

УДК 581.9 (47)

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ  
И ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ВИДОВ РОДА *OENOTHERA* L.  
(SUBSECT. *OENOTHERA*, *ONAGRACEAE*)  
В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ\***

**В.К. Тохтарь<sup>1</sup>, С.А. Грошенко<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Белгородский государственный национальный исследовательский университет

<sup>2</sup>«Питомник Саватеевых», Новый Оскол

Изучение гербарного материала видов рода *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, *Onagraceae*) в коллекциях LE, MW, MHA, MOSP, BSU, RV, KW, DNZ, полевые исследования, а также анализ основных публикаций по теме исследования позволили выявить характерные особенности распространения энотер. Сравнительный анализ современных ареалов видов свидетельствует о том, что среднецветковые виды в наибольшей степени приспособлены к климатическим различиям в Западной и Восточной Европе, обладают широкой экологической амплитудой и, поэтому, являются наиболее распространенными растениями. На основании изученных гербарных экземпляров энотер, собранных в Восточной Европе, установлен инвазионный потенциал видов, определены лимитирующие значения климатических факторов для наиболее инвазионных видов, представлены основные характеристики климатических ареалов видов.

**Ключевые слова:** *Oenothera*, особенности распространения, инвазионный потенциал вида, климатические ареалы, Восточная Европа.

Одной из наиболее важных проблем современной ботаники является определение эколого-биологических признаков, обеспечивающих конкурентное превосходство активно внедряющихся видов растений над близкородственными, которые не проявляют способности к натурализации. Для понимания основных механизмов инвазий растений в различных регионах необходим анализ факторов, детерминирующих натурализацию видов.

Выявление закономерностей внедрения в естественные сообщества растений возможно на модельных объектах, обладающих общностью эволюционной и филогенетической истории развития,

---

\* Исследования выполнены в рамках реализации государственного задания Министерства образования и науки РФ Белгородским государственным национальным исследовательским университетом на 2013 год (№ проекта 5.2614.2011)

комплексом близких эколого-биологических характеристик, которые способствуют обособлению конкретной группы растений. Результаты, полученные при изучении модельных объектов, могут быть также экстраполированы на другие, сходные по тем или иным параметрам группы растений.

Для изучения особенностей распространения и инвазионной активности видов нами был выбран модельный род *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, *Onagraceae*), который характеризуется интенсивными видообразовательными процессами, происходящими в нем благодаря особой системе размножения, гибридизационным процессам и высокому инвазионному потенциалу видов этой секции. Виды этого рода обычно достаточно хорошо представлены в Гербариях федерального, регионального и областного значения, хотя многие из них определены неправильно. Это позволяет провести критический анализ сведений о распространении видов рода *Oenothera* (subsect. *Oenothera*), определить основные факторы, влияющие на успешность их расселения в различных условиях, оценить инвазионный потенциал этой группы растений.

Целью исследования было изучение инвазионного потенциала видов рода *Oenothera* subsect. *Oenothera* (*Onagraceae*) и оценка факторов, способствующих успешной инвазии этой группы растений на основании критического анализа гербарных, литературных и оригинальных данных о распространении видов.

Исследование особенностей распространения и инвазий видов рода *Oenothera* (subsect. *Oenothera*) в Восточной Европе было проведено на основании критического изучения гербарного материала в Гербариях LE, MW, MHA, MOSP, BSU, RV, KW, DNZ, полевых исследований [1–3; 6–8], а также анализа ключевых публикаций по теме исследования [5].

Распространение видов энотер и их микроэволюция в антропогенных местообитаниях Европы происходит дифференцированно в зависимости от комплекса климатических и антропогенных факторов [4]. В антропогенных условиях виды реализуют свой природный потенциал: способность произрастать на бедных неструктурированных подвижных и эродированных субстратах [4; 6]. Процессы распространения и микроэволюции видов в антропогенных местообитаниях Европы происходят под влиянием природно-климатических факторов.

Изучение гербарных экземпляров энотер позволило определить преимущественные способы заноса видов, их ареалы и инвазионный потенциал растений. Количество местонахождений приведено в таблице 1, где отображен характер распространения видов рода *Oenothera* в странах Восточной Европы, учитывая их приуроченность к различным

типам местообитаний в пределах железных дорог, магистральных автомобильных дорог и крупных рек. По нашим данным в Восточной Европе отмечено свыше 1500 местонахождений энотер. Сравнительный анализ особенностей распространения видов свидетельствует о том, что 39 % от всех произрастающих на данной территории видов попадает в различные регионы по железным дорогам, 32 % мигрирует вдоль автомагистралей, а 29 % видов расселяются вдоль рек. Основными экотопами, которые колонизируют инвазионные виды энотер, являются железные дороги, обочины автодорог и берега рек. Декоративные виды попадают в различные регионы, вследствие дичания их из культуры.

Таблица 1

Количество местонахождений видов рода *Oenothera* L. в различных регионах

Вид	Латвия	Литва	Эстония	Украина	Беларусь	Молдова	Россия	ВСЕГО
Активные инвазионные виды								
<i>Oe. biennis</i>	200	26	20	294	56	6	358	960
<i>Oe. rubricaulis</i>	181	61	14	60	102		120	315
<i>Oe. depressa</i>	4	2		33	5		16	60
Инвазионные виды								
<i>Oe. casimiri</i>	28	18		2	11			59
<i>Oe. hoelscheri</i>	1	1		21	7			30
<i>Oe. canovirens</i>	7			3			3	13
Неинвазионные виды								
<i>Oe. glazioviana</i>				9	2	1	4	16
<i>Oe. ammophila</i>		2		3	8			13
<i>Oe. suaveolens</i>	9			3		1		13
<i>Oe. perangusta</i>	3		4		4			11
<i>Oe. wiennii</i>		1		3	3		1	8
<i>Oe. fallax</i>				2	1		3	6
<i>Oe. laciniata</i>		3					2	5
<i>Oe. acutifolia</i>					4			4
<i>Oe. parviflora</i>				3	1			4
<i>Oe. oakesiana</i>					1		1	2
<i>Oe. albipercurva</i>					1			1
<i>Oe. royfraseri</i>					1			1
<i>Oe. pycnocarpa</i>				1				1

Чаще всего они относятся к нестабильному элементу флоры и встречаются в полях, на территориях ботанических садов, в клумбах и палисадниках. К ним в первую очередь относятся *Oe. glazioviana* Micheli, *Oe. perangusta* Gates, *Oe. macrocarpa* Nutt, *Oe. tetragona* Roth. Появление и распространение гибридных видов, например, *Oe. fallax* Renner em Rostanski и *Oe. wienii* Renner ex Rostański, зависит в первую очередь от степени встречаемости парентальных видов в различных экотопах. Наибольшая вероятность одновременного появления родительских видов в одном местообитании существует на железных дорогах, где чаще всего и отмечаются эти виды.

Изучение данных о присутствии видов энотер в Западной и Восточной Европе позволяет говорить о ряде существенных различий в характере распространения видов. Морфологически недавно образованные и описанные в Европе виды, очевидно, развиваются по трем основным филогенетическим направлениям в зависимости от размеров частей цветка, которые часто рассматриваются как важные таксономические признаки. Мелкоцветковые виды, очевидно, развиваются по пути редукции цветка, среднецветковые растения сохраняют средние размеры, а виды из комплекса *Oe. glazioviana* обладают крупными цветками. Анализ гербарных экземпляров и литературных данных показал, что прослеживается тенденция численного уменьшения встречаемости и обилия мелко- и крупноцветковых видов энотер в направлении с Запада на Восток Европы (табл. 2).

Таблица 2

Количество гербарных образцов видов энотер  
в странах Восточной Европы

Виды рода <i>Oenothera</i>	Эстония	Латвия	Литва	Беларусь	Украина	Молдова	Россия
Мелкоцветковые	4	3	2	20	6	0	0
Среднецветковые	34	421	109	185	420	6	508
Крупноцветковые	0	9	0	2	12	2	4

Отдельной эволюционной ветвью в морфологии энотер является группа видов с клейстогамными цветками, к которым относятся виды из группы *Oe. villosa* Thunberg s.l. Некоторые из них проявляют нарастающую в последнее время, крайнюю степень агрессивности при колонизации природных и даже токсичных техногенных местообитаний. Среди жизненных форм энотер успешно распространяются двулетние виды, а однолетники чаще всего являются эфемерофитами.

Таблица 3

Границы природно-климатических факторов, в пределах которых распространены виды рода *Oenothera* в Восточной Европе

Вид	Границы ареалов		Высота над уровнем моря, м	Осадки, мм	Средне-годовая t, °С	Диапазон t		Типы почв*	Тип растительности**
	северная широта, °	восточная долгота, °				min средняя, °С	Max средняя, °С		
<i>Oe. biennis</i>	45–65	22–50	1–1200	250–1200	5–10.5	-16–+2.1	12–24	1,2,3,4,5,6,7	a,b,c,d,e,f,g,h,i,j
<i>Oe. rubricaulis</i>	44–65	23.5–50	1–367	250–650	5–10.5	-16–+2.1	12–24	1,3,5,6	a,b,c,d,e,f,i,j
<i>Oe. depressa</i>	46.3–57	23.2–38	8–639	350–800	5–10.1	-8–+2.1	16–23	1,2,3,4,5,6,7	d,c,e,f,h,i
<i>Oe. hoelscheri</i>	46.1–57	22.2–39.2	2–639	400–950	5–10.1	-7–+2.1	17.1–23	1,2,3,4,5,6,7	b,c,d,e,i,j
<i>Oe. canovirens</i>	46.4–57.5	24–35.1	8–155	400–650	5.5–9.75	-8–-3	19–23	1,3	b,c,d,e,i
<i>Oe. casimiri</i>	48–57.5	21–85	0–507	490–950	5.5–10.1	-6.1–+2.1	17–23	1,3,7	b,c,d,e,g
<i>Oe. depressa</i> × <i>biennis</i>	56.6	24.11	11	650	7.6	-4.9	20.0	5	c
<i>Oe. pycnocarpa</i>	48.27	22.19	450	950	8.5	-3.0	20.0	7	e
<i>Oe. biennis</i> × <i>pycnocarpa</i>	48.32	22.27	553	950	8.5	-3	20	7	e
<i>Oe. glazioviana</i>	44.3–53.5	6–58.4	6–584	400–650	5.5–10.5	-8–-1	16.9–23	1,2,3,4,5,6,7	c,e,f,i,j
<i>Oe. acutifolia</i>	52–53.5	23.5–24.2	130–218	550–650	5.5–6.5	-6.1–-4.7	17.1–18.8	1	e
<i>Oe. suaveolens</i>	46.1–57	22.6–28.3	7–293	500–1000	6.5–9.5	-5–-3.5	18–23	1,2,3,7	b,c,d,e,f
<i>Oe. suaveolens</i> × <i>biennis</i>	56.6	24.11	11	650	7.6	-4.9	20.0	5	c
<i>Oe. albipercurva</i>	52.05	23.42	146	548	7.5	-4.3	19.3	1	e
<i>Oe. ammohila</i>	50.2–54.1	23.4–21.3	120–167	500–650	6–10	-6.5–+2.1	17.1–19.3	1,2,5	c,e
<i>Oe. ammophila</i> × <i>rubricaulis</i>	50.2–56.6	23.5–30.3	11–185	520–650	6.5–10.1	-6.0–+2.1	20.0–18.1	1,5	c,e
<i>Oe. laciniata</i>	55.3–55.5	21–24	1–122	580–710	9.9–10.1	+1.8–+2.1	17.9–18.1	1	e
<i>Oe. fallax</i>	47.2–53.6	27.9–39.5	109–218	600–650	5.5–7.75	-6	17–21	1,3,5	c,e
<i>Oe. oakesiana</i>	52.23	23.13	138	548	7.5	-4.3	19.3	1	d,e
<i>Oe. parviflora</i>	48.3–52	22.1–30.3	120–263	548–750	6.5–9.25	-6–-3	18–21.5	1,2,5	c,e
<i>Oe. perangusta</i>	52.2–58	23–31.5	7–218	580–700	5–8.55	-6–-4.9	16–22	1	b,d,e
<i>Oe. perangusta</i> × <i>rubricaulis</i>	53.52	27.94	218	646	5.5	-6.1	17.1	1	d
<i>Oe. royfraseri</i>	53.52	27.94	218	646	5.5	-6.1	17.1	1	d
<i>Oe. wienni</i>	48–55	23.4–37.5	108–272	490–670	5–10.1	-8–+2.1	17.2–22.0	1,3,5,7	d,c,e,,i

Примечание. \*Типы почв: 1 – дерново подзолистые широколиственно-темнохвойных смешанных лесов; 2 – серые лесные широколиственных континентальных лесов; 3 – черноземы степей типичные обыкновенные и южные; 4 – черноземы лесостепей оподзоленные и выщелоченные; 5 – пойменные; 6 – каштановые сухих степей; 7 – горно-лесные (бурые и серые) широколиственных лесов; \*\*Типы растительности: a – темнохвойные таежные леса (ель кедр пихта); b – сосновые леса; c – растительность пойм; d – широколиственно-темнохвойные смешанные леса; e – широколиственные и сосново-широколиственные леса; f – темнохвойно-широколиственные и широколиственные леса горных территорий; g – темнохвойные леса горных территорий h – луговые степи и степные луга (лесостепь); i – дерновиннозлаковые и разнотравно-дерновиннозлаковые степи; j – полынно-дерновиннозлаковые опустыненные степи.

Таким образом, критический анализ данных о распространении и инвазионной активности видов и их принадлежности к различным по морфологии линиям позволяет сделать вывод о том, что виды из группы *Oe. biennis* L. s. str., характеризующиеся средними размерами цветка, способны произрастать в различных условиях и обладают обычно более широкой экологической амплитудой. Более ксерофильный и достаточно агрессивный в последнее время *Oe. depressa* E. Green также активен и способен внедряться в солончаковые сообщества по побережью Азовского моря, в природные местообитания поймы реки Северский Донец и в токсичные техногенные экотопы. Вместе с тем, оптимум экологических амплитуд многих энотер, которые относятся к *sectio Oenothera*, subsect. *Oenothera* связан с таковым у предковых видов, предпочитающих песчаные, иногда слегка засоленные и пересыхающие природные местообитания в долинах рек, на залежных землях, эродированных склонах и осыпях. Поэтому и в антропогенных условиях эти виды способны захватывать подобные своим естественным местообитаниям экотопы.

В результате критического анализа гербарных материалов и оригинальных данных, а также при наложении составленных нами карт распространения видов на карты рельефа, климата, растительности различных природно-климатических зон стало возможным проанализировать характер распространения энотер и приуроченность видов рода *Oenothera* к конкретным условиям среды (табл. 3).

Установлено, что *Oe. biennis* занимает наибольшую площадь в Восточной Европе по сравнению с другими видами. Этот вид произрастает на территории, ограниченной 45–65° северной широты и 22–50° восточной долготы. Он распространен во всех типах растительности, но наиболее часто встречается в сосновых широколиственных и сосново-широколиственных лесах и растительности пойм, на высоте от 1 до 1200 м над уровнем моря. Вид предпочитает среднегодовую температуру 5–10.5° С, произрастает на территориях с различным количеством выпавших осадков (от 250 до 1200 мм). *Oe. biennis* произрастает во всех почвенных условиях, характерных для территорий Восточной Европы. Этот вид проявляет высокую толерантность к природно-климатическим и антропогенным условиям и занимает наиболее широкий ареал в Восточной Европе.

*Oe. rubricaulis* Kleb. в сравнении с *Oe. biennis* занимает меньшую площадь на территории Восточной Европы и ограничивается территорией от 44 до 65° северной широты и от 23.5 до 50° восточной долготы. Вид также распространен практически во всех типах растительности за исключением темнохвойных лесов горных территорий и лесостепей, но, как и *Oe. biennis*, он произрастает преимущественно в сосновых, широколиственных лесах и в пределах

растительности пойм рек. Он отмечен в диапазоне от 1 до 367 м над уровнем моря. Среднегодовая температура условий произрастания вида от 5 до 10,5° С. Вид встречается на территориях с различным количеством выпавших осадков (250–650 мм). *Oe. rubricaulis* не отмечен на типах почв серых лесных широколиственных континентальных лесов, на черноземах лесостепей оподзоленных и выщелоченных и горнолесных (бурые и серые) широколиственных лесов. По степени инвазивности вид стоит на втором месте после *Oe. biennis*.

*Oe. depressa* занимает территории в пределах от 46.3 до 57° северной широты и от 23.2 до 38° восточной долготы. Вид распространен в различных хвойных и широколиственных лесах, предпочитает сосновые, широколиственные леса и растительность пойм. Он произрастает на высоте от 1 до 367 м над уровнем моря, в диапазоне среднегодовых температур от 5 до 10,1° С. Вид отмечен на территориях с различным количеством выпавших осадков (350–850 мм), встречается на всех типах почв, характерных для территории Восточной Европы.

*Oe. hoelscheri* Renner ex Rostanski занимает территорию, ограниченную 46.1–57° северной широты и 22.2–39.2° восточной долготы. Он распространен в хвойных и широколиственных лесах, предпочитает сосновые, широколиственные леса и растительность пойм. Вид произрастает в диапазоне от 2 до 639 м над уровнем моря, предпочитает среднегодовую температуру от 5 до 10,1° С. Его местообитания характеризуются более высоким количеством выпадающих осадков (400–950 мм) в сравнении с остальными инвазионными видами. Вид встречается на всех типах почв Восточной Европы.

Исходя из анализа количества отмеченных местонахождений, можно сделать вывод о том, что виды энотер, обладающие наибольшим инвазионным потенциалом, способны произрастать в широком диапазоне климатических условий в сравнении с другими изученными видами.

Таким образом, по результатам наших исследований к активным инвазионными видам нами отнесены: *Oe. biennis*, *Oe. rubricaulis*, *Oe. depressa*, среднеинвазионным: *Oe. casimiri* Rostanski, *Oe. hoelscheri*, *Oe. canovirens* Steele, неинвазионным – *Oe. glazioviana*, *Oe. ammophila* Focke, *Oe. suaveolens* Desf., *Oe. perangusta*, *Oe. wienni*, *Oe. fallax*, *Oe. laciniata* Hill, *Oe. acutifolia* Rostanski, *Oe. oakesiana* (A. Gray) J.W. Robbins ex S. Watson et Coulter, *Oe. parviflora* L., *Oe. albipercurva* Renner ex Hudziok, *Oe. royfraseri* R. Gates, *Oe. pycnocarpa* G.F. Atk. et Bartlett. *Oe. biennis* распространен в широком диапазоне характеристик увлажнения (от 250 до 1200 мм осадков в год) и среднегодовых

температур (мин -16, макс +24 °С), *Oe. rubricaulis* и *Oe. depressa* также способны произрастать в различных температурных условиях (от -16 до +24 °С и от -8 до +23 °С соответственно) и выдерживает разные режимы осадков (от 250 до 650 мм и от 350 до 800 мм). Ареалы среднеинвазионных и неинвазионных видов лежат в пределах более узких границ изученных природно-климатических факторов.

### Список литературы

1. Бурда Р.И., Тохтарь В.К. Загроза біологічного забруднення довкілля України північноамериканськими видами // Укр. ботан. журн. 1998. 55, № 2. С. 127–132.
2. Ростанськи К., Тохтарь В.К., Шевера М.В. Нові для флори України види роду *Oenothera* L. // Укр. ботан. журн. 1997. Т. 54, № 2. С. 173–177.
3. Тохтарь В.К. Антропохорное распространение видов рода *Oenothera* L. (*Onagraceae*) в антропогенных экотопах Европы // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: материалы Междун. конф. (15–17 мая 2003). М.; Тула, 2003. С. 100–102.
4. Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К. Грошенко С.А. Микроэволюция и инвазивность видов рода *Oenothera* L. в Европе // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 194–206.
5. Rostanski K., Rostanski A., Shevera M., Tokhtar V.K. *Oenothera* in Ukraine // The genus *Oenothera* L. in Eastern Europe. Cracow: W. Szafer Institute of Botany, 2004. 134 p.
6. Wittig R., Lenker K.-H., Tokhtar V.K. Zur Sociologie von Arten der Gattung *Oenothera* L. im Rheintal von Arnheim (NL) bis Mülhouse (F) // Tuexenia. 1999. Bd. 19. S. 447–467.
7. Wittig R., Tokhtar V.K. Die Häufigkeit von *Oenothera*-Arten im westlichen Mitteleuropa // Feddes Repertorium. 2003. Bd. 114, № 5–6. S. 372–379.
8. Wittig R., Tokhtar V.K. *Oenothera*-Arten auf industriebrachen im westfälischen Ruhrgebiet // Nature und Heimat. 2002. Bd. 62, № 1. S. 29–32.

**PECULIARITIES OF DISTRIBUTION  
AND INVASIVE POTENTIAL  
OF THE GENUS *OENOTHERA* L. SPECIES  
(SUBSECT. *OENOTHERA*, ONAGRACEAE)  
IN EUROPE**

**V.K. Tokhtar<sup>1</sup>, S.A. Groshenko<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Belgorod State National Research University

<sup>2</sup>«Savateev Kennel», Novy Oskol

The study of herbarium material of the genus *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, *Onagraceae*) in the herbarium of the Western (FR, B, PRA, IB PAN KTU) and Eastern (LE, MW, MHA, MOSP, BSU, RV, KW, DNZ) Europe, field researches conducted in Germany, France, Holland, Poland, the Czech Republic, Slovakia, Ukraine and Russia, as well as analysis of key publications on the topic of research allowed to reveal the characteristics of the spread of evening primrose. It is established that a group of evening primrose species with large-, medium- and small flowers occupy different habitats. Their areas are being formed depending on climatic factors. Among them, the most important differentiating streams of migratory species are temperature and rainfall. Species with middle size of flowers are the most suited to the climatic differences in Western and Eastern Europe, have a wide ecological amplitude and, therefore, are the most common species in Europe. Based on the study of herbarium specimens, evening primrose collected in Eastern Europe species are divided into groups according to their degree of invasiveness, defined limiting values of climatic factors and the main characteristics of climatic areas of species.

**Keywords:** *Oenothera* L., peculiarities of distribution, species invasive potential, climatic areas, Europe

*Об авторах:*

ТОХТАРЬ Валерий Константинович—доктор биологических наук, директор ботанического сада НИУ «Белгородский государственный университет», 308015, Белгород, ул. Победы, д. 85, e-mail: tokhtar@bsu.edu.ru

ГРОШЕНКО Сергей Александрович—кандидат биологических наук, директор «Питомника Саватеевых», 309642, Новый Оскол, ул. Лесопитомник, д. 11.