

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *SEDUM HYBRIDUM* (CRASSULACEAE) НА ЮГЕ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.С. Прокопьев, Т.Н. Катаева, Т.Н. Беляева

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

Изучены особенности онтогенеза *Sedum hybridum* в естественных условиях произрастания на юге лесной зоны Западной Сибири. Онтогенез вида полный, сложный, состоит из онтогенеза семенной особи (генеты) и сокращенных онтогенезов рамет. В онтогенезе выделено 4 периода и 10 онтогенетических состояний. Установлено, что размножение осуществляется преимущественно вегетативным способом в результате нормальной и травматической партикуляции, происходящей во взрослом генеративном состоянии и сопровождающейся в основном неглубоким омоложением дочерних растений.

Ключевые слова: *Sedum hybridum*, ценопопуляции, онтогенез, онтогенетические состояния, генета, рамета, Западная Сибирь.

ВВЕДЕНИЕ

Очиток гибридный (*Sedum hybridum* L.) – травянистое суккулентное растение семейства толстянковые (Crassulaceae) с многолетними стелющимися побегами и мясистыми листьями. Типичный представитель нагорно-ксерофитного типа растительности, развивающегося в условиях засушливого климата на каменистых, скалистых и щебнистых субстратах. Южносибирско-центральноазиатский вид. Основной ареал охватывает южные регионы Сибири, горы Средней Азии (Тянь-Шань) и северную часть Монголии (Пешкова, 1994). На западном пределе распространения достигает границ г. Томска. Отдельные местонахождения этого вида указываются для Омской области и некоторых районов Казахского мелкосопочника. Изолированные фрагменты ареала приводятся для Южного Урала, Приуралья (Горчаковский, 1969) и северных районов Восточной Сибири (Якутии) (Красная книга..., 2000).

На территории Сибири *S. hybridum* имеет достаточно широкое распространение. Встречается в степной, лесостепной и южной части лесной зоны. Преимущественно этот вид распространен в горных системах Южной Сибири, где обитает в нижнем поясе гор, в условиях степей, на скалах, осыпях, щебнистых склонах, в редкостойных сухих лесах. По южным склонам и каменистым обнажениям поднимается до субальпийского пояса (Пешкова, 1994). В Томской области встречается только по югу – в пределах г. Томска (Лагерный сад) и его окрестностях (населенные пункты Аникино, Коларово и Яр). Местонахождения вида приурочены к открытым южным (юго-западным) склонам и об-

рывам коренного берега р. Томь, где сохраняется в составе участков со степной растительностью (Прокопьев, 2011). В связи с тем, что вид занимает специфические экотопы и имеет ограниченное распространение на территории области, он рекомендован к охране (Амельченко и др., 2012).

S. hybridum издавна используется в народной медицине для лечения и профилактики различных заболеваний и представляет значительный научный интерес в качестве источника сырья для получения высокоэффективных лекарственных препаратов, обладающих противовоспалительными, антидепрессантными и нейротропными свойствами (Краснов и др., 1979; Растительные ресурсы..., 2009). Кроме того, высокие декоративные качества очитка гибридного в сочетании с неприхотливостью к условиям выращивания делают его перспективным объектом в ландшафтном озеленении (Прокопьев, 2008; Прокопьев и др., 2017). Вид также является отличным медоносом (Прокопьев и др., 2004).

Для решения задач по практическому использованию и охране хозяйственноценных растений необходимо изучение их биологических особенностей, которое тесно связано с подробным описанием онтогенеза. Исследование онтогенеза позволяет выявить уровень приспособительных возможностей и устойчивости вида в природных местообитаниях. В литературе имеются данные по онтогенетическим исследованиям отдельных представителей семейства толстянковых (Гончарова, 2006; Головки и др., 2007), в том числе некоторых видов сибирской флоры (Бытотова, 2007; Се-

менова, 2007; Прокопьев, 2014). Сведения об онтогенезе *S. hybridum* единичны и неполны. Подробно описаны только начальные этапы онтогенетического развития *S. hybridum* при интродукции в Белгородской области (Орлова, Сорокопудова, 2011). Однако полные данные об особенностях он-

тогенеза *S. hybridum* в естественных условиях обитания в литературе не обнаружены.

Цель настоящей работы – характеристика основных этапов онтогенеза *S. hybridum* в природных популяциях на юге лесной зоны Западной Сибири (в пределах Томской области).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в местах естественного произрастания *S. hybridum* на юге Томской области (окр. н.п. Аникино и Коларово). Здесь очиток гибридный растет на достаточно крутых (40–45°) склонах южной и юго-западной экспозиции, в составе разнотравно-полынно-злаковых и караганово-очитково-полынных степенных сообществ. Травяной покров склонов изреженный, с общим проективным покрытием надземной массы 5–20 %. Доминирующее положение в сообществах занимает полыни (*Artemisia comutata* Besser, *A. gmelinii* Weber ex Stechm., *A. glauca* Pall. ex Willd.), злаки (*Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Elytrigia repens* (L.) Nevski) и типичные представители петрофитных сообществ – *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Мей. и *S. hybridum*. На отдельных участках достаточно обильны *Carex duriuscula* С.А. Мей., *Stipa capillata* L. и некоторые другие виды степного разнотравья – *Galium verum* L., *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Silene nutans* L., *Veronica spicata* L., *Allium nutans* L. В период цветения очиток гибридный выступает в качестве аспектирующего вида.

Периодизация жизненного цикла очитка гибридного проведена согласно концепции дискретного описания онтогенеза растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Жукова, 1995). Определение онтогенетического состояния особей проводилось на основании комп-

лекса качественных и количественных признаков. Учитывались следующие показатели: наличие семядольных листьев; наличие и уровень развития вегетативных и генеративных побегов; число, размеры и форма листьев; изменение размеров и типа корневой системы; переход к партикуляции и связанная с ней степень морфологической дезинтеграции особи; соотношение процессов новообразования и отмирания, степень сформированности у особи основных признаков биоморфы.

Жизненная форма вида описывалась по признакам взрослого растения, находящегося в средневозрастном генеративном состоянии. Морфологические признаки изучены преимущественно на живых растениях с привлечением гербарного материала.

Морфологию семян описывали, опираясь на работы М.Ф. Даниловой (1996) и В. Броувера, А. Штелина (2010).

Семенная продуктивность видов определялась по общепринятым методикам (Вайнагий, 1974).

Всхожесть семян изучали в лабораторных условиях. Семена проращивали в чашках Петри, используя общепринятые методики (Ишмуратова, Ткаченко, 2009).

Статистический анализ данных проводили в программе Microsoft Office Excel 2003. Рисунки, представленные в работе, выполнены авторами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

S. hybridum – наземноползучий суккулентно-лиственной травянистый поликарпик, хамефит (Прокопьев, Бытотова, 2014). Растение образует ползучие, укореняющиеся, моноподиально нарастающие многолетние вегетативные побеги и более длинные ортотропные генеративные побеги, которые после плодоношения отмирают, сохраняясь в нижней (базальной) части. К осени листья остаются только на верхушке вегетативных побегов, образуя розетку, и в таком состоянии растения перезимовывают. Соцветие верхушечное, рыхлое, щитковидное. Цветки многочисленные, обоеполые, актиноморфные, 5-мерные (рис. 1). Плод – многосемянная полусинкарпная звездчато-растопыренная пятилистровка. При созревании плоды вскрываются по вентральному шву. Семена, высыпаясь, могут разноситься ветром, водой и муравьями.

В развитии особей *S. hybridum* выделены следующие периоды и онтогенетические состояния: латентный (покоящиеся семена); прегенеративный (проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное состояния); генеративный (молодое, средневозрастное и старое генеративные состояния); постгенеративный (субсенильное и сенильное состояния) (рис. 2).

Латентный период (se) представлен покоящимися семенами. Семена мелкие, обратнойцевидные, темно-коричневые, 0.79–0.84 мм длиной и 0.35–0.40 мм шириной, структура поверхности – продольно-гребенчатая. Масса 1000 шт. семян в среднем составляет 0.07 г (Prokopyev et al., 2014). Семена очитка гибридного характеризуются высокой всхожестью и значительной светочувствительностью: на свету прорастает 96 % семян, в тем-



Рис. 1. Общий вид *S. hybridum* на юге Томской области (правый берег р. Томи, окр. н. п. Яр).

Fig. 1. General view of *S. hybridum* in the south of the Tomsk Region (the right bank of the Tom River, the vicinity of Yar).

ноте всхожесть снижается до 44 %. После года хранения при комнатной температуре всхожесть семян постепенно падает. На второй год хранения прорастает 78 % семян, на третий год – 54 %.

После созревания и осыпания на землю семена способны сразу прорасти, поэтому всходы могут появляться уже в августе текущего сезона либо весной следующего года. Прорастание семян надземное, всходы немногочисленные.

Прегенеративный период. Проростки (р) мелкие, на ранних стадиях развития имеют две мясистые зеленые семядоли округлой формы и гипокотиль, переходящий в тонкий корешок. Длина семядольной пластинки составляет 1.9–2.1 мм, ширина – 2.1–2.4 мм (см. таблицу). Длина корешка – 0.7–1.0 см. Первая пара настоящих листьев появляется на 13–17-й день от начала прорастания.

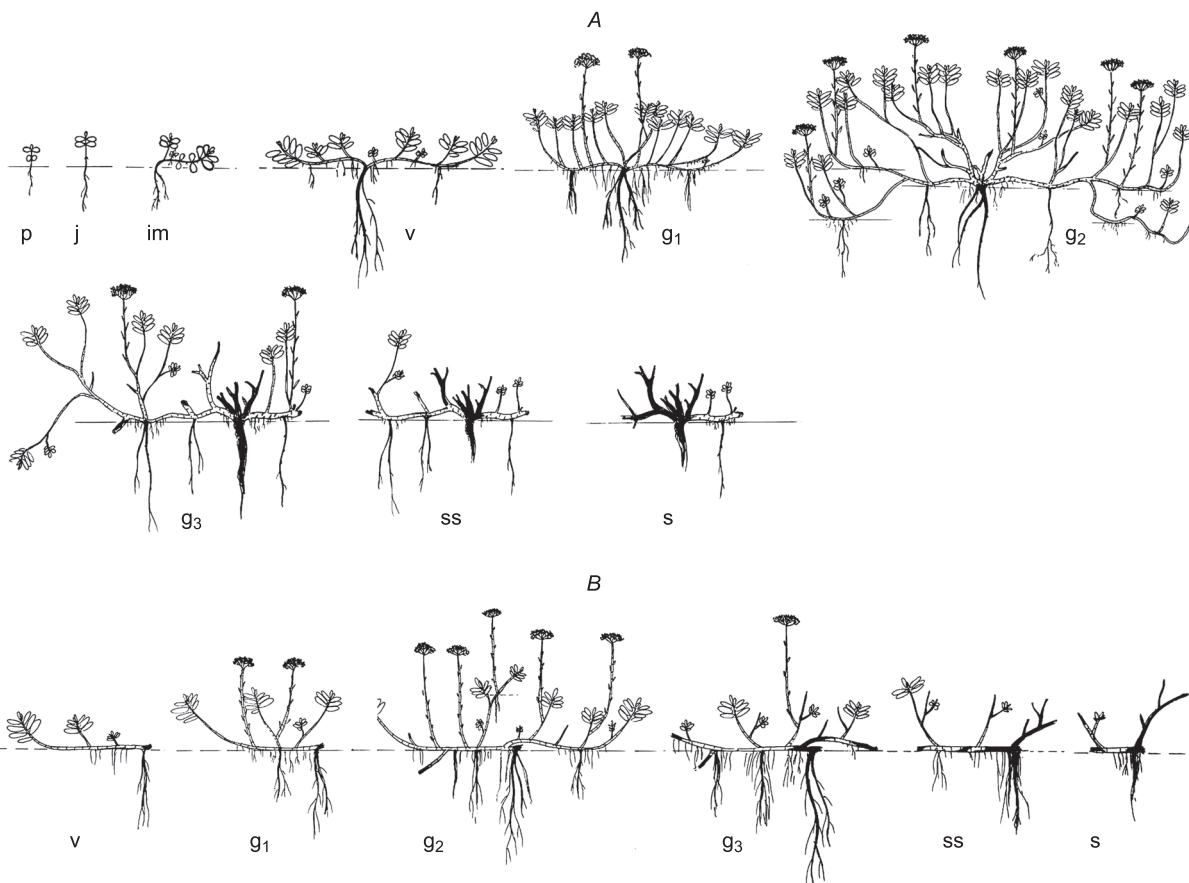


Рис. 2. Онтогенез *S. hybridum* в природных популяциях на юге Томской области.

A – генета, B – рамета. Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное.

Fig. 2. *S. hybridum* ontogeny in natural populations in the south of the Tomsk region.

A – genet, B – ramet. Ontogenetic stages: p – seedling, j – juvenile, im – immature, v – virgin, g₁ – young generative, g₂ – middle-aged generative, g₃ – old generative, ss – sub-senile, s – senile.

Морфологические характеристики особей *S. hybridum* в разных онтогенетических состояниях

Morphological characteristics of individuals of *S. hybridum* in different ontogenetic stages

Показатель	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
Длина семядольного листа, мм	2.0±0.18	–	–	–	–	–	–	–	–
Ширина семядольного листа, мм	2.3±0.22	–	–	–	–	–	–	–	–
Длина гипокотилия, мм	3.8±0.44	–	–	–	–	–	–	–	–
Длина листа, см	–	0.8±0.07	1.6±0.06	3.5±0.21	3.7±0.19	3.6±0.33	3.4±0.32	2.3±0.22	1.2±0.11
Ширина листа, см	–	0.7±0.07	1.2±0.29	1.3±0.15	1.2±0.16	1.5±0.20	1.1±0.13	1.1±0.12	0.7±0.06
Длина вегетативного побега, см	–	2.2±0.42	4.3±0.77	8.5±1.53	11.5±1.92	19.2±6.82	20.3±6.71	12.5±3.75	3.2±0.68
Длина генеративного побега, см	–	–	–	–	17.2±4.2	18.0±3.61	17.6±6.10	–	–
Число вегетативных побегов, шт.	–	–	–	12.5±3.25	56.0±17.3	122.0±35.72	35.4±9.82	9.7±2.79	1.9±0.37
Число генеративных побегов, шт.	–	–	–	–	8.6±2.81	34.3±11.32	5.6±1.41	–	–
Диаметр соцветия, см	–	–	–	–	3.5±0.32	5.1±0.41	5.0±0.34	–	–
Число цветков в соцветии, шт.	–	–	–	–	30.5±3.20	33.1±3.71	31.7±3.13	–	–
Длина корня, см	0.9±0.14	2.6±0.65	5.2±1.46	13.5±4.32	25.3±7.41	29.1±9.20	27.8±8.34	–	–

Примечание. Онтогенетическое состояние: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное. Данные представлены в виде среднего арифметического ± среднее квадратическое отклонение ($x \pm S_x$).

Note. Ontogenetic stages: p – seedling, j – juvenile, im – immature, v – virgin, g₁ – young generative, g₂ – middle-aged generative, g₃ – old generative, ss – subsenile, s – senile. Data are presented as arithmetic mean ± standard deviation of the arithmetic mean ($x \pm S_x$).

Их листовые пластинки округло-почковидной формы, зеленые, неопушенные, с ровными краями. В процессе формирования следующих пар листьев семядольные листья постепенно усыхают. В возрасте 25–30 дней особь переходит в следующую стадию развития.

В ювенильном состоянии (j) у растения начинается формироваться моноподиально нарастающий одноосный побег высотой 2.0–2.7 см с 2–4 парами супротивно расположенных настоящих листьев овальной формы. Длина листовой пластинки составляет 0.6–0.8 см, ширина – 0.6–0.9 см. На главном корне длиной 2.3–3.1 см развиваются тонкие боковые корешки (см. таблицу). К концу вегетационного сезона в основании первичного побега закладываются почки возобновления. Этой стадией обычно завершается вегетационный сезон первого года жизни сеянца.

В целом развитие оттока гибридного на первом году жизни протекает достаточно медленно, что обусловлено суровыми условиями природных местообитаний вида. На крутых каменисто-щебнистых и глинистых склонах сеянцы постоянно испытывают недостаток влаги, что в сочетании с высоким уровнем инсоляции и резкими суточными перепадами температур задерживает их разви-

тие. По сравнению с природными условиями в культуре особи *S. hybridum* развиваются значительно быстрее. При рассадном способе выращивания с последующей высадкой сеянцев в грунт растения уже в первый год жизни успевают достичь виргинильного состояния (Прокопьев, 2009; Орлова, Сорокопудова, 2011).

На втором году жизни растение переходит в **имматурное состояние (im)**. Весной первичный (главный) побег продолжает рост, постепенно увеличиваясь в длину до 4.0–4.5 см, и полегает. Одновременно из почек, перезимовавших в базальной части первичного побега, развиваются 1–2 укороченных восходящих боковых побега – побеги ветвления. Число листьев на главном побеге увеличивается до 13–18. Листья приобретают овально-лопачатую форму, по краю слабозубчатые, длиной 1.3–1.8 см, шириной 1.0–1.7 см. На главном корне длиной 4.8–7.2 см появляются корешки второго и третьего порядков ветвления (см. таблицу). К концу сезона активной вегетации в нижних узлах побегов закладываются почки возобновления. В имматурном состоянии особи могут находиться от одного до двух лет.

Переход в **виргинильное состояние (v)** сопровождается увеличением общего числа вегета-

тивных побегов ветвления, размеров листьев и корневой системы. Побеги прошлого года за счет формирования новых метамеров нарастают до 8.0–8.9 см, постепенно полегают и укореняются в узлах. Вегетативные побеги текущего года первоначально восходящие, а в дальнейшем полегают. Таким образом, формируется все более разрастающаяся система побегов (в основном второго и третьего порядков ветвления), которые в процессе развития постепенно переходят в плагитропное положение. Плагитропная часть растения, несущая зачатки побегов следующего сезона, составляет многолетнюю вегетативную основу особи, так называемый скелет. В этом состоянии диаметр особи может достигать 13–20 см. Листья на побегах становятся более крупными, достигая 3.2–3.7 см в длину и 1.0–1.4 см в ширину, и приобретают типичную для взрослых растений лопатчатую или обратнойцевидно-ланцетную форму, на верхушке тупые, зубчатые, постепенно клиновидно суженные в длинный черешок. Корневая система образована главным корнем длиной 9.0–18.3 см, большим количеством тонких боковых корней и придаточными корнями, которые развиваются в узлах полегающих побегов (см. таблицу). В зимний период на побеге сохраняется большая часть листьев, обычно сближенных на верхушке в розетку. При разрастании особь формирует достаточно плотные куртины. Несмотря на активно идущие процессы разрастания и укоренение отдельных побегов, особь продолжает сохранять свою целостность. По нашим наблюдениям, после нескольких сезонов активной вегетации (обычно в 5–6-летнем возрасте) особи переходят к следующей стадии развития – генеративной.

Генеративный период характеризуется как наиболее продолжительный этап в жизни особи. Надземная часть растения продолжает развиваться, увеличиваясь в размерах, формируются генеративные побеги. На этом этапе развития растение приобретает характерную для данного вида жизненную форму, которая представлена системой побегов двух типов: вегетативных (стелющихся) и генеративных (восходящих). Вегетативные побеги неспециализированные, однотипные, моноподиально нарастающие. Изначально некоторое время растут ортотропно, затем полегают и дальше развиваются плагитропно (по поверхности почвы), регулярно образуя придаточные корни. Генеративные побеги развиваются ортотропно. После плодоношения на значительной части своей длины они отмирают, сохраняются лишь базальные части побегов, несущие почки возобновления, которые в дальнейшем входят в скелетную основу растения. В соответствии с классификацией С.Б. Гончаровой (Гончарова, 2006) изучаемый вид нами отнесен к

группе вегетативно подвижных травянистых хамефитов. Основные различия между особями разных онтогенетических состояний этого периода заключаются в степени развития их вегетативной и генеративной сфер, а также уровне морфологической дезинтеграции растения в целом. На этом этапе особи не только достигают своего максимального развития, но и приступают к активному вегетативному размножению, которое происходит в результате как нормальной, так и травматической партикуляции.

У **молодых генеративных** растений (g_1) образуется от 2 до 15 генеративных побегов высотой около 12.9–21.5 см. Число вегетативных побегов увеличивается до 38–75, длина побегов старшего поколения достигает 8.5–15.4 см. В соцветии развивается 27–35 цветков. Главный корень продолжает нарастать, его длина составляет 17.0–33.0 см (см. таблицу). Одновременно с ним формируется разветвленная система боковых и придаточных корней. За счет многократного укоренения плагитропной части растения развивается сложная полицентрическая система. Обитание на крутых склонах с подвижным субстратом может приводить к отделению жизнеспособных частей особи (рамет) – травматической партикуляции. В результате происходит частичная морфологическая дезинтеграция особи. В то же время на участках с хорошо закрепленным субстратом генета получает возможность длительное время сохранять целостную структуру.

При вступлении в **средневозрастное генеративное** состояние (g_2) особи заметно разрастаются, формируя уже достаточно большие куртины диаметром 45–60 см. Количество вегетативных (80–180 шт.) и генеративных (20–55 шт.) побегов на особь достигает своих максимальных значений. Длина многолетних побегов также заметно увеличивается и составляет 11.9–31.0 см. В соцветии диаметром 4.5–5.6 см развивается в среднем 33 цветка. Корневая система смешанного типа, представлена хорошо развитым главным корнем длиной 18.6–38.5 см и придаточными корнями, часть из которых заметно утолщается (см. таблицу). У некоторых вегетативных побегов старшего порядка происходит отмирание точки роста и дальнейшее усыхание. В этом состоянии за счет активации процессов разрушения в скелетной системе растения становится возможной нормальная (зрелая) партикуляция, приводящая к обособлению и переходу ее отдельных частей к самостоятельному существованию. Партикулы (раметы) обычно испытывают неглубокое омоложение – до виргинильного или молодого генеративного состояния. Корневая система партикул представлена ветвящимися придаточными корнями. Реже

встречаются партикулы имматурного состояния. Разрастание и партикуляция особи приводят к ее частичному распаду. В результате формируется сложная полицентрическая система, имеющая несколько центров самостоятельного разрастания за счет отделяющихся партикул.

Для отчитка гибридного в средневозрастном генеративном состоянии характерны высокие показатели плодоцветения (91.8 %), т. е. практически все цветки на побегах образуют полноценные плоды. Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) генеративного побега в среднем составляет 3541.7 ± 1239.5 семян, в то время как реальная семенная продуктивность – 1200.8 ± 421.3 семян. Соответственно коэффициент семенификации невысокий – 33.9 %. В целом вид продуцирует достаточное количество семян, однако основным способом поддержания численности популяции остается вегетативное размножение (Прокопьев, Бытотова, 2014).

У **старых генеративных** (g_3) растений дезинтеграция достигает максимального проявления. Активно идущие процессы отмирания в скелетной части приводят к почти полному распаду особи на отдельные партикулы. Таким образом, формируется рыхлый клон, состоящий из старой материнской генеративной особи и отделившихся от нее рамет. В этом состоянии у генеты уменьшается образование побегов ветвления (25–46 шт.) и существенно сокращается число генеративных побегов (до 3–9). Главный корень сохраняется, но начинает постепенно разрушаться. Его длина уменьшается и варьирует в пределах 19.2–36.1 см (см. таблицу).

Длительность генеративного периода в целом, как и продолжительность существования его отдельных онтогенетических состояний в связи с омоложением вегетативного потомства определить достаточно трудно. Как правило, самое продолжительное время особи находятся в средневозрастном генеративном состоянии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что *S. hybridum* относится к наземноползучим суккулентно-лиственным травянистым поликарпикам, хамефитам. В развитии особей выделено 4 периода и 10 онтогенетических состояний. Онтогенез изученного вида характеризуется как полный, сложный, состоит из онтогенеза генет и рамет. Раметы, образовавшиеся в результате нормальной или травматической партикуляции, испытывают неглубокое омоложение (до виргиниль-

Постгенеративный период. В субсенильном состоянии (ss) полностью прекращается образование репродуктивных органов. Побеги слабо облиственны, листья сохраняются преимущественно в верхней части. Из почек возобновления в числе 6–13 шт. формируются ослабленные вегетативные побеги длиной 7.0–16.5 см, зачастую с листьями имматурного типа (см. таблицу). Увеличение числа отмерших частей в скелетной части особи приводит к ее дальнейшему распаду с образованием уже нежизнеспособных субсенильных и сенильных партикул. Корневая система представлена в основном придаточными корнями, главный корень почти полностью разрушается.

Сенильное состояние (s) очень скоротечное, не всегда четко выражено и характеризуется практически полным разрушением скелетной системы ветвления и корневой системы особи. У растения формируется от 1 до 4 укороченных побегов длиной 2.0–4.3 см, с мелкими листьями ювенильного или имматурного типа (см. таблицу). Корневая система представлена сухими остатками главного корня и немногочисленными ослабленными придаточными корнями.

В связи с высокой способностью вида к вегетативному размножению, подавляющее большинство особей отчитка гибридного в природных популяциях являются раментами.

Особь вегетативного происхождения (рамента), в отличие от особей семенного происхождения (генеты), имеют на скелетной оси рубец, наличие которого свидетельствует о существовавшей когда-то связи рамет с материнской особью. Раметы виргинильного онтогенетического состояния имеют несколько моноподиально нарастающих побегов. Корневая система представлена множеством придаточных корней, один (реже два) из которых утолщается и углубляется. Дальнейшее развитие рамет сходно с развитием особей семенного происхождения (см. рис. 2).

ного состояния) и сами способны к неоднократной партикуляции. Таким образом, в природе у отчитка гибридного крайне редко наблюдается полное прохождение жизненного цикла одной особью семенного происхождения при отсутствии вегетативного размножения.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 0721-2020-0019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амельченко В.П., Рыбина Т.А., Прокопьев А.С., Катаева Т.Н.** Анализ биологического разнообразия редких видов растений в составе ООПТ на юге Томской области // Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы: Материалы IV Междунар. конф., посвященной памяти Ю.А. Львова. Томск, 2012. С. 157–160.
- Броувер В., Штелин А.** Справочник по семеноведению сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур с ключом для определения важнейших семян. М., 2010. 694 с.
- Бытотова С.В.** Эндемики флоры Республики Хакасия: систематика, происхождение, биология: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 21 с.
- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. 59(6): 826–831.
- Головко Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В., Захожий И.Г.** Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб., 2007. 205 с.
- Гончарова С.Б.** Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 223 с.
- Горчаковский П.Л.** Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.
- Данилова М.Ф.** Семейство Crassulaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 5. СПб., 1996. С. 25–32.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г.** Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа, 2009. 116 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия).** Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск, 2000. 256 с.
- Краснов Е.А., Саратиков А.С., Суров Ю.П.** Растения семейства толстянковых. Томск, 1979. 208 с.
- Орлова О.Н., Сорокопудова О.А.** Прегенеративный период онтогенеза некоторых видов подсемейства Sedoideae Berger в условиях Белгородской области // Фундаментальные исследования. 2011. 8(1): 93–97. <http://www.fundamental-research.ru/ru/article/view?id=26791>
- Пешкова Г.А.** Семейство Crassulaceae – Толстянковые // Флора Сибири. Т. 7. Новосибирск, 1994. 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.
- Прокопьев А.С.** Особенности онтогенеза некоторых видов очитка (*Sedum* L.) в условиях интродукции на юге Томской области // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. 2009. 22–24:21–23.
- Прокопьев А.С.** Структура ценопопуляций видов рода *Sedum* L. в окрестностях города Томска // Вестн. Ирк. гос. с.-х. акад. 2011. 44:109–115.
- Прокопьев А.С.** Особенности онтогенеза *Sedum aizoon* (Crassulaceae) в природных популяциях на юге Томской области // Раст. мир Азиатской России. 2014. 2(14):37–40.
- Прокопьев А.С., Бытотова С.В.** Структура ценопопуляций видов рода *Sedum* (Crassulaceae) в различных эколого-ценотических условиях на юге Сибири // Растит. ресурсы. 2014. 50(3):415–430.
- Прокопьев А.С., Конусова О.Л., Беляева Т.Н.** К изучению репродуктивной биологии и видового состава опылителей очитков (*Sedum* L.) на юге Томской области // Вестн. ТГУ. 2004. 11:124–126.
- Прокопьев А.С., Чернова О.Д., Мачкинис Е.Ю.** Растения природной флоры Сибири для каменных садов // Бюл. Глав. бот. сада. 2017. 3:129–134.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. 3(6):7–204.
- Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность.** Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. СПб.; М., 2009. 513 с.
- 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 // Науч. докл. ВШ. Биол. науки. 1975. 2:7–34.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).** М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии).** М., 1988. 184 с.
- Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Pastukhova Yu.M.** Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // Biomed. Pharmacol. J. 2014. 7(2):603–609. <https://dx.doi.org/10.13005/bpj/531>

SEDUM HYBRIDUM (CRASSULACEAE) ONTOGENY IN THE SOUTHERN PART OF FOREST ZONE IN WESTERN SIBERIA

A.S. Prokopyev, T.N. Kataeva, T.N. Belyaeva

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

Sedum hybridum L. belongs to perennial herbaceous succulent-leaf plants of the Crassulaceae family. In Siberia, the species is common in the steppe zone and lower zones of mountain systems. In the southern part of forest zone, it founds fragmentarily along open slopes and cliffs with steppe vegetation. *S. hybridum* is a valuable medicinal, ornamental and honey plant. Due to the limited distribution in the Tomsk region, this species recommended for protection.

The article presents the results of *in vivo* ontogeny study for *S. hybridum* in the southern part of forest zone in Western Siberia (within the Tomsk region).

The development of individuals include 4 periods and 10 ontogenetic stages. The seeds are small, obovate, dark brown and ripen in August. In laboratory testing, seeds have high germination, which significantly related with seeds photosensitivity. Seedlings are few, appear immediately after ripening and dissemination, or in the next year spring. In the early stages of ontogenesis, the development of individuals proceeds slowly. At least 5–6 years plants pass before the first blossom. The generative period is the longest stage in the life circle of individuals. In a middle-aged generative state, individuals reach their maximal development and begin active vegetative propagation, which subsequently leads to its disintegration into new individuals. New formed clone consists of the old parental generative individual – a genet and separated particles – the ramets. Ramets formation is the results of normal or traumatic plants partitioning. They have a little bit rejuvenation (to a virgin state) and themselves are capable of repeated partitioning. Further development of ramets are similar to the development of individuals of seed origin. The transition to the postgenerative period accompanied by the gradual destruction of the perennial part of the individual with the formation of already non-viable particles. Thus, in nature, *S. hybridum* extremely rarely passes the complete life cycle by one seed originated individual without formation of vegetative progeny. Ontogenesis of this species is complete, complex and includes genets and ramets ontogeny.

Key words: *Sedum hybridum*, population, ontogeny, ontogenetic stages, geneta, rameta, Western Siberia.

Acknowledgements. The study was performed within the framework of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 0721-2020-0019).

REFERENCES

- Amel'chenko V.P., Rybina N.A., Prokop'ev A.S., Kataeva T.N.** Analysis of the biological diversity of rare plant species as part of protected areas in the south of the Tomsk region [Analiz biologicheskogo raznobraziya redkikh vidov rastenij v sostave OOPT na yuge Tomskoj oblasti] // Biogeotsenologiya i landshaftnaya ekologiya: itogi i perspektivy. Materialy IV Mezhdunarodnoy konferentsii. Tomsk, 2012. P. 157–160. (In Russ.).
- Brouver V., Shtelin A.** Handbook of seed science of agricultural, forest and ornamental crops [Spravochnik po semenovedeniyu selskokhozyaystvennykh, lesnykh i dekorativnykh kultur s klyuchom dlya opredeleniya vazhneyshikh semyan]. Moscow, 2010. 694 p. (In Russ.).
- Bytotova S.V.** Endemic flora of the Republic of Khakasia: systematics, origin, biology [Endemiki flory Respubliki Khakasiya: sistematika, proiskhozhdenie, biologiya]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Tomsk, 2007. 21 p. (In Russ.).
- Vaynagiy I.V.** About the methodology for studying the seed productivity of plants [O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy] // Bot. Zhurn. 1974. 59(6):826–831. (In Russ.).
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Bacharov D.S., Babak T.V., Zakhochiy I.G.** Crassulaceae in a cold climate (biology, ecology, physiology) [Tolstyankovye v kholodnom klimate (biologiya, ekologiya, fiziologiya)]. St. Petersburg, 2007. 205 p. (In Russ.).
- Goncharova S.B.** Stonecrop (Sedoideae, Crassulaceae) Flora of the Russian Far East [Ochitkovye (Sedoideae, Crassulaceae) flory rossijskogo Dal'nego Vostoka]. Vladivostok, 2006. 223 p. (In Russ.).
- Gorchakovskiy P.L.** The main problems of historical phytogeography of the Urals [Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografii Urala]. Sverdlovsk, 1969. 286 p. (In Russ.).
- Danilova M.F.** Crassulaceae Family // Comparative Seeded Anatomy. T. 5. St. Petersburg, 1996. P. 25–32. (In Russ.).
- Zhukova L.A.** Population life of meadow plants [Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy]. Yoshkar-Ola, 1995. 224 p. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Tkachenko K.G.** Seeds of herbaceous plants: features of the latent period, use in introduction and reproduction in vitro [Semena travyanistykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduktsii i razmnozhenii in vitro]. Ufa, 2009. 116 p. (In Russ.).
- Abstract** of flora of Asian Russia: Vascular plants [Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistye rasteniya]. Novosibirsk, 2012. 640 p. (In Russ.).

- Red Book** of the Republic of Sakha (Yakutia). Vol. 1. Rare and endangered plant and mushroom species [Krasnaya kniga Respubliki Sakha (Yakutiya). Vol. 1. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov]. Yakutsk, 2000. 256 p. (In Russ.).
- Krasnov E.A., Saratkov A.S., Surov Yu.P.** Plants of the Crassulaceae family [Rasteniya semeystva tolstyankovykh]. Tomsk, 1979. 208 p. (In Russ.).
- Orlova O.N., Sorokopudova O.A.** The pre-generative period of ontogenesis of some species of the subfamily Sedoideae Berger in the conditions of the Belgorod region [Pregenerativnyy period ontogeneza nekotorykh vidov podsemeystva Sedoideae Berger v usloviyakh Belgorodskoy oblasti] // Fundamental'nye issledovaniya. 2011. 8(1):93–97. <http://www.fundamental-research.ru/ru/article/view?id=26791> (In Russ.).
- Peshkova G.A.** Crassulaceae Family // Flora of Siberia. T. 7. Novosibirsk, 1994. P. 152–168. (In Russ.).
- Prokopyev A.S.** Biological features of species of the genus *Sedum* in nature and under conditions of introduction in the forest zone of Western Siberia [Biologicheskie osobennosti vidov roda *Sedum* v prirode i v usloviyakh introduktsii v lesnoy zone Zapadnoy Sibiri]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Tomsk, 2008. 22 p. (In Russ.).
- Prokopyev A.S.** Features of ontogenesis of some species of stonecrop (*Sedum* L.) under conditions of introduction in the south of the Tomsk region [Osobennosti ontogeneza nekotorykh vidov ochitka (*Sedum* L.) v usloviyakh introduktsii na yuge Tomskoy oblasti] // Vestnik Kievskogo natsional'nogo universiteta imeni Tarasa Shevchenko. 2009. 22–24:21–23 (In Russ.).
- Prokopyev A.S.** Structure of cenopopulations of the species *Sedum* L. near Tomsk // Vestnik Irkutskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii. 2011. 44:109–115. (In Russ.).
- Prokopyev A.S.** Peculiarities of ontogenesis of the species *Sedum aizoon* (Crassulaceae) in wild populations in the south of the Tomsk region // Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii. 2014. 2(14):37–40. (In Russ.).
- Prokopyev A.S., Bytotova S.V.** Structure of coenopopulations of *Sedum* species (Crassulaceae) in different eco-coenotical conditions in the south of Siberia // Rastitel'nye resursy. 2014. 50(3):415–430. (In Russ.).
- Prokopyev A.S., Konusova O.L., Belyaeva T.N.** To the study of reproductive biology and species composition of sedum pollinators (*Sedum* L.) in the south of the Tomsk region [K izucheniyu reproduktivnoy biologii i vidovogo sostava opyliteley ochitkov (*Sedum* L.) na yuge Tomskoy oblasti] // Vestnik TGU. 2004. 11:124–126. (In Russ.).
- Prokopyev A.S., Chernova O.D., Machkinis E.Yu.** Wild Siberian Plants for Cultivation in the Rock Gardens // Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada. 2017. 3:129–134. (In Russ.).
- Rabotnov T.A.** The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses [Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh] // Trudy BIN AN SSSR. 1950. 3(6):7–204. (In Russ.).
- Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 2. Families Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae** [Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie tsvetkovye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 2. Semeystva Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae]. St. Petersburg; Moscow, 2009. 513 p. (In Russ.).
- Semenova G.P.** Rare and endangered species of Siberian flora: biology, conservation [Redkie i ischezayushchie vidy flory Sibiri: biologiya, ohrana]. Novosibirsk, 2007. 408 p. (In Russ.).
- Uranov A.A.** Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes [Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh processov] // Nauchnye doklady VSH. Biologicheskie nauki. 1975. 2:7–34. (In Russ.).
- Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)** [Tsenopopulatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)]. Moscow, 1976. 217 p. (In Russ.).
- Coenopopulations of plants (essays on population biology)** [Tsenopopulatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii)]. Moscow, 1988. 184 p. (In Russ.).
- Prokopyev A.S., Martynenko A.O., Kataeva T.N., Paskukhova Yu.M.** Seed Morphology and Germination Capacity of some Species in the Sedoideae subfamily (Crassulaceae family) // Biomed. Pharmacol. J. 2014. 7(2):603–609. <https://dx.doi.org/10.13005/bpj/531>

Поступила в редакцию 25.01.2020 г.,
 после доработки – 05.02.2020 г.,
 принята к публикации 15.02.2020 г.