

В.К.Тохтарь**ИССЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *OENOTHERA* L.***Oenothera* L., изменчивость, морфологические признаки

Род энотера (*Oenothera* L., Onagraceae) является очень сложной в таксономическом отношении группой растений. Это обуславливается в первую очередь известным для видов рода способом размножения, который способствует высокому уровню гетерозиготности популяций (механизм перманентной гетерозиготной транслокации) и возможности образования устойчивых видов при гибридизации. Эти биологические особенности представителей данного рода приводят к быстрым микроэволюционным преобразованиям видов и появлению новых [2, 3, 5].

Виды рода *Oenothera* имеют специфическую структуру количественных признаков и своеобразный характер их изменчивости. Поэтому исследование характеристик варибельности признаков позволяет выделить дивергентные обособленные популяции и выявить тенденции микроэволюционных и адаптационных изменений, происходящих в популяциях. Хотя таксономические системы рода развивались довольно долгое время, они и сейчас требуют усовершенствования и постоянно дополняются. Исследователями уже описано большое количество новых видов, сформировавшихся в Европе в процессе антропохорного распространения американских видов [4, 6, 7]. Поэтому исследование рода *Oenothera* на юго-востоке Украины необходимо для выявления видового состава и морфологических особенностей популяций энотер в регионе. Кроме того, изучение количественных признаков видов рода *Oenothera* представляет несомненный интерес, поскольку морфометрические параметры их популяций ранее не изучались.

Объектами исследования были европейские популяции видов *Oenothera* из различных географических локалитетов Германии, Польши, Чехии, Словакии и Украины в 1997–2001 гг. Изучены следующие количественные генеративные признаки популяций, которые являются одновременно и таксономическими характеристиками видов: А – длина лепестка; В – ширина лепестка; С – длина острия чашелистика; D – длина рыльца; Е – высота столбика пестика; F – длина гипантия. Для изучения различий между структурами признаков использовались коэффициенты дивергенции признаков С.Р. Царапкина (КД) и коэффициенты дивергенции корреляций признаков (КДК) [1]. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Microsoft Excel и Statgraphics. За стандартную популяцию, с которой сравнивалась изменчивость признаков всех остальных популяций нами была выбрана натурализованная популяция *Oenothera biennis* L., произрастающая в долине реки Северский Донец.

В результате наших исследований [8] было установлено, что генеративные таксономические количественные признаки всех популяций варьировали значительно меньше, чем вегетативные. Поэтому для дальнейшего анализа мы использовали только генеративные признаки. Полученные результаты свидетельствуют о формировании популяций со специфической структурой признаков в различных экологических условиях регионов, которая может значительно отличаться от популяций, взятых для сравнения за стандарт [1]. Иногда дивергентные отклонения популяций одного вида могут быть сопоставимы с морфологическими различиями между отдельными видами. Очевидно, что именно поэтому многие исследователи описывают все новые таксоны в роде *Oenothera*. На наш взгляд, такая ситуация складывается в

Таблица 1. Перечень изученных популяций видов рода *Oenothera* L.

Популяция, номер	Вид	Местонахождение, страна, город, район		Местообитание	Изучено растений, штук
1	<i>Oenothera biennis</i> L.	Германия	Майнц, Заповедник "Mainzer Sand"	Лесная поляна, на песчаных почвах	15
2		Германия	Франкфурт-на-Майне, Хауптбановф	В тупике железной дороги	10
3		Германия	Франкфурт-на-Майне, возле Хауптбановф	На клумбе как сорняк	10
4		Германия	Франкфурт-на-Майне, Вестбановф	Между рельсами	12
5		Германия	Франкфурт-на-Майне, Остбановф	Вдоль ж.д., нарушенная территория (южная часть станции)	12
6		Германия	Франкфурт-на-Майне, возле Грюнебургпляц	На южном склоне вдоль ж.д.	13
7		Чехия	Ческе Будейовице	Ж.д. станция, вдоль рельсов, смешанная популяция с <i>Oe.issleri</i> ,	17
8		Чехия	Ческе Будейовице	Западный склон реки Влтава	16
9		Чехия	Ческе Будейовице, Хрдейовице	Вдоль ж.д., смешанная популяция с растениями <i>Oe.issleri</i>	10
10		Словакия	Кошице	Центральная ж.д. станция, частично на угольной куче	10
11		Польша	Катовицкое воеводство, Миколове	Возле грунтовой дороги, в рудеральном сообществе	14
12		Украина	Донецк	Ж.д. станция, вдоль рельсов на камнях	15
13		Украина	Донецкая обл., Ясиноватая	Ж.д. станция, склон ж.д.	10
14		Украина	Донецкая обл., по дороге на Славянск	Вдоль балки реки Клебанбык, на третичных песках	16
15		Украина	Донецкая область, Славяногорск	В бассейне реки Северский Донец, берег	15
16	<i>Oenothera fallax</i> Renner ex Rostanski	Германия	Франкфурт-на-Майне, возле Грюнебургпляц	На южном склоне автодороги	13
17		Германия	Франкфурт-на-Майне, Нидеррад	Возле рельсов, пустырь, смешанная популяция с <i>Oe.ruspocarpa</i> ,	15
18		Германия	Франкфурт - на - Майне, Преунгесхайм	Возле автодороги А-661, на ступеньках хайвея, плодородные слегка глинистые почвы	11
19		Германия	Франкфурт-на-Майне, Вестбановф	Левая сторона ж.д.	11
20		Германия	Франкфурт-на-Майне, речной порт	Нарушенная территория вдоль реки Майн	10

Популяция, номер	Вид	Местонахождение, страна, город, район		Местообитание	Изучено растений, штук
21		Германия	Франкфурт-на-Майне, возле Института ботаники	Южный песчаный склон возле дач	21
22		Чехия	Ческе Будейовице	Долина реки Влтава, восточный склон	15
23	<i>Oenothera glazioviana</i> Micheli	Германия	Франкфурт-на-Майне, Секбах	Склон автодороги А-661	18
24		Чехия	Ческе Будейовице	Возле автобусной остановки	7
25	<i>Oenothera hoelscheri</i> Renner ex Rostanski	Украина	Донецкая обл., Ясиноватая	Ж. д. станция, на склоне, смешанная популяция с <i>Oe. biennis</i> , <i>Oe. depressa</i> , <i>Oe. rubricaulis</i> Kleb., <i>Oe. wienii</i> Renner ex Rostanski	14
26	<i>Oenothera issleri</i> Renner ex Rostanski	Германия	Франкфурт-на-Майне, Хауптгютербанов	Ж. д., смешанная популяция с <i>Oe. biennis</i> , <i>Oe. fallax</i> , <i>Oe. glazioviana</i> , <i>Oe. pycnocarpa</i> , <i>Oe. subterminalis</i>	25
27		Чехия	Ческе Будейовице, ж.д. станция	Вдоль и между рельсов	18
28		Чехия	Ческе Будейовице, Хрдевице	Вдоль ж.д.	
29	<i>Oenothera pycnocarpa</i> Atk et Bartl.	Германия	Франкфурт-на-Майне, Нидеррад,	Возле автодороги, смешанная популяция с растениями <i>Oe. fallax</i> ,	29
30		Германия	Франкфурт/М Нид	Северный склон ж.д. возле моста	22
31		Германия	Франкфурт/М, Хауптгютербанов	Пустырь вблизи стройки	19
32	<i>Oenothera rubricaulis</i> Kleb.	Польша	Катовице, ул. Падеревского	Вблизи искусственного озера у стадиона, смешанная популяция <i>Oe. biennis</i> , <i>Oe. paradoxa</i> Hudziok	10
33		Украина	Донецк, ж.д. станция	Вдоль рельсов	10
34		Украина	Донецкая обл., Ясиноватой	Вдоль рельсов	17
35	<i>Oenothera subterminalis</i> Gates	Германия	Франкфурт-на-Майне, Хауптгютербанов	Под мостом ж.д., вдоль ж.д.	20
36		Польша	Катовице. Мачки Щакова	Культивируемый хвойный лес смешанная популяция с <i>Oe. acutifolia</i> Rostanski, <i>Oe. biennis</i> , <i>Oe. rubricaulis</i> ,	11
37	<i>Oenothera wienii</i> Renner ex Rostanski	Украина	Донецк, Ясиноватая	Вдоль склона ж.д., смешанная популяция с <i>Oe. b iennis</i> , <i>Oe. salicifolia</i> , <i>Oe. rubricaulis</i>	9

Примечание: ж.д. - железная дорога

Таблица 2. Корреляционные связи в различных географических популяциях *Oenothera biennis* L.

Признаки	Популяции															Средние значения корреляций	
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11	№ 12	№ 13	№ 14	№ 15	признаков	каждого изученного признака
AB	2,400	1,372	1,774	1,126	1,104	1,913	1,071	1,954	1,113	1,326	1,140	2,069	1,080	1,080	0,954	1,467	0,952
AC	2,797	0,311	0,771	0,182	0,820	2,689	0,212	0,366	0,143	0,451	0,322	2,163	-0,787	-0,787	0,217	0,682	
AD	1,403	0,570	0,618	0,252	0,353	1,606	0,643	1,289	1,029	0,237	0,379	2,047	-0,188	-0,188	0,603	0,824	
AE	1,888	0,586	0,450	0,604	0,472	2,256	0,462	0,979	0,530	0,243	0,615	2,297	-0,188	-0,188	0,301	0,866	
AF	1,998	-0,037	-0,060	0,492	0,648	1,965	1,350	0,930	0,975	0,479	1,417	2,093	0,331	0,331	-0,288	0,922	
BA	2,403	1,372	1,774	1,126	1,104	1,913	1,071	1,954	1,113	1,326	1,140	2,069	1,080	1,080	0,954	1,467	0,906
BC	2,339	0,327	0,660	0,003	0,597	1,937	-0,091	0,475	0,161	0,573	0,253	2,520	-0,787	-0,787	0,159	0,569	
BD	1,147	0,381	0,973	0,695	0,989	2,269	1,084	1,560	1,410	0,399	0,622	2,014	-0,188	-0,188	0,424	0,964	
BE	1,686	0,553	0,325	0,320	0,633	1,716	0,556	0,934	0,257	0,162	0,917	2,601	-0,629	-0,629	0,220	0,690	
BF	1,657	-0,028	-0,004	0,392	0,458	2,570	0,457	0,724	0,899	0,343	1,033	3,109	0,331	0,331	-1,190	0,841	0,691
CA	2,797	0,311	0,771	0,182	0,820	2,689	0,212	0,366	0,143	0,451	0,322	2,163	-0,787	-0,787	0,217	0,682	
CB	2,339	0,327	0,660	0,003	0,597	1,937	-0,091	0,475	0,161	0,573	0,253	2,520	-0,787	-0,787	0,159	0,569	
CD	1,354	0,079	0,179	-0,247	0,229	1,714	-0,120	0,434	0,110	0,048	0,059	1,938	0,881	0,881	0,746	0,706	
CE	1,974	0,325	0,412	0,514	0,000	2,352	0,221	0,163	0,577	0,038	0,219	2,557	0,881	0,881	0,357	0,982	
CF	2,112	-0,437	-0,445	0,183	0,519	1,914	0,412	-0,280	0,000	-0,234	0,137	2,360	-0,225	-0,225	-0,132	0,517	0,817
DA	1,403	0,570	0,618	0,252	0,353	1,606	0,643	1,289	1,029	0,237	0,379	2,047	-0,188	-0,188	0,603	0,824	
DB	1,147	0,381	0,973	0,695	0,989	2,269	1,084	1,560	1,410	0,399	0,623	2,014	-0,188	-0,188	0,424	0,964	
DC	1,354	0,079	0,179	-0,247	0,229	1,714	-0,120	0,434	0,110	0,048	0,059	1,938	0,881	0,881	0,746	0,706	
DE	1,675	0,392	0,000	-0,090	0,656	1,638	-0,056	1,023	0,078	0,786	0,657	2,385	0,347	0,347	1,324	0,824	
DF	1,810	-0,088	0,149	0,098	0,271	2,176	0,228	0,619	0,714	0,045	0,666	2,188	0,508	0,508	-0,345	0,765	
EA	1,888	0,586	0,450	0,604	0,472	2,256	0,462	0,979	0,530	0,243	0,615	2,297	-0,188	-0,188	0,301	0,866	0,811
EB	1,686	0,553	0,325	0,320	0,633	1,716	0,556	0,934	0,257	0,162	0,917	2,601	-0,629	-0,629	0,220	0,690	
EC	1,974	0,325	0,412	0,514	0,000	2,352	0,221	0,163	0,577	0,038	0,219	2,557	0,881	0,881	0,357	0,982	
ED	1,675	0,392	0,000	-0,090	0,656	1,638	-0,056	1,023	0,078	0,786	0,657	2,385	0,347	0,347	1,324	0,824	
EF	2,125	0,203	0,108	0,384	0,354	1,746	0,377	0,962	0,582	-0,067	0,749	2,616	-0,508	-0,508	-0,326	0,696	
FA	1,998	-0,037	-0,060	0,492	0,648	1,965	1,350	0,930	0,975	0,479	1,417	2,093	0,331	0,331	-0,288	0,922	0,748
FB	1,657	-0,028	-0,004	0,392	0,458	2,570	0,457	0,724	0,899	0,343	1,033	3,109	0,331	0,331	-1,190	0,841	
FC	2,112	-0,437	-0,445	0,183	0,519	1,914	0,412	-0,280	0,000	-0,234	0,137	2,360	-0,225	-0,225	-0,132	0,517	
FD	1,810	-0,088	0,149	0,098	0,271	2,176	0,228	0,619	0,714	0,045	0,666	2,188	0,508	0,508	-0,345	0,765	
FE	2,125	0,203	0,108	0,384	0,354	1,746	0,377	0,962	0,582	-0,067	0,749	2,616	-0,508	-0,508	-0,326	0,696	

Таблица 3. Показатели корреляционной структуры морфологических признаков популяций видов рода *Oenothera* L.

Популяция, №	Коэффициент дивергенции корреляций	Коэффициент дивергенции признаков	Средняя корреляционная связь
12	1,064417	6,06	0,99017
31	1,000398	11,77	0,97701
11	0,981849	10,32	0,97324
6	0,914605	6,63	0,953
10	0,82377	3,32	0,80625
19	0,785637	8,98	0,570464
28	0,460888	9,1	0,56563
24	0,499818	5,13	0,550108
8	0,367255	1,35	0,45224
27	0,340993	7,6	0,29615
34	0,330137	10,06	0,34642
36	0,325086	9,23	0,30274
14	0,323964	2,99	0,25568
13	0,323964	1,81	0,25568
37	0,320756	12,67	0,31099
18	0,319346	7,85	0,36089
9	0,315418	2,7	0,30302
16	0,313166	8,08	0,16293
21	0,313166	3,52	0,16293
7	0,301817	2,6	0,23538
17	0,275352	6,53	0,10146
25	0,274301	7,18	0,24574
26	0,266012	8,08	0,28952
4	0,259296	3,55	0,15938
23	0,249909	19,37	0,09389
22	0,249895	3,0	0,23568
33	0,243443	9,98	1,58991
32	0,225795	11,20	0,13874
35	0,183548	11,37	0,16232
2	0,183548	11,34	0,16232
29	0,161444	8,95	0,12492
30	0,161444	6,04	0,12492
20	0,724648	6,49	0,287837
5	0,53186	5,91	0,495496
3	0,367096	1,52	0,300529
1	1,689613	1,35	1,891247
15	0	0	0,286771

результате микроэволюционных и адаптационных изменений в популяциях, а также из-за неоднозначности современных таксономических критериев в роде *Oenothera*.

При попытке выявить более сложные закономерности организации структуры морфологических признаков нами было предпринято исследование корреляционных структур популяций, которые представляют собой систему связей между всеми его признаками. Каждый коэффициент корреляции может быть рассмотрен как отдельный таксономический признак [1]. Изучение корреляционных структур признаков может иметь значительно большее значение для решения конкретных исследовательских задач, поскольку объектами изучения в этом случае являются не сами признаки, а достаточно сложные системы их взаимодействия. Поэтому становится возможным исследование внутренних, скрытых взаимозависимостей характеристик изучаемых объектов.

Для оценки специфичности конкретной корреляционной структуры по аналогии с изучением коэффициента дивергенции признаков, нами были определены коэффициенты дивергенции корреляционных структур популяций [1]. Учитывая то, что корреляционные структуры обладают значительно большим консерватизмом в сравнении с коэффициентами дивергенции признаков, поскольку они отражают внутренне обусловленные закономерности организации биосистем, наиболее исчерпывающими характеристиками изменчивости популяций необходимо считать использование обоих коэффициентов [1]. Такой подход позволяет выявить основные закономерности структуры морфологических признаков популяций, которые в той или иной мере отражают флорогенетические процессы в разнообразных экотопах.

При исследовании корреляционных структур нами были определены все корреляционные связи шести генеративных таксономических признаков в популяциях, отмеченных в таблице 1. Все номера популяций в тексте и таблицах приведены согласно этой таблице.

Анализ z-трансформированных корреляционных матриц исследованных признаков в различных географических популяциях *Oe. biennis* (табл. 2) свидетельствует о большем влиянии экологических факторов на их корреляционную структуру, чем географических. Однако популяции, произрастающие в Чехии, обладают очень похожими характеристиками. При этом коэффициент дивергенции признаков и коэффициент дивергенции корреляций иногда имеют противоположные значения. Первый коэффициент, очевидно позволяет выявить наиболее морфологически обособленные популяции, а второй, на наш взгляд, является опосредованным показателем адаптированности популяций к условиям среды.

Изучение структуры корреляционных признаков различных видов р. *Oenothera* позволяет нам говорить об определенных межвидовых различиях коррелятивных связей между морфологическими признаками (табл. 3). Наиболее пластичная структура корреляций отмечена у *Oe. biennis*, что свидетельствует, очевидно, о широте экологической амплитуды вида. Корреляционные структуры видов *Oe. fallax*, *Oe. biennis*, *Oe. wienii*, *Oe. pycnocarpa* (группа *Oe. biennis* s.l.) довольно близки и имеют сходную структуру. Значительно отличаются от остальных видов по корреляционной структуре генеративных признаков *Oe. issleri*, а также более близкие по этой характеристике к группе *Oe. biennis* - *Oe. glazioviana* и *Oe. rubricaulis*. Это позволяет говорить о специфической структуре этого таксона и его обособленности в системе рода *Oenothera* subsectin *Oenothera*.

Таким образом, исследование системы корреляций шести генеративных признаков в 36-ти различных географических популяциях видов рода *Oenothera* позволяет сделать вывод о значительной обособленности вида *Oe. issleri* и некоторых отличиях *Oe. glazioviana* и *Oe. rubricaulis* от исследованных видов. По нашим данным, коэффициент дивергенции признаков С.Р.Царапкина удовлетворительно характеризует морфологически обособленные популяции, а коэффициент дивергенции корреляций и средняя корреляционная связь — их адап-

тированность к условиям среды. Географически удаленные популяции видов рода *Oenothera* часто являются более близкими по структуре корреляций, чем те, которые из одного местонахождения, но произрастают в различных экологических условиях. В то же время различные статистические характеристики морфологических признаков общего для изученных территорий вида *Oe. biennis* свидетельствуют о существовании географической изменчивости изученных признаков. Для исследования внутренних закономерностей популяций адвентивных видов данного рода в различных антропогенно трансформированных условиях необходим дальнейший, более детальный анализ признаков и их структуры.

1. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.
2. Cleland R.E. Some aspects of the cyto-genetics of *Oenothera* // Bot. Rev. – 1936. – № 2. – P. 316–348.
3. Dietrich W., Wagner W., Raven P.H. Systematics of *Oenothera* section *Oenothera* subsection *Oenothera* (Onagraceae). – Michigan: Chris Anderson, 1997. – 267 p.
4. Hudziok G. Die *Oenothera*-Arten der sudlichen Mittelmark und des angrenzenden Flamings // Verh. bot. Ver. Prov. Brandenb. – 1968. – 105. – P. 73–107.
5. Renner O. Versuche uber die gametische Konstitution der *Oenothera*// Z. Abst. Vererb. – 1917. – 18. – P. 121–294.
6. Rostanski K. Some new taxa in the genus *Oenothera* subgenus *Oenothera*. II. // Fragm. flor. geobot. – 1968. – 14. – P. 189–195.
7. Soldano A. Per una migliore conoscenza di *Oenothera* L. subgenere *Oenothera* in Italia I.// Atti. Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia. – 1979. – 13. – P. 145–158.
8. Tokhtari V.K. (1998): The divergence of *Oenothera biennis* L. populations from different geographical territories. In: *Proceedings of the 6th EWRS Mediterranean Symposium*, Montpellier: P. 242–243.

ДБС НАН Украины

Получено 16.01.2002

УДК 581.15:581.9:582.886

Исследование количественных признаков популяций видов рода *Oenothera* L. / Тохтарь В.К.// Промышленная ботаника. – 2002. – Вып. 2. – С. 204–210.

Была изучена структура таксономических количественных диагностических признаков популяций видов рода *Oenothera*. Исследование систем корреляций шести генеративных признаков 36-ти географически удаленных популяций видов рода *Oenothera* позволяет нам сделать вывод об обособленности видов *Oe. issleri*, *Oe. glazioviana*, и *Oe. rubricaulis* от всех остальных изученных видов. Дивергенция морфологических признаков может быть объяснена микроэволюционными процессами в этих популяциях и их адаптацией к локальным условиям среды. В то же время повышения или понижения силы корреляционной связи при крайних антропогенных условиях существования, отмеченных для разных видов растений, для видов рода не выявлено. Очевидно, что зависимость силы корреляционных связей от степени антропогенной трансформированности среды имеет более комплексный и сложный характер. Географически удаленные популяции, часто более сходны по корреляционной структуре признаков, чем в одном местонахождении, но в различных экологических условиях.

Табл. 3. Библиогр.: 7.

UDC 581.15:581.9:582.886

Investigation of quantitative traits in genus *Oenothera* L. populations/ Tokhtari V.K. // Industrial botany. – 2002. – V. – P. 204–210.

The structure of stable taxonomic quantitative diagnostic features in *Oenothera* populations has been studied. The investigation of the system of correlations of six generative features in 36 different geographic populations of the genus *Oenothera* allows making a conclusion as for the considerable isolation of *Oe. issleri* species and some distinctions of *Oe. glazioviana* and *Oe. rubricaulis* from the rest of the species investigated. Divergence of the morphological traits obviously can be explained by the microevolutionary processes within these populations as well as by its adaptation to local environments. At the same time a distinct increase or decrease of the strength of the link under extreme anthropogenous conditions of existence have not been observed in species of the genus *Oenothera*, being observed in some other species. Simultaneously the relationships of traits variability and environment being of more complex complicated character. The populations of *Oenothera*'s species which are geographically distant are very often closer by their structure of correlation than those which grow near, but under different ecological conditions.

Табл. 3. Библиогр.: 7.