

## ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *SEDUM AIZOON* (CRASSULACEAE) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ НА ЮГЕ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

А.С. Прокопьев

Сибирский ботанический сад Томского государственного университета,  
634050, Томск, просп. Ленина, 36, e-mail: rareplants@list.ru

Представлены исследования особенностей онтогенеза *Sedum aizoon* на юге Томской области. Приведены морфометрические параметры, характерные для различных онтогенетических состояний. В онтогенезе вида выделено 4 периода и 10 онтогенетических состояний. Размножение осуществляется семенным путем.

**Ключевые слова:** *Crassulaceae*, *Sedum aizoon*, юг Томской области, онтогенетические состояния, морфологические особенности.

## PECULIARITIES OF ONTOGENESIS OF THE SPECIES *SEDUM AIZOON* (CRASSULACEAE) IN WILD POPULATIONS IN THE SOUTH OF THE TOMSK REGION

A.S. Prokopyev

Siberian Botanical Garden of the Tomsk State University,  
634050, Tomsk, Lenina str., 36, e-mail: rareplants@list.ru

In the work are presented studies of the ontogeny of the *Sedum aizoon* in the south of the Tomsk region. Morphometric parameters of the different developmental states are given. In the ontogeny of species have been allocated 4 periods and 10 age states. Propagation is by seeds.

**Keywords:** *Crassulaceae*, *Sedum aizoon*, the south of the Tomsk region, the age states, the morphological features.

### ВВЕДЕНИЕ

Во флоре Сибири род очиток (*Sedum* L.) представлен 12 видами. Отдельные его виды представляют значительный научный интерес как редкие и эндемичные на территории Сибири. *Sedum aizoon* L. (очиток живучий) – сибирско-монголо-центрально-азиатский вид (рис. 1). В Сибири встречается в лесостепной, степной, лесной и горно-лесной зонах Западной, Средней и Восточной Сибири. Обитает на открытых склонах, полянах среди леса, суходольных лугах, в сухих кустарниковых зарослях, среди каменистых россыпей и по песчаным береговым обрывам (Пешкова, 1994). Очиток живучий включен в Красную книгу Томской области (2013) со статусом редкий вид и Красную книгу Тюменской области (2004) как сокращающий численность вид.

На территории Томской области *S. aizoon* произрастает в составе разнотравно-типчачковых, разнотравно-злаковых, разнотравно-ковыльных и караганово-злаковых лугов, на склонах южной, юго-западной экспозиций. Встречается как в полутени, так и на открытых солнечных участках (Прокопьев, 2008).

Сведения по онтогенезу представителей рода многочисленны. Наиболее подробно изучен онтогенез дальневосточных *Sedoideae* (Гончарова, 2006).



Рис. 1. Общий вид *S. aizoon* в природе на юге Томской области (долина р. Томь, окрестность пос. Аникино).

В Сибири изучение онтогенеза у видов *Sedum* почти не проводилось (Бытотова, 2007; Семенова, 2007; Прокопьев, 2008), в то время как исследование онтогенетических особенностей в естественных условиях произрастания имеет большое значение для прогнозиро-

вания поведения вида в природе и может служить основой для разработки мер его охраны.

Цель настоящей работы – изучить особенности онтогенеза *Sedum aizoon* в природных популяциях на юге Томской области.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на протяжении 11 лет (2001–2012 гг.) в природных фитоценозах на юге Томской области (окр. г. Томска, пос. Аникино, Коларово и Синий Утес). Определение онтогенетического состояния особи основывалось на комплексе морфологических и биологических признаков (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988).

Основными критериями периодов онтогенеза являются: способ питания (связь с семенем), наличие зародышевых, ювенильных, имматурных или взрослых структур и способность особей к семенному и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания, степень сформированности у особи главных признаков биоморфы.

Жизненная форма вида описывалась по признакам взрослого растения, находящегося в средневозрастном генеративном состоянии. Морфологические признаки изучены преимущественно на живых расте-

ниях, а также с привлечением собранного автором гербарного материала.

Наиболее детально морфологические особенности *S. aizoon* исследовались в двух модельных ценопопуляциях: ЦП 1 – караганово-злаковый луг (окр. пос. Аникино, долина р. Томь); ЦП 2 – березово-сосновый разнотравный лес (окр. г. Томска, берег р. Малая Киргизка). Измерения проводили на 25 особях каждого онтогенетического состояния.

При исследовании корневой системы, начиная с виргинильных особей, определяли длину основных утолщенных корней без учета тонких и длинных.

Морфология семян описана согласно работам М.Ф. Даниловой (1996) и В. Броувера, А. Штелина (2010). Исследования выполнены с помощью микроскопа Ломо МСП-1 при увеличении в 20 и 40 раз.

Статистический анализ данных осуществляли в программе Microsoft Office Excel 2003. Рисунки, представленные в работе, выполнены автором.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *S. aizoon* – короткокорневищный травянистый поликарпик с удлинёнными генеративными монокарпическими побегами, криптофит. Корневище короткое, толстое, с несколькими утолщёнными придаточными корнями. После плодоношения генеративные ортотропные побеги отмирают, а в базальной части побега, погруженной в субстрат, закладываются почки возобновления. Соцветие верхушечное, плотное, щитковидное. В онтогенезе выделяются 4 периода и 10 возрастных состояний (рис. 2). Основные признаки выделения возрастных состояний: наличие семядолей и степень развития побегов, морфология листьев, степень развития и размеры корневой системы.

Латентный период представлен семенами (se). Семена мелкие, яйцевидной формы, темно-коричневые, 1.2 мм дл. и 0.6 мм шир., структура поверхности продольно-узкогребенчатая. Масса 1000 шт. семян – 0.07 г. Плод представлен полусинкарпной, многосемянной, звездчато-растопыренной пятилисточковой, листовки сплющены с боков. При созревании плоды вскрываются по вентральному шву, семена осыпаются, могут разноситься ветром (анемохория), водой (гидрохория), муравьями (зоохория). Прорастание семян надземное. Лабораторная всхожесть свежесобранных семян составляет 96 % на свету и 72 % в темноте. Семена начинают прорастать на 2–3 день после посева.

Прегенеративный период представлен проростками (р), ювенильными (j), имматурными (im) и вир-

гинильными (v) онтогенетическими состояниями. Проросток имеет семядоли, гипокотиль, главный корень, эпикотиль и первый лист.

Семядоли зеленые, неопушенные, мясистые, лопатчатой или овальной формы. Верхушка семядолей с небольшой выемкой. Длина пластинки составляет 2.0 мм, ширина – 2.2 мм. Длина гипокотиле – 4.7 мм. Главный корень хорошо выражен, 6.8 мм длиной. Имеются немногочисленные боковые корни. Первый лист округло-почковидной формы, зеленый, неопушенный, с ровными (иногда с волнистыми) краями, 5.7 мм длиной и 5.1 мм шириной.

Ювенильные растения состоят из первичного побега с 2–3 междоузлиями и 2–3 парами ювенильных листьев овальной формы. Длина листовой пластинки 1-го листа 6.4 мм, а ширина 6.0 мм. Длина черешка 1.2 мм. Гипокотиль утолщенный. Эпикотиль до 6.5 мм длиной, высота первичного побега составляет 10.3 мм. В пазухах настоящих листьев закладываются пазушные почки. К концу вегетационного сезона первичный побег отмирает, сохраняясь лишь в базальной части. У ювенильных растений 2-го года жизни побег возобновления развивается из почки, заложенной у основания семядольных листьев.

Имматурные растения имеют основание первичного побега и 1–2 удлинённых ортотропных побега следующего порядка. Высота особи достигает 8.4 см, число листьев увеличивается до 10. Листья овальные со слабозубчатыми краями. Подземные органы пред-

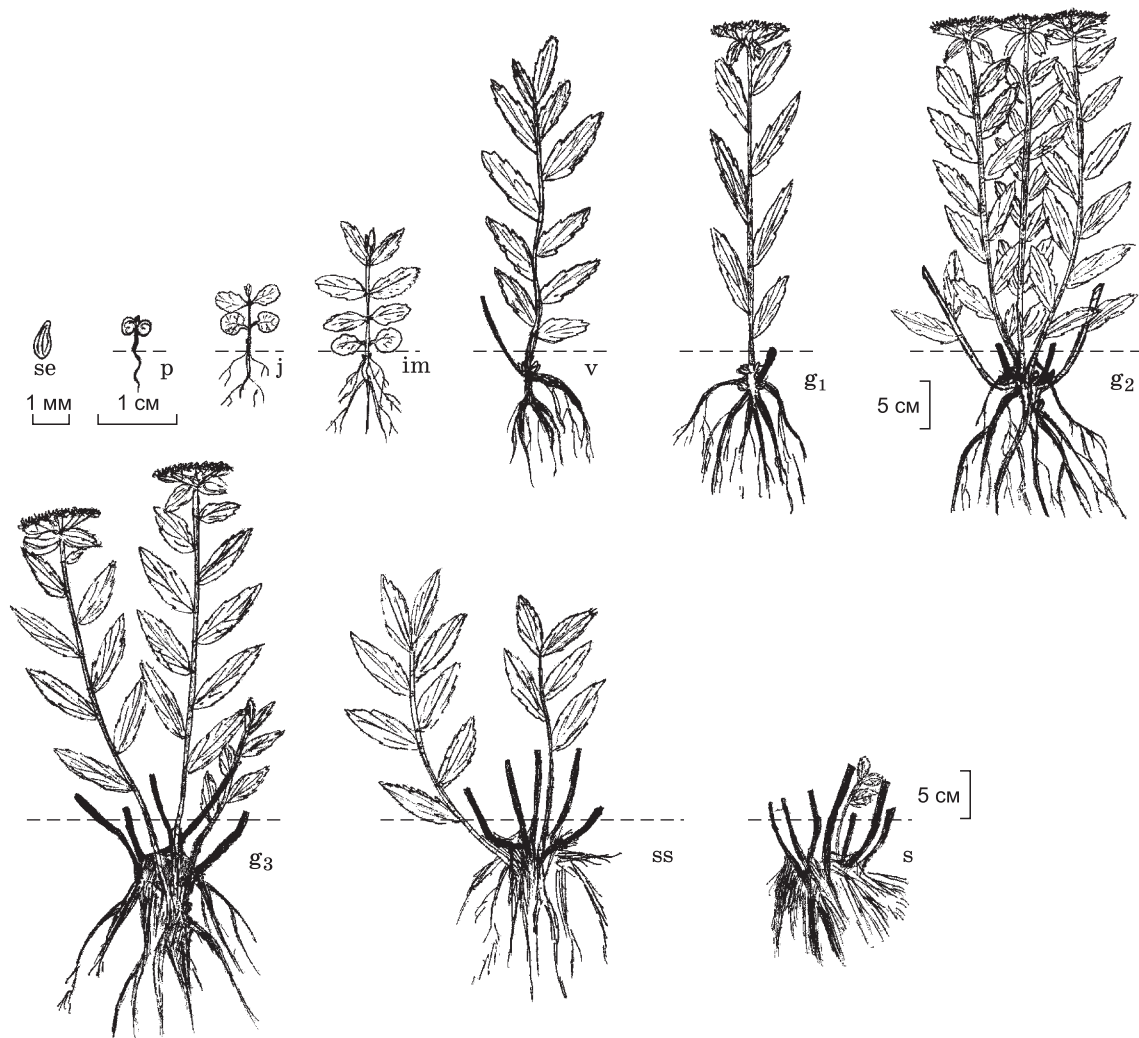


Рис. 2. Онтогенез *S. aizoon*.

Онтогенетические состояния: se – семя, p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – средневозрастное генеративное, g<sub>3</sub> – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное.

ставлены главным корнем и некоторым количеством утолщенных боковых корней.

У виргинильных растений базальная часть побега увеличивается. Вегетативные побеги развиваются из почек возобновления, которые сформировались в базальной части прошлогодних побегов, погруженной в субстрат (в дальнейшем механизм развития побегов тот же). Высота особей достигает в среднем 27 см. Листья, как у взрослых растений, очередные, удлинненно-ланцетные, по краям туповато пильчато-зубчатые, 5.6 см длиной и 2.1 мм шириной. Система главного корня начинает постепенно отмирать, одновременно с этим происходит активное образование корней на многолетних участках побегов прошлого года. Корневая система становится более разветвленной и достигает 6.3 см в длину.

Генеративный период включает молодое (g<sub>1</sub>), средневозрастное (g<sub>2</sub>) и старое генеративное (g<sub>3</sub>) онтогенетические состояния (см. таблицу). У молодых генеративных растений образуется от 1 до 3 репро-

дуктивных побегов. Высота особей составляет 31.0–32.7 см. Обычно все побеги формируют верхушечное щитковидное соцветие диаметром 3.1–3.5 см, несущее 24–28 цветков. Корневая система длиной 6.8–8.2 см. После плодоношения надземная часть побега отмирает, в базальной части побега закладываются почки возобновления.

В средневозрастном состоянии особи разрастаются, увеличивается ассимиляционная поверхность за счет образования большого числа генеративных побегов (от 5 до 8 шт.). Соцветия 3.6–5.4 см в диаметре, несущие 28–37 цветков. Корневая система увеличивается в размерах, достигая 8.4–10.4 см в длину.

У старых генеративных растений уменьшается образование побегов (1–3 шт.), не все побеги формируют соцветие. Ассимиляционная поверхность значительно сокращается. Высота репродуктивных побегов составляет 28.6–35.5 см. Диаметр соцветия – 2.4–3.4 см. В соцветии развивается от 21 до 34 цветков. Процессы отмирания начинают преобладать над про-

## Морфологические особенности генеративных особей *Sedum aizoon* на юге Томской области

Номер ЦП	ОС	Высота генеративного побега, см	Число генеративных побегов	Диаметр соцветия, см	Число цветков в соцветии	Длина корня, см
1	g <sub>1</sub>	32.7 ± 1.2	2.5 ± 0.4	3.5 ± 0.3	23.9 ± 2.1	8.2 ± 0.4
	g <sub>2</sub>	34.5 ± 1.4	5.3 ± 0.3	5.4 ± 0.2	36.9 ± 3.0	8.4 ± 0.2
	g <sub>3</sub>	28.6 ± 1.5	2.1 ± 0.3	3.4 ± 0.3	34.2 ± 2.4	7.1 ± 0.7
2	g <sub>1</sub>	31.0 ± 2.1	2.3 ± 0.2	3.1 ± 0.1	28.1 ± 1.1	6.8 ± 0.4
	g <sub>2</sub>	35.8 ± 2.0	7.5 ± 0.1	3.6 ± 0.2	28.4 ± 1.0	10.4 ± 0.8
	g <sub>3</sub>	35.5 ± 1.6	2.8 ± 0.2	2.4 ± 0.2	21.3 ± 2.1	11.5 ± 0.7

*Примечание.* ЦП 1 – караганово-злаковый луг (окр. пос. Аникино, долина р. Томь); ЦП 2 – березово-сосновый разно-травный лес (окр. г. Томска, берег р. Малая Киргизка). ОС – онтогенетическое состояние: g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – средневозрастное генеративное, g<sub>3</sub> – старое генеративное.

цессами новообразования. Партикуляция на данном этапе не приводит к омоложению, дочерние особи стареют одновременно с материнской.

Постгенеративный период включает субсенильные (ss) и сенильные (s) состояния растений. Субсенильные растения прекращают образование репродуктивных органов. У особей резко выражены процессы разрушения и отмирания корневища. Из почек возобновления формируются ослабленные вегетативные побеги. Листья напоминают по форме листья им-

матурных растений. Отмечена сенильная партикуляция в результате распада старой особи, при этом партикулы нежизнеспособны.

У сенильных растений вследствие процессов интенсивного отмирания остается 2–4 партикулы, которые состоят из 1–2 побегов с более короткими междоузлиями и мелкими листьями ювенильного и имматурного типа. Сенильные особи в популяциях на юге Томской области встречаются крайне редко.

### ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований установлено, что *Sedum aizoon* представляет собой короткокорневищный травянистый поликарпик с удлинёнными генеративными монокарпическими побегами, криптофит. Морфологические показатели вида в изученных ценопопуляциях варьируют незначительно. Выявлены количественные параметры, характерные для различных онтогенетических состояний вида – число и высота побегов, размеры листьев, параметры соцветий и др. При переходе особей из молодого в средневозрастное генеративное состояние повышаются основные морфометрические показатели. Высота генеративного побега в среднем увеличивает-

ся на 9.4 %, число генеративных побегов – на 62.5 %. Число цветков возрастает на 8.0 %, а диаметр соцветия – на 26.7 %. При переходе в старое генеративное состояние морфометрические показатели особей снижаются. Так, высота побега уменьшается на 8.8 %, число генеративных побегов – на 61.7 %. Число цветков сокращается на 8.5 %, диаметр соцветия – на 35.5 %.

В природных популяциях на юге Томской области в онтогенезе *Sedum aizoon* выделяются 4 периода и 10 онтогенетических состояний. Онтогенез полночленный. Размножение осуществляется семенным путем.

### ЛИТЕРАТУРА

- Броувер В., Штелин А.** Справочник по семеноведению сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур с ключом для определения важнейших семян. М., 2010. 694 с.
- Бытогова С.В.** Эндемики флоры Республики Хакасия: систематика, происхождение, биология: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 21 с.
- Гончарова С.Б.** Очитковые (*Sedoidea*, *Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 223 с.
- Данилова М.Ф.** Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 25–32.
- Красная книга Томской области.** Томск, 2013. 504 с.
- Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы /** Под ред. О.А. Петровой. Екатеринбург, 2004. 496 с.
- Пешкова Г.А.** *Crassulaceae* – Толстянковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 152–168.
- Прокопьев А.С.** Биологические особенности видов рода *Sedum* в природе и в условиях интродукции в лесной зоне Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2008. 22 с.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Семенова Г.П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, 2007. 408 с.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) /** Под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) /** Под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М., 1988. 182 с.