

**БИОМОРФЫ РОДА *SEDUM* L. (CRASSULACEAE) ФЛОРЫ
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА***С.Б. Гончарова*

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Объектом для наших исследований послужили 15 видов рода *Sedum* L., произрастающих на территории российского Дальнего Востока. Нами обработаны материалы дальневосточных гербариев и гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, в том числе и сборы, на основании которых В.Л. Комаровым были описаны 4 вида очитков, произрастающих в названном регионе: *S. eupatorioides* Kom., *S. ussuriense* Kom., *S. litorale* Kom., *S. hiperaizoon* Kom. [Безделева, 1993]. Для решения некоторых вопросов эволюции жизненных форм мы сочли необходимым привлечь данные о биоморфологии видов из близких к *Sedum* родов – *Rhodiola* L. и *Orostachys* (DC.) Fisch., распространенных на российском Дальнем Востоке.

Главным методом в изучении жизненных форм является анализ становления биоморфы в онтогенезе, сущность которого сводится к описанию жизненных форм взрослых растений, фаз морфогенеза и анализу моделей побегообразования [Шорина, 1994]. Для обобщения данных нами использованы системы И.Г. Серебрякова [1964] и К. Раункиера [Raunkiaer, 1934]. Их сочетание, по нашему мнению, позволяет наиболее полно охарактеризовать растение. Необходимо отметить, что

изучение морфологии вегетативных органов суккулентных растений и видов *Sedum*, в частности по гербарным образцам, не позволяет составить достаточно полного и точного представления о биоморфах, так как при сушке органы сильно деформируются, часто некоторые из них продолжают расти, образуя не свойственные виду в природе признаки (этиолированные, удлиненные основания почек возобновления, хрящеватый край листа и др.). Поэтому морфологию суккулентов необходимо изучать в естественных условиях у живых растений.

Исследования эволюции жизненных форм в отдельных таксонах обычно ведутся путем реконструкции модусов морфологической эволюции на основе анализа морфогенетических рядов из родственных ныне живущих видов [Серебрякова, 1972]. Следует подчеркнуть, что такие ряды, как правило, не являются цепью предков-потомков и не могут быть приравнены к собственно филогенетическим рядам. Хотя часто, в случае дивергентного образования жизненных форм в пределах узкой систематической группы, процесс формирования новых видов и биоморф, по-видимому, может совпадать.

Биоморфологии видов рода *Sedum* посвящено небольшое число работ, охватывающих, как правило, незначительные, часто географические группы. Так, Hegi (1921–1923 гг.), изучая флору Центральной Европы, разделил виды европейских очитков на 3 группы соответственно способу перезимовки: хамефиты, гемикриптофиты и терофиты. G. Knaben [1966], исследуя терофитные очитки Скандинавии, выделил одно- и двулетние типы. Этот автор предположил, что двулетние типы являются переходными между гемикриптофитами и терофитами. Наиболее полная и подробная система жизненных форм *Sedum* (s.l.) дана W. Botcher и E. Jager [1984]. Проанализировав литературные данные о тропических и субтропических представителях толстянковых, суммировав разрозненные данные о мелких группах и собственные исследования, данные авторы выделили 10 типов жизненных форм в роде. Обзор биоморф дальневосточных очитков дан Т.А. Безделева [1993]. Ею выделены 5 типов на основании строения подземных и надземных органов, согласно системе И.Г. Серебрякова.

Проведенные нами исследования морфологии вегетативных органов видов рода *Sedum* позволяют сказать, что все рассмотренные виды – многолетние поликарпические растения с ассимилирующими побегами суккулентного типа. Основная структура, образующая жизненную форму, – моноподиальный побег. Побеги и их системы у очитков характеризуются следующими признаками:

1) побег имеет безрозеточную или полурозеточную форму роста;

2) моноподиальный побег всегда монокарпический;

3) моноподиальный побег, как правило, моноциклический (редко побеги полурозеточных типов – при отсутствии цветения – нарастают моноподиально и образуют ди- и полициклические побеги);

4) каждый побег оканчивается фрондозно-фрондулезным, фрондулезно-брактеозным, брактеозно-эбрактеозным соцветием, щитковидным монотелическим или переходного типа тирсом (сложным соцветием типа метелки с укороченными междоузлиями главной оси и хорошо развитыми междоузлиями паракладиев, несущих цимойдные парциальные соцветия). Парциальные соцветия тирсов очитков представлены различными цимойдами: извилиной (виды секции *Aizoon*) или ди-хазием (виды секции *Telephium*);

5) надземные части моноподиального побега отмирают полностью или частично, многолетние части одревесневают или не одревесневают;

6) корневища эпигеогенные или смешанные;

7) системы побегов возобновляются симподиально;

8) система главного корня отмирает у большинства видов на втором году жизни и сменяется системой придаточной (бахромчатой или кистевого типа), редко система главного корня функционирует много лет, образуя в комплексе с базальными частями моноподиальных побегов многоглавый каудекс;

9) моноподиальный побег при полегании обнаруживает способность к укоренению в каждом узле вплоть до соцветия;

10) некоторым видам свойственно образование запасющих подземных органов;

11) на многолетних частях моноподиальных побегов расположены открытые почки возобновления, они могут быть погружены, полупогружены в почву, располагаться выше или на уровне субстрата;

12) почки возобновления двух типов: а) большая часть зачаточных листьев расположена под углом к оси, часто перпендикулярно, только самые верхние листья смыкаются, прикрывая апекс (*Sedum sichotense* Worosch., *S. middendorffianum* Maxim., *S. kamtschaticum* Fisch., *S. kurilense* Worosch., *S. selskianum* Regel et Maak, *S. aizoon* L., *S. litorale* Kom.); б) все листья плотно прижаты к оси, большинство из них смыкаются над апексом, образуя защитный покров (*S. pallescens* Freyn, *S. ussuriense* Kom., *S. alboroseum* Baker, *S. viviparum* Maxim., *S. verticillatum* L., *S. pluricaule* Kudo, *S. cyaneum* Rud., *S. purpureum* (L.) Schult.).

Перечисленные особенности моноподиальных монокарпических побегов определяют различные жизненные формы. И.Г. Серебряковым [1962, 1964] подробно разработана система жизненных форм для видов с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Основываясь на вышеизложенных морфологических данных и следуя закону гомологических рядов, мы используем для растений с ассимилирующими побегами суккулентного типа аналогичную систему. Три вида очитков отнесены нами к отделу "полудревесневеющих" растений (полудревесных по И.Г. Серебрякову), поскольку удлиненные ортотропные оси на значительной части их длины остаются травянистыми и отмирают ежегодно. Сохраняются и одревесневают лишь базальные части надземных осей. К подклассу прямостоячих полукустарничков отнесен *Sedum sichotense*, к подклассу стелющихся полукустарничков – *Sedum middendorffianum*, *S. kamtschaticum*, *S. kurilense*. Наибольшее число дальневосточных очитков – травянистые растения, которые лишены одревесневающих многолетних надземных частей, они относятся к группам многоглавых стержнекорневых многолетников (*Sedum selskianum*), рыхлокустовых дерновинных (*S. pluricaule*, *S. cyaneum*) и корнеклубневых многолетников (*S. purpureum*). Наиболее представительной (7 видов) оказалась группа короткокорневищных многолетников, в которую вошли *S. aizoon*,

S. litorale, *S. pallescens*, *S. erythrostickum*, *S. ussuriense*, *S. viviparum*, *S. verticillatum*. Для видов данной группы характерно отсутствие системы главного корня и наличие четко выраженного ризома, состоящего из значительного числа годичных приростов.

По классификации К. Раункиера, к типу хамефитов нами отнесены виды с почками возобновления, расположенными выше или на уровне почвы. В эту группу вошли названные ранее виды полукустарничков с прямостоячими и стелющимися побегами, а также рыхлокустовые дерновинные травянистые многолетники. К гемикриптофитам отнесен вид с полупогруженными почками возобновления – *S. selskianum*. Криптофиты представлены корневищными геофитами (короткокорневищными травянистыми многолетниками по И.Г. Серебрякову) и корнеклубневыми геофитами (корнеклубневыми многолетниками).

Жизненные формы характеризуются не только габитусом, но и рядом биологических признаков, в том числе длительностью жизни, ритмом развития. Поэтому для полного представления о жизненной форме растения необходимо знание не только его морфологии, но и онтоморфогенеза. Полный онтогенез (большой жизненный цикл) – генетически обусловленная последовательность развития одной или ряда поколений особей от диаспоры до естественной смерти вследствие старения [Серебряков, 1964; Смирнова, 1987].

Становление каждой жизненной формы характеризуется своеобразным ходом онтогенеза.

Диаспоры дальневосточных очитков – семена различной морфологии и выводковые почки (*S. viviparum*, *S. verticillatum*).

Все виды очитков (за исключением *Sedum selskianum*) имеют симподиальную модель нарастания: растение построено из однотипных, повторяющих друг друга структурных единиц (моноподиальных побегов). После плодоношения большая часть побега отмирает, из почек возобновления развиваются новые монокарпические побеги. *Sedum selskianum* имеет смешанное симподиально-моноподиальное нарастание – в течение ряда лет у молодых генеративных растений данной формы постоянно функционирует открытая терминальная почка, форми-

рующая в пазухах зачаточных листьев боковые цветоносные побеги.

В морфогенезе четко обособлены фазы покоящейся диаспоры, проростка (р), ювенильная (j), молодая, взрослая и старая генеративные (g-g₃).

На ранних периодах (р-g₁) ход морфогенеза практически идентичен для разных жизненных форм очитков, при вступлении в генеративный период наблюдаются весьма четкие различия. Выделяются 3 группы биоморф с различным ходом морфогенеза:

1) активные и полукустарниковые хамефиты (*Sedum sichtotense*, *S. middendorffianum*, *S. kurilense*, *S. kamtschaticum*, *S. pluricaule*, *S. cyaneum*), характеризующиеся частичным отмиранием надземных побегов, формированием из многолетних зон одревесневающего или недревесневающего кустарникового скелета растения;

2) корневищные и корнеклубневые геофиты (*Sedum aizoon*, *S. litorale*, *S. pallescens*, *S. erythrostictum*, *S. ussuriense*, *S. viviparum*, *S. verticillatum*, *S. purpureum*), характеризующиеся полным отмиранием надземных частей побегов и формированием смешанных корневищ;

3) каудексообразующие гемикриптофиты (*S. selskianum*), характеризующиеся полным отмиранием надземных частей побегов и формированием многоглавого каудекса.

Сенильное состояние (s) у всех групп биоморф слабо выражено, обычно проявляется в ослаблении цветения и плодоношения и в постепенном отмирании скелетной системы, корневищ, каудекса.

Анализ морфогенеза жизненных форм очитков позволяет выделить следующие группы по степени вегетативной подвижности:

1. Вегетативно неподвижные – каудексообразующие формы с незначительным разрастанием и сенильной партикуляцией.

2. Вегетативно малоподвижные – короткокорневищные, корнеклубневые травянистые многолетники, а также прямостоячие полукустарнички с незначительным разрастанием, се-

нильной и нормальной партикуляцией, сопровождающейся неглубоким омоложением потомства.

3. Вегетативно подвижные – короткокорневищные травянистые биоморфы, рыхлокустовые дерновинные многолетники, стелющиеся полукустарнички с удлиненными побегами суккулентного типа:

а) виды, подвижность которых обеспечивается интенсивным нарастанием и ветвлением скелетных осей (как правило, плагиотропных и укореняющихся);

б) виды, размножающиеся глубоко омоложенными вегетативными диаспорами (выводковыми почками), образующимися на различных стадиях онтогенеза.

Дальневосточные очитки – длительно вегетирующие растения, активная вегетация которых продолжается всю теплую часть года. Начало активного роста хамефитных очитков совпадает с устойчивым переходом средней температуры воздуха через 0°C (25.III – 1.IV). Продолжительность периода активной вегетации хамефитных дальневосточных очитков 160–180 дней, что соответствует длине безморозного периода.

Геофиты и гемикриптофиты (*Sedum aizoon* и др.) начинают вегетировать ранней весной, при устойчивом переходе температуры воздуха через 5°C (вторая-третья декада апреля), и заканчивают поздней осенью (третья декада октября). Период активной вегетации видов этих биоморф ограничивается первыми заморозками.

Период активного роста побегов всех видов дальневосточных очитков ограничивается фазами бутонизации и цветения (секция *Aizoon* – 50–60 дней, секция *Telephium* – 90–120). Общая продолжительность цветения каждого вида в среднем 30–50 дней.

Виды секции *Aizoon* имеют естественно ограниченный период вегетации, а также период органического покоя с четко выраженной зимней диапаузой. Даже при постоянных высоких положительных температурах (более 10°C) в течение всего года в зимний период они уходят на покой. Большинство дальневосточных видов секции *Telephium* могут нормально развиваться, цвести и плодоносить без периода покоя. *S. pluricaule* из на-

званной секции также может вегетировать при благоприятных условиях в течение круглого года, но для закладки генеративных органов ему необходимо воздействие отрицательных температур.

В результате исследований нами выявлена взаимообусловленность групп жизненных форм и феноритмотипа дальневосточных очитков, которая четко прослеживается в построенных нами фенологических спектрах и может быть сформулирована следующим образом: чем менее защищены (погружены в почву) почки возобновления, тем раньше вид начинает активную вегетацию, тем длиннее вегетационный период.

Обобщив имеющиеся литературные материалы [Botcher, Jager, 1984; Безделева, 1993; и др.] и оригинальные данные о морфологических характеристиках биоморф, ходе морфогенеза, сезонных ритмах, мы классифицируем жизненные формы дальневосточных видов рода *Sedum* следующим образом.

Полудревесневающие растения с ассимилирующими побегами суккулентного типа

Осенне-зимне-летнезеленые полурозеточные полукустарничковые хамефиты

- | | |
|------------------|----------------------------|
| прямостоячие | <i>S. sichotense</i> |
| приподнимающиеся | <i>S. middendorffianum</i> |
| | <i>S. kurilense</i> |

Травянистые растения с ассимилирующими побегами суккулентного типа

Осенне-зимне-летнезеленые полурозеточные дерновинные хамефиты

- | |
|-------------------------|
| <i>S. pluricaule</i> |
| <i>S. cyaneum</i> |
| <i>S. kamtschaticum</i> |

Весенне-летне-осеннезеленые безрозеточные каудексообразующие гемикриптофиты

- | |
|----------------------|
| <i>S. selskianum</i> |
|----------------------|

Весенне-летне-осеннезеленые безрозеточные криптофиты

- | | |
|----------------------------|--------------------------|
| короткокорневищные геофиты | <i>S. aizoon</i> |
| | <i>S. litorale</i> |
| | <i>S. pallescens</i> |
| | <i>S. ussuriense</i> |
| | <i>S. erythrostickum</i> |
| | <i>S. viviparum</i> |
| корнеклубневые геофиты | <i>S. verticillatum</i> |
| | <i>S. purpureum</i> |

И.Г. Серебряковым [1962, 1964] построены параллельные эволюционные ряды жизненных форм по признаку сокращения продолжительности жизни скелетных осей. Он писал, что "важнейший структурно-биологический признак, определяющий габитус растения – сравнительная продолжительность жизненного цикла главной оси и заменяющих ее основных надземных скелетных осей. В ней концентрируется как в фокусе та самая специфика роста и развития, которая является видимой реакцией на воздействие условий внешней среды, главным образом на изменения влажности и температуры". [Серебряков, 1962. С. 76]. Главное содержание концепции эволюционного процесса жизненных форм покрытосеменных от деревьев к травам связано с сокращением длительности жизни надземных осей. Основная же закономерность в эволюции трав, по мнению А.П. Хохрякова [1981], заключается в интенсификации процессов жизнедеятельности, всего онтогенеза, отдельных его циклов, которая ведет за собой последующие изменения анатомической структуры, направления роста, появление суккулентности и специальных органов. Этой концепции мы придерживаемся в данной работе.

Необходимо подчеркнуть, что хотя на российском Дальнем Востоке род *Sedum* представлен только 15 видами, однако, как показывают исследования биоморф дальневосточных видов, в регионе представлен практически полный биоморфологический спектр этого рода (исключая несезонные типы [Botcher, Jager, 1984; Ohba, 1978]). Это позволяет нам судить о

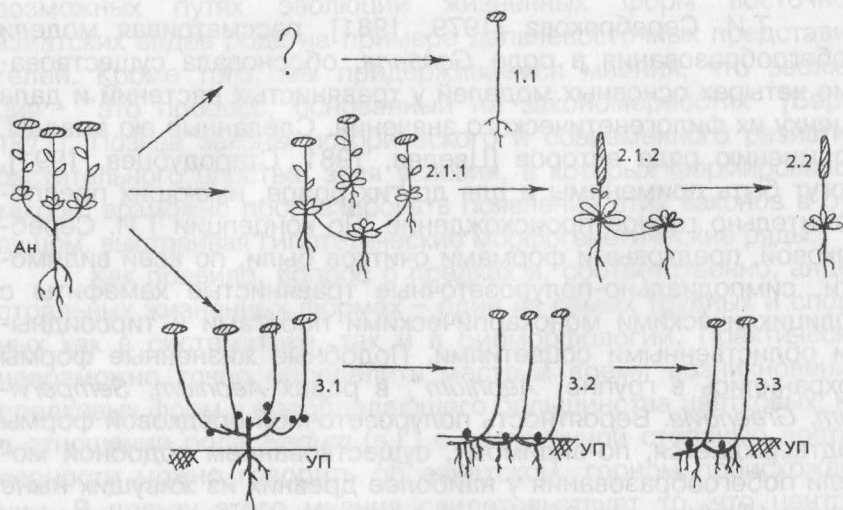
возможных путях эволюции жизненных форм восточно-азиатских видов рода на примере дальневосточных представителей. Кроме того, мы придерживаемся мнения, что эволюция – "это процесс, основанный на закономерностях" [Берг, 1977]. Познав законы исторического и современного развития растительного царства, зная условия, в которых формировался таксон, возможно прогнозировать появление этих законов в будущем, выстраивая гипотетические морфогенетические ряды.

Как правило, вопрос о предках и, соответственно, анцестральных жизненных формах – один из самых трудных и спорных как в систематике, так и в биоморфологии. Практически невозможно точно определить место и время возникновения предковых форм у преобладающего большинства цветковых, но в отношении рода *Sedum* (s.l.) с достаточной степенью достоверности можно говорить об азиатском, горном происхождении. В пользу этого мнения свидетельствует то, что центры распространения и видового разнообразия приурочены к областям с высокогорными альпийскими и субальпийскими сообществами умеренных широт. Максимальное число видов и наибольшее разнообразие жизненных форм сосредоточено в Восточно-Гималайской провинции Восточно-Азиатской флористической области и Армено-Иранской провинции Ирано-Туранской области. Кроме того, многие из существующих ныне видов приурочены к высокогорным, часто скальным и, как правило, открытым местообитаниям. Наиболее древние и примитивные, на наш взгляд, из современных типов – полудревесневающие полукустарнички (*S. sichotense*, *S. populifolium* Pall.) – произрастают исключительно на скалах и щебнистых осыпях в горах (Сихотэ-Алинь, Алтай, Саяны). Вполне вероятно, что эволюция жизненных форм очитковых и очитков, в частности, связана с процессом орогенеза, наиболее активно проходившем в неогене. В процессе формирования горных систем предковые формы оказывались в разных высотных поясах, имеющих существенно различные экологические условия. В результате освоения все новых и новых местообитаний вырабатывались приспособления к существованию в различных экологических нишах.

Т.И. Серебрякова [1979, 1981], рассматривая модели побегообразования в роде *Gentiana*, обосновала существование четырех основных моделей у травянистых растений и дала оценку их филогенетического значения. Сделанные ею выводы, по мнению ряда авторов [Цвелев, 1981, Стародубцев, 1991], могут быть применимы и для других родов, имеющих предположительно горное происхождение. По концепции Т.И. Серебряковой, предковыми формами очитков были, по всей видимости, симподиально-полурозеточные травянистые хамефиты с полициклическими монокарпическими побегами и тирсоидными облиственными соцветиями. Подобные жизненные формы сохранились в группе "*Aeonium*", в родах *Aeonium*, *Sempervivum*, *Greenovia*. Вероятность полурозеточной предковой формы подтверждается, по-видимому, существованием подобной модели побегообразования у наиболее древних из живущих ныне видов (*Sedum populifolium* – алтае-саянского реликта, по: Botcher, Jager [1984]) и у некоторых современных, имеющих, правда, иные, чем у предка, разнообразные жизненные формы (*S. pluricaule*, *S. kurilense*, *S. cyaneum*). Это предположение подтверждают и описанные выше особенности морфологии почек возобновления всех перечисленных видов очитков, и розеточность проростков, т.е. при развитии особи на начальных фазах морфогенеза наблюдается как бы повторение тех стадий, через которые предположительно прошла эволюция данной группы [Северцов, 1939]. Возможно, что на данном примере мы видим осуществление основного биогенетического закона, сформулированного Геккелем: "онтогенез повторяет филогенез".

На базе описанной выше анцестральной формы в результате ксерогенеза, криогенеза, ксерокриогенеза и фотогенеза, характерного для гумидных макротермных стран [Г.М. Зозулин, по: Серебрякова, 1972], могли образоваться все существующие ныне типы биоморф.

Основываясь на исследованиях морфологии, биологии и географии, а также жизненных форм видов рода очиток, можно построить гипотетические морфогенетические ряды и предположить, что эволюция в роде могла идти следующими путями (см. рисунок).



Возможные пути морфологической эволюции в роде *Sedum*. 1.1 – моноподиальные длиннопобеговые терофиты; 2.1.1 – симподиальные полурозеточные хамефиты; 2.1.2 – симподиальные розеточные хамефиты; 2.2 – моноподиальные хамефиты; длиннопобеговые биоморфы; 3.1 – хамефиты; 3.2 – гемикриптофиты; 3.3 – геофиты; Ан – анцестральная форма. УП – уровень почвы

По-видимому, в условиях жесткой конкуренции очитки все более и более осваивали скалы, в связи с этим процессом шло формирование моноподиально-розеточной формы роста, представленной в родах *Orostachys*, *Sempervivum*. В результате ксерофитогенеза – приспособления к крайне ксерофитным условиям с высокой инсоляцией – мог сформироваться следующий ряд: симподиально-полурозеточные с полициклическими монокарпическими побегами (анцестральный тип) – симподиально-полурозеточные с дидициклическими побегами (*S. pluricaule*, *Orostachys aggregata* (Makino) Hara) – симподиально-розеточные формы (*O. ivarenge* (Makino) Hara).

Вероятно, что с формированием моноподиальной формы роста связано и возникновение каудексообразующих гемикриптофитов, характерных для современных высокогорных и приполярных видов (*S. selskianum*, *Rhodiola rosea* L. и других

видов рода родиола). Это высокоспециализированные формы с моноподиально-симподиальным нарастанием. В течение ряда лет у молодых генеративных растений данной формы постоянно функционирует открытая терминальная почка, формирующая в пазухах зачаточных листьев боковые цветonoсные побеги. Возможно, что в данном случае мы наблюдаем реализацию сформулированного С.Л. Бергом [1977] положения, что онтогенез может не только повторять филогению, но и предварять ее. Описанный тип роста, вероятно, предваряет возникновение у потомков моноподиально-длиннопобеговой формы роста.

Главный процесс морфогенеза очитков, на наш взгляд, шел на основе симподиального типа возобновления, приведшего к образованию длиннопобеговых трав, что, вероятно, связано с освоением иных, чем скальные, местообитаний, с более богатыми почвами, большей влажностью и меньшей степенью инсоляции. Длиннопобеговые формы роста, по утверждению Н.Н. Цвелева [1977, 1981], возникают путем интеркалярного удлинения междоузлий, увеличения их числа путем полимеризации. Наряду с названным процессом, вероятно, имело место и одревеснение таких удлиненных побегов, что вело к образованию полудревеснеющих жизненных форм.

В условиях общего похолодания климата произошло выделение сезонных типов. Как писал И.Г. Серебряков [1955. С. 76], "расселение во внетропические равнинные области с пониженной температурой и резкой сезонностью, ограниченностью вегетационного периода сопровождалось ослаблением интенсивности роста побегов, ускорением плодоношения, сокращением длительности жизни главной оси". Сокращение жизненного цикла вело за собой и уменьшение камбиальной активности, а следовательно, и постепенное преобразование древеснеющих форм в травянистые.

Общее похолодание климата, несомненно, выработало приспособления, обеспечивающие успешное возобновление после прохождения неблагоприятных периодов. В процессе ксерокриогенеза, вероятно, мог сформироваться следующий морфогенетический ряд: хамефиты с розетковидными почками возобновления (анцестральный тип) – хамефиты – гемикриптофиты – геофиты с почками возобновления "а"-типа – геофиты с почками возобновления "б"-типа. В данном ряду наблюдается

постепенный переход от полудревеснеющих к травянистым типам, постепенное погружение почек возобновления в почву и их трансформация от розетковидных "а"-типа к почкам возобновления "б"-типа; в процессе трансформации обеспечивается максимальная защита органов возобновления от воздействия неблагоприятных климатических факторов. Очевидно, что в условиях сезонного климата криптофитные формы получили преимущественное развитие, так как оказались наиболее приспособлены к переживанию неблагоприятных сезонов и сравнительно короткому вегетационному периоду. Это подтверждается широким распространением и небольшим числом представителей группы криптофитов среди видов рода, произрастающих в умеренных широтах.

Однако необходимо отметить, что в наиболее суровых условиях высоких арктических широт среди толстянковых преобладают все же не криптофиты, а гемикриптофиты. Вероятно, в Арктике в роли фактора, лимитирующего распространение очитков, выступает не только низкая температура, но и малая продолжительность вегетационного периода. Гемикриптофиты имеют в этом отношении несомненные преимущества перед геофитами, отрастая до полного оттаивания поверхностного слоя субстрата, а следовательно, и более интенсивно используя короткий вегетационный период.

Аридизация климата также повлекла за собой ряд морфогенетических реакций, в том числе ускорение развития и следующее за ним сокращение жизненного цикла. По мнению Г.И. Серебрякова [1955], аридизация вызывает усиление семенного размножения по сравнению с вегетативным. Преобладающее развитие генеративных органов подавляет рост вегетативных, ослабляет вегетативное возобновление. В результате ксерогенеза при сокращении длительности жизни скелетных осей сформировались малолетние и однолетние (терофитные) жизненные формы толстянковых – однолетние травы с ассимилирующими побегами суккулентного типа. В настоящее время границы распространения видов данного типа образуют южную полосу ареала рода, практически точно совпадающую с границами между семиаридными и аридными областями Северного полушария. Только терофитные формы очитков обитают в районах со степенью аридности менее -40 (индекс Торнтвейна).

А.Г. Юсуфов [1979] связывает образование монокарпических форм из поликарпических с ускорением (акселерацией) онтогенеза, с переносом закладки генеративных органов на ранние стадии. При подобном заложении генеративных органов уменьшается зависимость процессов воспроизведения потомства от внешних условий. В этом случае контроль среды за процессами развития возрастает, растения оказываются способными вступать в фазу генерации при наличии минимальных условий [Юсуфов, 1979]. Сокращение времени жизни основных и замещающих скелетных осей – отражение внутренних процессов, заключающихся в общей акселерации онтогенеза, в частности переносе закладки генеративных органов на ранние стадии онтогенеза.

А.Г. Юсуфов [1979] считает, что в ходе эволюции семейства толстянковых наблюдается акселерация онтогенеза посредством сочетания базальной девиации с медиальной аббревиацией, выражающаяся в отсутствии покоя семян и проростков, живорождении, сокращении периода смены метамеров.

Таким образом, проведенные нами исследования позволяют сказать, что среди дальневосточных представителей рода очитков преобладают травянистые жизненные формы – короткокорневищные геофиты. Кроме того, встречаются клубнекорневые геофиты, рыхлокустовые дернообразующие хамефиты, каудексообразующие гемикриптофиты и полукустарничковые хамефиты. Анализ литературных и оригинальных данных позволил предположить, что на основе анцестральных биоморф (симподиально-полурозеточных травянистых хамефитов с полициклическими монокарпическими побегами) в результате ксерогенеза, криогенеза, ксерокриогенеза и фотогенеза могли образоваться все ныне существующие жизненные формы *Sedum* (s.l.). Главный процесс эволюционных преобразований биоморф очитков, по-видимому, происходил на основе симподиального типа возобновления, приведшего к формированию длиннопобеговых трав. В целом эволюция в роде, вероятно, шла от полудревеснеющих к травянистым формам, от полурозеточных к длиннопобеговым, от вегетативно малоподвижных к вегетативно подвижным, размножающимся глубоко омоложенными вегетативными диаспорами, от хамефитов к терофитам.

Литература

- Безделева Т.А. Морфология и систематика рода Очиток (*Sedum* L., *Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 1993. Вып. 37. С. 3–7.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции (1922–1930). Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 3. С. 71–91.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах на современном этапе // Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 84–169. (Итоги науки и техники).
- Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, № 6. С. 94–109.
- Серебрякова Т.И. Некоторые аспекты филогении рода *Gentiana* L. с точки зрения моделей побегообразования // Морфологическая эволюция высших растений. М.: Наука, 1981. С. 121–124.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.
- Стародубцев В.Н. Ветреницы: Систематика и эволюция. Л.: Наука, 1991. 198 с.
- Хомяков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 167 с.
- Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, № 1. С. 79–88.
- Цвелев Н.Н. Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, № 6. С. 82–93.
- Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polyodiidae: Автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Юсуфов А.Г. Акселерация онтогенеза у цветковых растений и пути ее достижения // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 15, № 2. С. 165–176.
- Bottcher W., Jager E. Zur Interpretation der Verbreitung der Gattung *Sedum* L. s.l. (*Crassulaceae*) und ihrer Wuchsformtypen // Wiss. Z. Univ. Hall. 1984. Bd 33, Hf. 1. S. 127–141.
- Knaben G. Studies on the life form of some *Sedum* species // Blyttia. 1966. № 4. P. 232–243.
- Ohba H. Generic and Infrageneric classification of the Old World *Sedoidea* (*Crassulaceae*) // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1978. Sec. 3, vol. 12, No. 4. P. 139–198.
- Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, Crantrendon, 1934. 632 p.