

***OENOTHERA BIENNIS* L. (ONAGRACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ МОРДОВИЯ (РОССИЯ)**

© 2013 Гладунова Н.В.², Варгот Е.В.^{1,2,3}, Хапугин А.А.^{1,2}

¹ Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича, Республика Мордовия, Темниковский район, пос. Пушта 431230;

² Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва, Саранск 430005;

³ Национальный парк «Смольный»,

Республика Мордовия, Ичалковский район, пос. Смольный, 431660.

e-mail: gladunova.nadya@yandex.ru, vargot@yandex.ru, hapugin88@yandex.ru.

Поступила в редакцию 13.8.2013

Внедрение агрессивных чужеземных растений в естественные сообщества часто сопровождается угнетением и вытеснением видов местной флоры. Изучение биологии и экологии инвазионных видов необходимо для принятия мер по борьбе с ними. *Oenothera biennis* L. – европейский инвазионный вид, включённый в Чёрную книгу Средней России. В Республике Мордовия встречается в 12 административных районах из 23. На исследуемой территории *Oenothera biennis* придерживается почв лёгкого механического состава – песчаных, супесчаных, щебнистых, приурочен к аллювиям пойм рек. Установлено, что семена *Oenothera biennis* обладают промежуточным покоем. Лучшую всхожесть они показывают на песчаных субстратах, худшую – на суглинистых. Повышение температуры воздуха сокращает этот период до 4–5 суток. Масса семян в условиях Республики Мордовия меньше таковой в условиях естественного ареала.

Ключевые слова: *Oenothera*, Onagraceae, Чёрная книга, всхожесть семян, энергия прорастания, масса семян, плодообразование, инвазия.

Введение

Инвазия чужеземных видов становится глобальной проблемой, которая признана в настоящее время во многих странах. Растения-вселенцы в глобальном масштабе представляют опасность для биоразнообразия, устойчивости естественных экосистем, здоровья людей [Биологические инвазии..., 2004]. В настоящее время появляются работы, отмечающие ускорение инвазионных процессов [Борисова, 2010; Акатов, Акатова, 2012], что связывается с постоянным ростом числа нарушенных местообитаний, заносом по многочисленным транспортным путям новых диаспор чужеземных растений, адаптацией их к новым (в том числе естественным) типам местообитаний, что закономерно сопровождается расширением их вторичных ареалов [Ткачева и др., 2011; Виноградова и др., 2009].

Особое беспокойство вызывают инвазии чужеродных растений на особо охраняемые природные территории (ООПТ), чему в последние годы посвящается всё большее число работ во всём мире [Allen et al., 2009; Стародубцева, 2011; Хапугин и др., 2013].

В этой связи встаёт проблема определения степени инвазивности (способности внедряться в естественные ценозы) видов и инвазibilityности (способности включать в себя то или иное число чужеродных видов) тех или иных растительных сообществ [Виноградова, 2008; Акатов, Акатова, 2012]. Л.В. Хорун предлагает рассматривать по отношению к адвентивным видам растений не столько понятие их инвазионной опасности, сколько степень её отсроченности – промежуток времени, в течение которого вид потенциально способен внедриться во флору и дос-

тичь в ней высокой степени натурализации [Хорун, 2011].

В любом случае, для определения условий, способствующих инвазии и натурализации чужеземных видов, выявления степени их натурализации, инвазийности или степени её отсроченности необходимы исследования биологии и экологии видов: их ценотической приуроченности, особенностей репродуктивной биологии, отношения к экологическим факторам среды и т. д. При этом наибольший приоритет должны иметь исследования видов растений, включённых в Чёрную книгу Средней России [Виноградова и др., 2009], являющихся наиболее агрессивными вселенцами.

В их число входит ослинник двулетний (*Oenothera biennis* L., Onagraceae) – представитель рода *Oenothera*, являющегося в Европе одним из наиболее распространённых родов североамериканского происхождения. Это двулетнее растение высотой, как правило, до 1.5 м, обычно с простым неветвящимся стеблем, покрытым простыми и железистыми волосками. Прикорневые листья длинночерешковые, длиной 10–20 см, шириной 2–6 см; стеблевые – очередные, на коротких черешках 5–7 см длиной и около 2 см шириной; верхние листья – почти сидячие. Соцветие – длинная кисть с крупными жёлтыми цветками. Плод – 4-гнездная коробочка длиной 2–4 см. Семена многочисленные, мелкие, длиной около 1.5 мм. Европейский вид, возникший в результате гибридогенных процессов.

В Республике Мордовия вид известен из 12 административных районов. Произрастает по сухим разбитым пескам, вырубкам, обочинам песчаных дорог, борovým полянам [Сосудистые растения..., 2010]. Встречается единичными особями или, чаще, группами с достаточно высокой плотностью – до 72 особей на 1 м², где доля растений второго года достигает 89.8% особей [Гладунова и др., 2012].

В настоящей работе нами проводится исследование экологической приуро-

ченности, популяционных и морфологических характеристик, репродукционной биологии *Oenothera biennis*, а также отношения её на начальных стадиях онтогенеза к эдафическим условиям, световому режиму в условиях Республики Мордовия; анализируется совокупность всех мест находок *Oenothera biennis* с целью прогнозирования дальнейшего распространения растения в Мордовии.

Материал и методы исследования

Распространение *Oenothera biennis* в Республике Мордовия оценивалось на основе анализа материала Гербариев Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарёва (GMU) и Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича (HMNR) и современных литературных источников по флоре региона [Сосудистые растения..., 2010; Хапугин и др., 2013].

Для изучения *Oenothera biennis* в Республике Мордовия была выбрана популяция в окрестностях биостанции Мордовского госуниверситета в долине р. Сура, в среднем её течении (Большеберезниковский район, 54.173475° с. ш., 46.167091° в. д.).

Для популяционных исследований было заложено 5 учётных площадей размером 1×1 м на стационарной площади размером 50 м². Изучены морфометрические показатели вида, определена плотность ценопопуляции, выявлен уровень плодообразования, состав флоры, сопутствующей инвазионному виду.

Материалом для исследования репродуктивной биологии послужили семена *Oenothera biennis*, собранные на учётных площадях. После сбора семена хранили 6 месяцев в холодильной камере при 3–4 °С (холодная стратификация). Затем высевали семена в растительные в 6 сериях опыта по 100 семян в девяти вариантах, представленных на рисунке 1.

Проросшими семенами считали те, у которых корешок имел длину не менее длины семени, а росток не менее



Рис. 1. Схема эксперимента.

половины длины семени [Николаева и др., 1985]. Каждую серию опыта проводили до полного прекращения прорастания семян в растильнях.

Фиксировались период от момента закладки семян на проращивание до начала их прорастания, продолжительность прорастания, устанавливались сроки учёта энергии, энергия прорастания и всхожесть семян.

Проведено сравнение некоторых показателей (высота растения, вес семян, количество плодов) популяции *Oenothera biennis* в Большеберезниковском районе Республики Мордовия (вторичный ареал) и, по данным литературы [Kromer, Gross, 1987], популяции в штате Огайо («Neotoma-Clear Creek Valley, Hocking County») со схожими эдафическими условиями [Soil Regions..., 2013]; для этого была взвешена 51 навеска из 100 случайным образом выбранных семян ослинника двухлетнего с точностью до 0.1 мг.

Результаты обрабатывали статистически по общепринятым биометрическим формулам с использованием пакетов прикладных программ *Microsoft Excel*.

Результаты и обсуждение

Экология и распространение вида в Республике Мордовия. В настоящее время *Oenothera biennis* известна в республике Мордовия из 12 административных районов: Ардатовского, Большеберезниковского, Дубенского, Zubovo-Полянского, Ичалковского, Ковылкинского, Кочкуровского, Рузаевского, Старошайговского, Темниковского, Теньгушевского, окрестностей г. Саранск [Сосудистые растения..., 2010]. При сопоставлении всех известных на настоящий момент мест находок с картой механического состава почв Республики Мордовия становится видно, что они связаны с песчаными, супесчаными, щебнистыми почвами и с аллювием пойм рек. Менее всего интенсивность распространения вида наблюдается на почвах глинистого и суглинистого механического состава (рис. 2).

Кроме того, в пределах крупных населённых пунктов под влиянием человеческой деятельности механический состав почв может значительно изменяться, почвы подвергаются эрозиям (водной, ветровой и т. д.). В результате верхние слои почв становятся доступ-



Рис. 2. Местонахождения *Oenothera biennis* (отмечены чёрными кружками) на карте механического состава почв Республики Мордовия (из: [Географический атлас..., 2012]): 1 – песчаный и супесчаный, 2 – щебнистый, 3 – суглинистый, 4 – аллювий пойм рек.

ными для вселения чужеземных видов растений, в том числе и *Oenothera biennis*. Поэтому, если на песчаных почвах распространению и инвазии вида способствуют его особенности биологии (как показано в результате эксперимента по проращиванию семян на субстрате различного механического состава), то в условиях антропогенных ландшафтов этому содействует пониженный уровень конкуренции со стороны местных видов.

Поэтому в дальнейшем можно ожидать находок *Oenothera biennis* в Республике Мордовия, в первую очередь, в районе распространения песчаных, супесчаных, щебнистых почв и аллювия пойм рек (рис. 3) – в Большеигнатовском, Атюрьевском, Ельниковском, Инсарском, Краснослободском, Чамзинском районах, а также новых местонахождений в административных районах, где *Oenothera biennis* уже отмечен ранее. Естественно, не исключены находки вида в других административных районах, но предполагаемая инвазионная активность его здесь, на наш взгляд, будет ниже.

Сравнительная характеристика некоторых морфометрических показате-

лей Oenothera biennis из естественного и вторичного ареалов. К таковым нами были отнесены высота особей ослинника двулетнего, количество плодов на каждом генеративном побеге и масса семян.

Высота особей *Oenothera biennis*, согласно результатам наших исследований в окрестностях биологической станции Мордовского университета в Большеберезниковском районе Республики Мордовия, в среднем составила 78.8 см с колебаниями значений этого показателя в пределах 45–138 см [Гладунова и др., 2012]. Согласно литературным данным о параметрах особей *Oenothera biennis* в пределах естественного ареала [Kromer, Gross, 1987], высота растений колеблется от 66 до 142 см. В той же работе авторами показана зависимость высоты особей от плотности популяций. Но даже при плотности 16 особей ослинника двулетнего на 506.4506 см² (в переводе: ~316 особей на 1 м²) высота их не была ниже 86.7 см. Меньшая высота растений ослинника двулетнего в Большеберезниковском районе Республики Мордовия, на наш взгляд, не может объясняться только значением плотности ценопопуляции,

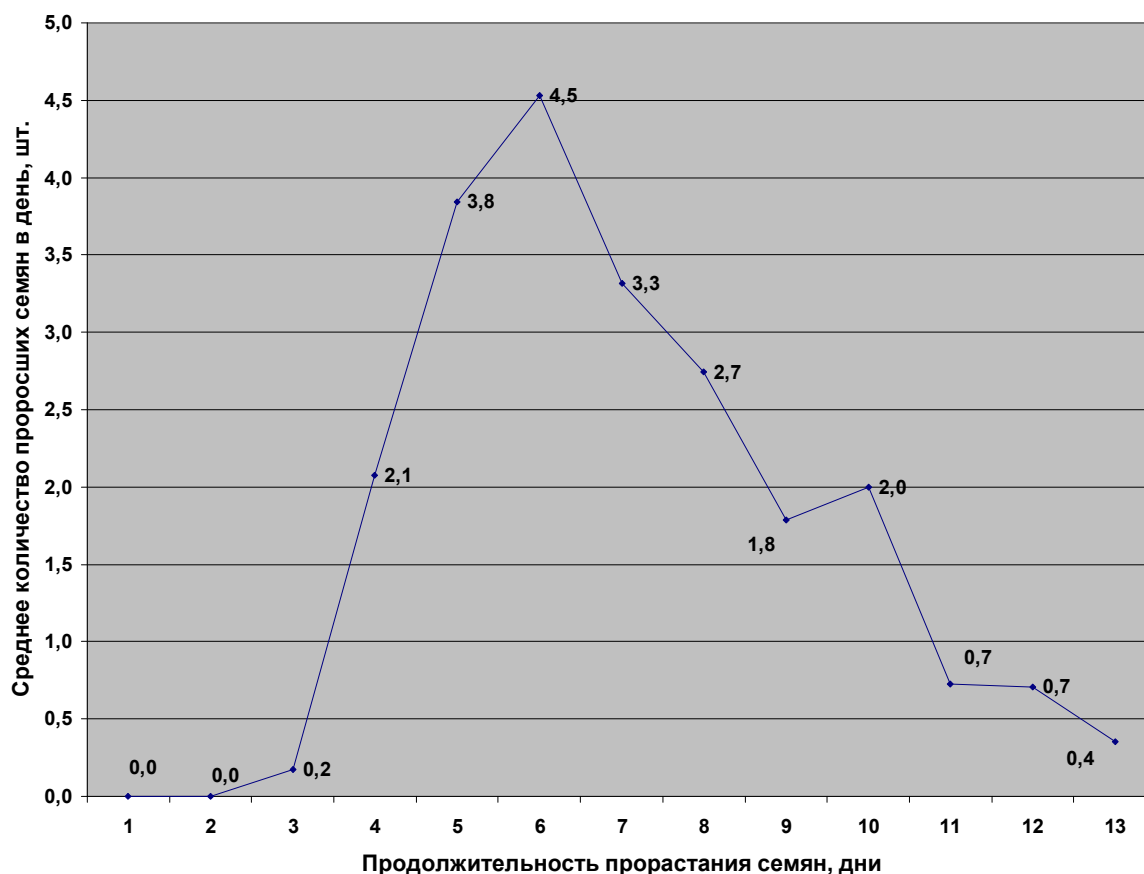


Рис. 3. Продолжительность прорастания семян *Oenothera biennis* L.

так как она значительно меньше (в среднем, 38.2 особи/м²) рассматриваемой М. Kromer и К.L. Gross [1987]. Вероятно, здесь действует комплекс факторов, в том числе плотность популяции вида.

Плодообразование *Oenothera biennis*, согласно результатам наших исследований в Большеберезниковском районе Республики Мордовия [Гладунова и др., 2012], колеблется от 1 до 29 (в среднем 5.6) коробочек на генеративный побег. Этот показатель значительно ниже таковых, представляемых в российских источниках литературы [Виноградова и др., 2009] (84±16 на один генеративный побег), но он меньше уступает приводимым М. Kromer и К.L. Gross [1987] для популяций в пределах естественного ареала (приводятся значения 12, 16, 26, 43, 47 коробочек на 1 побег). Возможно, это связано с менее благоприятными условиями для *Oenothera biennis* в исследованном нами административном районе Республики Мордовия.

Масса семян ослинника двулетнего. Определялась средняя масса 100 семян, ошибка среднего арифметического и максимальное и минимальное значения (табл. 1).

Как видно из таблицы 1, средняя масса семян из Большеберезниковского района Республики Мордовия (вторичный ареал) вдвое ниже таковой, представленной в работе по штату Огайо [Kromer, Gross, 1987] (естественный ареал). Возможно, это связано с адаптацией растений к местным условиям окружающей среды путём образования большего числа семян меньшей массы. Необходимо также отметить, что амплитуда значений массы 100 семян в условиях Республики Мордовия ($\Delta=11.2$ мг) значительно меньше таковой в пределах естественного ареала ($\Delta=92.1$ мг).

Прорастание семян. Оно фиксировалось визуально, путём отбора из растений проросших семян. Прорастание в зависимости от условий продолжалось

Таблица 1. Соотношение показателей массы 100 семян *Oenothera biennis* L. из Республики Мордовия и штата Огайо [Kromer, Gross, 1987] (N=51)

Показатель	Масса семян (Республика Мордовия), мг	Масса семян по: [Kromer, Gross, 1987], мг
M	25.4	49.9
m	0.35	11.47
max	30.1	104.3
min	18.9	12.2

П р и м е ч а н и е. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение признака, max – максимальное значение признака

Таблица 2. Прорастание семян *Oenothera biennis* при разных условиях

Субстрат	Варианты проращивания	Период до начала прорастания, дни	Срок учёта энергии прорастания, дни	Продолжительность прорастания, дни	Энергия прорастания (средняя), %	Всхожесть (средняя), %
Вода (контроль)	1.1	2	5	8	19.7	27.3
	1.2	2	6	10	13.0	18.3
	1.3	3	9	13	21.8	31.8
среднее		2	6	10	18.2	25.8
Песок	2.1	2	7	10	10.5	13.3
	2.2	3	7	11	19.7	27.5
	2.3	2	7	13	28.7	50.0
среднее		2	7	11	19.6	30.3
Почва	3.1	2	7	11	4.8	7.2
	3.2	3	7	11	10.7	17.3
	3.3	3	8	13	10.8	18.3
среднее		3	7	12	8.8	14.3

от 10 до 13 дней (в среднем 11), как видно из таблицы 2.

Минимальный период до начала прорастания семян (вне зависимости от варианта опыта) составил 2–3 дня, что показано в таблице 2. Однако необходимо отметить, что в разных сериях опыта период до начала прорастания семян был больше или семена не проросли совсем. А именно: в 7 сериях опыта период до начала прорастания составил 2 дня, в 23 сериях – 3 дня, в 14 сериях – 4 дня, в 6 сериях – 5 дней, в 4 сериях опыта ни одно семя не проросло.

Срок учёта энергии прорастания определяли опытным путём, сравнивая значения «дружности» прорастания семян ослинника двулетнего. То есть, регистрировался такой показатель, как максимальное количество проросших семян за один день учёта. В разных вариантах проращивания этот показатель

колебался от 5 до 9 дней (см. табл. 2), но в среднем составил 7 дней. Наибольшая изменчивость этого показателя отмечена в вариантах с контролем (вода), тогда как в вариантах на песке или почве срок учёта энергии прорастания семян для *Oenothera biennis*, на наш взгляд, составляет почти строго 7 дней. Энергия прорастания семян в каждой серии опыта определялась как отношение максимального количества проросших семян за один день учёта к общему числу семян в серии.

Наибольшей всхожестью характеризовались семена ослинника двулетнего, которые проращивались на песчаном субстрате, что, вероятно, может служить доказательством предпочтения этим растением песчаных и щебнистых субстратов на территории Республики Мордовия, так же, как в пределах естественного ареала. В таблице 2

Таблица 3. Всхожесть семян *Oenothera biennis* в каждой серии опыта

Субстрат	Варианты проращивания	№1	№2	№3	№4	№5	№6
Вода (контроль)	1.1	29	29	24	–	2	3
	1.2	18	19	18	–	–	–
	1.3	45	43	45	22	18	18
Песок	2.1	6	16	15	13	12	18
	2.2	9	17	28	36	28	47
	2.3	33	70	53	45	41	58
Почва	3.1	2	5	6	6	10	14
	3.2	8	15	18	19	22	22
	3.3	3	10	13	20	27	37

представлены данные, усреднённые по нескольким сериям опыта в пределах каждого варианта проращивания.

В таблице 3 приводятся сведения об общем числе семян, проросших за время проращивания в каждой повторности. Из неё видно, что максимальное число семян *Oenothera biennis* за время проращивания возшло в условиях 10-часового светового дня при наименьшей (26–27 °С) температуре из используемых нами в эксперименте.

Такое значительное число проросших семян ослинника двулетнего не согласуется с данными о том, что они обладают *неглубоким физиологическим покоем (B₁)*, имея низкую всхожесть даже спустя 9–12 месяцев сухого хранения [Николаева и др., 1985]. На наш взгляд, для семян ослинника двулетнего скорее характерен *промежуточный период покоя (B₂)*, при котором семенам для прорастания необходима довольно длительная (1–3 месяца) холодная стратификация. Зародыши, извлечённые из таких семян, обычно растут нормально, но иногда при некотором отклонении от благоприятных условий [Николаева и др., 1985] у них могут обнаружиться признаки торможения и ненормального роста, что, вероятно, характерно для семян *Oenothera biennis*. Полученные в настоящей работе данные о повышении всхожести семян при их проращивании при меньшем световом дне и более низкой температуре требуют дальнейших исследований в этом направлении

с целью установления более точных данных о биологии вида.

Изучение динамики прорастания семян *Oenothera biennis* показало, в первую очередь, что максимальное количество проросших семян в день наблюдается на 6-е сутки проращивания для большинства серий опыта (рис. 3), а прорастание семян начинается уже на 3-й день.

Отмечено, что в любом из вариантов проращивания семян *Oenothera biennis* с увеличением значений температуры максимальное число проросших семян в день наблюдается в более раннее время – на 4-е или 5-е сутки проращивания (см. рис. 4). Вероятно, это свидетельствует о том, что на начальных этапах прорастания семян *Oenothera biennis* наибольшее значение (наряду с характером субстрата) имеет температура воздуха и, вероятно, субстрата.

Заключение

Семена ослинника двулетнего характеризуются промежуточным периодом покоя (*B₂*); обладают большей всхожестью (30.3%) на песчаных субстратах, меньшей (14.3%) – на суглинистых. Опытным путём установлено, что начало прорастания семян вида начинается на 3-й день, на 6-е сутки наблюдается максимальное число проросших семян в день (при температуре свыше 30 °С – на 4–5-е сутки), срок учёта энергии прорастания приходится на 7-е сутки проращивания.

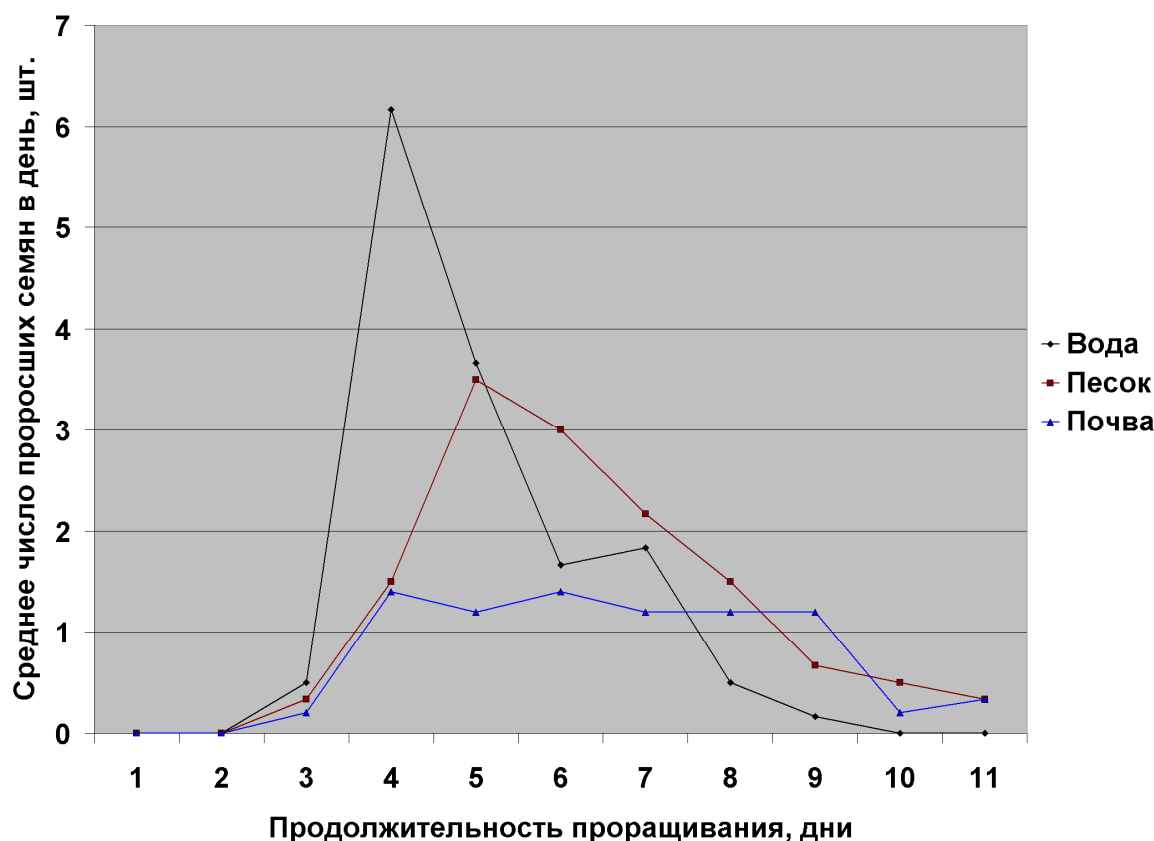


Рис. 4. Изменение среднего числа проросших семян / день в течение периода прорастания семян ослиника двулетнего в условиях повышенной температуры (29–35 °С).

Высота особей и показатель плодообразования в условиях Республики Мордовия ниже таковых в условиях естественного ареала *Oenothera biennis*. Масса 100 семян составила в среднем 25.4 мг, что вдвое меньше таковой в пределах естественного ареала [Kromer, Gross, 1987]. Вероятно, это связано с приспособлением растения к условиям среды в пределах вторичного ареала.

Oenothera biennis в Республике Мордовия приурочен к песчаным, супесчаным, щебнистым почвам, к аллювиям пойм рек. Предполагается его дальнейшее распространение и нахождение, в первую очередь, в Большеигнатовском, Атюрьевском, Ельниковском, Инсарском, Краснослободском, Чамзинском районах Мордовии, новые находки в административных районах, где вид уже известен.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность в проведении полевых исследований А.А. Семчук, Г.Г. Чугунову

(все – Саранск, МГУ им. Н.П. Огарёва), за помощь в проведении лабораторных исследований – Д.И. Башмакову (Саранск, МГУ им. Н.П. Огарёва). Авторы выражают благодарность независимому рецензенту за полезные советы и замечания.

Литература

Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовой пул, видовое богатство, эффект компенсации плотностью и инвазибельность растительных сообществ // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 2–19.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.

Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 2–10.

Виноградова Ю.К. Инвазибельность естественных фитоценозов и конкурент-

- ные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза, 2008. С. 17–19.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС. 2009. 494 с.
- Географический атлас Республики Мордовия / Редкол.: А.А. Ямашкин, С.М. Вдовин, Н.П. Макаркин [и др.]. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2012. 204 с.
- Гладунова Н.В., Хапугин А.А., Варгот Е.В. О ценопопуляции *Oenothera biennis* L. в окрестностях биостанции МГУ им. Н.П. Огарёва // Сборник научных трудов SWorld. Материалы международной научно-практической конференции «Научные исследования и их практическое применение. Современное состояние и пути развития. 2012». Одесса: КУПРИЕНКО, 2012. Выпуск 3. Т. 31. ЦИТ 312–370. С. 15–17.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): монография / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Стародубцева Е.А. Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 36–40.
- Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В. Изменчивость морфометрических признаков *Galega orientalis* Lam. в некоторых популяциях естественного и вторичного ареала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. 186–193.
- Хапугин А.А., Варгот Е.В., Чугунов Г.Г., Дементьева А.Е. Дополнения и замечания к адвентивной флоре Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 60–71.
- Хорун Л.В. О возможностях определения степени отсроченности инвазионной опасности заносных видов растений // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 89–104.
- Allen J.A., Brown C.S., Stohlgren T.J. Non-native plant invasions of United States National Parks // Biol. Invasions. 2009. Vol. 11. P. 2195–2207.
- Kromer M., Gross K.L. Seed mass, genotype, and density effects on growth and yield of *Oenothera biennis* L. // Oecologia (Berlin). 1987. Vol. 73. P. 207–212.
- Soils regions of Ohio (Брошюра) // (http://www.dnr.state.oh.us/portals/12/soils/pdf/Soil_Regions_of_Ohio_brochure.pdf)
Проверено 26.04.2013.

***OENOTHERA BIENNIS* L. (ONAGRACEAE) IN THE REPUBLIC OF MORDOVIA (RUSSIA)**

© 2013 Gladunova N.V.², Vargot E.V.^{1,2,3}, Khapugin A.A.^{1,2}

¹ Mordovian State Nature Reserve, 431230, Russia, Republic of Mordovia, Temnikov district, Pushta;

² Mordovian State University, 430005, Russia, Republic of Mordovia, Saransk;

³ National park «Smolny», 431660, Russia, Republic of Mordovia, Ichalki district, Smolny.
e-mail: gladunova.nadya@yandex.ru, vargot@yandex.ru, hapugin88@yandex.ru.

Invasion of aggressive alien plant species in natural plant communities is often accompanied by oppression and disappearance of native plant species. Study of the biology and ecology of these species is required for taking actions against invasive species. *Oenothera biennis* L. is a European invasive species included in the Black Data Book of Central Russia, which known in the Republic of Mordovia in the 12 of 23 administrative districts. On the studied area *Oenothera biennis* is confined to soils of light texture, such as sandy, loamy, gravelly soils, and alluvium in floodplains. It is established that *Oenothera biennis* seeds have intermediate dormancy type. They show better germination on a sandy substrate and the worst – on a loamy one. Increasing temperatures reduce this period to 4–5 days. Under conditions of the Republic of Mordovia the seed mass is lesser than that in conditions of the native range.

Key words: *Oenothera*, Onagraceae, the Black Data Book, seed germination, germination energy, seed mass, fruit productivity, invasion.