

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ И ИНВАЗИВНОСТЬ ВИДОВ РОДА *OENOTHERA* L. В ЕВРОПЕ

© 2011 Тохтарь В.К.¹, Виноградова Ю.К.², Грошенко А.С.¹

¹ Белгородский государственный университет, 308015, г. Белгород, ул. Победы, 85;
tokhtar@bsu.edu.ru

² Главный ботанический сад им. Цицина РАН, г. Москва, ул. Ботаническая, 4;
gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2010

Род *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, Onagraceae) служит удобным модельным объектом для изучения эволюции инвазивности заносных растений, поскольку благодаря наличию специального генетического механизма размножения (перманентной гетерозиготной транслокации) в результате скрещивания образуются гибриды с устойчивым комплексом морфологических признаков.

В результате анализа собственных и литературных данных по распространению гибридогенных и парентальных видов и степени их внедрения в естественные фитоценозы Европы выделены группы видов различного инвазионного статуса. Установлена прямая зависимость между степенью инвазивности парентальных видов и инвазионным статусом гибридогенного вида. Группа активных инвазионных гибридов, в основном, происходит от родителей, относящихся к активным парентальным видам. Наиболее активные инвазионные гибриды образовались в результате скрещивания североамериканских видов с европейскими. Возможно, это связано с эффектом гетерозиса, который возникает при гибридизации изолированных в природе геномов. Установлено, что новая эволюционная ветвь кольцеобразующих видов энотер отличается более высокой инвазивностью по сравнению с бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов инвазивность тем выше, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для таксона.

Ключевые слова: *Oenothera* L., микроэволюция, гибридизация, инвазивность, Европа.

Введение

Влияние неаборигенных организмов на биосферу приобретает глобальное значение, поскольку в настоящее время проблемы, связанные с их распространением, могут быть решены лишь на международном уровне. Локальные меры уже не приносят позитивных результатов, поскольку экспансия неаборигенных организмов не признает границ.

Определение механизмов микроэволюции и устойчивости инвазионных видов при внедрении в естественные сообщества является особенно актуальным в связи с возрастанием антропогенного воздействия и прогрессирующим увеличением доли

нарушенных и квазиприродных местообитаний. В настоящее время не вызывает сомнения, что степень инвазивности конкретного вида зависит от взаимодействия биологических особенностей вида, географических, климатических и экологических условий среды. Сочетание этих факторов может приводить к изменению (эволюции) степени инвазивности вида во времени. Основные закономерности этого процесса выявлены не так давно [Виноградова, 1992], однако проблеме гибридизации до сих пор не уделялось должного внимания. Между тем, С. Элстрандом и К. Ширинбеком [Ellstrand, Schierenbeck, 2000] отмечено,

что гибридизация может служить стимулом для повышения инвазивной активности видов и часто приводит к критическим эволюционным изменениям в экосистемах, которые приводят к необратимым изменениям в них.

Долгое время географическая изоляция признавалась важнейшим фактором в ограничении воздействия гибридизации. Однако в настоящее время близкородственные таксоны вступают в контакт друг с другом с помощью множества антропогенных «коридоров» [Williamson, 1996]. Например, межрегиональная иммиграция происходит при интродукции растений в питомники и сопутствующем ей ненамеренном перемещении вредителей растений и возбудителей болезней [Neuwood, 1989]. Интродукция может быть частой и повторяющейся, что значительно увеличивает иммиграционный поток.

Одно из потенциальных последствий гибридизации состоит в том, что гибрид в состоянии внедриться на территорию, которую не смогли колонизировать родительские виды. Предполагается, что возрастающая конкурентоспособность и инвазивность гибридов могут быть результатом изменений в распределении ресурсов из-за сил отбора в новой среде обитания, что приводит к быстрым изменениям в относительной устойчивости видов [Blossey, Nötzold, 1995; Blossey, Kamil, 1996].

Объект и методика исследования

Модельный объект – род *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, Onagraceae) – является в Европе одним из наиболее распространенных родов американского происхождения. Энотеры отличаются значительным инвазионным потенциалом, который объясняется наличием особого генетического механизма (перманентной гетерозиготной транслокации) [Renner, 1917; Cleland 1964; Dietrich et al., 1998], обеспечивающего при скрещивании возникновение гибрида с константными морфологическими признаками. В

мейозе хромосомы некоторых видов могут сливаться и образовывать кольца, так называемые комплексы Реннера [Renner, 1917], и генетическая информация от родителей к потомству передается сцепленным блоком. Гомозиготные растения погибают из-за наличия комплекса сбалансированных леталей, тогда как гибридные растения успешно развиваются. В смешанных популяциях микровидов энотеры способны к прямому и возвратному скрещиванию, которое может происходить многократно. В результате этого в Европе возникло большое число видов, микровидов и рас, адаптированных к локальным условиям и имеющих порой неясный таксономический статус. Генотипические различия между видами заключаются в размерах и числе хромосомных колец и бивалентов при обычно одинаковом их количестве ($2n=14$). Основными источниками появления новых форм и видов у энотер являются: возможности обмена участками хромосом с последующим возвратным скрещиванием, обмен генами между кольцами Реннера, возникновение реципрокных транслокаций, которые приводят к образованию новых комбинаций колец и бивалентов различной формы [Grant, 1981]. Ввиду интенсивного видообразования род довольно сложный, и существуют различные его таксономические трактовки [Rostański, 1982, 1998; Скворцов, 1996; Dietrich et al., 1998; Wittig et al., 1999; Wittig, Tokhtar, 2002; 2003; Rostański et al., 2004].

Со времени появления энотер в Европе здесь описано большое количество новых видов. Так, Г. Худзиок [Hudziok, 1968] описал в Германии свыше 100 новых таксонов, что позволяет считать территорию этой страны одним из центров формирования вторичного ареала рода. Новые виды описаны также в Италии [Soldano, 1979], Чехии и Словакии [Jehlík, Rostański, 1995], Германии [Gutte, Rostański, 1971], Англии [Rostański, 1982], Литве [Rostański et al., 2004] и в других странах. Поэтому род является

удобной моделью, позволяющей проследить особенности распространения и эволюцию инвазивности видов в Европе.

Проведено сравнение степени инвазивности гибридов и их родительских (парентальных) видов. Изучено наследование способности видов к инвазии в различных природно-климатических условиях. Такой подход позволяет приблизиться к пониманию механизма эволюции инвазивности у растений в связи с их генетическими особенностями.

Обобщен обширный оригинальный, литературный и гербарный материал по хорологии видов энотер в Западной и Восточной Европе. Изучены многочисленные локалитеты в Германии (федеральные земли Северный Рейн-Вестфалия, Гессен, Баден-Вюртенберг), Франции (Эльзас) [Wittig et al., 1999; Wittig, Tokhtar, 2002; 2003; Тохтарь, 2003], Чехии, Словакии, Польше, Украине и России [Rostański et al., 2004]. Проанализированы материалы гербариев Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, LE), Главного ботанического сада РАН (г. Москва, МНА), Московского государственного университета (г. Москва, MW), Московского педагогического университета (г. Москва, MOSP), Южного федерального университета (г. Ростов, Россия, RV), Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (г. Киев, Украина, KW), Донецкого ботанического сада НАН Украины (г. Донецк, Украина, DNZ), Силезского университета (г. Катовице, Польша, KTU), Института ботаники Чешской Академии наук (г. Пругонице, Чехия, PR), ботанического сада Берлин-Далем (г. Берлин, Германия, B), Секенбергианум музея (г. Франкфурт-на-Майне, Германия, SNG), Природного музея (г. Висбаден, Германия).

Виды рода *Oenothera* мы рассматривали согласно концепции Кшиштофа Ростаньски, поскольку она позволяет более детально анализировать процесс инвазии энотер в Европе вне

зависимости от статуса того или иного таксона. Поэтому латинские названия растений, в целом, приведены по его работам [Rostański, 1998; Rostański et al., 2004].

Возрастание степени инвазивности видов и ее эволюцию можно проследить путем анализа хорологических особенностей родительских и произошедших от них гибридных видов. Мы провели сравнение следующих характеристик энотер: 1) время происхождения гибридного вида; 2) степень инвазивности парентальных видов; 3) географическое происхождение родительских видов; 4) частота встречаемости парентальных видов в смешанных популяциях; 5) генетические факторы (гетерозис, возможность скрещивания между культивируемыми и занесенными видами, группы кольцеобразующих и бивалентных видов); 6) морфологические особенности вновь образовавшихся видов; 7) цитологические типы энотер в различных группах инвазивности.

Для того чтобы разграничить виды, проявляющие различные стратегии распространения в текущий момент времени, они разбиты на «активные инвазионные», «инвазионные», «натурализующиеся» и «неинвазионные». К активным инвазионным видам мы относим виды, интенсивно расширяющие область своего распространения в настоящее время и колонизирующие все новые типы экотопов. К инвазионным видам относим виды, внедрившиеся в природные и антропогенные растительные сообщества и не проявляющие тенденции к распространению в новые типы экотопов. Натурализующиеся виды – растения, находящиеся в данный момент на начальных стадиях натурализации. Неинвазионные – виды, распространенные локально и не проявляющие тенденции к внедрению в естественные сообщества. Упомянутые характеристики приведены в таблицах 1, 2.

Результаты и обсуждение

Анализ распространения гибридных и парентальных видов в Европе свидетельствует, что у энотер время происхождения вида, по всей видимости, не оказывает существенного воздействия на степень его инвазивности. Возможно, это связано с тем, что большинство видов энотер образовались в Европе очень быстро, практически одновременно.

В таблице 1 приведены характерные примеры, отражающие основные тенденции изменения инвазионной активности у парентальных и гибридных видов энотер. Они подтверждают общие закономерности, выявленные нами при анализе особенностей распространения 25 видов. Все девять гибридных видов, которые обладают высокой инвазивностью в Европе, произошли от скрещивания парентальных видов с высокой степенью инвазивности. Проведенные нами исследования позволили установить, что гибридогенные виды, проявляющие высокий инвазионный потенциал, образуются чаще в случае, если хотя бы один из родительских видов относится к группе «активных инвазионных» (табл. 1). Случаи, когда гибридный вид не является активным инвазионным, несмотря на высокий инвазионный статус одного из родителей, мы объясняем недавним возникновением гибрида и прогнозируем в будущем повышение его инвазионного статуса. Наличие *Oe. biennis* L. в качестве одного из парентальных видов гибрида содействует повышению его инвазивности (табл. 1). Анализ происхождения парентальных видов показывает, что самые агрессивные гибриды произошли в результате скрещивания географически удаленных североамериканских и европейских видов. В гибридном потомстве этих видов во многих случаях наблюдается эффект, схожий с явлением гетерозиса при гибридизации удаленных географически изолированных линий (табл. 1).

Нами также отмечено, что частота встречаемости родительских видов имеет важное значение для реализации потенциальной возможности гибридизации, так как в этом случае вероятность скрещивания между парентальными видами существенно увеличивается. Это подтверждается нашими оригинальными исследованиями смешанных популяций энотер в Европе [Wittig et al., 1999; Wittig, Tokhtar, 2002; 2003], где наряду с родительскими обычно присутствует большое количество гибридных растений. Распространение парентальных видов в Европе и частота их встречаемости оценивались также исходя из данных монографа рода *Oenothera* L. К. Ростаński [Rostański et al., 2004; 2010].

Несмотря на сходство морфологических признаков у близких видов энотер, степень их инвазивности может существенно отличаться, что, очевидно, объясняется генетическими особенностями видов. Так, например, *Oe. fallax* Renner, который является гибридом между *Oe. glazioviana* Micheli и *Oe. biennis*, относится к одним из наиболее активных инвазионных видов в Западной Европе, а крайне близкий к нему *Oe. moravica* V. Jehlík et Rostański – распространен локально лишь в ряде местообитаний в Моравии (Чехия). *Oe. glazioviana* достаточно обычен в Западной и, реже, в Восточной Европе, а незначительно отличающийся от него *Oe. coronifera* Renner отмечен лишь в нескольких местообитаниях в Европе. Большая популяция этого вида издавна известна в Германии в окрестностях г. Берлина в районе Бранденбурга, а недавно найдена и в Южной Богемии в Чехии [Mihulka et al., 2003]. Особенно яркими примерами в этом отношении являются гибридогенные виды, которые нередко имеют морфологическое сходство с парентальными, но существенно отличаются от них как генетически, так и по степени инвазивности. Таким образом, уровень инвазионной способности гибридных и парентальных видов у энотер в значительной степени зависит от

генетической природы видов. На примере изучения энотер можно заключить, что установление степени инвазивности вида, микровида или расы вполне может быть одним из факторов для принятия таксономических решений в пользу той или иной видовой концепции.

По мнению К. Ростаньского [Rostański, 1982; 1998; Rostański, Tokarska-Guzik, 1998; Rostański et al., 2004], в Европе локально распространены 33 гибридогенных вида энотер, причем нередко вид известен лишь из одного местонахождения: *Oe. braunii* Doell, *Oe. brevispicata* Hudziok, *Oe. canovortex* Hudziok, *Oe. clavifera* Hudziok, *Oe. coloratissima* Hudziok, *Oe. compacta* Hudziok, *Oe. conferta* Renner, *Oe. editicaulis* Hudziok, *Oe. flaemingina* Hudziok, *Oe. inconspicua* Hudziok, *Oe. indivisa* Hudziok, *Oe. macrosperma* Hudziok, *Oe. mediomarchica* Hudziok, *Oe. obscurifolia* Hudziok, *Oe. octolineata* Hudziok, *Oe. pseudocernua* Hudziok, *Oe. rigirubata* (Renner) Gutte & Rostański (распространены в Германии), *Oe. adriatica* Soldano, *Oe. fallacoides* Soldano & Rostański, *Oe. marinella* Soldano, *Oe. pedemontana* Soldano, *Oe. pellegrinii* Soldano, *Oe. sesitensis* Soldano, *Oe. stuchii* Soldano (Италия), *Oe. pseudochicaginesis* Rostański, *Oe. tacikii* Rostański, *Oe. wratislaveinsis* Rostański (Польша), *Oe. polgari* Rostański, *Oe. purpurans* Borbas (Венгрия), *Oe. carinthiaca* Rostański, *Oe. heiniana* Teyber (Австрия), *Oe. slovacica* Jehlík и Rostański (Словакия), *Oe. britannica* Rostański (Великобритания).

Предполагается [Grant, 1981], что эволюция рода первоначально происходила в результате гибридизации представителей двух анцестральных подгрупп видов: 1) с нормальной диплоидной генетической системой и 2) кольцеобразующих видов. Существует также примитивная промежуточная группа, виды которой иногда образуют очень крупные кольца

хромосом. Постулируется [Grant, 1981], что кольцеобразующие виды произошли от более примитивных бивалентных, среди которых преобладают древние реликтовые виды с архаичными признаками, предпочитающие умеренно влажный климат. Являясь новой ветвью эволюции, кольцеобразующие виды крайне агрессивны при колонизации любых территорий, и даже у себя на родине считаются сорняками. По-видимому, род произошел из районов Мексики и Центральной Америки, откуда примитивные формы мигрировали севернее [Cleland, 1964]. Именно из этих предковых популяций образовались *Oe. argillicola* Mack., *Oe. grandiflora* L'Hér. и *Oe. hookeri* Torr. et A. Gray, которые путем гибридизации дали начало кольцеобразующим видам. Впоследствии они мигрировали в Европу и эволюционировали здесь в течение нескольких столетий.

В природных популяциях видов рода *Oenothera* встречаются растения, имеющие в генотипе различные размеры кольца, состоящего из 4–14 хромосом. В некоторых случаях растения, для которых характерны небольшие кольца, встречаются в популяциях с высокой частотой вследствие какого-либо выборочного преимущества гетерозигот.

Проведенный нами анализ цитогенетических данных свидетельствует о том, что биваленты образуются у следующих видов: *Oe. hookeri*, *Oe. argillicola*, *Oe. grandiflora* и *Oe. elata* (табл. 2). Именно от них, по современным представлениям, происходят кольцеобразующие виды: *Oe. parviflora*, *Oe. biennis*, *Oe. strigosa* и *Oe. glazioviana*. В некоторых популяциях *Oe. hookeri*, *Oe. jamesii* и *Oe. longissima* образуются кольца небольших или средних размеров. Иногда эти популяции несут также сбалансированные летали, занимая, таким образом, промежуточное положение между двумя основными подгруппами.

Таблица 1. Инвазионная активность видов рода *Oenothera* в Европе

Группы гибридогенных видов по степени инвазивности		Активные инвазионные						Инвазионный						Не инвазионные					
Гибрид	Название	× <i>Oe. fallax</i>		× <i>Oe. issleri</i>		× <i>Oe. hoelscheri</i>		× <i>Oe. oehlkersii</i>		× <i>Oe. acutifolia</i>		× <i>Oe. paradoxa</i>		× <i>Oe. moravica</i>		× <i>Oe. wienii</i>		× <i>Oe. coronifera</i>	
	Время появления	> 100 лет		> 100 лет		> 100 лет		> 100 лет		< 50 лет		?		< 50 лет		< 50 лет		> 100 лет	
	Частота встречаемости	Часто		Часто		Часто		Нечасто		Нечасто		Нечасто		Нечасто		Редко		Редко	
	Естественный ареал	ЗЕ, ЦЕ		ЗЕ, ЦЕ		ЦЕ, ВЕ		ЗЕ, ЦЕ, ВЕ		ЦЕ		ЦЕ		ЦЕ		ЦЕ, ВЕ		ЦЕ	
Парентальные виды	Название	<i>Oe. biennis</i> s.str.	<i>Oe. glazioviana</i>	<i>Oe. biennis</i> s.str.	<i>Oe. oakesiana</i>	<i>Oe. rubricaulis</i>	<i>Oe. depressa</i>	<i>Oe. suaveolens</i>	<i>Oe. glazioviana</i>	<i>Oe. rubricaulis</i>	<i>Oe. silesiaca</i>	<i>Oe. depressa</i>	<i>Oe. subterminalis</i>	<i>Oe. fallax</i>	<i>Oe. victorini</i>	<i>Oe. rubricaulis</i>	<i>Oe. depressa</i>	<i>Oe. glazioviana</i>	<i>Oe. parviflora</i>
	Происхождение парентальных видов	Европа	СА	Европа	СА	Европа	СА	Европа	СА	Европа	Европа	СА	СА	Европа	Европа	Европа	СА	СА	СА
	Вторичный ареал в Европе	П	ЗЕ, ЦЕ, ВЕ	П	ЗЕ, ЦЕ	ЦЕ, ВЕ	П	ЗЕ, ЦЕ, ВЕ	ЗЕ, ЦЕ, ВЕ	ЦЕ, ВЕ	ЗЕ, ЦЕ, ВЕ	П	ЗЕ, ЦЕ	ЗЕ, ЦЕ	ЦЕ, ВЕ	ЗЕ, ЦЕ, ВЕ	П	ЗЕ, ЦЕ, ВЕ	ЗЕ, ЦЕ, ВЕ
	Степень инвазивности	Актив. инв.	Инв.	Актив. инв.	Неинв.	Инв.	Инв.	Натур.	Инв.	Инв.	Инв.	Инв.	Инв.	Актив. инв.	Неинв.	Инв.	Инв.	Натур.	Неинв.
Соотношение встречаемости гибрида (1) и парентальных видов (2)		1=2	1>2	1<2	1>2	1=2	1=2	1=2	1<2	1<2	1<2	1<2	1=2	1<2	?	1<2	1<2	1<2	1<2

Примечания. ЗЕ – Западная Европа, ЦЕ – Центральная Европа, ВЕ – Восточная Европа, П – повсеместно, СА – Северная Америка, ? – не установлено, Актив. инв – активный инвазионный, Инв – инвазионный, Натур. – натурализирующийся, Неинв. – не инвазионный

В пределах группы *Oe. glazioviana* несколько компонентов генетической системы перманентной гетерозиготности по транслокациям варьируют в зависимости от вида. Один из таких изменчивых компонентов – величина кольца. Кольцо из 12 хромосом, имеющееся у *Oe. glazioviana*, нетипично для группы в целом. У одной популяции *Oe. irrigua* (= *Oe. hookeri hewettii*) в Нью-Мексико постоянно образуется кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента. У микровидов, населяющих центральную и восточную части США, чаще образуется кольцо из 14 хромосом. Рассматривая генотипический уровень организации вида, можно отметить, что преимущества при распространении получают агрессивные кольцеобразующие виды. Они заселяют распаханное поле и проникают в северные области. Большинство таких видов формируют в мейозе только небольшое число цитотипов, а их генотип состоит, как правило, из кольцевых хромосом и лишь нескольких бивалентов. В некоторых случаях может образовываться только одно кольцо, состоящее из всех 14 хромосом. Например, активно распространяющийся по железным дорогам Дании *Oe. glazioviana*, образовавшийся в саду Гуго де Фриза в результате точечной мутации, в мейозе образует кольцо из 12 хромосом и одного бивалента.

Растения с плезиоморфными признаками, произрастающие, главным образом, на Американском континенте – *Oe. hookeri*, *Oe. argillicola*, *Oe. grandiflora*, *Oe. elata* – не стали инвазионными, вероятно, из-за присущей им генетической системы. При мейотическом делении у этих видов образуется большое число цитотипов, в которых на долю бивалентных хромосом может приходиться до 14 хромосом. Если же цитотип один, как у *Oe. elata* Kunth., то он полностью состоит из бивалентов (табл. 2).

Напротив, инвазионные виды энотер чаще формируют лишь несколько

цитотипов, в которых большинство хромосом способны в мейозе сливаться в кольца. Они также отличаются по своей активности при распространении в антропогенных местообитаниях (табл. 2).

Сравнение цитогенетических данных по видам рода *Oenothera* с данными по их распространению и инвазивности позволило сделать определенные выводы о зависимости степени инвазивности энотер от их генетических особенностей. Виды, у которых в мейозе большинство хромосом находится в виде бивалентов, имеют плезиоморфные признаки и не проявляют тенденции к активному распространению (табл. 2). К ним обычно относятся растения с крупными цветками, выходящими прямо из розетки, а стебель часто отсутствует. Ареал таких видов ограничен и стабилен, а виды иногда имеют статус реликтовых. Так называемые кольцеобразующие виды, большинство хромосом которых в мейозе формируют кольца Реннера, являются активными агрессорами и захватчиками новых территорий. Именно они колонизировали обширные территории в Европе. Это может быть связано с тем, что растения, для которых характерно образование в мейозе колец Реннера, являются гетерозиготами, что делает их более конкурентоспособными и менее уязвимыми при неблагоприятных условиях существования.

Рассматривая группу кольцеобразующих видов детальнее, можно сделать выводы о некоторых особенностях их генетического аппарата, с которыми, вероятно, связана инвазивность видов. В этой группе растений большим инвазионным потенциалом обладают виды, у которых встречается меньшее число цитотипов (например, *Oe. biennis* – 3 цитотипа, *Oe. oakesiana* – 3 цитотипа, *Oe. parviflora* – 1 цитотип, *Oe. villosa* – 2 цитотипа) (табл. 2). Виды с большим разнообразием встречающихся в природных популяциях цитотипов

(свыше 5), преимущественно не проявляют инвазионной активности. К последним, например, относятся *Oe. argillicola*, *Oe. grandiflora*, *Oe.*

hirsutissima, *Oe. jamesii*, *Oe. longissima* (табл. 2). При этом часто один из цитотипов у этих видов представлен семью бивалентными хромосомами.

Таблица 2. Хромосомная конфигурация цитотипов в мейозе у различных видов рода *Oenothera* L.

Вид	Мейотическая хромосомная конфигурация
Неинвазионные таксоны, не проявляющие тенденции к распространению	
<i>Oe. argillicola</i> Mackenz.	7 бивалентов
	кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов
	кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента
	два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента
	кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента
	кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента
<i>Oe. elata</i> Kunth	7 бивалентов
<i>Oe. grandiflora</i> L'Hér.	7 бивалентов
	кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов
	кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента
	кольцо из 6 хромосом + кольцо из 4 хромосом + 2 бивалента
	два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента
	кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента
	кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента
	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент
<i>Oe. hirsutissima</i> (A. Gray) Rydb.	7 бивалентов
	кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов
	кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента
	кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента
	два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента
	кольцо из 6 хромосом + кольцо из 4 хромосом + 2 бивалента
	кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента
<i>Oe. hookeri</i> T. & G.	7 бивалентов
	кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов
	кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента
<i>Oe. jamesii</i> Torr. & A. Gray	7 бивалентов
	кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов
	кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента
	кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента
	кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента
	кольцо из 14 хромосом
<i>Oe. longissima</i> Rydb.	7 бивалентов
	кольцо из 4 хромосом + 5 бивалентов
	кольцо из 6 хромосом + 4 бивалента
	кольцо из 8 хромосом + 3 бивалента
	два кольца из 4 хромосом + 3 бивалента

Инвизионные таксоны	
<i>Oe. biennis</i> L.	кольцо из 14 хромосом
	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент
	кольцо из 10 хромосом + 2 бивалента
<i>Oe. fallax</i> Renner	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент
<i>Oe. glazioviana</i> Micheli	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент
<i>Oe. nutans</i> G. F. Atk. & Bartlett	кольцо из 14 хромосом
	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент
<i>Oe. oakesiana</i> (A. Gray) J. W. Robbins ex S. Watson & Coulter	кольцо из 14 хромосом
	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент
	кольцо из 10 хромосом + кольцо из 4 хромосом
<i>Oe. parviflora</i> L.	кольцо из 14 хромосом
<i>Oe. strigosa</i> (Rydb.) Mack. & Bush	кольцо из 14 хромосом
<i>Oe. stucchi</i> Soldano	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент
	кольцо из 14 хромосом
<i>Oe. villosa</i> Thunb.	кольцо из 14 хромосом
	кольцо из 12 хромосом + 1 бивалент

Среди видов с небольшим числом цитотипов прослеживается не строгая, но все же достаточно заметная тенденция. Эти растения обладают большим инвизионным потенциалом в случае, когда один из цитотипов вида представлен единственным кольцом из полностью слившихся 14 хромосом энотер.

Несмотря на наличие данных о том, что парентальные генотипы не оказывают влияние на распределение видовых черт у видов рода *Oenothera* subsect. *Oenothera* [Mihulka et al., 2006], результаты, полученные нами, свидетельствуют о необходимости дальнейших детальных исследований зависимости степени инвизионности энотер от их цитогенетических особенностей. Несомненно, что наличие механизма перманентной гетерозиготной транслокации у видов рода *Oenothera* способствует образованию большого количества новых таксонов разного ранга, и уже это, само по себе, дает приспособительные, конкурентные преимущества для их выживания и распространения в новых условиях. Анализ цитогенетических особенностей энотер и степени их инвизионности в Европе позволил выявить достаточно четкую тенденцию: чем более специализирован или модернизирован в

эволюционном плане генетический аппарат вида, тем большая степень инвизионности характерна для него. Новая ветвь кольцеобразующих видов энотер отличается высокой инвизионностью по сравнению с бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов растения обладают тем большей инвизионностью, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для таксона. Несмотря на то, что мы анализировали и сравнивали не только виды рода *Oenothera* subsect. *Oenothera*, но и предковые для этой секции группы растений с плезиоморфными признаками, тенденции связанности характера цитотипов и степени инвизионной активности видов достаточно четко просматриваются. Поэтому, для того, чтобы понять природу и механизм этих явлений, необходим не просто анализ структуры колец Реннера у парентальных и гибридных видов, а углубленные исследования генетической природы энотер с использованием современных методов генетического маркирования.

Таким образом, анализ распространения парентальных и вновь образовавшихся гибридных видов рода *Oenothera* в Европе свидетельствует о том, что: 1) у энотер время

происхождения видов, по всей видимости, не оказывает существенного воздействия на степень их инвазивности; 2) гибриды, проявляющие высокий потенциал инвазивности, часто образуются в случае, если хотя бы один из родительских видов относится к группе «активных инвазионных видов». У гибридов энотер роль «промоутера» инвазивности часто выполняет родительский вид *Oe. biennis*; 3) наиболее агрессивные гибриды образуются в результате скрещивания географически удаленных североамериканских и европейских видов; 4) инвазионная активность гибридогенных и парентальных видов энотер в значительной степени зависит от генетической природы видов, поскольку во многих случаях эти растения сходны по морфологическим признакам и трудноразличимы; 5) группа кольцеобразующих видов энотер отличается высокой инвазивностью по сравнению с бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов растения обладают тем большей инвазивностью, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для вида. Представленные данные свидетельствуют о том, что инвазионный потенциал энотер детерминируется их генетическими особенностями, что, возможно, объясняется высокой долей гетерозиготности у кольцеобразующих видов, которые являются успешными колонизаторами новых территорий и обладают наивысшим инвазионным потенциалом в изученной группе растений.

Изучение видов, микровидов и рас энотер показало также, что их инвазионная активность может быть одним из факторов для принятия таксономических решений в пользу той или иной видовой концепции.

Корреляционная связь между степенью инвазивности гибридогенных и парентальных видов энотер, несомненно, существует, однако имеет нелинейный характер и зависит от многих факторов.

Исследование видов модельного адвентивного для Европы рода *Oenothera* в дальнейшем может помочь выявить закономерности эволюции инвазивности не только в этой группе растений, но и даст возможность экстраполировать полученные данные на все семейство *Onagraceae*, на виды с похожим механизмом генетического размножения или особенностями наследования признаков, включая клональные виды.

Заключение

На примере рода *Oenothera* показано, что во вторичном ареале частота встречаемости гибридов увеличивается, а значит, аборигенные виды находятся под угрозой генетической ассимиляции или исчезновения. Это особенно важно, потому что таксоны, наиболее подверженные интрогрессии и гибридизации, имеют небольшие размеры популяций и ограниченный ареал [Levin et al., 1996].

Результаты работы показывают необходимость исследований генетической структуры популяций, в которые внедряются инвазионные виды, с целью выявления возможности гибридизации и интрогрессии. К тому же данные об относительной устойчивости фитоценозов обеспечат возможность прогнозирования внедрения инвазионных видов в естественные сообщества. Подобная информация позволит предсказать, возможно ли замещение чужеродным видом аборигенного.

Анализ цитогенетических особенностей энотер и степень их инвазивности в Европе, позволил выявить достаточно четкую тенденцию: чем более специализирован или модернизирован в эволюционном плане генетический аппарат вида, тем большая степень инвазивности характерна для него. Новая ветвь кольцеобразующих видов энотер отличается высокой инвазивностью по сравнению с

бивалентными видами. В группе кольцеобразующих видов растения обладают тем большей инвазивностью, чем меньше цитотипов и больше слившихся хромосом характерно для таксона. Таким образом, инвазионный потенциал энотер детерминируется их генетическими особенностями, что, по-видимому, объясняется высоким удельным весом гетерозиготности у кольцеобразующих видов.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и гранта РФФИ № 08-04-00239.

Литература

- Виноградова Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 40 с.
- Скворцов А.К. Род Энотера, Ослиник – *Oenothera* L. // В кн.: Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 1996. Т. IX. С. 310–313.
- Тохтарь В.К. Антропохорное распространение видов рода *Oenothera* L. (Onagraceae) в антропогенных экотопах Европы // Матер. Междун. конф. «Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ» (М. – Тула, 15–17 мая 2003). М.; Тула, 2003. С. 100–102.
- Blossey B., Kamil J. What determines increased competitive ability of invasive non-indigenous plants? // In: Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds, 19–26 January 1996 / Eds. Moran V.C., Hoffman J.H. Stellenbosch, South Africa, 1996. P. 3–9.
- Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous species: a hypothesis // *J. Ecol.* 1995. Vol. 83. P. 887–889.
- Cleland R.E. The evolutionary history of the North American evening primroses of the «biennis group» // *Proc. Amer. Phil. Soc.* 1964. Vol. 108. P. 88–98.
- Dietrich W., Wagner W., Raven P.H. Systematics of *Oenothera* section *Oenothera* subsection *Oenothera* (Onagraceae) // *Syst. Bot. Monog.* 1998. Vol. 50. P. 1–234.
- Ellstrand C.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // *PNAS.* 2000. Vol. 97. № 13. P. 7043–7050.
- Grant V. *Plant Speciation*. 2nd ed. New York: Columbia Univ. Press, 1981.
- Gutte P., Rostański K. Die *Oenothera* – Arten Sachsens // *Ber. Arbeitsgem. sachs. Bot.* 1971. № 9. S. 63–88.
- Heywood V.H. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants // In: *Biological Invasions: a Global Perspective* / Eds. J.A. Drake et al. Chichester: John Wiley and Sons, 1989. P. 31–60.
- Hudziok G. Die *Oenothera*-Arten der sudlichen Mittelmark und des angrenzenden Flaming // *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenb.* 1968. Bd. 105. P. 73–107.
- Jehlík V., Rostański K. Notes on the genus *Oenothera* subsect. *Oenothera* (Onagraceae) in the Czech Republic // *Folia Geobot. Phytotax.* 1995. Vol. 30. P. 435–444.
- Levin D.A., Francisco-Ortega J., Jansen R.K. Hybridization and the extinction of rare plant species // *Cons. Biol.* 1996. Vol. 10. P. 10–16.
- Mihulka S., Pyšek P., Martínková J., Jarošík V. Invasiveness of *Oenothera* congeners alien to Europe: Jack of all trades, master of invasion? // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 2006. Vol. 8. P. 83–96.
- Mihulka S., Pyšek P. & Pyšek A. *Oenothera coronifera*, a new alien species for the Czech flora and *Oenothera stricta*, recorded again after nearly two centuries // *Preslia.* 2003. P. 263–270.
- Renner O. Versuche über die gametische Konstitution der *Oenothera* // *Z. Abst. Vererb.* 1917. Vol. 18. P. 121–294.

- Rostański K. The species of *Oenothera* L. in Britain // *Watsonia*. 1982. Vol. 14. P. 1–34.
- Rostański K. *Oenothera* (II) // In: Wisskirchen R. & Haeupler H. (Hrsg.). *Standardliste der Fam- und Blütenpflanzen Deutschlands*. 1998. S. 334–340.
- Rostański K., Rostański A., Gerold-Smietanska I. and Wasowicz P. Evening-Primroses (*Oenothera*) occurring in Europe. W. Szafer Institute of Botany & University of Silesia, 2010. 157 p.
- Rostański K., Rostański A., Shevera M & Tokhtar V. *Oenothera* in Ukraine // In: *The genus Oenothera L. in Eastern Europe*. Cracow: W. Szafer Institute of Botany, 2004. 134 p.
- Rostański K., Tokarska-Guzik B. Distribution of the American epecophytes of *Oenothera* in Poland. // *Phytocoenosis*. 1998. Vol. 10. P. 117–130.
- Soldano A. Per una migliore conoscenza di *Oenothera* L. subgenere *Oenothera* in Italia I. // *Atti. Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia*. 1979. Vol. 13. P. 145–158.
- Williamson M. *Biological Invasions*. London: Chapman & Hall, 1996.
- Wittig R., Lenker K.-H., Tokhtar V.K. Zur Sociologie von Arten der Gattung *Oenothera* L. im Rheintal von Arnheim (NL) bis Mülhouse (F) // *Tuxenia*. 1999. Bd. 19. S. 447–467.
- Wittig R., Tokhtar V. K. *Oenothera* – Arten auf industriebrachen im westfälischen Ruhrgebiet // *Nature u. Heimat*. 2002. Bd. 62, № 1. S. 29–32.
- Wittig R., Tokhtar V. Die Häufigkeit von *Oenothera*-Arten im westlichen Mitteleuropa // *Feddes Repertorium*. 2003. Bd. 114. 5–6. S. 372–379.

MICROEVOLUTION AND INVASIVENESS OF *OENOTHERA* L. SPECIES (SUBSECT. *OENOTHERA*, ONAGRACEAE) IN EUROPE

© 2011 Tokhtar V.K.¹, Vinogradova Yu.K.², Groshenko A.S.¹

¹ Belgorod State University, 308015, Belgorod, Pobeda-str., 85, Russia

E-mail: tokhtar@bsu.edu.ru

² Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow, Botanicheskaya-str., 4, Russia

E-mail: gbsad@mail.ru

The comparative analysis of *Oenothera*'s hybrid species has been carried out. The genus *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, Onagraceae) is one of the most widespread American genera in Europe. These species possess a special breeding system (permanent translocation heterozygosity) which promotes the hybridization (also introgressive one) among any species resulting to formation of a hybrid with a constant complex of morphological characteristics.

The analysis of hybrid species distribution in Europe using literary and own original data proved to the existence of groups with different degree of invasiveness. Positive correlation between degree of invasiveness of the parental species and invasiveness of hybrid ones is shown. As a rule, the aggressive hybrids have been originated from the aggressive parents. The most aggressive hybrids were formed after a crossing of North American with European species; such hybridization leads to the heterosis effect among normally isolated genes. The invasiveness of morphological similar hybrids correlates both with their genetic features and abundance of the parental species. New evolution branch of ring-forming species of Evening primroses differs by high invasiveness in comparison with bivalent species. The invasiveness of the model species depends on plant cytotypes.

Key words: *Oenothera* L., microevolution, hybridization, invasiveness, Europe.