Centaurea stoebe* (Asteraceae) in Central Europe: Morphological Differentiation and Cytotype Distribution Patterns. *Folia Geobotanica*, **43** (2): 131–158. DOI: 10.1007/s12224-008-9008-7
- Treier, U. A., O. Broennimann, S. Normand, A. Guisan, U. Schaffner, T. Steinger, H. Müller-Schärer. 2009. Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Ecology*, **90**: 1366–1377.
- Vivanco, J. M., H. P. Bais, F. R. Stermitz, G. C. Thelen, R. M. Callaway. 2004. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: Novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, **7** (4): 285–292. DOI:10.1111/j.1461-0248.2004.00576.x
- Wells, W., P. Geger, W. Nežadal. 2008. Zur Verbreitung von *Centaurea stoebe* L. subsp. *stoebe* und *Centaurea stoebe* subsp. *australis* (A. Kern.) Greuter (Asteraceae) im Nürnberger Becken. *Regnitz Flora — Mitteilungen des Vereins zur Erforschung der Flora des Regnitzgebietes*, **2**: 44–53.

Резюме

ШИНДЕР, О. Таксономічний комплекс *Centaurea stoebe* s. l. (Asteraceae) у флорі України. — На еколого-географічному етапі розвитку вітчизняної систематики рослин в межах *C. stoebe* s. l. для флори України були наведені три вікарні раси: *C. micranthos*, *C. pseudomaculosa*, *C. rhenana* та, імовірно, частково *C. borysthena*. На межі нового століття на основі сучасних методів було встановлено, що внутрішньовидова мінливість *C. stoebe* s. l. менша, ніж вважалося раніше, але він представлений двома біологічно несумісними генотипами — типовим диплоїдним і тетраплоїдним, які доцільно розглядати як окремі підвиди. Тетраплоїдний підвид залишається до нашого часу не типіфікованим, а також він є інвазійний у різних регіонах Європи та Північній Америці. За існуючими відомостями представлено попередні картосхеми поширення обох підвидів *C. stoebe* на території України, наведено їх основні синоніми, вказано головні ключові ознаки. Наведено відомості про маловідомий українським флористам нотовид *C. × varnensis*, представлено картосхему його поширення у нашій країні.

Додаток. Перелік місцезнаходжень *C. × varnensis* в Україні

Умовні позначення: !! — збори або визначення автора; «з.в.» — зразок було взято на визначення, але не гербаризовано.

Вінницька область: • м. Козятин: залізнична територія, між коліями, 49.7142, 28.8405, 22.10.2020, з.в.!!

Донецька область: • 48.581083, 37.91025, sub *C. × psammogena* (Blair & Hufbauer 2010); • Амвросіївський р-н: окр. с. Беляровка; в зарослях еремурусів на южном степненном щербистом склоне, 3.06.1979, И.И. Сикюра, Н.Е. Антонюк (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz (sub probably *C. × psammogena*), KWHN; • Грабова балка, біля с. Грабове, Дубовик! (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Доброчасова 1965); • «Мариуп. у. с. Греково. Обнаження сарматского известняка», 11.08.1923, Лавренко (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Льїнська et al. 2016); • Слов'янський р-н: с. Богородичне. На меловых обнажениях, 30.06.1972, В. Г. Собко (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*) KWHN; • бл. ст. Горловики, 1844, Срединский (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Льїнська et al. 2016); • Чистякове, Дубовик! (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Доброчасова 1965).

Київ: • 50.48075, 30.486306, sub *C. × psammogena* (Blair & Hufbauer 2010); • Куренівка, залізничні колії позаду комбикормового заводу (багато), 21.09.2008, Багацька (sub *C. pseudomaculosa*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), KWHN.

Кіровоградська область: • Благовіщенський р-н: с. Розношенське — зх. окрай, на обочині польової дороги на лесовому відслоненні, 15.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, КВНА; • Гайворонський р-н: с. Солгутове — пд.-сх. окол., правий берег Півд. Бугу, по стежці, на гранітному субстраті, 9.07.2018 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, КВНА; • Голованівський р-н: с. Межиричка — пн.-зх. окол., на узбіччі дороги, із батьк. видами, 5.07.2018 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • Голованівський р-н: с. Семидуби — пн. окол., по обочині польової дороги, між батьк. видів, 5.07.2018 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, КВНА; • м. Новоукраїнка: пн.-сх. частина, лівий гранітний схил до р. Чорний Ташлик, із батьк. видами, 48.327, 31.5382, 18.08.2019 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • м. Новоукраїнка: центр, правий гранітно-степовий схил до р. Чорний Ташлик, 48.32317, 31.52162, 18.08.2019 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • Новоархангельський р-н: с. Новоархангельськ, каменистий схил р. Синюхи, 18.08.1978, И. И. Мороз (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), КВНА.

Луганська область. • Довжанський р-н: [колиш.] Свердловський р-н, с. Провальє, каменистий схил с виходами сланца, 10.07.1980, И.И. Мороз (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), КВНА; • Кіровська міськрада: [колиш.] Лисичанський р-н, окр. пос. Донецкий, на степном каменистому склоне, часто, 1.08.1978, А.И. Дерипова (sub *C. micranthos*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), КВНА; • Провальський степ, Дубовик! (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Доброчасова 1965).

Хмельницька область: • Кам.-Подільський р-н: с. Колодіївка — пд.-сх. окол., ліва тераса Дністра, на обочині дороги, 25.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, КВНА; • Кам'янецька окр. с. Вербка. На насипу залізниці, 17.07.1925, Лавренко (sub *C. diffusa × C. micranthos*) (Ільїнська *et al.* 2016); • смт Стара Ушиця — зх. окол., пд.-сх. вапнякова стінка Бакотської затоки, вершина над Бакотським скельним монастирем, 26.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*) !!, КВНА; • смт Стара Ушиця — зх. окол., пд.-сх. вапнякова стінка Бакотської затоки, обабіч стежки біля скельного монастиря, 48°35'12.18" 26°59'53.81", 26.07.2019 (sub *C. × dobroczaevae*), з.в.!!; • «окрестности г. Славута, на склоне», 8.08.1978, Н.В. Конюшевская. — Det. И.И. Мороз (sub *C. pseudomaculosa*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (sub probably *C. × psammogena*), КВНА.

Харківська область: • без уточнення (Цвелев 1985).

Черкаська область: • 48.892, 30.675889, sub *C. × psammogena* (Blair & Hufbauer 2010); • м. Черкаси: [колиш.] с. Дахновка, сосновая изреженная посадка, 5.08.1972, И. И. Мороз (sub *C. diffusa*). — Det. 27.07.2017, М. Шевера, О. Кучер (sub non *C. diffusa*). — Det. 28.02.2018, О. Shynder (sub *C. pseudomaculosa*). — Det. 11.2020., P. Mráz. (*C. stoebe* 2x with introgression to *C. × psammogena*), КВНА.