

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ

С. Б. Гончарова

**ОЧИТКОВЫЕ (*SEDOIDEAE*, CRASSULACEAE)
ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

Владивосток
Дальнаука
2006

Гончарова С.Б. *Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока.* Владивосток: Дальнаука, 2006. 223 с. ISBN

В работе приведены результаты многолетнего изучения морфологии, биоморфологии, систематики и филогении представителей подсемейства очитковых (*Sedoideae*) семейства толстянковых (*Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока. Обобщены данные о возможностях культивирования и перспективах охраны.

Книга предназначена главным образом для ботаников-систематиков, а также всех интересующихся растениями.

Ил. 34, табл. 6, фототабл. 27, библи. 315, прил. 1.

Ответственный редактор д.б.н. *О.В. Храпко*

Рецензенты: д.б.н. *А.П. Добрынин*, к.б.н. *В.В. Якубов*

Утверждено к печати Ученым советом Ботанического сада-института ДВО РАН

ISBN

© Гончарова С.Б., 2006
© Дальнаука, 2006

.....

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Crassulaceae DC. (толстянковые) включает в себя около 1500 видов, широко распространенных по всему земному шару. Центры разнообразия семейства – Мексика, Южная Африка, Макаронезия и Восточная Азия. Большинство видов имеют суккулентный облик и населяют главным образом семиаридные и горные районы.

Семейство было описано Огюстом Пирамом де Кандолем в 1801 г. Концепция, предложенная данным автором, была сразу же признана и никогда серьезно не оспаривалась. Современные исследования (Grulich, 1984; Eggli, Hart, Nyffeler, 1995; Hart, 1995; Ohba, 1995) подтверждают, что Crassulaceae – естественная группа, однако классификация внутри семейства до сих пор остается объектом дискуссии.

Таксономические проблемы семейства сконцентрированы главным образом в родовой и внутривидовой классификации подсемейства *Sedoideae* Berger (очитковые) и его типового рода *Sedum* L. (s.l.) (Ham, 1995; Mayzumi, Ohba, 2004; Ohba, Mayzumi, 2004). Как совершенно верно было отмечено Ю.П. Кожевниковым (1988. С. 416), «плохая изученность изменчивости очитков в природных популяциях и их исследование в основном по спорадическим сборам привели к многократному описанию многих видов, действительное же разнообразие очитков не установлено до сих пор», и хотя эти слова относились к гималайским и китайским *Sedum*, их в полной мере можно отнести к семейству в целом.

Главная проблема идентификации видов толстянковых – поразительное однообразие морфологических признаков, которые могли бы четко разделить их. Во многих протоколах при сравнении с близкими видами в качестве отличий указываются большие или меньшие размеры растений или их органов, часто вписывающиеся в границы вариабельности родственного вида. Другая немаловажная проблема – недоступность или, более того, отсутствие типовых образцов, неполные протологи. Попытки исследователей дополнить и уточнить первоописания собственными данными привели к еще большей путанице, так как исходные признаки утонули в массе новых данных. Еще одна немаловажная причина сложившихся проблем в систематике толстянковых – составление описаний по гербарным образцам или из культуры. Как уже неоднократно нами от-

.....

мечалось (Gontcharova, 1999a; Гончарова, 2000в, г), изучение морфологии вегетативных органов суккулентных растений, и толстянковых в частности, по гербарным образцам не позволяет составить достаточно полного и точного представления о их особенностях, так как при сушке сочные органы сильно деформируются, часто некоторые из них продолжают расти, образуя несвойственные виду в природе признаки. Выращивание на культурном агрофоне также существенно изменяет внешний облик растений, как правило, при этом значительно увеличиваются размеры всех органов, в том числе генеративных, и изменяется ход онтоморфогенеза (растения из многолетних становятся однолетними и наоборот).

Sedoideae (очитковые) — наиболее крупное подсемейство в Crassulaceae, насчитывает около 600 видов. К нему принадлежит большинство видов толстянковых флоры России и Дальнего Востока. В регионе семейство представлено двумя подсемействами — *Crassuloideae* (с одним видом *Tillaea aquatica* L.) и *Sedoideae* с 4 родами и 35 видами и подвидами (*Hylotelephium* Н. Ohba — 9 таксонами, *Rhodiola* L. — 8, *Aizopsis* Grulich — 10, *Orostachys* Fisch. — 8).

В 1995 г. вышла обработка Crassulaceae флоры российского Дальнего Востока (РДВ), сделанная Т.А. Безделева. Автор следовала классической концепции семейства, в соответствии с которой *Sedoideae* на РДВ представлено тремя родами: *Sedum*, *Rhodiola* и *Orostachys*. Однако современные исследования показали самостоятельность родов *Hylotelephium* (Ohba, 1978) и *Aizopsis* (Grulich, 1984) и внесли значительные изменения во внутрисемейственную и внутриродовую таксономию (Eggli, Hart, Nyffeler, 1995; Hart, 1995; Ohba, 1995).

Среди представителей подсемейства явно преобладают многолетние травянистые жизненные формы, встречаются также полукустарники, кустарнички, полукустарнички (Виноградова, 1981; Bottcher, Jager, 1984; Безделева, 1993; Гончарова, 2000а и др.). Разнообразие жизненных форм и различная продолжительность жизненных циклов определяют несомненный интерес к более глубокому и полному изучению биоморфологии очитковых, так как биоморфологические признаки перспективны для решения проблем систематики и эволюции представителей подсемейства (Гончарова, 1997, 2000а).

Некоторые представители *Sedoideae* (*Rhodiola rosea* L., *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub, *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich. и др.) издавна используются в народной медицине различных стран

.....

(Саратиков, 1974; Саратиков и др., 1979; Растительные ресурсы..., 1990). В официальной фармакологии дальневосточные отчетовые почти не используются, хотя некоторые их лекарственные свойства подтверждены фармакологическими и клиническими исследованиями (Шретер, 1975; Гнедков, Шретер, 1977). Изучение биологии полезных растений могло бы способствовать их более широкому использованию.

Согласно литературным данным (Редкие и исчезающие..., 1983, Перечень объектов..., 2002), только три вида дальневосточных отчетовых – *Hylotelephium ussuriense* Kom., *Rhodiola rosea*, *Rh. angusta* Nakai – редко встречаются в природе, однако внимательный взгляд на распространение местных видов этого подсемейства позволяет предполагать редкость многих других его представителей. Несомненно, что обстоятельное изучение может способствовать выявлению редких и исчезающих видов отчетовых, разработке методов их охраны и рационального использования.

В связи со сказанным выше целью нашего исследования были ревизия таксономического и биоморфологического разнообразия подсемейства флоры РДВ, выявление структурного разнообразия, механизмов образования биоморф представителей *Sedoideae*, выяснение возможных путей морфологической эволюции в восточно-азиатском филлуме этого подсемейства.

В связи с очерченной целью перед нами стояли следующие задачи:

1) выяснить возможные филогенетические взаимоотношения между таксонами различного ранга в составе подсемейства *Sedoideae* на основе молекулярно-филогенетического анализа нуклеотидных последовательностей ITS региона ядерной рДНК;

2) провести ревизию морфологических и биоморфологических признаков и поиск новых признаков, имеющих весомое таксономическое и эволюционное значение;

3) провести ревизию состава подсемейства *Sedoideae* флоры российского Дальнего Востока;

4) выявить спектр жизненных форм представителей *Sedoideae* и предложить их классификацию;

5) проследить закономерности онтоморфогенеза модельных видов;

6) определить возможные пути и модусы эволюции жизненных форм в подсемействе;

.....

7) наметить пути сохранения редких и исчезающих видов подсемейства и предложить мероприятия по их охране.

Я сердечно благодарна своим учителям и коллегам, внесшим огромный вклад в формирование моих взглядов и оказавшим неоценимую помощь в подготовке работы.

Исследование частично выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 05-04-48757) и ДВО РАН (проект № 06-III-A-05-143)

Рисунки выполнены автором лично, а также М.Н. Колдаевой, Т.В. Родновой, С.В. Волковой и А.А. Гончаровым. Фотографии автора, а также М.Н. Колдаевой, В.В. Якубова, М.В. Хоревой и А.Н. Бончука.

.....

Глава 1. ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СЕМ. CRASSULACEAE И ПОДСЕМЕЙСТВА SEDOIDEAE

1.1. История изучения сем. Crassulaceae

Название семейства толстянковых произошло от лат. *crassus* — толстый и полностью отражает характерный облик его типичных представителей. Первое известное изображение растения из семейства толстянковых (*Kalanchoe citrina*) было обнаружено на одной из стен Большого Храма фараона Тутмоса III (1501–1447 гг. до н.э.) в Египте (Rowley, 1997). Упоминания о растениях *Sedum* встречаются еще в трудах Плиния (Regnat, 2004), и именно он считается автором имени рода *Sedum*. Значение его до сих пор является объектом споров, считается, что название произошло либо от *sedere* (сидеть), либо от *sedare* (успокаивать, спокойный, тихий) (Краснов и др., 1979). Приверженцы первого варианта делают упор на внешний облик представителей рода, второго — апеллируют к Плинию, применявшему термин *sedare* к группе растений с успокаивающим действием, в том числе *Sedum*, *Aizoon* и *Telephium* (Regnat, 2004). Автором эпитета *Aizoon* считают Демокрита (Regnat, 2004), название произошло из греческого языка и использовалось для родов *Sedum* и *Sempervivum*, оно имеет сходное значение с лат. *sempervivum* — вечноживущий, вечный. При описании рода *Hylotelephium* Н. Ohba (1978) указывает, что название происходит от сочетания слов «лесной» и «суккулентное растение», однако мы склонны согласиться с мнением L.R. Praeger (1921), что растения названы по имени Телефуса, сына Геракла. Названия других дальневосточных родов более однозначны, *Rhodiola* произошло от *rhodiae* — уменьш. роза из-за специфического, похожего на розу, запаха корня, а *Orostachys* образовано из двух корней, означающих «гора» и «колос», по особенностям мест обитания и колосовидному соцветию.

Формально семейство Crassulaceae описано A.P. de Candolle в 1805 г. (Lamarck, Candolle, 1805), хотя первая его система была опубликована четырьмя годами ранее (Candolle, 1801). Все последующие исследования подтвердили, что Crassulaceae естественная группа. Спорным оставалось и остается до сих пор лишь положение рода *Penthorum*, который считали членом Crassulaceae,

Saxifragaceae или олиготипного Penthoraceae (Candolle, 1828; Tieghem, 1898; Engler, 1930). Концепция семейства, предложенная А.Р. де Кандолле (1801, 1828a, b), послужила основой для построений всех последующих исследователей.

В конце XIX–начале XX столетия было предложено несколько систем семейства Crassulaceae. Из них наибольшее значение имели классификации А.Р. де Кандолле (1828a, b) (рис. 1), S. Schonland (1891), А. Berger (1930), Н. Frodersrom (1930–1935).

В первой трактовке А.Р. де Кандолле (1801) семейство было подразделено на две группы: «gamopetalae» и «polypetalae» в соответствии с наличием или отсутствием спайнолепестности. В первую группу вошли роды: *Cotyledon*, *Umbilicus* и *Kalanchoe*; во вторую – *Bulliarda*, *Tillaea*, *Crassula*, *Sedum* и *Sempervivum*. В «Prodromus Regni Vegetabilis» этот автор (Candolle, 1828a) приводит уже 19 родов с 308 видами в семействе. Автор разделил семейство на две трибы: *Crassuleae Legitimae* (305 видов из 17 родов) со свободными плодо-

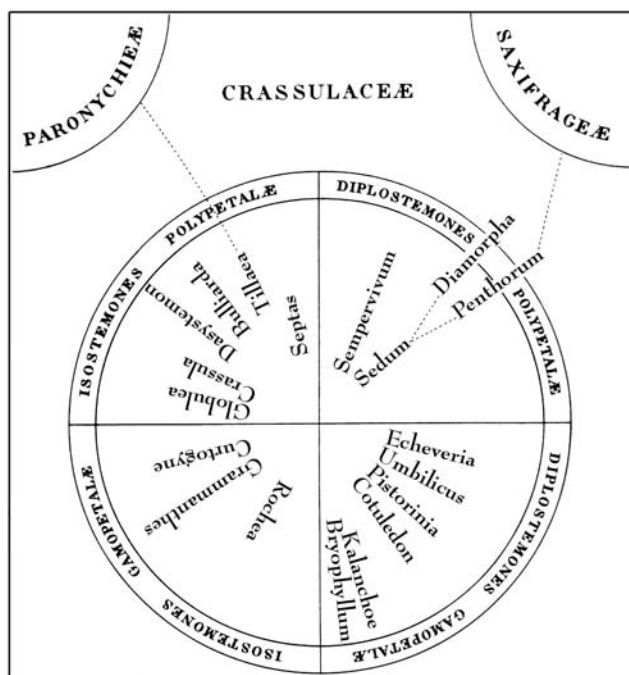


Рис. 1. Схема филогенетических взаимоотношений в сем. Crassulaceae А.Р. де Кандолле (1828)

.....

листиками и *Crassuleae Anomalaе*, включив в него два олиготипных рода: *Diamorpha* (1) и *Penthorum* (2) — со сросшимися плодолистиками. В основу классификации «настоящих» Crassulaceae положены два основных признака: число тычинок и спайнолепестность. Внутри трибы А.Р. de Candolle (1928) выделил две подтрибы: *Isostemonae* и *Diplostemonae* —, которые в свою очередь разделил на две неформальные группы: *Gamopetalae* (спайнолепестные) и *Polypetalae* (свободнолепестные).

В обработке семейства S. Schonland (1891) для первого издания «Die naturlichen Pflanzenfamilien» число Crassulaceae, известных науке, возросло до 469. Автор не выделял какие-либо группы внутри семейства, что, по мнению U. Eggli (1988), было «шагом назад» по сравнению с обработкой А.Р. de Candolle. Число родов было сокращено до 13, 5 из которых — монотипные. В обработке в виде диаграммы была представлена система семейства, в центре которой был помещен род *Sedum*. Как подчеркивает Н. 't Hart (1995), эволюционные схемы S. Schonland поразительно совпадают с современными филогенетическими построениями, сделанными на основе генетического анализа. S. Schonland (1891) предположил, что род *Sedum* является предковым для семейства (рис. 2).

Со времен обработки Crassulaceae, сделанной А. Berger (1930) для второго издания «Die naturlichen Pflanzenfamilien», классификация семейства в основном не изменялась. По сравнению с предыдущими, система была значительно усовершенствована, стала более логичной и простой в использовании, но, тем не менее, оставалась искусственной. Обработка А. Berger и до сих пор является наиболее авторитетной на внутрисемейственном и родовом уровне (Hart, Eggli, 1995; Ham, 1995). В соответствии со взглядами А. Berger

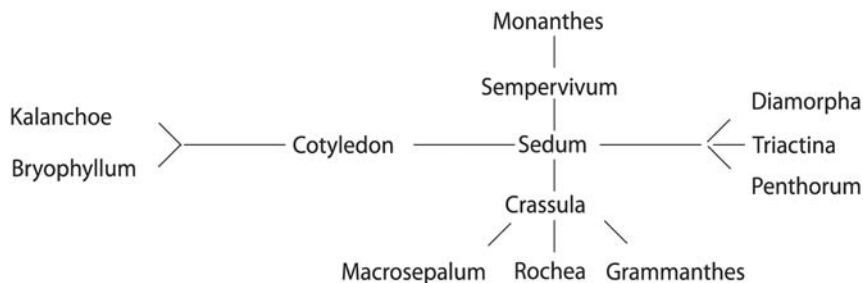


Рис. 2. Схема филогенетических взаимоотношений в сем. Crassulaceae S. Schonland (1891)

.....

семейство содержит 6 подсемейств, 33 рода, около 1400 видов (рис. 3). Подсемейства сгруппированы по три в две группы: *Crassula*-линия (*Crassuloideae*, *Kalanchoideae*, *Cotyledonoideae*), которая включала таксоны из Южного полушария, и *Sedum*-линия (*Sempervivoideae*, *Sedoideae*, *Echeverioideae*) – из Северного. Каждое подсемейство содержало один из крупных родов (*Crassula*, *Kalanchoe*, *Cotyledon*, *Sempervivum*, *Sedum* и *Echeveria*), по имени которого и было названо. Внутри названных линий для разграничения подсемейств наибольшее значение придавалось признакам числа и расположения частей цветка, степени сростнолепестности и листорасположению. Например, *Crassuloideae* включало виды с гаплостемонным андроцеом и несросшимися лепестками чашечки, *Kalanchoideae* – с четырехчленными цветками и диплостемонным андроцеом и сросшимися лепестками. Внутри *Sedum*-линии *Sempervivoideae* характеризовалось полимерными цветками со свободными лепестками и розеточным габитусом, *Echeverioideae* – пятимерными цветками с частично или полностью сросшимися лепестками (Eggli, 1988; Mort et al., 2001). *Sedoideae* же, по меткому замечанию С.Н. Uhl (1963), явилось «catch-all» таксоном, в который были собраны все роды, не укладывающиеся в приведенные выше характеристики, а в род *Sedum* – все виды, не укладывающиеся в диагнозы других родов, это и определило все последующие проблемы как подсемейства, так и рода.

Построения Н. Frodersrom (1930–1935) имели ярко выраженный географический подход. Во введении к монографии рода *Sedum* Н. Frodersrom развил совершенно новую революционную теорию о происхождении и эволюции Crassulaceae. Он не принял точку зрения S. Schonland о центральном положении *Sedum* в филогении семейства и предположил, что предком семейства является космополитный род *Tillaea*. Н. Froderstrom полагал, что *Sedum* – полифилитический таксон, произошедший от двух независимых линий. Эта идея не была признана современными исследователями.

Наиболее полная обработка толстянковых флоры СССР была проведена А.Г. Борисовой (1939, 1969). Основное отличие данной системы от таковой А. Berger (1930) в том, что некоторые секции переведены в ранг родов и разделены на более мелкие таксоны. Для флоры страны А.Г. Борисовой были приведены 129 видов из 10 родов и 5 подсемейств (включая *Penthorioideae* Engl. с двумя видами), описано 28 новых видов.

тах Северного полушария, все остальные роды приурочены к отдельным континентам или флористическим районам. Используя биогеографический подход, Н. 't Hart, подобно А. Berger, разделил семейство на две ветви — южную, включающую подсемейства *Crassuloideae*, *Cotyledonoideae*, *Kalanchoideae*, и северную, включающую *Sempervivoideae*, *Sedoideae*, *Echeverioideae*. Три самых больших секции *Sedum* занимают центральное положение в эволюционной схеме рода, каждая секция является эндемичной для региона либо субконтинента. По мнению Н. 't Hart, его построения демонстрируют естественность и монофилитичность секций (Hart, Eggli, 1995).

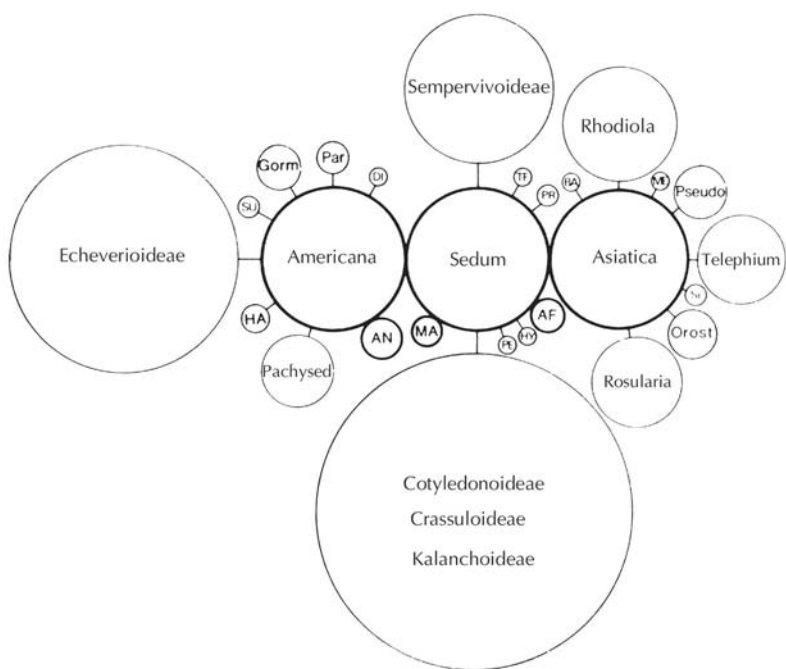


Рис. 4. Схема филогенетических взаимоотношений в сем. Crassulaceae Н. 't Hart (1982). Размер кругов пропорционален числу видов в таксоне. SU — *Sulcus*, Gorm — *Gormaniana*, Par — *Parvisedum*, DI — *Diamorpha*, HA — *Hasseanthus*, Pachysed — *Pachysedum*, AN — *Sedum* sect. *Andina*, MA — *S.* sect. *Macaronesia*, PE — *Perrierosedum*, HY — *Hypagophytum*, TE — *Telmisa*, PR — *Prometheum*, BA — *Balfouria*, ME — *Meterostachys*, Pseudo — *Pseudosedum*, SI — *Sinocrassula*, Orost — *Orostachys*

.....

Попытка пересмотреть структуру семейства была предпринята А.Л. Тахтаджяном, в «Системе магнолиофитов» (Тахтаджян, 1987) оно разделено на 4 подсемейства: *Sedoideae* (включающее *Sempervivoideae*), *Kalanchoideae* (включающее *Cotyledonoideae*), *Echeveroideae* и *Crassuloideae*, а позже (Takhtajan, 1997) – на три: *Crassuloideae*, *Kalanchoideae* и *Sedoideae*. R.F. Thorn (1992, 2000) также сначала сократил число подсемейств до трех: *Sedoideae* (включающее *Sempervivoideae* и *Echeveroideae*), *Cotyledonoideae* (включающее *Kalanchoideae*) и *Crassuloideae* (Thorn, 1992), а затем до двух: *Crassuloideae* и *Sempervivoideae* (по праву приоритета над *Sedoideae*) (Thorn, 2000), однако эти построения не были признаны.

В 1995 г. в результате работы XXII и XXIII конгрессов «International Organization for Succulent Plant Study» и симпозиума «Evolution and Systematics of the Crassulaceae» была предпринята попытка достигнуть консенсуса в классификации Crassulaceae (Eggl, et al, 1995). В «Consensus Classification» представлены все принимаемые роды, авторы отметили, что, хотя «Consensus...» одобрен не всеми участниками конгресса, он принят в качестве «международного стандарта» для таксономии и номенклатуры семейства. Согласно «Consensus...» Crassulaceae насчитывает 33 рода и около 1300 видов. Хотя количество родов и видов примерно соответствует таковому в системе А. Berger, родовой состав семейства значительно изменен, к примеру, самостоятельными считаются роды: *Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Meterostachys*, *Perrierosedum*. Такой «демократический» подход, на наш взгляд, отражает тупиковую ситуацию, сложившуюся в систематике семейства.

С работ R.C.H.J. van Ham и H. 't Hart началась эпоха молекулярно-филогенетического подхода в таксономии Crassulaceae.

R.C.H.J. van Ham (1995) на основании результатов рестриктивного анализа ДНК хлоропластов 44 видов из 19 родов выделил 7 клад в составе семейства. 1. Crassula-клада с высокой поддержкой включает только членов подсем. *Crassuloideae* в понимании А. Berger. Как отмечено выше, подсемейство характеризуется гаплостемонными цветками, что очень редко среди членов других 6 клад. Ветвь включает около 300 видов, распространенных главным образом в Южной Африке. Базальная дихотомия между Crassula-кладой и остальной частью семейства отличается наибольшей дивергенцией последовательностей (около 7,3%). 2. Устойчивая Kalanchoe-клада, представленная примерно 250 видами из *Kalanchoideae* и южно-афри-

.....

канскими родами *Cotyledonoideae* в понимании А. Berger. Расположение родов *Cotyledonoideae* в двух разных кладах свидетельствует о том, что подсемейство парафилитично. 3. *Telephium*-клада включает род *Umbilicus* подсем. *Cotyledonoideae* и роды *Rhodiola*, *Hylotelephium* и некоторых представителей *Sedum* s. l. (*Phedimus*, *Aizopsis*) подсем. *Sedoideae*. Группа весьма таксономически разнородна и имеет низкую статистическую поддержку, она объединяет виды из Северного полушария, характеризующиеся «плоскими листьями с зубчатым краем». 4. *Sempervivum*-клада включает одноименный род из *Sempervivoideae* в понимании А. Berger и некоторых представителей *Sedum* s. str. 5. *Leucosedum*-клада содержит большую группу *Sedum* s. str., некоторых представителей полифилитичного *Rosularia* и два средиземноморских рода из подсем. *Cotyledonoideae* — *Mucizonia* и *Pistorinia*. 6. *Aeonium*-клада, включающая макаронезийские *Sempervivoideae* и *Sedum* s. str. 7. Наиболее крупная и устойчивая Акре-клада объединяет американское *Echeverioideae* и *Sedum* s. str. Однако сам автор отмечал, что взаимоотношения в группе, включающей клады с 4 по 7, все же остаются нерешенными, и не исключал влияния «эффекта притяжения длинных ветвей» на подобное положение. Основной вывод, сделанный R.C.H.J. van Ham, говорит о том, что по крайней мере 4 из 6 подсемейств в понимании А. Berger — искусственные группы.

Другая внутрисемейственная классификация семейства предложена Н. 't Hart (1995) (табл. 1), она явилась результатом филогенетического анализа ДНК хлоропластов 44 видов из 19 родов и trnL-F межгенного спейсера 49 видов из 26 родов. Автор сократил число подсемейств до двух: *Crassuloideae* (250 видов из двух родов) и *Sedoideae* (более 1100 видов из 28 родов). *Crassuloideae* в понимании Н. 't Hart соответствует традиционному, а *Sedoideae* включает оставшиеся пять подсемейств в понимании А. Berger. Н. 't Hart отмечает, что полученные результаты в целом соответствуют результатам R.C.H.J. van Ham. В обеих филогениях четко выражено базальное разделение между преимущественно африканским *Crassuloideae*, характеризующимся, как отмечено выше, гаплостемонным андроцеом и супротивными листьями, и остальными *Crassulaceae*, не имеющими единой уникальной комбинации признаков. *Sedoideae*, в свою очередь, разделено на две трибы: африканскую *Kalanchoeae* и *Sedeae*, приуроченную к Северному полушарию. *Kalanchoeae* в целом соответствует *Kalanchoe*-кладу, выделенной R.C.H.J. van Ham (в нее вошли *Kalanchoideae* в понимании А. Berger и большая часть

Система Crassulaceae по Н. 't Hart (1995)

Таблица 1

Таксон	Число видов	Число родов	Распространение
subfam. <i>Crassuloideae</i>	250	2	Южная Африка
subfam. <i>Sedoideae</i>			
tribus <i>Kalanchoeae</i>	250	5	Южная Африка
tribus <i>Sedeae</i>			
subtribus <i>Telephiinae</i>	150	8	Азия
subtribus <i>Sedinae</i>	700	18	Северное полушарие

Cotyledonoideae). Н. 't Hart отмечает, что высокая степень поддержки и уникальный набор фенотипических признаков подтверждают естественность трибы *Kalanchoeae*. Триба *Sedeae* содержит подтрибы: *Telephiinae* и *Sedinae*. В первую входят главным образом восточно-азиатские роды, во вторую – роды, распространенные в Северном полушарии. Последняя подтриба включает в себя около половины всех родов и видов Crassulaceae, и как и в системе А. Berger является сборным таксоном, в который вошли роды, не укладывающиеся в диагнозы других внутрисемейственных таксонов. Попытки Н. 't Hart определить уникальные для подтрибы признаки не увенчались успехом. Хотя, по мнению Н. 't Hart, подтриба *Telephiinae* четко характеризуется набором уникальных признаков (пятичленными цветками с обдиплостемонным андроцеом и свободными лепестками и т.д.), она является слабо статистически поддержанной.

1.2. История изучения подсемейства *Sedoideae* и отдельных восточно-азиатских родов

История развития таксономии *Sedoideae* по сути своей сводится к истории таксономии его центрального рода *Sedum* s. l., все известные ныне роды подсемейства когда-либо были отнесены к *Sedum* как подроды, секции или серии. До настоящего времени сохранились два основных взгляда на объем подсемейства (Ohba, 1978). Согласно одному из них *Sedoideae* делится на довольно большое число родов, и *Sedum* понимается в «узком» смысле, как, например, в системе А. Berger (1930), различавшего в пределах подсемей-

ства 9 родов. Согласно второму подсемейство включает один крупный род *Sedum* s. l. (Candolle, 1828a; Praeger, 1921 и др.).

В работах С. Linnaei (1753, 1840) роды разделялись по числу тычинок и плодолистиков, *Sedum* характеризовался 5-мерными диплостемонными (Decandria Pentagyna) цветками и был разделен на две группы в соответствии с морфологией листьев, «Planifolia» (плосколистные) и «Teretifolia» (вальковатоллиственные). Род *Rhodiola* был отделен от *Sedum* на основании двудомности растений и был отнесен в группу Dioecia Octandria, а единственный известный С. Linnaei (1753) вид горноколосника (*Orostachys spinosa*) сначала был отнесен к роду *Cotyledon* в группе Decandria Pentagyna, а затем к роду *Crassula* в группе Pentandria Pentagyna (Linnaei, 1840). В первом издании «Species Plantarum» С. Linnaei (1753) приводит 15 видов в роде *Sedum*, один вид – в роде *Rhodiola*, а в «Systema, genera, species plantarum» (Linnaei, 1840) – уже 19 в *Sedum* и один в *Rhodiola*. Интересно, что, хотя роды и помещены в разные группы, расположенные в разных частях системы, С. Linnaei (1840) указывает на их родство.

В 1808 г. F. Fischer в «Catalogus Horti Gorenkensis» представил род *Orostachys*, однако в работе не был приведен диагноз, и название не считалось валидно опубликованным, что повлекло за собой почти полуторавековую путаницу в определении авторства рода (Byalt, Sokolova, 1999). Почти до конца XX в. автором рода считался А.Р. de Candolle или А. Berger. Авторство F. Fischer было восстановлено С.К. Черепановым (1973), а затем В.В. Бялтом и И.В. Соколовой (Byalt, Sokolova, 1999). Спустя год после первой публикации F. Fischer дал подробное описание рода (1809). Изучив строение цветка, автор сделал вывод о родстве *Orostachys* и *Sedum* (из родства *S. telephium*). В новый род F. Fischer включил 4 вида (в том числе ошибочно – *Rosularia serrata*).

В уже упомянутой нами выше работе А.Р. de Candolle (1828a) признавал 88 видов в роде *Sedum* s. l. Род *Rhodiola* был помещен им в неформальной группе «*Planifolia, floribus luteis*» вместе с такими видами, как *Sedum aizoon* L. и *S. hybridum* L., а *Orostachys* автор распознавал в качестве секции рода *Umbilicus* в подсемействе *Cotyledonoideae*.

В 1921 г. R.L. Praeger в таксономическом обзоре рода *Sedum*, посвященном главным образом культивируемым видам, различал уже 10 секций, принимая среди них *Rhodiola*, *Telephium* и *Aizoon*.

Настоящим прорывом в систематике как Crassulaceae вообще, так и *Sedoideae* в частности была работа А. Berger (1930). Однако

.....

подсемейство *Sedoideae* не было им четко очерчено и характерные признаки не выяснены, так что разделить подсемейства *Sedoideae*, *Sempervivoideae*, *Cotyledonoideae* и *Echeverioideae* было весьма затруднительно (Eggli, 1988). Взяв за основу идеи R.L. Praeger (1918, 1919, 1921), A. Berger значительно развил систему, он принимал в качестве самостоятельных 9 родов в подсемействе (*Sedum*, *Sinocrassula*, *Orostachys*, *Rosularia*, *Sempervivella*, *Afrovivella*, *Pseudosedum*, *Diamorpha*, *Hypagophytum*). Самый крупный род *Sedum* включал в себя около 500 видов и разделен на 22 секции, которые в свою очередь были разделены на значительное число серий, к примеру, sect. *Sedum* содержала 27 серий.

Первая наиболее полная и обстоятельная система рода *Sedum* s. l. была опубликована Н. Froderstrom (1930–1935). Основываясь на признаках формы завязи и географическом распространении, он объединил выделяемые A. Berger роды, за исключением *Diamorpha* и *Hypagophytum*, в один более крупный *Sedum* s. l. и разделил его на 9 секций и 51 серию. Автор различал 4 группы, которые были названы *Africana*, *Americana*, *Asiatica* и *Eurasiatica*, три последние, в свою очередь, разделены в соответствии с морфологией плодолистиков (*orthocarpia* и *kyphocarpia*). *Rhodiola* и *Telephium* приняты в качестве секций, *Orostachys* — в качестве группы в sect. «*Asiatica Genuina Orthocarpia*», а *Aizoon* — группы в sect. «*Asiatica Genuina Kyphocarpia*». Концепция Н. Froderstrom никогда не была принятой и считалась большинством последователей искусственной (Ohba, 1978; Hart, 1982).

Значительный вклад в таксономию *Sedoideae* был внесен Т. Nakai (1938). Начиная с работ этого автора, *Orostachys* и *Rhodiola* окончательно приняты в ранге родов. Т. Nakai впервые выделил из *Sedum* роды *Chamaerhodiola* и *Meterostachys*. В 1938 г. Т. Nakai, изучая японских представителей *Rhodiola*, впервые со времен К. Линнея четко обозначил род и указал на аксилярную природу генеративных побегов и чешуевидных корневищных листьев, отличающих *Rhodiola* от других представителей подсемейства.

Важным шагом в упорядочивании внутриродовой классификации *Sedoideae* была упомянутая выше обработка семейства Crassulaceae А.Г. Борисовой для «Флоры СССР» (1939, 1969). Секции и ряды, представленные данным автором, были основаны главным образом на признаках вегетативной сферы. Справедливость основных построений А.Г. Борисовой, естественность большинства внутриродовых таксонов подтверждают данные хемотаксономичес-

.....

ких исследований (Гнедков, Шретер, 1977; Шнякина, 1979; Куркин и др., 1986). Так, П.Н. Гнедковым и А.И. Шретером (1977) установлено, что состав флавоноидных соединений является видоспецифичным и соответствует таксономическому положению секций. Г.П. Шнякиной (1979) при сравнении химического состава 16 видов дальневосточных очитков также отмечено значительное сходство состава химических соединений внутри секций и столь же значительные межсекционные различия.

Классификация европейских, североафриканских и западно-азиатских *Sedoideae* была предложена V. Grulich (1984). Автор сделал попытку разделить *Sedum* s. l. на естественные группы и выделил роды: *Aizopsis* (7 видов), *Asterosedum* (5), *Petrosedum* (3), *Oreosedum* (30). Разделение родов в данной классификации основано главным образом на географическом распространении видов, признаках вегетативной сферы (форме роста, расположении листьев), морфологии соцветий и строении гинецея.

Значительные изменения не только в систему семейства, но и подсемейства внес Н. 't Hart. Так, внутри *Sedoideae* им (Hart, 1995) выделены две трибы: *Kalanchoeae* (250 видов, 8 родов) и *Sedeae*. Последняя, в свою очередь, разделена на две подтрибы: *Telephiinae* (150 видов, 5 родов) и *Sedinae* (700 видов, 18 родов). Более половины видов *Sedinae* содержится в наибольшем по числу видов роде *Sedum* s. str. (350). Несмотря на его бесспорную полифилитичность, автор сохраняет род *Sedum* для стабильности номенклатуры. Другие роды варьируют по числу видов от очень больших (*Echeveria*; 150–200 видов), средних (*Aeonium*, *Dudlea*, *Sempervivum*; 50–40) и маленьких до монотипных (менее 15 видов). Подтриба *Telephiinae* равна *Telephium*-кляде и включает в себя *Hylotelephium*, *Rhodiola*, *Sedum* subgen. *Aizoon*, *S.* subgen. *Spathulatae*, *Orostachys*. Виды этой группы распространены главным образом в Азии и названы Н. 't Hart плосколистными азиатскими *Sedum*. Однако *Telephium*-кляда имеет только 25%-ную бутстреп-поддержку и также является полифилитичной (Mayzumí, Ohba, 2004).

На основании обстоятельного изучения морфологии и географического распространения представителей *Orostachys* В.В. Бялтом (1999а, 1999б) проведена ревизия видового состава рода мировой флоры. Автор установил, что род включает в себя 22 вида, 1 подвида и 5 разновидностей в двух под родах (*Orostachys* и *Schoenlandia*), трех секциях и двух рядах. Однако, на наш взгляд, В.В. Бялт следовал слишком узкой концепции вида, по данным других авторов род

.....

насчитывает 10–15 видов (Eggli, Hart, Nyffeler, 1995; Mayuzumi, Ohba, 2004).

Значительный вклад в изучение *Sedoideae* Старого Света и Восточной Азии, в частности, внесен японским ботаником Н. Ohba (1977, 1978, 1995, 2001). Главные признаки, взятые в основу классификации *Sedoideae*, – форма оснований завязей и зрелых листовок, цвет и степень срастания лепестков, наличие или отсутствие розеток. Автор провел ревизию подсемейства, основываясь на азиатских представителях, пересмотрел разделение таксонов внутри *Sedoideae*. По мнению Н. Ohba (1978, 1995), в Восточной Азии подсемейство насчитывает около 300 видов из 11 родов. При этом род *Sedum* толкуется Н. Ohba в узком смысле, а *Rhodiola* и *Orostachys* приняты в качестве самостоятельных. Автор значительно сократил число секций в роде *Sedum* и укрупнил некоторые из них; секции *Aizoon* и *Telmissa* приняты за подроды, секция *Telephium* – за род *Hylotelephium*, также выделены роды *Prometheum*, *Perrierosedum*, *Hylotelephium* sect. *Sieboldiana*, *Phedimus* sect. *Spathulata*, предложено выделение рода *Balfouria*. Автор считает, что Восточная Азия является как центром видового разнообразия, так и центром распространения *Sedoideae* s. str. Н. Ohba (1975, 1978, 1980, 1981, 1982) выполнена и наиболее полная обработка рода *Rhodiola*. На основании изучения большой коллекции гималайских, тибетских и китайских представителей *Rhodiola* им проведена ревизия существующих видов, описан ряд новых, пересмотрена внутривидовая таксономия. По мнению Н. Ohba, род включает в себя 4 подрода (*Rhodiola*, *Primuloides*, *Crassipedes* и *Clementsia*), 7 секций и около 60 видов.

Попытка оценить филогенетическое положение восточно-азиатских *Sedoideae* на основе анализа последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК 74 таксонов подсемейства была предпринята S. Mayuzumi и Н. Ohba (2004). Авторы отмечали, что все клады, выделяемые ранее R.C.H.J. van Ham и Н. 't Hart, за исключением *Telephium* и *Leucosedum*, имели высокую статистическую поддержку. Полученные S. Mayuzumi и Н. Ohba результаты в целом соответствуют таковым предшествующих исследователей, за исключением взгляда на *Telephium*-кладу, которая, по их мнению, не является монофилитичной. Все восточно-азиатские *Sedum* s. str. входят в выделенную R.C.H.J. van Ham Acre-кладу, и все прочие роды – в *Telephium*-кладу. По результатам S. Mayuzumi и Н. Ohba, *Telephium*-клада распадается на 4 подклады, названные в соответствии с ос-

.....

новными родами в их составе, — *Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Phedimus* и *Umbilicus*. Важнейший результат исследований S. Mayuzumi и H. Ohba, на наш взгляд, — доказательство искусственности большинства внутриродовых таксонов (секций и серий). Авторы подтвердили самостоятельность родов толстянковых, выделенных из состава *Sedum* s. l.: *Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Phedimus* и *Umbilicus*, однако не смогли установить монофилетичность *Telephium*-клады, объединяющей роды предположительно восточно-азиатского происхождения. Было отмечено, что естественность этой группы также трудно обосновать и с точки зрения морфологии, поскольку отсутствуют уникальные (синапоморфные) признаки, отличающие *Telephium*-кладу от остальных *Sedae* sensu Hart (*Sedoideae*). Кроме этого, S. Mayuzumi и H. Ohba (2004) было установлено, что основные роды, слагающие эту кладу, не являются монофилетическими. Так, *Hylotelephium* и часть представителей *Orostachys*, а также *Rhodiola* и *Pseudosedum* формируют высокоустойчивые клады на филогенетическом дереве. Результаты молекулярно-филогенетических анализов ставят под сомнение естественность этих таксонов и указывают на необходимость пересмотра родовых границ восточно-азиатских Crassulaceae.

.....

Глава 2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. CRASSULACEAE НА ОСНОВАНИИ СРАВНЕНИЯ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ITS РЕГИОНА ЯДЕРНОЙ рДНК

Как отмечено выше (гл. 1), в системе семейства Crassulaceae, предложенной R.C.H.J. van Ham и H. 't Hart (1998) и учитывающей результаты ранних молекулярно-филогенетических исследований, подтвердивших искусственность большинства подсемейств Crassulaceae и подчеркнувших конвергентную эволюцию морфологических признаков в них, было предложено выделить часть азиатских представителей *Sedoideae* sensu Berger в подтрибу *Telephiinae* (Telephium-клада; Hart, 1995). Однако как в исследованиях самих авторов, так и в более поздних работах (Ham, 1995; Ham, Hart, 1998; Mort et al., 2001, Mayuzumi, Ohba, 2004) монофилитичность клады не была установлена, она не являлась статистически значимой и демонстрировала явную близость к Kalanchoe-кладе. Кроме того, результаты молекулярно-филогенетических анализов поставили под сомнение естественность таких таксонов, как *Hylotelephium*, *Orostachys*, *Rhodiola* и *Pseudosedum*, и указали на необходимость пересмотра родовых границ восточно-азиатских Crassulaceae.

Для анализа филогенетических взаимоотношений между представителями подсем. *Sedoideae* создана матрица данных, включающая последовательности, полученные нами (Гончарова и др., 2006a) и взятые из базы данных GenBank (см. прил.). В качестве внешнего корня были выбраны 3 вида *Kalanchoe*, проявляющего наибольшую близость к *Sedoideae* (Ham, 1995; Ham, Hart, 1998; Mayuzumi, Ohba, 2004).

Филогенетические деревья строили с использованием методов максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, далее ML), объединения соседей (Neighborhood-Joining, далее NJ) и максимальной парсимонии (Maximum Parsimony, далее MP) в филогенетической программе PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002), а также Бейесовского подхода (Bayesian Inference, далее BI), в программе MrBayes v3.0b3 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Эволюционные модели для ML и NJ анализов выбирали в программе Modeltest 3.04 (Posada, Crandal, 1998). Дистанции для NJ анализа рассчитывали через ML опти-

.....

мизацию. Для ML и MP анализов использовали эвристический поиск оптимальной топологии. При BI анализе создавали 1 млн генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций, т.е. 10 000 проб. Первые 500 проб (до выхода значений $-\ln L$ на плато) исключались из анализа как «burn-in». Устойчивость (статистическую поддержку) филогенетических деревьев в NJ и MP анализах оценивали методом бутстрепа (Felsenstein, 1985), используя 1000 бутстреп-реплик и определяя апостериорные вероятности (Posterior Probabilities, далее PP) в BI. Значения процента бутстрепа (Bootstrap Percentage, далее BP) менее 50 % и PP менее 0.90 не рассматривались и не указаны на рисунке. В бутстреп-анализе MP-деревьев в каждой реплике проводили 10 эвристических поисков оптимальной топологии со случайным порядком добавления таксонов.

Полученные нами результаты сравнения нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсерного участка ядерной рибосомальной ДНК (ITS региона) дальневосточных представителей сем. Crassulaceae показали, что длина спейсерного участка у исследованных видов варьировала незначительно – от 597 нуклеотидов (далее нт) у *Rhodiola yunnanensis* до 621 нт у *Hylotelephium tsugaruense* при средней $609,4 \pm 4,2$ нт и типичном для покрытосеменных растений содержании G+C оснований ($57,5 \pm 0,04$ %). В большинстве родов длина ITS1 превышала таковую ITS2 (средние значения $226 \pm 2,3$ и $219,4 \pm 4,8$ нт соответственно), только у представителей *Sinocrassula* и *Kalanchoe* наблюдалось обратное соотношение длин спейсеров. GTR модель эволюции нуклеотидных последовательностей, дополненная гамма-параметром (Γ) и пропорцией инвариантных позиций (I), была определена как наиболее адекватно описывающая наш набор данных. Его характерной особенностью была повышенная частота двух типов нуклеотидных замен, $C \leftrightarrow T$ (4.6918) и $A \leftrightarrow G$ (2.4155). Из 604 нт, использовавшихся для анализа, почти половина (295 нт) были информативными с точки зрения метода MP, 251 – инвариантными и 58 – неинформативными.

Результаты ML анализа 69 таксонов и 604 нт отображены на рис. 5. На древе последовательности дальневосточных представителей подсемейства сгруппированы в два кластера, условно названные нами *Hylotelephium*- и *Rhodiola*-группы. В первой хорошо поддержанной (>93 % BP, 1.00 PP) кладе род *Sinocrassula* образует базальную ветвь, за ним следует устойчивая (100 % BP) сестринская пара *Meterostachys*-*Orostachys* подсекц. *Appendiculata*

.....

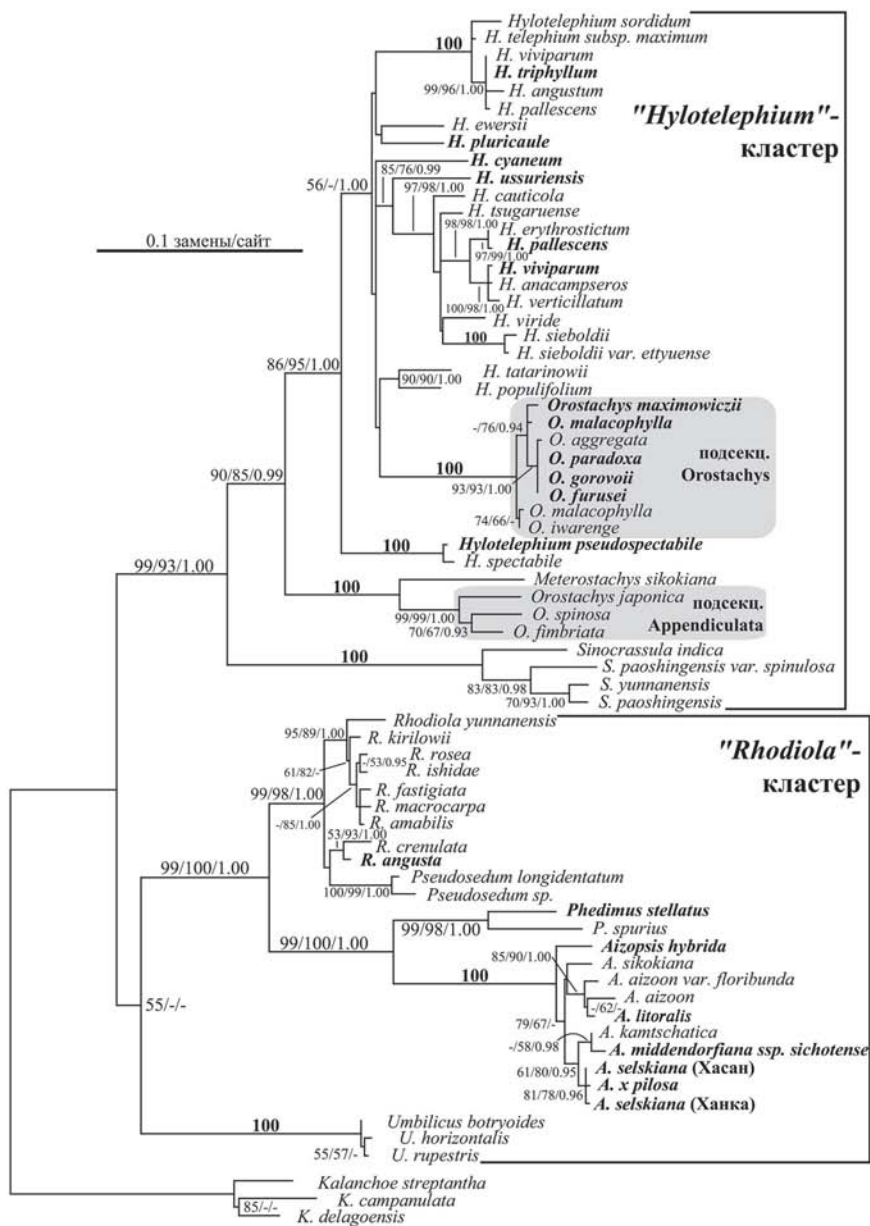
(Boriss.) Н. Ohba, а клада видов *Hylotelephium*, достоверно (>85 % BP, 1.00 PP) включающая представителей *Orostachys* подсекц. *Orostachys*, является вершинной.

Принадлежность базального рода *Umbilicus* к группе *Rhodiola* поддержана низким значением бутстрепа только в NJ анализе. За ним следуют две устойчивые (99–100 % BP, 1.00 PP) клады, каждая из которых объединяет представителей двух родов: пара *Phedimus-Aizopsis* и клада видов *Rhodiola*, включающая два вида *Pseudosedum*. Данная топология характеризует только 4 из 8 проанализированных родов как монофилетические: *Phedimus*, *Aizopsis*, *Umbilicus* и *Sinocrassula*, а их клады поддержаны высокими значениями бутстрепа (98–100%) и апостериорных вероятностей (1.00).

Дивергенция между названными кладами достаточно хорошо выражена, и все они характеризуются длинными индивидуальными ветвями. Различия между последовательностями в кладах не столь существенны, однако они позволили с высокой степенью достоверности определить порядок взаимоотношения между большинством видов. Наиболее высокой дивергенцией отличаются представители *Sinocrassula*, *Phedimus* и *Hylotelephium*, а в родах *Rhodiola* и *Aizopsis*, напротив, различия между видами невелики (рис. 5).

Сравнивая длины ветвей в двух установленных кладах рода *Orostachys*, можно заметить, что различия между видами подсекц. *Appendiculata* более выражены и их последовательности четко отличаются друг от друга (25–35 замен), тогда как в подсекц. *Orostachys* различия не превышают 2–4 нт. Эти клады различаются не только заменами нуклеотидов, но и наличием специфических инделей (рис. 6), не учитывавшихся при филогенетическом анализе. Наибольшее их количество обнаружено в более вариабельном ITS1. Примечательно, что клады подсекций практически не отличаются длиной этого спейсера и всего спейсерного региона, т.е. делеции в одних участках ITS компенсируются вставками в других.

На филогенетическом древе некоторые виды (*Hylotelephium viviparum*, *H. pallescens*, *Aizopsis selskianum* и *Orostachys malacophylla*) представлены двумя последовательностями. При этом только в случае *A. selskianum* не обнаружено различий между ними. Экземпляры *O. malacophylla* отличаются 4 заменами, а различия между образцами *Hylotelephium viviparum*, *H. pallescens* еще более существенны – более 50 замен и инделей. Не удивительно, что эти последовательности располагаются в разных частях клады рода (рис. 5). Вероятнее всего такие различия обусловлены рас-



.....

хождениями в понимании объема вида либо в неверном его определении.

При общей высокой дивергенции между видами *Hylotelephium* в роде выделяется несколько устойчивых групп видов, члены которых характеризуются высоким сходством последовательностей ITS (≤ 10 замен). Это пара *H. erythrostictum*/*H. pallescens*, клада *H. verticillatum*/*H. anacampseros*/*H. viviparum* и устойчивая «*H. sordidum*»-клада, объединяющая 6 последовательностей (рис. 5).

Сравнение нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК 69 представителей 10 родов подсем. *Sedoideae*, имеющих преимущественно азиатское распространение, позволило установить их филогенетические связи. Полученные результаты в значительной мере согласуются с данными предшествующих исследований, основанных на меньших наборах данных и других маркерах (Mayuzumi, Ohba, 2004). Основной упор был сделан нами на анализе взаимоотношений между представителями родов *Orostachys* и *Hylotelephium*, монофилия которых была поставлена под сомнение (Mayuzumi, Ohba, 2004), а также родов *Phedimus* и *Aizopsis*, рассматриваемых некоторыми авторами как синонимы (Eggli, 1995; Ohba et al., 2000).

Orostachys считается одним из наиболее четко отграниченным морфологически членом подсемейства (Ohba, 1978). Этот род характеризуется полурозеточными жизненными формами и терминальными колосовидными (початковидными) соцветиями. В роде выделяют две секции: *Orostachys* и *Schoenlandia* Н. Ohba (Ohba, 1978), последняя принимается некоторыми авторами как подрод *Schoenlandia* (Н. Ohba) Byalt (Бялт, 1999а, 1999б) или самостоятельный род *Kungia* К.Т. Fu (Fu, Ohba, 2001) и не представлена на российском Дальнем Востоке. В свою очередь, виды типовой секции классифицируют в двух подсекциях: *Orostachys* и *Appendiculatae*, — различающихся формой листа (плоские или вальковатые) и наличием или отсутствием на них придатков (шипов, хрящеватых выростов и др.). Молекулярно-филогенетические данные подтвердили

Рис. 5. Филогенетическое древо представителей подсем. *Sedoideae*, основанное на сравнении 69 ITS рДНК последовательностей методом максимального правдоподобия (GTR+I+Г модель). Цифрами указана устойчивость ветвей, рассчитанная для NJ/MP/BI-анализов методом бутстрепа (NJ и MP) и апостериорных вероятностей (BI). Жирным шрифтом отмечены последовательности, определенные нами (Гончарова и др., 2006а). Серым цветом выделены две независимые клады видов *Orostachys*

.....

близость видов в каждой подсекции, но установили отсутствие родства между подсекциями. Более того, типовая подсекция *Orostachys* была достоверно (>85 % BP, 1.00 PP; рис. 5) помещена среди членов рода *Hylotelephium*. Эти взаимоотношения трудно обосновать с точки зрения морфологии, однако конгруэнтность филогений, основанных на маркерах из ядерного (настоящее исследование) и хлоропластного (Mayuzumi, Ohba, 2004) геномов, еще раз подтверждает их достоверность. Общими признаками для *Hylotelephium* и *Orostachys* подсекц. *Orostachys* является морфология листа (плоские, без отростков) и гинецея, но полурозеточные биоморфы, дициклические монокарпические побеги и колосовидные соцветия отличают последний таксон.

Виды *Orostachys* с вальковатыми листьями, имеющими отростки на концах (подсекц. *Appendiculatae*), также сгруппированы в устойчивую кладу, и можно предположить, что данная морфологическая синапоморфия имеет большее таксономическое значение, чем это предполагалось ранее. Этот вывод подтверждает и родство *Orostachys* подсекц. *Appendiculatae* и монотипного рода *Meterostachys* (рис. 5), также характеризующегося вальковатыми листьями с шипами.

Очевидно, что виды родов *Hylotelephium*, *Orostachys* и *Meterostachys* близки между собой (рис. 5) и ведут происхождение от общего предка. Однако структура их общей клады противоречит традиционным объемам родов и предполагает необходимость таксономических преобразований. Так, признание монофилии клады *Hylotelephium-Orostachys* подсекц. *Orostachys*, следующее из результатов молекулярно-филогенетических анализов (Mayuzumi, Ohba, 2004; настоящее исследование), подразумевает, что все члены клады должны быть включены в род *Orostachys*, пользующийся правом приоритета (International code..., 2001). При этом существующий диагноз рода должен быть изменен, для того чтобы охватить морфологическое разнообразие нового комбинированного рода. В настоящее время это вряд ли возможно, поскольку не известны признаки, являющиеся общими для всех видов рода и отличающие их от видов, не входящих в его состав.

Рис. 6. Примеры синапоморфных инделей и замен (выделены серым цветом) в ITS1, отличающих подсекции рода *Orostachys*. Элементы вторичной структуры спейсера (1-стебель 1, 2-стебель 3) показаны в соответствии с моделью, разработанной для ITS1 *Rhodiola rosea*. Толстой линией отмечены коадаптивные замены в стебле 1. Штриховой линией показаны индели

.....

Согласно представленной топологии *Orostachys* подсекц. *Appendiculatae* заслуживает выделения в самостоятельный род. Вопрос принадлежности *Meterostachys sikokiana* к этому таксону остается открытым. Сестринские отношения между двумя таксонами не противоречат как самостоятельности последнего, так и возможности их объединения. Решение этого вопроса зависит от веса, придаваемого признакам, общим для представителей клады и отличающим их от других ветвей. На наш взгляд, *Meterostachys* довольно четко отличается от членов подсекц. *Appendiculatae* облигатно розеточной биоморфой, пазушными метельчатыми соцветиями и числом хромосом (16 и 12 соответственно; Uhl, Moran, 1972). Кроме этого, на молекулярном уровне члены *Orostachys* подсекц. *Appendiculatae* характеризуются аутапоморфными инделями (рис. 6).

Топология представленного нами филогенетического дерева ставит вопрос о самостоятельности еще двух таксонов: родов или подродов *Phedimus* и *Aizopsis*. До недавних пор они рассматривались как секции или подроды в составе *Sedum* (Berger, 1930; Ohba, 1978), однако позже были выделены в самостоятельные роды (Grulich, 1984; Ohba, 1995; Бялт, 2001). Уже первые молекулярно-филогенетические анализы показали близость этих таксонов (каждый был представлен одним видом), что и послужило основанием для их объединения в род *Phedimus* (t' Hart, 1995). На нашем древе *Phedimus* и *Aizopsis* также являются сестринскими кладами, каждая из которых включает типовой вид соответствующего рода (*P. stellatus* и *A. aizoon* соответственно; рис. 5). Данная топология не отрицает как самостоятельность этих родов, так и возможность их объединения. Мы считаем, что различия между членами клад в окраске (розовые или белые у *Phedimus* и желтые у *Aizopsis*) и морфологии цветков, распространении (преимущественно европейское у *Phedimus* и азиатское у *Aizopsis*) являются существенными и отличают их как самостоятельные роды.

В нашем анализе представлено большинство видов рода *Hylotelephium*, второго по числу видов в подсем. *Sedoideae*, что позволяет провести оценку существующей внутриродовой системы. В составе этого таксона выделяют две секции и две подсекции, различающиеся жизненными формами и положением побегов в пространстве. Описывая эти таксоны, Н. Ohba (1978) придавал большое значение сходству морфологии слагающих их видов и предполагал, что оно отражает общность их происхождения. Однако молекулярно-филогенетические данные характеризуют все эти подроды и секции как искусственные и предполагают независимое

.....

возникновение признаков, характеризующих их. В составе *Hylotelephium* выделяются устойчивые клады, однако в настоящее время трудно назвать морфологические признаки, объединяющие их членов. Несоответствие традиционной внутриродовой классификации и данных молекулярно-филогенетических исследований отмечено и для рода *Rhodiola* (Mayuzumi, Ohba, 2004).

Таким образом, наше исследование подтвердило наличие существенных противоречий между традиционными взглядами на эволюцию и родственные связи восточно-азиатских очитковых. Очевидно, что необходимы дальнейшие исследования для того, чтобы достоверно установить таксономическую структуру подсемейства и естественные границы родов, а также положение этих таксонов в семействе.

Глава 3. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ
ПРИЗНАКИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ *SEDOIDEAE*,
ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ
И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

3.1. Генеративные органы

Цветок *Sedoideae* диплохламидный. Формула цветка $*K_n C_n A_{n+n} G_n$ [$n=(3) 4-5 (-8)$] (рис. 7, 8). Цветки сидячие или на более или менее длинных цветоножках; актиноморфные, изомерные; гермафродитные у большинства представителей. Однополые цветки характерны только для представителей подрода *Rhodiola* рода *Rhodiola*, кроме этого, у представителей секции *Rhodiola* иногда встречаются функционально однополые цветки (женские или мужские), содержащие зачатки тычинок или пестиков. Подобный тип цветка считается переходным от двуполого к однополому (Левина, 1981). Единственный представитель *Sedoideae* – *Rhodiola stephanii* – является однодомным растением (Ohba, 1978). Половые различия цветков использованы Н. Ohba (1978) для внутриродового разделения рода *Rhodiola*, так члены подрода *Rhodiola* – раздельнополые двудомные растения, подродов *Primuloides*, *Crassipedes* (за исключением *Rhodiola stephanii*) и *Clementsia* – гермафродитные. Однако, как показывают молекулярно-филогенетические исследования (Mayuzumi, Ohba, 2004), подобное разделение оказалось искусственным, признак, вероятно, возникал в роде несколько раз.

Чашечка и венчик. Чашелистики более или менее мясистые, вальковатые, иногда оканчивающиеся шипиком (*Orostachys spinosa*, *O. japonica*), голые, редко опушенные (*Aizopsis selskiana*). Основания чашелистиков свободные (*Aizopsis*) либо срастающиеся, образующие короткую трубку (*Orostachys*); степень срастания чашелистиков значительно варьирует, самая длинная трубка у представителей рода *Rhodiola*, она образуется при срастании чашелистиков и оснований завязей (Ohba, 1978). Все листочки чашечки одинаковые, в отличие от *Sedum* s. str. и *Phedimus*, представители которых имеют неравные чашелистики (Rafinesque, 1817; Eggli, 1988). Чашечка не опадает во время плодоношения, что считается важным диагностическим признаком подсемейства (Ohba, 1978).

Лепестки в числе чашелистиков, свободные или сросшиеся в основании (*Orostachys*), как правило, длиннее чашелистиков

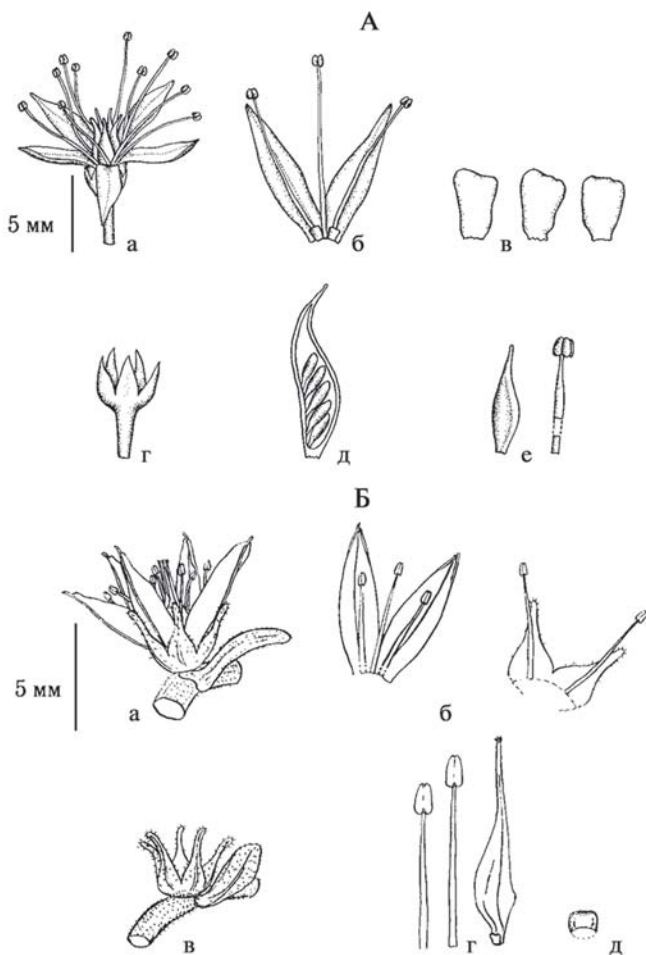


Рис. 7. Строение цветка представителей родов *Hylotelephium* и *Aizopsis*
 А. *Hylotelephium pseudospectabile* (рис. Т.В. Родновой): а – общий вид цветка; б, в, г, д, е – детали строения цветка; б – лепестки, тычинки и нектарники, в – нектарники, г – плодолистик и тычинка, д – чашечка, е – плодолистик с завязями; Б. *Aizopsis x pilosa* (рис. М.Н. Колдаевой): а – общий вид цветка; б, в, г, д – детали строения цветка; б – лепестки и тычинки, чашелистики и тычинки, в – чашечка, г – тычинки, плодолистик и нектарник, д – нектарник

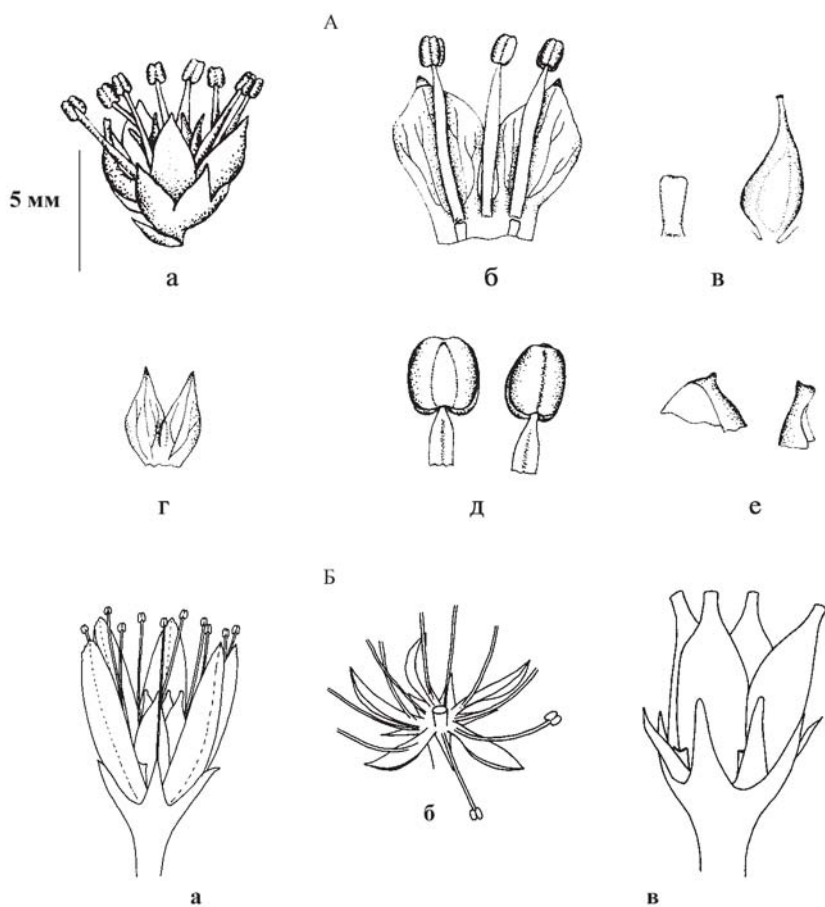


Рис. 8. Строение цветка представителей родов *Orostachys* и *Rhodiola*.
 А. *Orostachys paradoxa* (рис. Т.В. Родновой): а – общий вид цветка; б, в, г, д, е – детали строения цветка: б – лепестки, тычинки и нектарники, в – нектарник и плодolistик, г – листочки чашечки, д – пыльники, е – верхушка лепестка; Б. *Rhodiola* sp.: а – гермафродитный цветок, б – мужской цветок, в – женский цветок

.....

(*Hylotelephium*, *Aizopsis*), редко гораздо короче (женские цветки *Rhodiola*). Лепестки желтые (*Aizopsis*), зеленоватые или розоватые (*Orostachys*, *Rhodiola*), белые, розовые или малиновые (*Hylotelephium*). Для всех дальневосточных очитковых характерны более или менее четко выраженные «капюшон» и киль (Безделева, 1993; Бялт, 1999а).

Спайнолепестность венчика считалась важным диагностическим признаком еще с момента описания семейства (Candolle, 1801, 1828 а,б), на основании его разделялись не только роды, но и подсемейства. Однако современные исследования продемонстрировали искусственность подобного подхода (Mayuzumi, Ohba, 2004), молекулярные и хемотаксономические данные показали, что признак мозаично распространен в подсемействе (Hart et al., 1999).

Нектарники *Sedoideae* подпестичные, представляют собой выросты рецептакула, расположенные в основании плодолистиков. Нектарники почти квадратные, прямоугольные или трапециевидные; их число соответствует числу плодолистиков. Редко в мужских цветках *Rhodiola* нектарники отсутствуют вообще, либо число их сокращено до 1, очень редко встречаются нектарники, сросшиеся в трубку. Н. Ohba (1975) указывал, что в женских цветках *Rhodiola* лепестки и нектарники очередные, а в мужских и гермафродитных нектарники супротивны лепесткам.

Некоторыми авторами морфология нектарников считается «хорошим» устойчивым признаком (Безделева, 1993; Бялт, 1999а), по крайней мере, на родовом или секционном уровне, например, представителям *Hylotelephium* и *Orostachys* sect. *Orostachys* subsect. *Orostachys* свойственны удлинённые узкие нектарники, а *Aizopsis* и *Orostachys* sect. *Orostachys* subsect. *Appendiculata* — широкие и короткие. Но эти признаки очень редко используются в диагностических целях, так как разнообразие их не велико.

Андроцей. Все дальневосточные представители *Sedoideae* имеют обдиплостемонный андроцей — тычинки расположены в два круга, причем наружные тычинки супротивны лепесткам, а внутренние — с ними чередуются, к примеру, некоторые *Sedum* s. str. имеют гаплостемонный (простой) андроцей, тычинки расположены в один круг. Редко, в результате редукции внешнего круга тычинок, у представителей *Rhodiola* встречаются цветки с одним кругом. Аранжировка тычинок с самого начала истории развития таксономии семейства считалась весомым признаком для деления не только родов, но и подсемейств, например, все представители подсем. *Crassuloideae* имеют гаплостемонный андроцей (Berger, 1930).

.....

Тычинки свободные или сросшиеся в основании с лепестками, как правило, тычинок в два раза больше, чем лепестков. Тычиночные нити тонкие нитевидные, тычинки, супротивные лепесткам, сростаются с ними (до 1/3 высоты), очередные лепесткам – свободные. Пыльники дальневосточных *Sedoideae* базификсные, почти круглые или эллипсоидные, уплощенные с боков, пурпурные, розовые, кремовые или желтые. Признаки морфологии тычинок имеют, как правило, небольшое таксономическое значение. Однако в отдельных случаях позволяют различить морфологически близкие виды, например, *Orostachys malacophylla* имеет желтые пыльники, а близкий к нему *O. maximowiczii* – малиновые, а единственный вид с дорзификсными пыльниками – *Rhodiola hobsonii* – выделен в монотипную секцию *Hobsonia* на основании этого признака (Ohba, 1975).

Пыльца (рис. 9) изученных представителей *Sedoideae* тризонокольпоратная (трехборозднопоровая). Вызревшие пыльцевые зерна широкоэллиптические или эллиптические, округлые на виде сверху и продолговато-сферические в районе экватора, слегка уплощенные, с бороздами, формирующими углы треугольника, тектум струйчато-морщинистый. Размер пыльцевых зерен варьирует от 15 до 25 мкм, самые крупные у представителей рода *Hylotelephium* – 15,5–25,5х14,0–20,0 мкм в среднем, *Aizopsis* – 19,5–25,1х14,5–22,1, *Orostachys* – 20,3–22,8х15,5–18,3.

Наши исследования и результаты исследований предшествующих авторов продемонстрировали поразительное однообразие и стабильность признаков морфологии пыльцы (Hart, 1974; Eggli, 1988; Бялт, 1999а; Sin et al., 2002). Н. 't Hart (1974) отмечал, что пыльца *Sedoideae* принадлежит к единому морфологическому типу и образует непрерывные морфологические ряды, что делает эти признаки малозначительными для таксономии подсемейства. Однако стабильность этих признаков подтверждает естественность семейства.

Трехбороздные пыльцевые зерна – самый обычный тип пыльцы двудольных (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964; Cronquist, 1970), характерен он и для Saxifragaceae, родственных Crassulaceae, однако представители семейства Saxifragaceae имеют в большинстве своем более сложную и разнообразную, чем у Crassulaceae, скульптуру поверхности (Ferguson, Webb, 1970; Kaplan, 1981).

Особенности морфологии пыльцы Crassulaceae демонстрируют целый спектр приспособлений ко ксерическим условиям обитания: кольпии (борозды) – приспособления к изменению влажности (гармомегаты); поры – приспособления для ускоренного пропра-

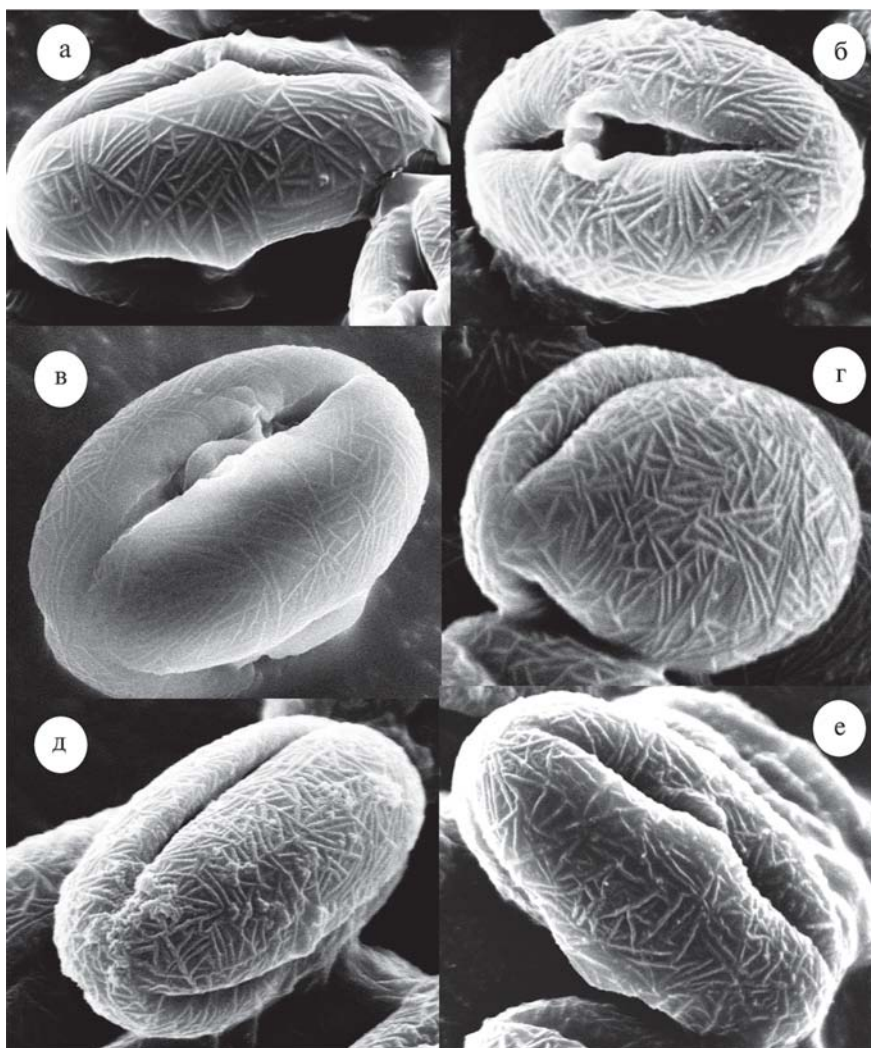


Рис. 9. Морфология пыльцевых зерен *Sedoideae*.
а – *Orostachys spinosa*, б – *O. malacophylla*, в – *O. maximowiczii*,
г – *Aizopsis middendorffiana* subsp. *middendorffiana*, д – *A. litoralis*, е –
Hylotelephium pallescens

.....

стания пыльцы; скульптурированная экзина — приспособление к опылению насекомыми (Punt, 1986; Thanikaimoni, 1986).

Гинецей, плод. Плодолистики *Sedoideae* кондупликатные. Плacentация краевая или почти краевая, семязачатки располагаются вдоль брюшного (вентрального) шва. Общий тип плода толстянковых — циклическая многолистовка. Листовки однолакунные, сросшиеся в основании (гемисинкарпные — *Aizopsis*, *Rhodiola*), ножками (некоторые *Orostachys*) или полностью свободные (апокарпные, *Hylotelephium*). Плодики вскрываются по вентральному шву. Зрелые плодолистики *Sedum acre* и *Aizopsis* имеют на брюшной стороне вывернутые края, формирующие своеобразные «губы». Завязь верхняя, только представители подрода *Rhodiola* имеют промежуточную завязь, из-за срастания трубки чашечки и оснований завязей (Ohba, 1977, 1978).

Многолистовки *Sedoideae* разделяют на два типа — киптокарпные и ортокарпные (рис. 10). Киптокарпные характеризуются своеобразным «звездчатым» обликом и «горбатой» внешней стенкой плодолистика (Ohba, 1978; Grulich, 1984). Из дальневосточных пред-

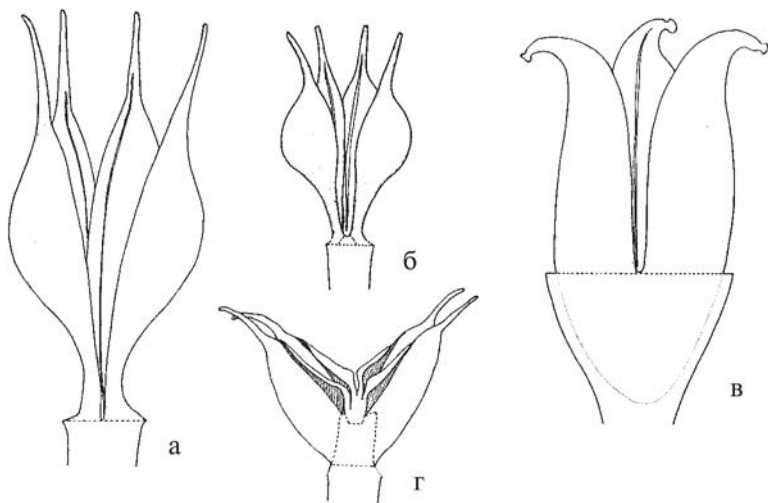


Рис. 10. Типы листовок *Sedoideae* (по Ohba, 1978).
а — *Orostachys malacophylla*; б — *Hylotelephium sieboldii*; в — *Rhodiola tibetica*;
г — *Aizopsis aizoon*; а, б, в — ортокарпные; г — киптокарпные

.....

ставителей такой тип гинецея имеют все представители *Aizopsis*. Киптокарпные завязи часто одревесневают. В ортокарпном гинецее плодолистики прямые или немного отогнутые, внешняя стенка не выгнута. Ортокарпные листовки, как правило, имеют пленчатую или похожую на бумагу консистенцию (за исключением *Rhodiola*). *Sedoideae* отличается от близких подсемейств (например, *Sempervivoideae*) отсутствием вентральной полости в многолисточках (Ohba, 1978).

Соцветия дальневосточных *Sedoideae* верхушечные и в разной степени облиственные, закрытые, открытые или переходного типа; простые или сложные; много- или малоцветковые, иногда редуцированы до единственного цветка.

Цветки дальневосточных *Sedoideae* собраны в соцветия трех основных типов (терминология и определения по: Федоров, Артюшенко, 1979; Weberling, 1989) (рис. 11).

1. Плейотирс (*Hylotelephium*, *Rhodiola*) – сложное соцветие, параклади которого несут парциальные соцветия цимоидного характера, оно имеет удлиненную главную ось и большое количество разветвленных боковых ветвей, цимоиды располагаются на осях второго и более порядков. Парциальное соцветие – одинарный или двойной дихазий. По типу функционирования апикальных меристем тирсы очитковых относятся к переходному типу, верхушечный цветок верхушечного соцветия редуцирован, параклади – закрытые. Плейотирсы могут быть щитковидными или округлыми. У представителей рода *Hylotelephium* соцветия могут насчитывать несколько сотен цветков и достигать диаметра 15–20 см, у представителей рода *Rhodiola* число цветков может быть редуцировано до одного.

2. Плейохазий (*Aizopsis*) – закрытое соцветие, несущее 3–5 (иногда более) равнозначных осей, расположенных почти горизонтально. Под цветком, завершающим главную ось соцветия, развиваются три и более парциальных соцветия. Парциальное соцветие – монохазиальное (извилины) такой тип соцветия характерен и для *Sedum s.str.* и некоторых представителей рода *Rhodiola* (Федоров, Артюшенко, 1979). Плейохазии, как и соцветия предыдущего типа, могут быть щитковидными или округлыми.

3. Колосовидное (початковидное) открытое соцветие (*Orostachys*) имеет прямую удлиненную и утолщенную главную ось. Боковые оси короткие или отсутствуют вообще (если есть, то парциальное соцветие – дихазий или двойной дихазий). Соцветие, как правило,

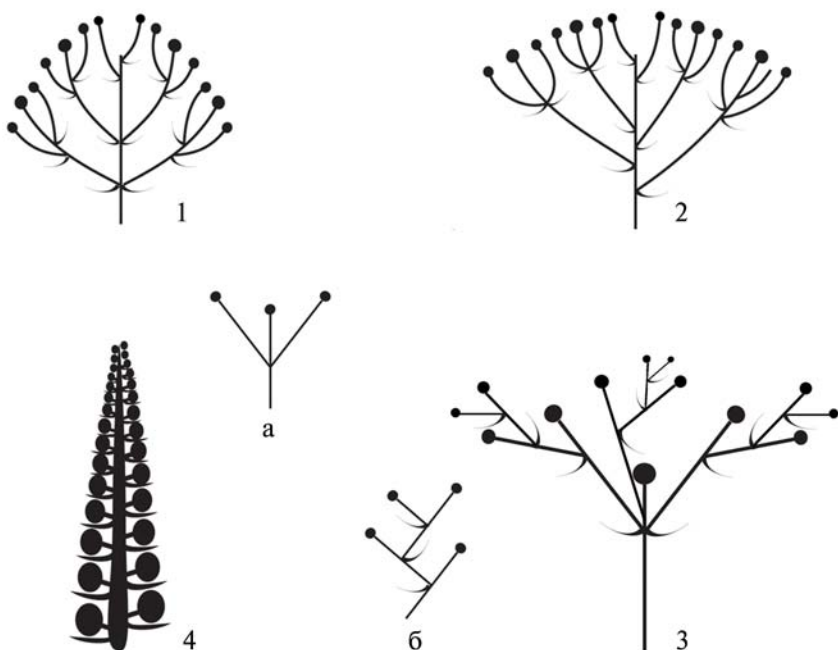


Рис. 11. Типы соцветий дальневосточных *Sedoideae* (схема).
 1,2 – плейотирс (1 – округлый, 2 – щитковидный) *Hylotelephium*;
 3 – плейохазий (щитковидный) *Aizopsis*;
 4 – колосовидное соцветие *Orostachys*;
 а, б – парциальные соцветия: а – дихазий, б – извилина

простое, редко (у *O. maximowiczii*) сложное канделябровидное, синфлоресценция может содержать до 50 паракладий.

Строение соцветий имеет существенное значение в систематике как семейства, так и подсемейства. На основании данного признака типы соцветий дальневосточных очитковых четко дифференцируются, признак устойчив и каких-либо вариаций в пределах вида не обнаружено. Каждый тип соцветия характеризует определенную таксономическую группу, так, к первому типу относятся виды родов *Hylotelephium* и *Rhodiola*, ко второму – *Aizopsis* и *Rhodiola*, к третьему – *Orostachys*.

По типу облиственности соцветий среди дальневосточных очитковых можно выделить следующие группы: 1) фрондозно-фрондулезные – соцветие несет неизменные ассимилирующие листья и

.....

листья меньших размеров, морфологически сходные с листьями срединной формации (представители рода *Aizopsis* — *A. aizoon*, *A. litoralis*, *A. middendorffiana* subsp. *middendorffiana*, *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis*, *A. kamtschatica*); 2) фрондозно-брактеозные — у основания соцветия листья фрондулезные, у верхушки брактеозные, сильно видоизмененные, не сходные с листьями срединной формации (*Aizopsis kurilensis*, *A. selskiana*, большинство представителей родов *Hylotelephium* и *Orostachys*); брактеозно-эбрактеозные — нижняя часть соцветия несет прицветники, в верхней части брактей редуцированы (*Hylotelephium erythrostictum*, большинство *Rhodiola*).

Порядок зацветания в парциальных соцветиях типичен для цимозных — первым зацветает верхушечный цветок, затем — боковые. В общем плане в плейохазии цветки распускаются центробежно, в плейотирсе — центростремительно или акропетально, а колосовидном соцветии — акропетально.

Семя. Семенная кожура у покрытосеменных возникает из интегументов семязачатка и является производной материнского организма (Эсау, 1980). Признаки семенной кожуры стабильны и консервативны, почти не поддаются воздействию внешней среды, что придает им высокое таксономическое значение (Barthlott, 1981, 1984).

В публикациях, касающихся Crassulaceae, описания семян обычно приводятся в качестве иллюстраций к морфологическим характеристикам видов. Первые подробные описания морфологии семян большого числа среднеевропейских *Sedum* s. l. сделаны Н. Froderstrom (1930–1935), признаки скульптуры поверхности были использованы автором при разделении видов по секциям и сериям. Он различал голые, гладкие, папиллезные и мамиллезные семена. R.T. Clausen (1984), изучив семена североамериканских видов толстянковых, различал голые, гладкие, ячеистые, сетчатые, бородавчатые, ребристые и с чешуйчатой скульптурой поверхности. В подобных терминах описывались семена североафриканских Crassulaceae — R. Maire, средиземноморских — R.D. Meikle (по: Hart, Berendsen, 1980).

Использование методов электронной микроскопии для изучения архитектуры поверхности семян представителей *Sedoideae* показало разнообразие признаков морфологии семенной кожуры и их перспективность для систематики (Hart, Berendsen, 1980; Knapp, 1994).

Н. 't Hart и W. Berendsen (1980) выделяли 3 типа орнаментации тесты семян *Sedum* s. l.: однобугорковый (unipapillate), двубугорковый (bipapillate) и многобугорковый (multipapillate) с подтипами и вариантами.

.....

Четыре модели поверхности семян у представителей семейства выделял U. Кнапп (1994): лестничная модель (Leitermodell или *Kalanchoe*-тип) с 7 подмоделями и 3 вариантами; сотовая модель (Wabenmodell или *Echeveria*-тип) с 5 подмоделями и 2 вариантами; мозаичная модель (Puzzle-Modell или *Crassula*-тип) также с 5 подмоделями и 2 вариантами; бородавчатая модель (Warzenmodell или *Umbilicus*-тип) с 2 вариантами.

Из 35 представителей *Sedoideae*, произрастающих на российском Дальнем Востоке, до наших исследований (Абанькина, Гончарова, 1997; Гончарова, Абанькина, 1999; Колдаева, Гончарова, 2005; Gontcharova, 1999b) имелись данные о морфологии семян лишь для 7: *Aizopsis selskiana* (Hart, Berendsen, 1980), *A. aizoon*, *A. middendorffiana* ssp. *middendorffiana*, *Orostachys japonica*, *O. spinosa*, *Rhodiola quadrifida* и *Rh. rosea* (Кнапп, 1994). Краткие сведения о морфологии семян некоторых представителей рода *Orostachys* приведены в работе В.В. Бялта (1999а). Однако наши исследования не полностью согласуются с этими данными.

Анатомия семян *Crassulaceae* изучена довольно полно и обстоятельно (Netolizky, 1926; Corner, 1976; Krach, 1976; Данилова, 1996), но для толстянковых флоры российского Дальнего Востока нами найдены данные только о *Aizopsis kamtschatica* (Данилова, 1996) и *Rhodiola rosea* (Бачаров и др., 2004).

Из внешних признаков семян наиболее важны форма, размер, характер поверхности семенной кожуры, расположение рубчика, наличие специализированных структур, способствующих распространению (различных придатков и выростов) (Эсау, 1980). Из признаков внутреннего строения – структура покровов, особенности запасающих тканей, морфология зародыша (Данилова, 1997). Вслед за W. Barthlott (1981, 1984) мы различаем первичную и вторичную скульптуры семенной кожуры. Первичная скульптура определяется: 1) общим очертанием клетки в плане (изодиаметрические или удлинённые); 2) формой наружной периклинальной стенки (выпуклая, вогнутая или плоская); 3) формой антиклинальных стенок (прямые, извилистые, утолщенные, не утолщенные); 4) очертаниями видимых на поверхности клеточных границ. Вторичная скульптура определяется главным образом морфологическими особенностями кутикулы (Barthlott, 1981; Кульбаева, 1992).

Для обозначения различно ориентированных антиклинальных стенок в отечественной литературе часто используют термины «радиальные» и «тангенциальные» стенки. Однако под понятие «ради-

.....

альные», т.е. направленные по радиусу от центра семени наружу, подходят все антиклинальные стенки, а понятие «тангенциальные», т.е. располагающиеся в плоскости касания к поверхности семени, в сущности, соответствует периклинальным стенкам и используется некоторыми исследователями именно для их обозначения (Cotner, 1976; Терехин, 1996; Колдаева, Гончарова, 2005). Следуя общепринятой в ботанике терминологии (Забинкова, Кирпичников, 1957; Данилова, Кирпичников; 1985; Stern, 1992), у клеток удлиненной формы антиклинальные стенки, максимально удаленные от центра клетки, мы называем дистальными, а приближенные к центру клетки и перпендикулярные дистальным – проксимальными.

Семена Crassulaceae и *Sedoideae*, в частности, имеют однотипное строение (Netolizky, 1926; Мандрик, Голышкин, 1973; Corner, 1976; Krach, 1976; Knapp, 1994; Данилова, 1996; Гончарова, Абанькина, 1999; Бачаров и др., 2004; Колдаева, Гончарова, 2005), они образуются из анатропных крассинуцелятных семязачатков и состоят из семенной кожуры, запасующих тканей и зародыша. Зародыш *Sedoideae* тотальный, семядольно-осевой, лопатовидный, содержит масло и белок (Krach, 1976).

Семена изученных видов мелкие, яйцевидные, заостренно-яйцевидные, заостренно-эллиптические; опилковидные; темно-коричневые, коричневые, охристые. Окраска семенной кожуры обусловлена наличием танинов, пропитывающих все слои спермодермы. Микропиле расположено рядом с рубчиком. Микропилярная часть семени может быть округлой или заостренной или окружена «коронкой». Онтогенетические исследования показали, что присутствие «короны» – апоморфный специализированный признак, она появляется спустя неделю после оплодотворения, когда testa уже полностью сформирована (Hart, Berendsen, 1980). Рубчик небольшой, ланцетный или щелевидный, слегка вогнутый, либо не заметен. Рафе либо выражен четко и имеет вид узкого тонкого гребня, проходящего вдоль семени до халазы, либо не выражен. Халазальная часть семени может быть округлой или нести складчатые (*Hylotelephium*) или крыловидные (*Rhodiola*) образования, сложенные клетками интегументальной паренхимы. Такие выросты характерны для видов с самыми крупными семенами – *Rhodiola alsia*, *Rh. ishidae*, *Rh. angusta*. *Sedoideae* – автохоры, и, вероятно, разрастание семенной кожуры и образование крыловидных выростов является приспособлением для распространения семян при помощи ветра.

В области халазы у всех исследованных видов очитков хорошо выражена гипостаза, имеющая вид компактной группы темноокрашенных мелких клеток с утолщенными оболочками и признаками облитерации (рис. 12). Возможно, эта структура – результат развития гаустория, отсутствующего в зрелом семени (Krach, 1976; Бачаров и др., 2004).

Запасные питательные вещества, содержащиеся в клеточном эндосперме, практически полностью утилизируются в процессе развития зародыша еще до полного созревания семени, сохраняется, как правило, тонкий бесструктурный слой, окружающий зародыш и образующий «шапочку», покрывающую гипокотиль. В области гипостазы обнаруживаются остатки нуцеллуса.

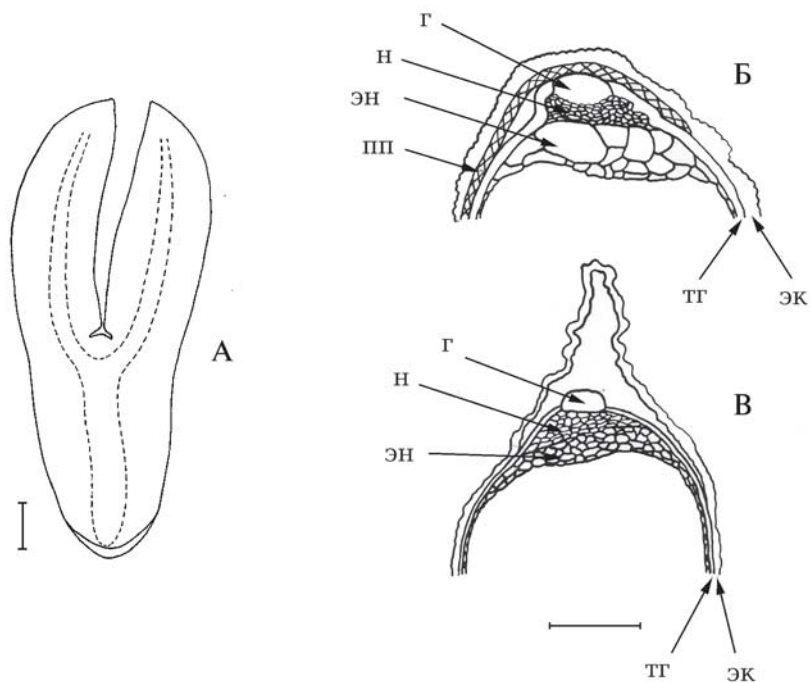


Рис. 12. Строение семени очитковых (по: Колдаева, Гончарова, 2005).
А – зародыш *Aizopsis litoralis*; Б, В – халазальная область семени (Б – *Aizopsis aizoon*; В – *Hylotelephium ussuriense*); тг – тегмен, н – нуцеллус, эк – экзотеста, эн – эндосперм, пп – проводящий пучок, г – гипостаза

.....

Зрелая семенная кожура изученных *Sedoideae* сложена из двух двух-слойных покровов (рис. 13). Семена относятся к экзотестальному типу и укреплены по Reseda-типу, на внутренней периклиальной стенке клеток экзотесты образуется более или менее значительное вторичное утолщение. Такой тип утолщения характерен для семян большинства Crassulaceae, Saxifragaceae, Penthoraceae (Krach, 1976; Кульбаева, 1992; Немирович-Данченко, 1994). Укрепленная экзотеста вместе с толстой кутикулой создают механическую защиту. Клеточные стенки не лигнифицированы, состоят из целлюлозы с прослойками кутина и окрашиваются FeCl_3 в темно-серый цвет (Цингер, 1958; Krach, 1976). Эндотеста, тегмен и расположенная между ними кутикула, как правило, плотно сжаты вместе и образуют единый бесструктурный темноокрашенный слой. Со стороны эндосперма и зародыша тегмен выстлан хорошо различимой кутикулой.

Различия в степени утолщения периклиальных и антиклиальных стенок, наличие папилловидных выростов и выпячиваний на наружной периклиальной стенке, толщина кутикулы и наличие эпикутикулярных образований обуславливают специфическую скульптуру поверхности семени очитковых.

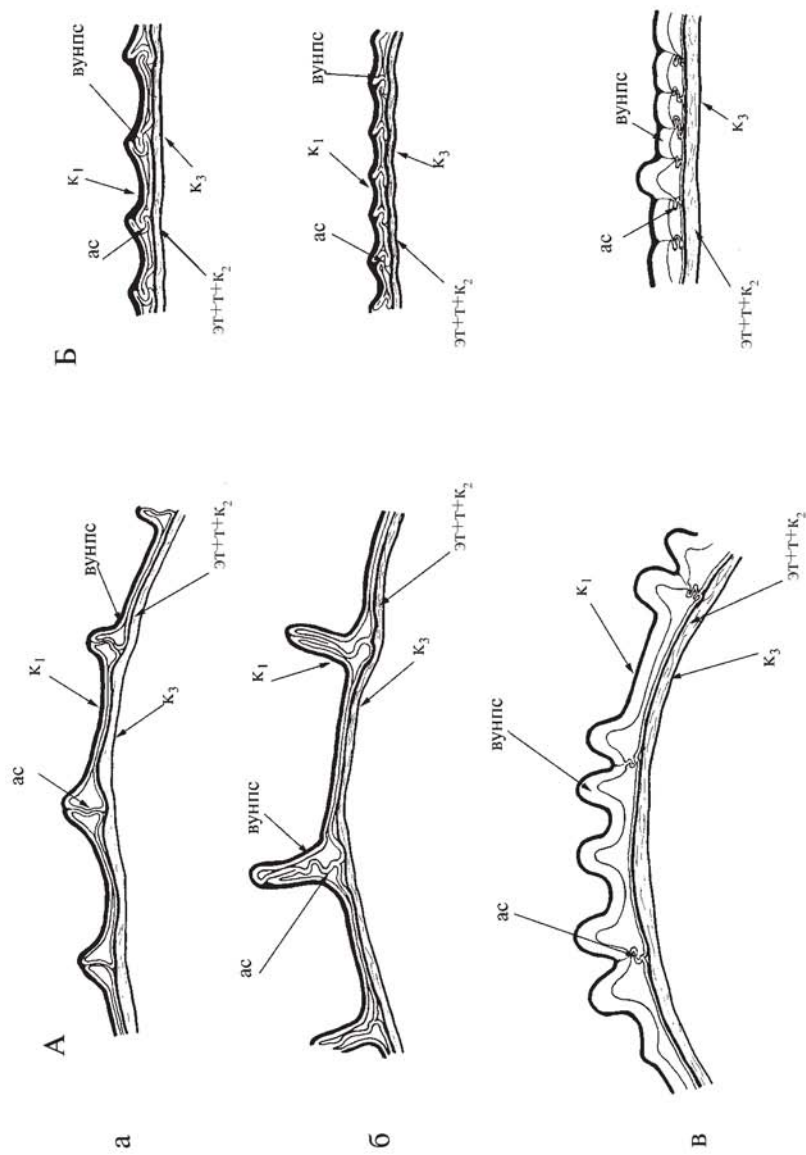
Экзотеста изученных представителей *Sedoideae* состоит из правильных продольных рядов поперечно удлинённых или почти изодиаметрических, четырех-, шестиугольных клеток, число рядов клеток не постоянно и варьирует у всех изученных видов. Клетки экзотесты однородны на большей части поверхности. Однако в области рафе клетки не имеют четко выраженной скульптуры и значительно отличаются размерами; клетки, примыкающие к рафе, могут быть изодиаметрическими, а покрывающие его – вытянутыми в меридиональном направлении. Покрывающая экзотесту кутикула часто маскирует скульптуру поверхности семени.

Краткая характеристика семян очитковых по родам и секциям

Род *Aizopsis*

Семена исследованных видов *Aizopsis* 1000–1500 мкм длиной, удлинённо-яйцевидной формы с заметно суженным микропиларным и округлым халазальным концом, слегка сплюснутые со спинки (рис. 14). Окраска семян темно-коричневая.

Стенки клеток экзотесты представителей рода *Aizopsis* в разной степени утолщены: наружная периклиальная (НПС) – значительно, внутренняя периклиальная – слабо. Антиклиальные стенки тоньше периклиальных, они сдавлены между последними и обра-



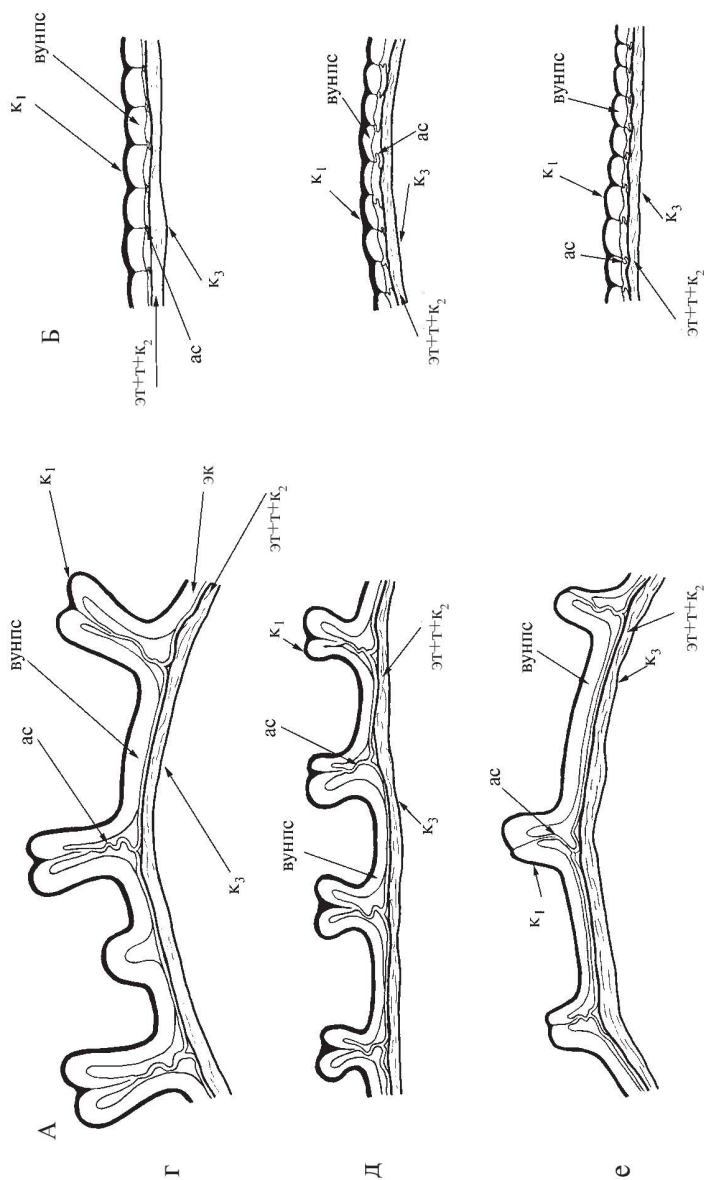
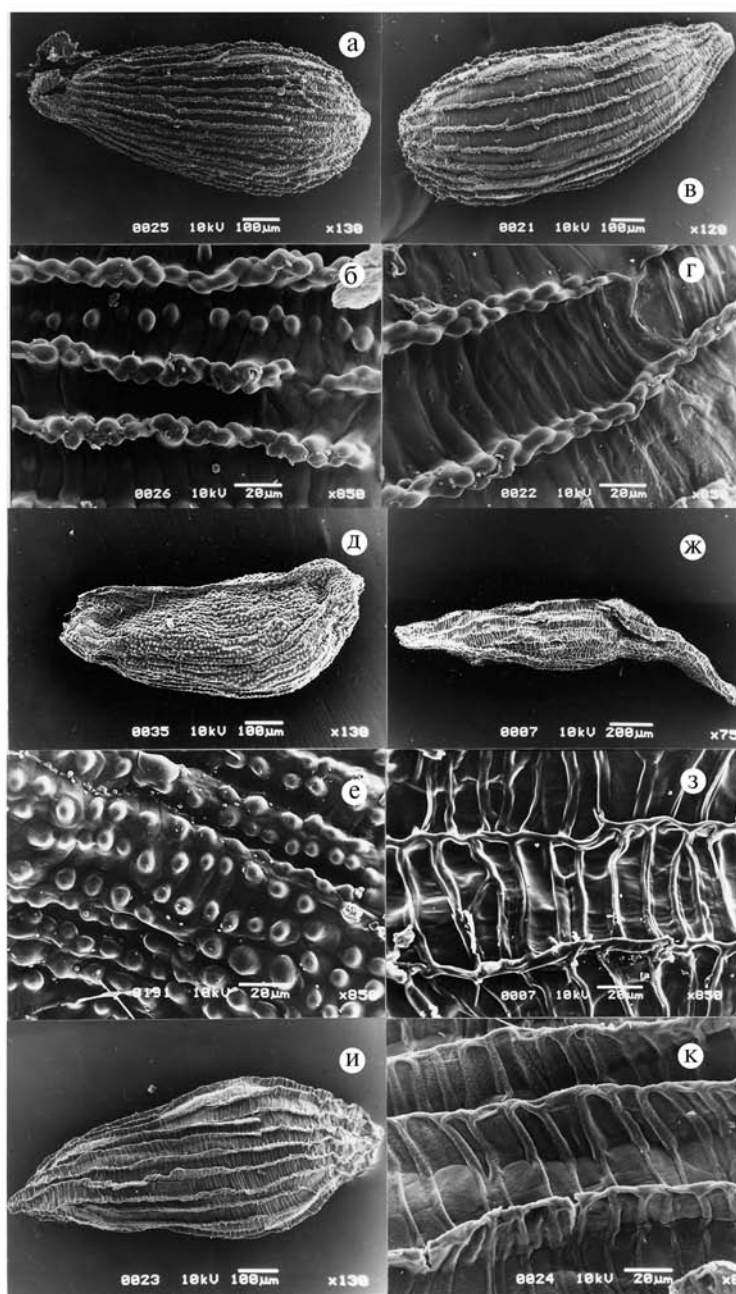


Рис.13. Строение покровов зрелого семени очитковых (по: Колдаева, Гончарова, 2005).

А – в поперечном сечении; Б – в продольном сечении; а – *Hylotelephium pallescens*; б – *H. ussuriense*; в – *Aizopsis selskiana*; г – *A. aizoon*; д – *A. litoralis*; е – *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis*; эк – экзотеста, ас – антиклиальная стенка, вунпс – вторичное утолщение наружной периклиальной стенки, К₁ – наружная кутикула, К₂ – внутренняя кутикула, ЭТ+Т+К₂ – эндотеста+тегмен+промежуточная кутикула



.....

зуют S-образные складки (рис. 13). Дистальные антиклинальные стенки приподняты и вместе с прилегающим участком утолщенной НПС образуют 2 дистальных выроста. Проксимальные антиклинальные стенки меньшей высоты, чем дистальные, не приподнятые над поверхностью клетки. Поэтому НПС выглядит выпуклой на поперечном срезе клетки и вогнутой – на продольном.

Клетки экзотесты некоторых видов рода *Aizopsis* имеют в центре НПС вырост (выпячивание) в виде бугорка.

Секция *Aizopsis*. Длина клеток экзотесты в три и более раз превышает ширину. Внешние периклинальные стенки слабовыпуклые. Периклинальные стенки клеток, расположенных около концов семени, могут нести 1–2 одиночно стоящих выпуклых выроста – папиллы (рис. 13). Утолщения дистальных антиклинальных стенок имеют полусферическую или цилиндрическую с округлой вершинной форму. Дистальные антиклинальные стенки в различной степени сомкнуты. В зависимости от степени смыкания антиклинальных стенок ребра могут быть волнистыми или почти ровными. Высота ребер от 25,6 мкм (*A. aizoon*) до 18,7 мкм (*A. middendorffiana* subsp. *sichotensis*). Степень смыкания дистальных антиклинальных стенок, степень их утолщения и высота видоспецифичны. Ребра располагаются почти параллельно от халазального конца семени к микропилярному.

Секция *Villosae*. Длина клеток экзотесты менее чем в три раза превышает ширину. Периклинальные клетки несут один или несколько бугорков (папилл), одинаковых по форме и толщине с утолщениями дистальных антиклинальных клеток. Поверхность семян выглядит бугорчатой. Бугорки расположены продольными рядами, однако за счет бугорков, расположенных на периклинальных стенках, продольные ряды бугорков нечеткие.

Вторичная скульптура поверхности не выражена либо слабо выражена, при большом увеличении выглядит слабоморщинистой.

Род *Hylotelephium*

Семена 900–2000 мкм длиной, ланцетные, уплощенные со спинки или удлинненно-ланцетные, почти цилиндрические в поперечном сечении. Ланцетная форма образуется за счет конусовидного складчатого выроста на халазальном или на обоих концах семени (рис. 14).

Рис. 14. Семена представителей родов *Aizopsis* и *Hylotelephium*.

а, б – *Aizopsis litoralis*; в, г – *A. aizoon*; д, е – *A. selskiana*; ж, з – *Hylotelephium pallescens*; и, к – *H. ussuriense*

Окраска семян светло-коричневая с охристым оттенком, бледная желто-коричневая.

Длина клеток экзотесты в три или более раз больше ширины.

Клетки экзотесты представителей рода *Hylotelephium* имеют равномерно и слабоутолщенные клеточные стенки (рис. 13). Антиклинальные стенки приподнятые, S-образно сдавленные. НПС погруженная, в результате чего она выглядит вогнутой как на продольном, так и на поперечном срезе экзотестальной клетки. В зависимости от особенностей морфологии антиклинальных клеток выделяются следующие типы: 1) дистальные и проксимальные антиклинальные стенки примерно равной высоты, поверхность семени выглядит сетчатой; 2) высота дистальных антиклинальных стенок в два и более раза превышает высоту проксимальных, либо проксимальные антиклинальные стенки клетки не выражены вовсе, дистальные стенки клеток плотно сомкнуты на всю высоту и формируют тонкие продольные ребра.

Максимальная высота ребер отмечена нами для *H. ussuriense* — 35,1 мкм, в среднем же высота ребер у представителей рода не превышает 10 мкм.

Вторичная скульптура поверхности спермодермы не выражена либо слабо выражена и при большом увеличении выглядит слабо-морщинистой либо имеет вид мелких гранул и хлопьев, покрывающих всю поверхность эпидермы.

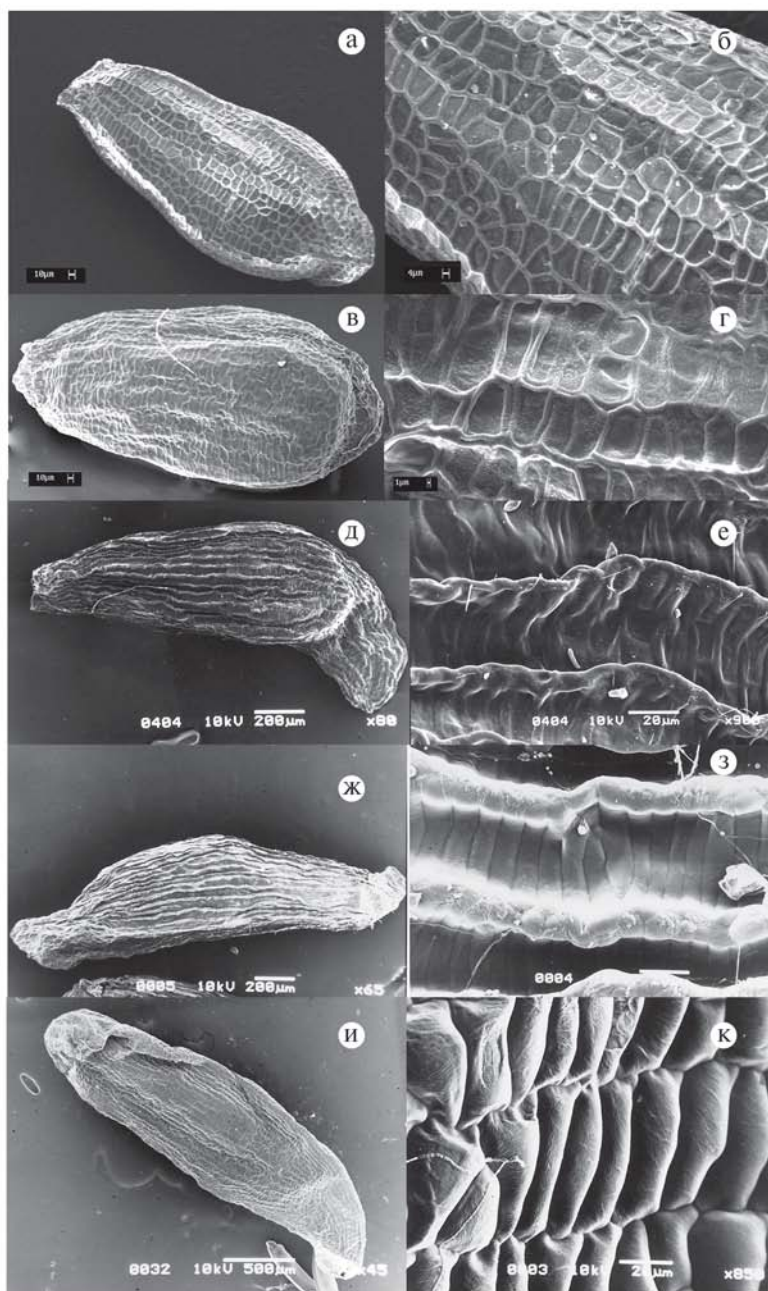
Род *Orostachys*

Семена мелкие 500–900 мкм длиной, удлиненно-яйцевидной или заостренно-яйцевидной формы с заметно суженным микропилярным и округлым халазальным концом, слегка сплюснутые со спинки (рис. 15); охристо-желтые, желтовато-коричневые, светло-коричневые.

Длина клеток экзотесты в 1,5–2 раза больше ширины. Строение клеток экзотесты и морфология поверхности в целом сходны с такими семянами *Hylotelephium* с сетчатой скульптурой. Антиклинальные стенки более или менее равномерно утолщенные, приподнимающиеся и равной высоты. Антиклинальные стенки клеток смыкаются на всю высоту. Периклинальные стенки слабоогнутые. Поверхность семени ячеисто-сетчатая.

Вторичная скульптура мелкогранулированная.

Рис. 15. Семена представителей родов *Orostachys* и *Rhodiola*.
а, б — *Orostachys malacophylla*; в, г — *O. japonica*; д, е — *Rhodiola integrifolia*; ж, з — *Rh. rosea* subsp. *rosea*; и, к — *Rh. ishidae*



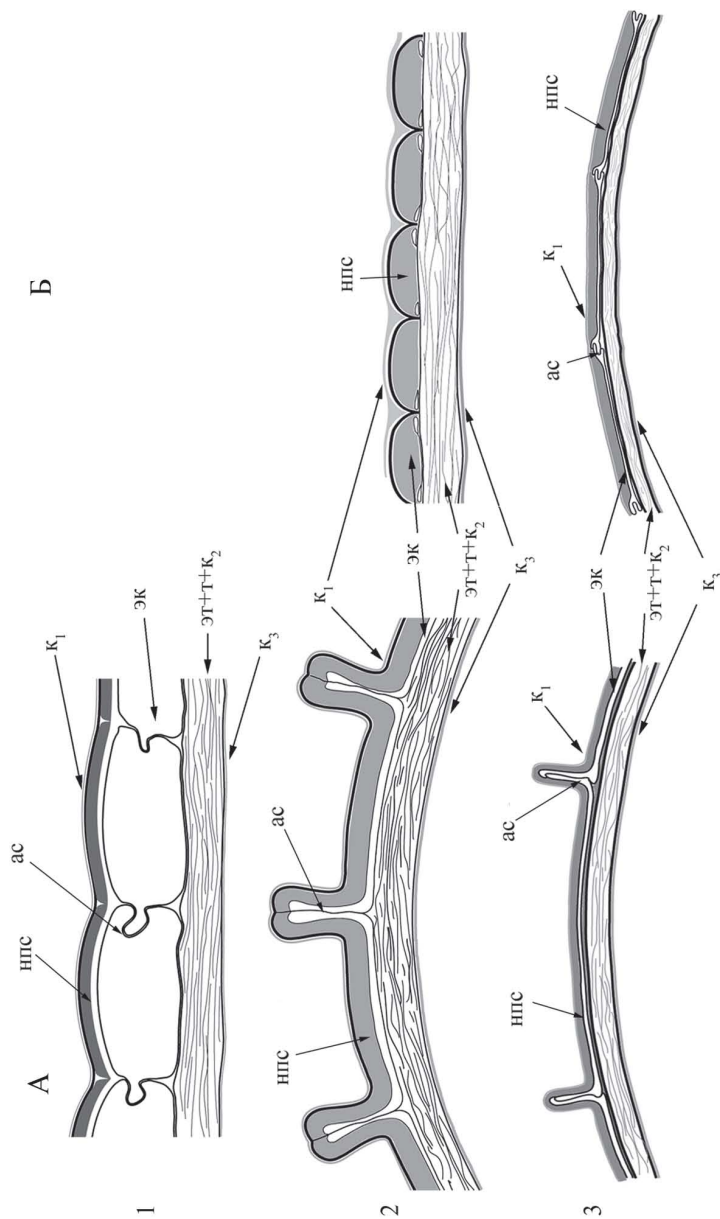


Рис.16. Строение покровов зрелого семени *Rhodiola*.

А – в поперечном сечении; Б – в продольном сечении; 1 – *Rhodiola rosea*; 2 – *Rh. integrifolia*; 3 – *Rh. ishidae*; ас – антиклинальная стенка; нпс – наружная периклинальная стенка; к₁ – наружная кутикула, к₃ – внутренняя кутикула, эк – экзотеста; эт+т+к₂ – эндотеста + тегмен + промежуточная кутикула

.....

Род *Rhodiola*

Семена до 3000 мкм длиной, ланцетные, уплощенные со спинки, удлинненно-ланцетные, почти цилиндрические в поперечном сечении. На халазальном и микропилярном концах семени либо только на халазальном конце образуются более или менее выраженные конусовидные складчатые или крыловидные выросты (рис. 15). Окраска темно-коричневая. У большинства видов клетки вытянуты перпендикулярно морфологической оси семени, длина клеток более чем в три раза превышает ширину. Редко клетки почти изодиметрические (*Rh. angusta*, *Rh. ishidae*). Наружные периклинальные стенки клеток экзотесты плоские, слабовогнутые либо в различной степени выпуклые. Стенки могут быть более или менее равномерно утолщены (*Rh. integrifolia*, *Rh. rosea* subsp. *sachalinensis*, *R. rosea* subsp. *arctica*, *Rh. rosea* subsp. *rosea*), или наружная периклинальная стенка за счет мощного вторичного утолщения значительно толще как внутренней периклинальной, так и антиклинальных (*Rh. alsia*, *Rh. ishidae*, *Rh. angusta*, *Rh. rosea* subsp. *rosea*) (рис. 16).

Антиклинальные стенки, как правило, тонкие, приподнятые, s-образно изогнуты и образуют складки, создающие видимость утолщения. У семян с сильно утолщенной наружной стенкой экзотесты антиклинальные стенки не выступают над поверхностью клетки, формируя бугорчатый тип поверхности, в том случае, если все стенки более или менее равномерно утолщены, складки антиклинальных стенок часто значительно приподнимаются над поверхностью, а периклинальная стенка проваливается внутрь, формируя ребристую или сетчатую скульптуру семенной кожуры.

Вторичная скульптура мелкогранулированная, слабоморщинистая или не выражена.

Таким образом, в зависимости от комбинации признаков мы выделяем следующие типы поверхности семян *Sedoideae*.

1. Поверхность продольноребристая (longitudinally costate) – дистальные антиклинальные клеточные стенки хорошо выраженные, приподнятые и всегда выше проксимальных антиклинальных стенок.

В пределах данного типа различаются два подтипа.

1.1. Поверхность широкоребристая (laticostate) – наружные периклинальные стенки со значительным вторичным утолщением, дистальные антиклинальные стенки значительно утолщены, с округлыми или слегка уплощенными верхушками (*Aizopsis aizoon*, *A. litoralis*, *A. middendorffiana* ssp. *sichotensis*, *Rhodiola rosea* subsp.

.....

rosea), дистальные антиклинальные стенки в разной степени сомкнутые, что обуславливает большую или меньшую волнистость ребер.

1.2. Поверхность узкорребристая (*tenuicostate*) – наружные периклинальные стенки с незначительным вторичным утолщением, дистальные антиклинальные стенки неутолщенные, полностью сомкнуты (*Hylotelephium ussuriense*, *Rhodiola integrifolia*, *Rh. rosea* subsp. *sachalinensis*, *Rh. rosea* subsp. *rosea*).

2. Поверхность сетчатая (*reticulate*) – клеточные стенки с незначительным, равномерным вторичным утолщением, дистальные и проксимальные антиклинальные стенки приподнятые, равной высоты и толщины, полностью сомкнутые (представители родов *Hylotelephium*, *Orostachys*).

3. Поверхность многобугорковая (*multipapillate*) – клеточные стенки со значительным, равномерным вторичным утолщением, периклинальные стенки несут два бугорка (выпячивания), расположенных около дистальных концов клетки. Иногда дополнительные бугорки расположены в центре клетки (*Aizopsis selskiana*).

4. Поверхность бугорчатая (*colliculate*) – периклинальные стенки со значительным вторичным утолщением, выгнутые, антиклинальные стенки не подняты над поверхностью. Среди представителей *Sedoideae* подобный тип поверхности спермодермы встречается только в роде *Rhodiola* секции *Algida* (*Rh. alsia*, *Rh. angusta*, *Rh. ishidae*).

Признаки макроскульптуры семенной кожуры стабильны у большинства исследованных образцов. Однако не всегда эти признаки могут быть использованы для дифференциации видов, так как, например, *Rh. alsia*, *Rh. angusta*, *Rh. ishidae* не имеют четких видовых различий по строению семенной кожуры, хотя хорошо различаются по иным признакам.

Признаки семян исследованных образцов *Rh. rosea* subsp. *rosea* значительно варьируют. Морфологические характеристики эпидермы слабо реагируют на условия окружающей среды, в которых растение росло (Barthlott, 1981), поэтому разнообразие условий местообитаний, из которых собраны образцы, широкий ареал вида не могут объяснить такое варьирование. На наш взгляд, разнообразие признаков скульптуры семенной кожуры в пределах одного вида может означать либо сборную природу этого таксона, либо неверное определение некоторых образцов. Нами не выявлено четкой взаимосвязи морфологии поверхности семян *Rh. rosea* subsp. *rosea* и ее распространения, однако можно отметить, что в европейской части ареала преобладают образцы с широкоребристой поверхнос-

.....

тью, азиатские же характеризуются всеми обнаруженными нами типами скульптуры семенной кожуры, но количественно преобладают образцы с узкорребристым типом поверхности.

Rh. integrifolia – один из сложных в систематическом отношении видов, рассматриваемый разными авторами либо как самостоятельный, либо как синоним *Rh. rosea* subsp. *rosea* (Ohba, 1981). Однако наши исследования показали стабильность признаков морфологии семян *Rh. integrifolia*. Хотя семена названного вида и были отнесены к тому же подтипу, что и некоторые образцы семян *Rh. rosea* subsp. *rosea*, сочетание признаков скульптуры поверхности семян четко отличает их.

Признаки вторичной скульптуры варьируют у всех изученных видов, наиболее часто встречаются семена с почти гладкой кутикулой, реже – с морщинистой или мелкобугорчатой. Как правило, наиболее скульптурированные эпидермальные поверхности имеют растения, обитающие в более сухих условиях, растения из более влажных мест произрастания часто имеют слабоскульптурированные или гладкие поверхности (Barthlott, 1981).

Изучение морфологии поверхности семян *Sedoideae* показало, что таксоны рангов секции и серии, как правило, имеют специфичные наборы признаков семенной кожуры (Hart, Berendsen, 1980; Knapp, 1994; Gontcharova, 1999b). Внутри подрода *Rhodiola* эти признаки варьируют весьма значительно, четко выделяются две группы видов: *Rh. angusta*, *Rh. alsia*, *Rh. ishidae* – с бугорчатой поверхностью и *Rh. integrifolia*, *Rh. rosea* subsp. *sachalinensis*, *Rh. rosea* subsp. *rosea* – с ребристыми типами поверхности. На наш взгляд, широкая вариабельность признаков внутри секции отражает сборную природу этого таксона.

Н. Ohba (1981), проанализировав комплекс морфологических признаков восточно-азиатских представителей рода *Rhodiola*, сделал вывод о близком родстве *Rh. angusta*, *Rh. alsia*, *Rh. ishidae*. Наши данные о морфологии семян подтверждают это предположение. Бугорчатая скульптура семенной кожуры, наличие крыловидного выроста выделяют названные виды среди других представителей подрода, что подтверждает верность выделения их в секцию *Algida* (см. гл. 4).

Выявленные различия в строении семян и скульптуре семенной кожуры *Hylotelephium ussuriense* и *H. pallescens*, *H. triphyllum* типичных представителей серии *Hylotelephium* подтвердили правильность переноса *H. ussuriense* из серии *Hylotelephium* в серию *Sieboldia* Н. Ohba, сделанного нами ранее на основании признаков вегетативной сферы (Gontcharova, 1999 а).

.....

Секции *Aizopsis* (*A. aizoon*, *A. litoralis*, *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis*) и *Villosae* (*A. selskiana*) рода *Aizopsis* характеризуются специфичными наборами морфологических признаков семян, что также подтверждает обоснованность их разделения, предложенного нами ранее (Gontcharova, 1999 a).

Полученные нами данные о строении поверхности семени *A. selskiana* идентичны результатам Н. 't Hart и W. Berendsen (1980), что еще раз демонстрирует стабильность признаков скульптуры тесты и отсутствие заметного влияния природно-климатических условий произрастания вида на последние.

3.2. Вегетативные органы

Листья более или менее суккулентные, от почти плоских (*Aizopsis*) до вальковатых, почти круглых в поперечном сечении (*Orostachys japonica*). От округлых до узколанцетных, почти линейных. От цельнокрайних до мелкозубчатых. Листья представителей рода *Orostachys* подсекции *Appendiculatae* имеют шиповидные, хрящеватые и бахромчатые придатки.

Дифференциация на палисадную и губчатую паренхиму отсутствует, клетки мезофилла крупные, тонкостенные, заполнены мелкими хлоропластами. Межклетники могут быть хорошо выражены (*Orostachys*), или клетки мезофилла плотно прилегают друг к другу (*Aizopsis*, *Hylotelephium*). Клетки эпидермиса крупные, с кутинизированными стенками, на поверхности часто откладывается более или менее значительный слой воска, определяющий сизую окраску листьев. Антоциановая окраска, характерная для многих видов, определяется окраской отдельных содержащих пигменты клеток. В эпидермисе и мезофилле встречаются клетки, содержащие слизь, слизи могут содержаться и в межклетниках (Бялт, 1999a). Листья дальневосточных очитковых, как обычно для всех толстянковых, несут устьица на обеих поверхностях листа, для них характерен анизоцитный устьичный аппарат с тремя околоустьичными клетками разных размеров, однако Н. Ohba (1990) указывает для представителей рода *Orostachys* секции *Orostachys* устьица с двумя околоустьичными (побочными) клетками. Морфогенез листа типичен для ксерофитов. Рост листа происходит главным образом за счет деления клеток в его основании, что типично для почечных чешуй (Борисовская, 1960).

.....

Диагностическим признаком рода *Rhodiola* является наличие метаморфизированных чешуевидных листьев на корневищах и каудексах.

Листорасположение (филлотаксис) характеризуется числом листьев в узле и смещением листьев по окружности стебля, выраженным в градусах (Лотова, 2001).

Дальневосточные толстянковые отличаются значительным разнообразием типов листорасположения. Преобладающим типом, как и вообще среди цветковых растений, является очередное (спиральное или рассеянное) листорасположение, при котором от каждого узла побега отходит один лист. В зависимости от угла расхождения (рассеяния или дивергенции) расположение может быть трех-, четырех-, пяти- или многорядным. Угол расхождения листьев некоторых видов *Orostachys* с листовой формулой 3–5/13 ($138^{\circ}27'$) может почти достигать «идеального» значения ($137^{\circ}30'29''$), при котором достигается максимально эффективное использование доступной световой энергии. Такие листовые формулы довольно типичны для розеточных представителей Crassulaceae, представителей родов *Sempervivum*, *Aeonium*, *Rosularia* и др.

При супротивном листорасположении из узла отходят два листа, угол дивергенции в узле равен 180° . У толстянковых с таким типом филлотаксиса пары листьев расположены под прямым углом относительно друг друга (накрест-супротивно), листья располагаются в четыре ряда на побеге, общий угол дивергенции равен 90° (*Hylotelephium ussuriense*, *Orostachys paradoxa*).

При мутовчатом листорасположении из узла отходят три листа и более. Угол дивергенции равен 120° – 90° – 72° в узле. Такой тип также довольно обычен у дальневосточных очитковых (*Hylotelephium verticillatum*, *H. viviparum*).

Среди изученных представителей наблюдаются и переходные типы, при которых в пределах побега можно обнаружить изменение листорасположения – от мутовчатого (точнее, ложномутовчатого) до очередного (*Hylotelephium erythrostictum*, *H. pallescens*) либо от супротивного до очередного (*Aizopsis litoralis*, *Hylotelephium pluricaule*).

Структурно-морфологический тип побегов определяется длиной междоузлий и направлением роста побега. Большинство дальневосточных очитковых имеют удлинённые побеги с более или менее равномерно расположенными ассимилирующими и иногда чешуевидными (*Rhodiola*) листьями и хорошо развитыми междоузлиями.

.....

Обычны также полурозеточные побеги, имеющие на первых этапах развития укороченные междоузлия, а при переходе в генеративный период онтогенеза образующие удлинённый побег (*Orostachys*). Среди восточно-азиатских *Sedoideae* облигатно розеточные побеги (брахибласты) встречаются только у *Meterostachys*, но они весьма обычны у тропических и субтропических Crassulaceae (*Aeonium*, *Sempervivum*). Н. Ohba (1978) выделил две категории розеток: розетки, образованные прикорневыми листьями (некоторые *Rhodiola*, подрод *Primuloides*, *Rosularia* и *Meterostachys*), и розетки, сформированные базальными листьями цветonoсных побегов (*Orostachys*). Растения имеют различные типы побегообразования, в первом случае это — моноподиально розеточные растения со специализированными генеративными побегами, соцветия развиваются из пазушных почек, во втором — симподиально полурозеточные, соцветия развиваются из верхушечной почки. Позже У. Eggli (1988) выделил третий тип розеток, характерный для видов с розеточными пропaгулами, обычными в родах *Rosularia* и *Sempervivum*. Розетки образуются из пазушных почек, а соцветие — из верхушечной. Розетки у представителей рода *Orostachys* могут быть либо почти сидячими на коротких неразветвленных побегах (*Orostachys aggregata*), на длинных разветвленных корневищах (*O. paradoxa*) или столонах (*O. furusei*). Розетки дальневосточных очитковых — приземные, однако среди субтропических и тропических толстянковых обычные и надземные (*Aeonium*, *Rosularia*).

На наш взгляд, разделение на полурозеточные и безрозеточные *Sedoideae* весьма условно, так как у хамефитов в процессе морфогенеза побег проходит фазу «розетки» — открытой почки возобновления, несущей ассимилирующие видоизменённые листья (например, *Hylotelephium pluricaule*). Такие почки гомологичны, на наш взгляд, розеткам *Orostachys*, кроме того, у большинства дальневосточных горноколосников во время цветения розетка вытягивается, побег выглядит удлинённым. Главное различие между полурозеточными и безрозеточными побегами толстянковых, по нашему мнению, заключается в продолжительности «розеточной» стадии, у первых розетки сохраняются до начала бутонизации, у вторых — это покоящаяся стадия, побеги начинают активный рост сразу после наступления благоприятного периода.

Побеги дальневосточных очитковых ортотропные (*Hylotelephium pallescens*, *Rhodiola rosea*, *Aizopsis aizoon* и др.) или анизотропные (*Hylotelephium ussuriense*, *Aizopsis middendorffiana* и др.). Признак мо-

.....

жет быть стабильным или значительно варьирует. Например, *Hylotelephium pallescens* имеет исключительно ортотропные побеги, *H. ussuriense* – только анизотропные, а *Aizopsis selskiana* – как ортотропные, так и анизотропные.

Надземные части моноподиальных побегов могут отмирать полностью (у криптофитов и гемикриптофитов) или частично (у хамефитов). Многолетние надземные части побегов хамефитов могут либо одревесневать (*Aizopsis middendorffiana* и др.), либо не одревесневать (виды *Orostachys*). Однако вторичное одревеснение монокарпических однолетних побегов имеет место и среди криптофитов (*Hylotelephium triphyllum* и др.) (Hart, Koek-Noorman, 1989). Монокарпический побег при полегании обнаруживает способность к укоренению в каждом узле вплоть до соцветия. Плагитропные части побегов часто укореняются, входя в состав эпигеогенного корневища.

Анатомия побегов. Наши исследования (Гончарова, Царенко, 2004) показали (рис. 17), что стебли хорошо развитых однолетних генеративных побегов на большей их части покрыты эпидермисом с сильно утолщенными кутинизированными наружными клеточными стенками. Характерным признаком всех изученных видов является хорошо развитая в стебле кора, почти целиком состоящая из крупных паренхимных клеток, что типично для суккулентов. В периферической части первичной коры почти у всех изученных видов имеется 1–3 слоя клеток пластинчатой колленхимы, образующей непрерывный цилиндр. Число слоев клеток коровой паренхимы варьирует от 6–8 (*Aizopsis middendorffiana* ssp. *middendorffiana*) до 28–31 (*Orostachys japonica*). Клетки коровой паренхимы заполнены зернами крахмала (особенно обильного в конце вегетационного периода), дубильными веществами и слизью. У *Orostachys japonica* в коровой паренхиме присутствуют млечники, найденные ранее только в корневищах *Rhodiola coccinea* (Хоружая, 1976). У *Aizopsis middendorffiana* ssp. *middendorffiana* внутренние слои коровой паренхимы одревесневают. В основании однолетних отмирающих генеративных побегов дальневосточных *Sedoideae* эпидермис сменяется перидермой. Многолетние неотмирающие части надземных побегов покрыты 7–11 слоями перидермы. В коре *Aizopsis middendorffiana* ssp. *middendorffiana* и *Hylotelephium ussuriense* нами обнаружены чечевички.

Многолетние стебли *Hylotelephium pluricaule* покрыты коркой, образование которой связано с неоднократным заложением фелогена (Лотова, 2001).

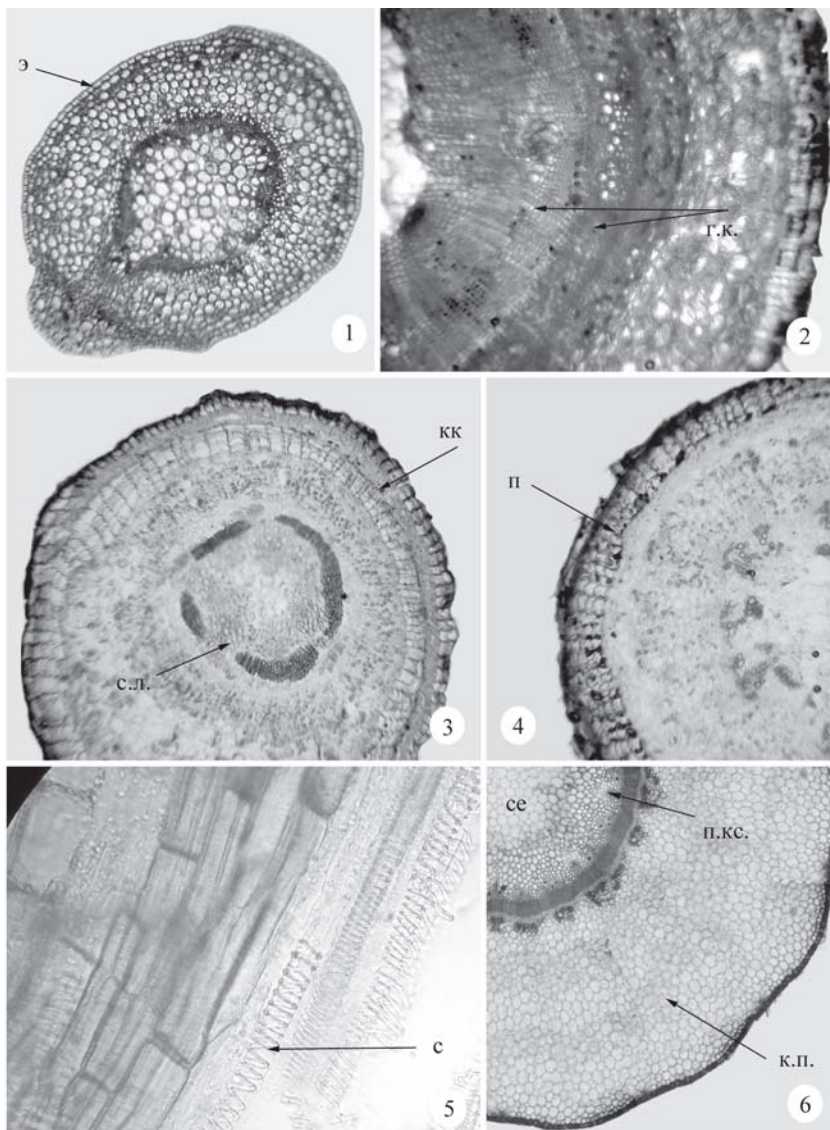
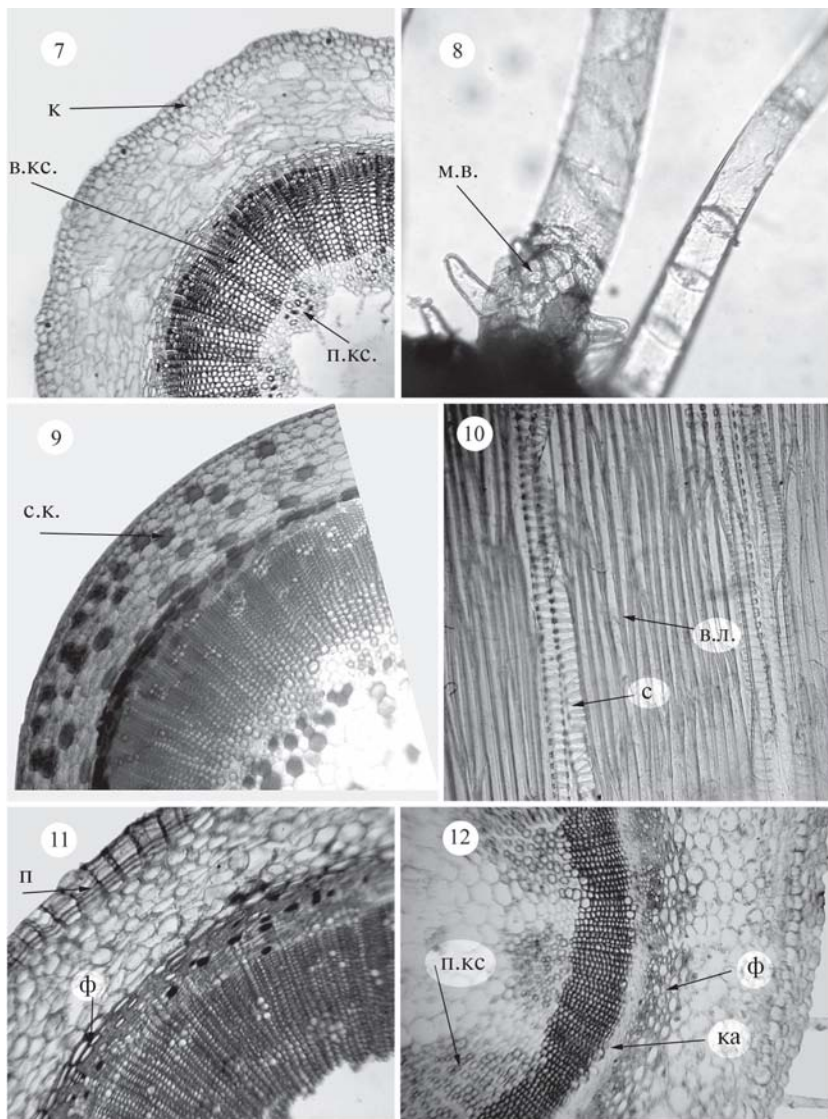


Рис. 17. Анатомия стебля некоторых дальневосточных представителей *Sedoideae*. 1 – стебель проростка *Aizopsis middendorffiana*; 2 – многолетний стебель *A. middendorffiana*; 3 – *Hylotelephium pluricaule*; 4 – *Orostachys paradoxa*; 5, 6 – *Orostachys japonica*; 7 – *Aizopsis aizoon*; 8 – опушение *Aizopsis selskiana*; 9, 10 – *Hylotelephium ussuriense*; 11, 12 – *Aizopsis selskiana*



Условные обозначения: в.л. — волокна либриформа, в.кс. — вторичная ксилема, г.к. — годовичные кольца, к — колленхима, ка — камбий, кк — корка, к.п. — коровая паренхима, м.в. — многоклеточные волоски, п — перидерма, п.кс. — первичная ксилема, с — сосуды, се — сердцевина, с.к. — слизевые клетки, с.л. — сердцевинные лучи, ф — флоэма, э — эпидермис

.....

Одним из характерных признаков анатомического строения стеблей *Sedoideae*, ранее отмеченным М.Г. Борисовской (1960), является слабое развитие флоэмы и ксилемы. Клетки флоэмы очень мелкие. Флоэма рано стареет вследствие перехода в генеративную фазу. Граница между ксилемой и сердцевинной неровная из-за того, что тяжи первичной ксилемы вдаются в сердцевину. Сердцевина состоит из тонкостенных паренхимных клеток. К концу вегетационного периода стебли однолетних побегов становятся полыми.

Сосуды первичной ксилемы имеют кольчатые и спиральные утолщения.

У большинства изученных видов вторичная ксилема непучкового типа, образует компактный цилиндр и представлена сосудами, волокнистыми трахеидами, волокнами либриформа и скудной тонкостенной паратрахеальной паренхимой. Сосуды округлые, собранные в небольшие группы или узкие цепочки, погружены в волокнистые трахеиды или волокна либриформа. На ранних этапах развития сосуды вторичной ксилемы узкие (значительно уже сосудов первичной ксилемы), на поперечных срезах они почти не различимы среди волокнистых элементов и паренхимы, на более поздних – формируются сосуды с более широкими просветами. Перфорации сосудов простые, вторичные утолщения члеников сосудов кольчатые, спиральные, очень редко лестничные или сетчато-лестничные. Волокна несептированные, с многочисленными порами. Во вторичной ксилеме всех изученных видов нами не обнаружены лучи, отсутствие вторичных лучей отмечалось и всеми предшествующими исследователями у других представителей *Crassulaceae* (Hart, Koek-Noorman, 1989; Hart, 1994). Стебли *Orostachys paradoxa* имеют пучковое строение вторичной ксилемы. Пучки разного размера (ксилема состоит их сосудов с кольчатыми и спиральными утолщениями и малым количеством волокон либриформа) разделены более или менее широкими сердцевинными лучами. Ширина первичных лучей варьирует в зависимости от условий произрастания и возраста растения. Так, экземпляры *Orostachys paradoxa* из естественных местообитаний содержат существенно большее количество паренхимы, чем экземпляры, выращенные в оранжерее. В старых частях многолетних надземных стеблей ксилема сильно паренхиматизирована. До наших исследований сердцевинные лучи указывались для одно-, двулетников из sect. *Epeteium* Boiss. рода *Sedum* (Борисовская, 1960) и *Kalanchoe* (цит. по: Hart, Koek-Noorman, 1989).

.....

В стеблях однолетних цветonoсных побегов образование волокон соответствует конечной стадии вторичного роста и началу отмирания побега, однако в базальной части хамефитов, надземных полурозеточных и многолетних розеточных гемикриптофитов вторичный рост продолжается несколько лет, у полукустарничковых хамефитов образуются годичные кольца.

Полученные нами результаты в целом согласуются с исследованиями предшествующих авторов (Борисовская, 1960; Hart, Koek-Noorman, 1989; Hart, 1994). Следует отметить, что анатомическое строение стебля Crassulaceae не типично для обычного строения древесины. Основные отличия строения ксилемы толстянковых – короткие сосудистые элементы, отсутствие вторичных лучей и наличие кольчатых и спиральных утолщений трахеальных элементов вторичной ксилемы.

По мнению К. Эзау (1980), в элементах с более мощным, чем спиральное, утолщением вторичная оболочка откладывается в два этапа. Первым строится спиральный остов (вторичная оболочка первого порядка), затем между кольцами спирали откладывается дополнительная порция вторичной оболочки в виде пластин или тяжей. Вероятно, у представителей Crassulaceae подавлено образование вторичной оболочки второго порядка.

Первичные и вторичные трахеальные элементы в типичных случаях имеют не только различное строение, но и различные функции. Первичная ксилема, в отличие от вторичной, не только проводит водные растворы, но и перераспределяет их между окружающими тканями (Гамалей, 1972). В связи с анатомическими и физиологическими особенностями суккулентов как крупноклеточная сердцевинная, так и коровая паренхимы выполняют водозапасающую функцию (Борисовская, 1960), ксилема же, сохранившая признаки первичного строения, имеет значительно большую поверхность водопроводящих участков оболочки, что способствует более эффективному перераспределению и использованию воды. А. Berger (1930), S. Carlquist (1962), Н. 't Hart, J. Koek-Noorman (1989) считали кольчатое или спиральное вторичное утолщение побегов представителей Crassulaceae приспособлением скорее к дефициту воды, чем к высокой температуре. Изученные нами виды распространены главным образом в умеренных районах, чаще всего в мезофитных местообитаниях, однако они сохраняют анатомическую структуру типичную для тропических представителей из ксерических местообитаний.

.....

Хотя признаки анатомического строения не имеют существенного значения для систематики внутри как семейства, так и подсемейства, они еще раз подтверждают, что Crassulaceae – естественная группа.

Длительность жизни. Наиболее многочисленны среди дальневосточных *Sedoideae* поликарпические многолетние виды с однолетними генеративными побегами (все представители родов *Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Aizopsis*). Редко полурозеточные побеги *Orostachys* при отсутствии цветения нарастают моноподиально и становятся дили или полициклическими. Встречаются настоящие монокарпики – двулетники (*Orostachys maximowiczii*), поликарпические многолетние растения с монокарпическими двулетними розетками (*O. aggregata*, *O. furusei*), а также виды, которые в зависимости от условий произрастания могут проявлять себя либо как монокарпики, либо как поликарпики (*O. malacophylla*, *O. spinosa*, *O. japonica*) (Гончарова, 1996 а). Как правило, в описаниях видов рода *Orostachys* указывается, что его представители – монокарпические одно-, двулетние суккулентные травы. Но, как показали наши исследования, различные виды дальневосточных горноколосников проявляют различную степень поликарпичности. Так, *O. maximowiczii* – типичный двулетник, очень редко образует дочерние вегетативные розетки. *O. malacophylla*, *O. spinosa*, *O. japonica* в равной степени могут развиваться как по первому, так и по второму типу онтогенеза. *O. aggregata* и *O. furusei* – облигатные поликарпики, формирующие вегетативные розетки на столоновидных неотмирающих побегах, образуя более или менее плотную дерновину.

Нами была проведена серия опытов по стимуляции вегетативного возобновления у монокарпических экземпляров. Результаты показали, что полное или частичное искусственное разрушение генеративной почки приводит к массовому образованию вегетативных розеток, и, следовательно, значительно продлевает жизнь растению. По-видимому, и в естественных условиях губительное влияние некоторых факторов внешней среды (низких температур) на нормальное развитие генеративной сферы может вызывать подобное явление.

Возобновление системы побегов восточно-азиатских очитковых, как правило, симподиальное. После плодоношения большая часть побега отмирает, из почек возобновления, образующихся в основаниях монокарпических генеративных побегов, развиваются новые побеги (все виды *Hylotelephium*, *Aizopsis*, за исключением *A. selskiana*).

.....

Моноподиальное возобновление характерно как для монокарпических видов (*Orostachys*), так и поликарпических (*Rhodiola*). *Orostachys spinosa* – многолетник, у которого в течение нескольких лет наблюдается моноподиальный рост вегетативных розеточных побегов, и только затем формируется удлинённый генеративный побег (Безделева, 1995). У представителей рода *Rhodiola* многолетние корневища нарастают моноподиально, боковые цветоносные побеги формируются из почек, образующихся в пазухах чешуевидных либо побеговых листьев (Ohba, 1978).

Смешанное симподиально-моноподиальное возобновление имеет *Aizopsis selskiana* – в течение ряда лет у молодых генеративных растений постоянно функционирует терминальная почка, возобновление происходит подобно *Rhodiola*, однако имеет место и симподиальное возобновление, при достижении зрелого генеративного возраста последнее преобладает над моноподиальным.

Модели побегообразования (рис. 18) определяются сочетанием структурно-морфологического типа побега и типа его возобновления.

Наиболее обычны среди дальневосточных очитковых виды с длиннопобеговой симподиальной моделью, в этом случае растение строится из однотипных, повторяющих друг друга структурных единиц (метамеров различного порядка) – многолетних участков (резидов) и закрытых удлинённых монокарпических моноциклических побегов (все *Hylotelephium* и *Aizopsis*). Реже встречается симподиально полурозеточная модель (многолетние *Orostachys*).

При моноподиальной модели побеговая система построена из повторяющихся элементов структуры двух типов – открытого полициклического и закрытого монокарпического побега (Серебрякова, 1977, 1981; Жмылев и др., 1993, 2002). Среди дальневосточных *Sedoideae* представители *Rhodiola* имеют моноподиально-розеточную модель побегообразования с открытой верхушечной почкой (брахиморфной структурой) и удлинёнными монокарпическими побегами.

Почки возобновления большинства дальневосточных *Sedoideae* открытые (голые), однако у некоторых представителей *Rhodiola* [sect. *Chamaerhodiola* (Ohba, 1978)] – закрытые, защищенные тонкими пленчатыми чешуями. Открытые почки двух типов: 1) розетковидные, большая часть зачаточных фотосинтезирующих листьев которых расположена под значительным углом к оси, часто перпендикулярно, только самые верхние листья смыкаются, прикрывая апекс, такие почки характерны для хамефитов и розеточных гемикрипто-

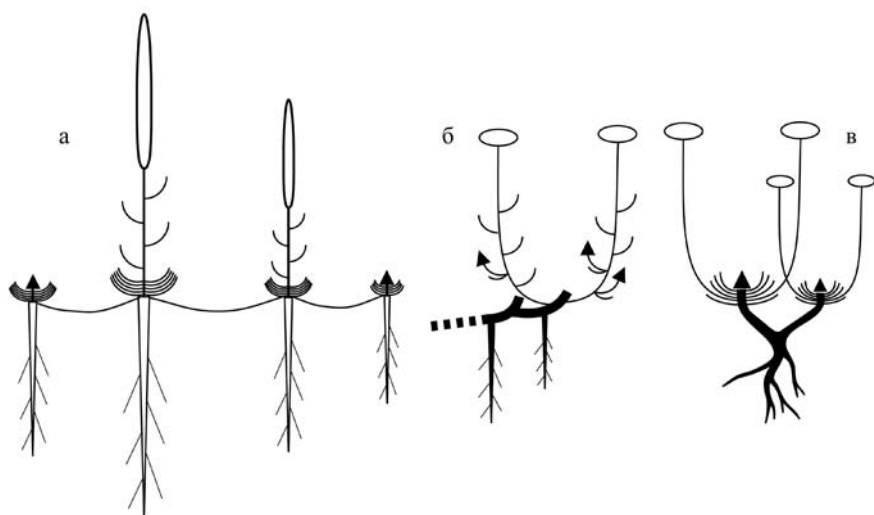


Рис. 18. Модели побегообразования дальневосточных *Sedoideae*.
 а – симподиально-полурозеточная; б – симподиально диннопобеговая;
 в – моноподиально розеточная

фитов; 2) головчатые, листья плотно прижаты к оси, большинство из них смыкается над апексом, образуя защитный покров, характерны для гемикриптофитов и криптофитов.

Почки располагаются либо в основаниях годичных побегов (виды *Hylotelephium*, *Aizopsis*), либо на корневищах или каудексах (виды *Rhodiola*). У некоторых представителей *Orostachys* – на коротких (*O. aggregata*) или длинных (*O. furusei*) столонах. По положению почек возобновления относительно субстрата четко выделяются 3 группы видов: криптофиты (*Hylotelephium triphyllum*, *Aizopsis aizoon* и др.), гемикриптофиты (*Aizopsis selskiana*, виды *Rhodiola*) и хамефиты (виды *Orostachys*, *Hylotelephium pluricaule*, *Aizopsis kamtschatica* и др.).

Кроме почек возобновления некоторые виды дальневосточных очитковых несут специализированные почки, выполняющие функции органов вегетативного размножения, о них будет сказано ниже (гл. 6).

Подземные органы дальневосточных *Sedoideae* представлены гетероризными (аллоризными, морфологически неоднородными) и вторично гоморизными (морфологически однородными) корневыми системами, корневищами, каудексами и метаморфизированными

.....

ми запасующими корнями. Гетероризные корневые системы представлены: стержне-кистекорневыми (первично гетероризные – одно-, двулетние *Orostachys*, вторично гетероризные – многолетние *Orostachys*), у которых система главного корня наряду с придаточными корнями функционирует в течение большей части жизни; каудексами (*Aizopsis selskiana*, *Rhodiola rosea*), образованными нижними, многолетними, одревесневающими участками побегов, несущими почки возобновления, и главным корнем. Главный корень у *Rhodiola rosea* может достигать 1 м в длину и 3 см в диаметре (Некратова и др., 1992). От корневищ каудексы отличаются способом отмирания (Васильев и др., 1988).

Принципиальны и анатомические различия. Так, каудекс *Rhodiola rosea*, в отличие от симподиальных корневищ представителей родов *Hylotelephium* и *Aizopsis*, имеет два концентрических слоя пучкового камбия, причем внутренний – «инвертированный» (Хныкина, Зотова, 1966). Такой «инвертированный» камбий продуцирует флоэму по направлению к центру, а ксилему – к периферии органа. По утверждению Н. 't Hart (1994), наружный камбий является продолжением пучкового камбия первичной стелы, а внутренний происходит из тканей аксилярных олиственных побегов. Интересно отметить, что побеги имеют проводящую систему непучкового типа, а каудексы – пучкового.

Преобладающим типом корневых систем дальневосточных *Sedoideae* являются вторично гоморизные корневые системы, характерные и для корневищных растений. Главный корень еще при прорастании семени слабо различим в массе придаточных корней, система главного корня отмирает у большинства видов на первом году жизни и сменяется придаточной бахромчатой или кистевого типа.

Необходимо отметить, что типы корневых систем значительно варьируют в зависимости от местообитаний. Например, для *Rhodiola rosea* наиболее обычна гетероризная корневая система, с хорошо развитым главным корнем и в разной степени развитыми боковыми и придаточными корнями, однако в условиях скальных экотопов формируется стержневая корневая система, со слабо развитыми боковыми корнями, а в мелкоземистых местообитаниях – кистекорневая (Фролов, Полетаева, 1998).

Корневища дальневосточных *Sedoideae* надземные (*Hylotelephium pluricaule*) или подземные; гипогеогенные, эпигеогенные или смешанные. Они выполняют функции отложения запасов, возобновления и вегетативного размножения. Корневища *Rhodiola* несут

.....

чешуевидные метаморфизированные листья. Четко выделяются два типа корневищ — моноподиальное, формирующееся посредством медленного нарастания верхушечной почки, и симподиальное с ежегодным перевершиниванием, складывающееся из годичных симподиальных приростов. Первые характерны для представителей рода *Rhodiola*, вторые для всех прочих родов дальневосточных *Sedoideae*. В целом анатомическое строение симподиальных корневищ сходно с таковым побегов, но только в корневищах некоторых видов были обнаружены вторичные лучи (Hart, 1994). Моноподиальные корневища демонстрируют тесное родство с каудексами и, вероятно, являются их производными. Так, в корневищах *Rhodiola quadrifida* так же, как и в каудексе *Rhodiola rosea*, обнаружены два кольца камбия, причем внутренний «инвертированный» (Хоружая, 1976).

Образование запасających корней довольно редкое явление в *Sedoideae*. Н. 't Hart (1994) отмечает, что из почти 500 представителей *Sedoideae* только 4–5 имеют запасające корни, в том числе *Hylotelephium pseudospectabile* и *H. triphyllum*. Клубневые корни, как и каудексы, и корневища выполняют запасющую функцию и состоят главным образом из крупных паренхимных клеток, заполненных гранулами крахмала и мукополисахаридами (Hart, 1994). Необходимо отметить, что большинство представителей *Hylotelephium* секции *Hylotelephium* имеют утолщенные (часто шнуровидные) корни, имеющие сходное анатомическое строение с клубневыми.

Опушение. Среди дальневосточных *Sedoideae* обычны голые, без опушения виды, лишь три представителя имеют более или менее выраженные трихомы: *Aizopsis selskiana*, *A. x pilosa* и *Orostachys paradoxa*. Эти виды несут кроющие, обычно одноклеточные неразветвленные трихомы; очень короткие и редкие, заметные только на анатомических препаратах у *Orostachys paradoxa* или видимые невооруженным глазом у *A. selskiana* и *A. x pilosa*. Тип опушения, как правило, является стабильным признаком, но у *A. selskiana* значительно варьирует, встречаются представители не только с различной интенсивностью опушения и длиной волосков, но и с многоклеточными разветвленными волосками (рис. 17.8.).

На основании наличия опушения *A. selskiana* был выделен в монотипную серию *Villosae* (Борисова, 1969), а затем нами в секцию *Villosae* (Gontcharova, 1999a). Считалось, что наличие трихом является уникальным признаком, четко отграничивающим *Villosae* от типовой секции. Однако позже нами был описан межсекционный гибрид *A. x pilosa* (Гончарова и др., 2006б), также имеющий опушение.

.....

3.3. Эволюционное значение признаков

Все авторы, делавшие попытки установить филогенетические взаимоотношения в семействе на основании морфологических признаков, приходили к выводу, что это весьма сложно по причине высокой степени их гомоплазии (параллелизма). К числу таких признаков, неоднократно возникавших в процессе формирования семейства, относят: розеточные биоморфы, однолетность, моноподиальное нарастание системы побегов, каудексы и запасающие корни, вторичное одревеснение побегов, супротивное или мутовчатое листорасположение, редукцию или увеличение частей цветка, срастание лепестков, чашелистиков и образование «цветочной трубки», число кругов тычинок, раздельнополость цветков, форму зрелых листовок, орнаментацию экзотесты (Hart, 1982; Ham, Hart, 1998; Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004).

В соответствии с архетипом, предложенным Н. 't Hart и J. Koek-Noorman (1982) и Н. 't Hart (1992), плезиоморфными (предковыми) признаками являются: обдиплостемонный андроцей, спиральное листорасположение, свободные чашелистики и лепестки, сетчато-бородавчатая орнаментация экзотесты, отсутствие вторичной ксилемы в стебле, цельнокрайние листья, киптокарпные завязи, плоские листья, простое (нежелезистое) опушение, пятимерный цветок, удлинённый побег, многолетность, терминальные плейохазиальные соцветия и ортотропные побеги. Апоморфными (эволюционно продвинутыми) — гаплостемонный андроцей, перекрестно-парные листья, сростные лепестки и чашелистики, ребристый тип орнаментации экзотесты, наличие вторичной ксилемы, зубчатые и пильчатые листья, ортокарпные плодолистики, моноподиальные боковые соцветия, вальковатые листья, железистое опушение или полное его отсутствие, полимерные цветки, розеточные и анизотропные побеги (Ham, Hart, 1998). И хотя эти авторы утверждают, что их построения подтверждены молекулярно-филогенетическими исследованиями, на наш взгляд, это не всегда очевидно.

Как отмечено выше, анатомическое строение стебля Crassulaceae (наличие спиральных и кольчатых утолщений сосудов) не типично для обычного строения древесины. Объяснением подобного феномена может быть либо гетеробатмия признаков, либо пedomорфоз (цит. по: Hart, Koek-Noorman, 1989). Теория образования нетипичного вторичного одревеснения в результате пedomорфоза была предложена и развита S. Carlquist (1962). В основу теории положено

.....

строение вторичной ксилемы, которая содержит признаки первичной. S. Carlquist (1962) описал это явление в том числе и у Crassulaceae. Автор считал, что явление пedomорфоза во вторичной ксилеме встречается у высокоспециализированных древесных растений, развившихся от травянистых (или, точнее, мягкодревесных) предков, таких как розеточные деревья и стеблевые суккуленты. В противоположность камбию родственных травянистых представителей семейства камбий розеточных деревьев и стеблевых суккулентов долго остается активным, и некоторые признаки строения первичной ксилемы сохраняются во вторичной. Однако вторичная ксилема изученных нами представителей *Sedoideae* наряду с примитивными признаками имеет и весьма продвинутые — волокна либриформа, простые перфорационные пластинки. На наш взгляд, более верно предположение L. Jensen, что подобное строение вторичной ксилемы Crassulaceae является результатом неодинакового уровня развития и специализации взрослых органов, достигнутого в результате относительной независимости в развитии различных частей организма в процессе эволюции — гетеробатмии.

Вопрос об исходном типе соцветия и направлениях эволюции соцветий до сих пор остается дискуссионным. Главный предмет споров — что считать первичным — одиночный цветок или соцветие? На наш взгляд, этот вопрос должен решаться для каждого конкретного таксона отдельно в контексте истории его формирования и развития. Предлагаемая нами схема преобразований соцветий восточно-азиатских *Sedoideae* (рис. 19) в целом соответствует схемам, предложенным А.Л. Тахтаджяном (1964), G.L. Stebbins (1974) и Л.И. Лотовой (2001). За исходный тип нами принята облиственная простая закрытая кисть (простой облиственный верхушечный по А.Л. Тахтаджяну, 1980) — фрондозное монотелическое соцветие с небольшим количеством боковых ответвлений. Подобный тип соцветия встречается в роде *Rosularia* (Eggli, 1988). Под влиянием разнообразных климатических условий анцестральное соцветие преобразовалось, с одной стороны, до одиночного цветка посредством сокращения количества боковых осей и редукции боковых цветков до 1 (как в подроде *Primuloides* рода *Rhodiola* или у некоторых представителей *Sedum* s. str.); с другой стороны — посредством усложнения ветвления главной оси до сложных многоцветковых соцветий (как у некоторых представителей *Hylotelephium*).

На наш взгляд, образование малоцветковых соцветий представителей *Rhodiola* связано с суровыми условиями существования

предковых форм, эволюционировавших в условиях высокогорий, — криофилизацией и ксерофитизацией местообитаний, сокращением длины вегетационного периода. W. Troll (1964, 1969) экспериментально установил, что, выращивая растения на обедненном субстрате, можно получить экземпляры с малоцветковыми соцветиями и даже с одиночными цветками. G.L. Stebbins (1974) утверждал, что большое количество малоцветковых соцветий имеет преимущества перед малым количеством многоцветковых, благодаря равномерному распределению питательных веществ, необходимых для формирования диаспор. Однако энергетические ресурсы для зеленых растений не всегда играют роль главного фактора, обуславливающего направление преобразований органов растений, и соцветий в частности.

Несмотря на несомненную важность подобных построений для решения вопросов структурной эволюции растений, необходимо, прежде всего, учитывать биологическую важность преобразований

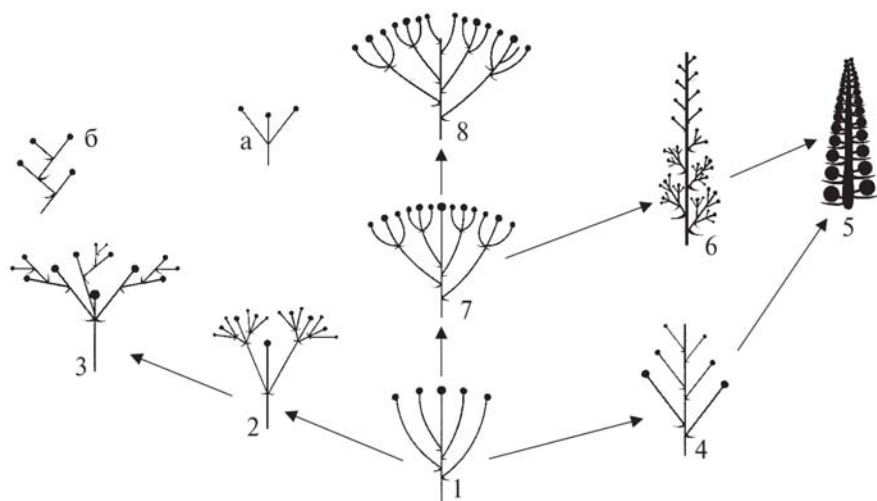


Рис. 19. Возможная схема преобразований соцветий восточно-азиатских *Sedoideae*.

1 — простой монохазий, 2 — сложный дихазий, 3 — плеюхазий, 4 — простая открытая кисть, 5 — простой колос, 6 — сложный колос, 7 — закрытый тирсоид, 8 — открытый тирсоид; а, б — парциальные соцветия: а — дихазий, б — монохазий (извилины)

.....

соцветий. Так, R. Wyatt (1982) писал, что эволюционный процесс преобразования соцветий должен быть направлен на улучшение качества опыления и увеличение количества жизнеспособных семян, а также эффективное распространение пыльцы и семян. Архитектура соцветий может сильно влиять на перекрестное опыление растений. Это влияние проявляется как во времени, так и в пространстве (Лотова, 2001). Главное преимущество соцветий перед отдельным цветком не столько в его размерах, сколько в разновременности (гетерохронии) зацветания отдельных цветков, что значительно повышает шансы опыления в неблагоприятных климатических условиях (Лотова, 2001) и вероятность вовлечения большего числа партнеров, участвующих в перекрестном опылении.

Разновременность развития плодов также повышает вероятность их лучшего созревания и оптимального распространения. Наиболее выгодное положение в переменных климатических условиях по отношению к влиянию осадков на опыление и распространение семян занимают полителические соцветия (Wyatt, 1982).

Однако, на наш взгляд, большинство разнообразных признаков морфологии соцветий *Sedoideae* является селективно нейтральным и относительно функционально равнозначным. «В историческом развитии таких признаков на первый план выступают морфогенетические тенденции неадаптивного характера» (Красилов, 1989, с.192). И хотя морфогенетическая корреляция с отбираемым признаком может придать их эволюции некоторую направленность, она почти не проявляется (Красилов, 1989).

Очередное (спиральное) листорасположение считается примитивным для покрытосеменных (Cronquist, 1970). И, казалось бы, подобные тенденции сохраняются и у Crassulaceae, так как в основании большинства клад располагаются виды с очередным листорасположением, но анализ онтогенеза дальневосточных *Sedoideae* показал, что все изученные длиннопобеговые представители родов *Hylotelephium* и *Aizopsis* в ювенильной фазе имеют 2–5 пар перекрестно-парных листьев, что, на наш взгляд, является отражением «основного биогенетического закона» и подтверждением первичности супротивного листорасположения, по крайней мере, в подсемействе *Sedoideae*.

Мутовчатое листорасположение – бесспорно апоморфный признак, возникавший несколько раз в подсемействе. С мутовчатым филлотаксисом сопряжена и вивипария *Hylotelephium*, в этом роде только видам с подобным листорасположением присуща гомофазная вивипария.

.....

Апоморфность ортокарпных листовок Crassulaceae R.C.H.J. van Ham и H. 't Hart (1998) считают бесспорной, однако H. Ohba (1978) полагает, что более эволюционно продвинуты киптокарпные пло-долистики. На филогенетическом дереве Telephium-клады виды, имеющие киптокарпные листовки (*Phedimus*, *Aizopsis*), занимают место в срединной части, что позволяет также говорить либо о сохранении предкового состояния признака, либо о вторичном упрощении. Но если принять во внимание общее направление в эволюции плода от апокарпного к синкарпному (Тахтаджян, 1964), то киптокарпные (гемисинкарпные) многолистки — более эволюционно продвинутый тип плода по сравнению с ортокарпными (апокарпными).

Таким же образом для восточноазиатских *Sedoideae* не подтверждается и апоморфность розеточных, полурозеточных и анизотропных побегов.

Вальковатые листья с придатками — бесспорный синапоморфный признак, характеризующий *Orostachys* subsect. *Appendiculatae*.

Число лепестков в цветке более 5 считается R.C.H.J. van Ham и H. 't Hart (1998) апоморфным признаком, а обдиплостемонность — плезиоморфным, можно допустить, что это именно так для Crassulaceae, но в случае восточноазиатских *Sedoideae* все цветки с многолепестковыми цветками — обдиплостемонные (некоторые *Orostachys*, *Aizopsis kamtschatica*), то есть наблюдается сочетание «продвинутых» и «примитивных» признаков. Гаплостемонный андроец признан более эволюционно продвинутым по сравнению с обдиплостемонным (сохранившим относительно примитивное спиральное расположение частей) (Ohba, 1978). Для восточноазиатских *Sedoideae*, вероятно, апоморфией можно считать редукцию частей цветка, характерную для *Rhodiola*, например, у типового вида *Rhodiola rosea* встречаются как 4-мерные гаплостемонные цветки, так и 5-мерные обдиплостемонные и полный спектр переходных форм (Ohba, 1981).

Синапоморфными признаками клады *Rhodiola/Pseudosedum* является, наличие чешуевидных листьев на корневищах и каудексах.

.....

Глава 4. КОНСПЕКТ ПОДСЕМ. *SEDOIDEAE* ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Crassulaceae DC. — Толстянковые

Subfam. 1. Sedoideae Berger — Очитковые

Genus 1. **Hylotelephium** H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 46. —

Очитник

— *Sedum* L. 1753, Sp. Pl. ed. 1, 430, pro parte, excl. no 4-15 et lectotypus. — *Sedum* sect. *Telephium* S.F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 532. — *Sedum* subgen. *Telephium* (S.F. Gray) Clausen, 1995, *Sedum* N. Amer.: 70.

Лектотип: *Hylotelephium telephium* (L.) H. Ohba (= *Sedum telephium* L.).

Содержит около 30 видов. Виды *Hylotelephium* отличаются от представителей других родов подсемейства *Sedoideae* (за исключением *Aizopsis*) наличием 6 проводящих пучков в цветоножках, свободных завязей, на ножке или с оттянутыми основаниями, не горбатых с брюшной стороны (Ohba, 1977), плоскими широкими листьями, брактеозно-эбрактеозными моно-, полителическими тирсовидными соцветиями, 5 (4)-мерными обоеполыми; белыми, розовыми, пурпурными или бледными зеленовато-палевыми цветками, раскрывающимися в конце лета или осенью. Кроме того, виды этого рода отличаются от *Sedum* s. str. жизненными формами, их цветonoсные побеги всегда однолетние, развиваются из пазушных почек прошлогоднего побега или придаточных почек на корневище. Основное хромосомное число (10, 11) 12 (Uhl, Moran, 1972). Близок к *Orostachys*.

Sect. 1 Hylotelephium

— *Sedum* sect. *Telephium* ser. *Erecticaules* Praeger, 1921, Journ. Roy. Hort. Soc. 46: 78. — gr. *Eu-Telephia* Praeger. 1921, Journ. Roy. Hort. Soc. 46: 79. — gr. *Verticillata* Praeger 1921, Journ. Roy. Hort. Soc. 46: 94. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Eu-Telephium* (Praeger) Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 53. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Fasciculatae* Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 61, nom. invalid., disk. ross. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Viviparae* Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 58, nom. invalid., disk. ross. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia*

.....

Praeger ser. *Fasciculatae* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 116. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Erecticaulia* Praeger ser. *Viviparae* Boriss. Новости сист. высш. раст. 6: 116 (1969).

Генеративные побеги, как правило, ортотропные, корни более или менее утолщенные шнуровидные, веретеновидные или клубневидные.

1. ***Hylotelephium erythrostictum*** (Miq.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 50. — *Sedum erythrostictum* Miq. 1866, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2: 115. — *S. alboroseum* Baker, 1868, in Saund., Refug. Bot. 1: t. 33, syn. dubium — *S. telephium* subsp. *alboroseum* (Baker) Frod. 1930, Acta Horti Gothoburg. 5, append: 61, syn. dubium — **Очитник красноиспещренный** (табл. I).

*Южно-Сах. — По морским берегам. — **Общ. распр.:** Корея, Япония, Китай. — Описан из Японии.

2n=48, 50 (Baldwin, 1937, Uhl, Moran, 1972).

Во «Флоре СССР» в распространении вида указана Маньчжурия, однако в региональных флорах (Noda, 1971; Kitagava, 1979) этого вида нет, не указывается он и для северо-восточных провинций Китая (Fu, Ohba, 2001).

Вид входил в сводки либо с видовым эпитетом «*alboroseum*» (Борисова, 1939), «*erythrostictum*» (Безделева, 1995), либо — как разновидность *S. purpureum*, «которая была неправильно отождествлена с *S. alboroseum*» (Ворошилов, 1982, с. 321). К.И. Максимович (Maximowich, 1866-1893) в «Diagnoses breves Plantarum novarum Japonicae et Mandshuriae et Diagnoses Plantarum novarum asiaticarum» указывает, что Masters in Gard. Chron., 1878, ii. 337 по праву приоритета приводит *Sedum alboroseum* в качестве синонима *S. erythrostictum* Miq. Но, по мнению К.И. Максимовича, толкование Masters не верно, цветки *S. alboroseum* не имеют на лепестках бурых пятен, характерных для *S. erythrostictum*, и что последний должен быть отнесен в синонимы *S. telephium* var. *purpureum*. Мнение К.И. Максимовича было поддержано В.Л. Комаровым (1903), а затем и L.R. Praeger (1921). В.Л. Комаров (1903, с. 392) указывал, что *S. telephium* var. *purpureum* Максимовича не вполне тождествен var. *purpureum* Линнея, что «это самостоятельная раса и предложенное для нее Микелем название *S. erythrostictum* легко может обра-

* Названия районов даны по: Харкевич, 1985.

.....

таться в видовое, Максимович поставил последнее в число синонимов нашей формы, чему следую и я, за невозможностью исследовать растение Микеля, которого у нас нет.... найти какие-либо расовые признаки так трудно, что мнение К.И. Максимовича становится единственно допустимым». L.R. Praeger (1921) в «An account of the genus *Sedum*, as found in cultivation» также считает, что *S. alboroseum* не является синонимом *S. erythrostictum*, сопровождая следующим комментарием: «not of Miquel in Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat., 2, 155, which appears to be a form of *S. telephium*».

К сожалению, мы также не можем исследовать ни растения Miquel, ни образцы Baker, однако сравнение протологов заставляет нас усомниться в том, что вид, встречающийся на Сахалине, может быть отнесен к одному из них.

От обоих видов «сахалинский» вид отличается наличием как супротивных, так и очередных листьев. Baker подчеркивает, что листья *S. alboroseum* не супротивные, а Miquel указывает, что листья *S. erythrostictum* рассеянные. Miquel также подчеркивает, что и листья, и лепестки имеют темноокрашенные точки и штрихи, которые не отмечались для «нашего» вида (Maximowich, 1866-1893). Основное сходство «сахалинского» вида с *S. alboroseum* и *S. erythrostictum* — окраска цветков, все они имеют светлые лепестки (молочно-белые у *S. alboroseum* и желтоватые у *S. erythrostictum*) и розовые плодолистики. Необходимо отметить, что подобная окраска цветков встречается и у континентального *Hylotelephium pallescens*!

Монограф рода *Hylotelephium* Н. Ohba (1977, 2001) также приводит *S. alboroseum* в качестве синонима *H. erythrostictum*, в его описании указаны и очередные, и супротивные листья, наличие или отсутствие красноватых пятен, но! розовые лепестки (о чем не писали ни Miquel, ни Baker) и не указан цвет плодолистиков. При такой трактовке вид, встречающийся на РДВ, может быть отнесен к *H. erythrostictum* либо к *H. pallescens*, для которого также характерны и красноватые пятна, и очередные и супротивные листья. Вполне вероятно, что и *H. erythrostictum* и *S. alboroseum* имеют гибридогенное, вероятно, культурное близкородственное происхождение (и *S. alboroseum*, и *H. erythrostictum* описаны из культуры).

Для точной идентификации вида необходимы дополнительные исследования в местах произрастания. В данный момент мы вынуждены согласиться с мнением Н. Ohba (1977, 2001).

2. *Hylotelephium pallescens* (Freyn) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 51. — *Sedum pallescens* Freyn, 1895, Osterr. Bot. Zeitschr. 45: 317. — *S. telephium* var. *pallescens* Kom. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 22: 393. — *S. eupatorioides* Kom. 1931, в: Комаров и Клобукова-Алисова, Опр. раст. Дальневост. края, 1: 601. — *Hylotelephium eupatorioides* (Kom.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 50. — **Очитник бледнеющий** (табл. II).

Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур. — На лугах, лесных опушках, в зарослях кустарников, по морским побережьям и ручьям, иногда в лесах, как правило, в увлажненных местообитаниях. — **Общ. распр.:** Вост. Сиб., Маньчжурия, Китай. — Описан из Даурии. Тип в W (?).

2n=24, 48 (Uhl, Moran, 1972; Пробатова, Соколовская, 1995).

Во «Флоре СССР» (Борисова, 1939) приводится как эндемик РДВ. *Hylotelephium pallescens* чрезвычайно полиморфный вид.

В.Л. Комаровым во «Флоре Маньчжурии» (1903) описана разновидность *Sedum telephium* var. *eupatorioides*, отличающаяся от типичной крупными размерами, молочно-белыми лепестками, листьями с густо рассеянными красноватыми точечными железками снизу и соцветием, напоминающим *Eupatorium*, по сходству с которым и была названа разновидность. Позже, в «Определителе растений Дальневосточного края» (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931), *Sedum telephium* var. *eupatorioides* выделен в самостоятельный вид — *Sedum eupatorioides*, основным отличием которого от близкого *Hylotelephium* (*Sedum*) *pallescens* являются более крупные размеры листьев и соцветий, большая высота стеблей. Однако при сравнении диагнозов обоих видов в различных «Флорах» и «Определителях» хорошо видно, что границы их морфометрических показателей значительно пересекаются. Например, в «Сосудистых растениях...» (Безделева, 1995) *S. pallescens* — растение до 30 см высотой, *S. eupatorioides* — до 80–100, во «Флоре СССР» (Борисова, 1939) — 30–60 и 60–100 соответственно, а по данным «Флоры Сибири» (Пешкова, 1994) высота *S. pallescens* — 30–75 см. Наиболее широки границы вариабельности вида в обработке сем. Crassulaceae для «Flora of Japan», по данным H. Ohba (2001), *Hylotelephium pallescens* — растения 30–80 см высотой, с листьями 3–8 см дл., 1–3,5 см шир., соцветиями 3–10 см в диаметре. Однако настораживает, что в представленном диагнозе цветки с красно-пурпурными, розовыми или белыми лепестками, более того, нектарники — черно-красные. Темно-красные лепестки и нектарники характерны для *S. sukachevii* Maximova, который H. Ohba (2001)

.....

считает синонимом *Hylotelephium pallescens*, что, по нашему мнению, совершенно не обосновано. Мы склонны согласиться с мнением Г.А. Пешковой (1994), что *S. sukachevii* — нечетко отграниченная горно-тундровая раса *Hylotelephium telephium*, связанная с ним многочисленными переходными формами.

Пожалуй, отличиями *S. eupatorioides* и *Hylotelephium pallescens*, судя по первоописанию, можно было бы считать наличие «рассеянных красноватых точечных железок» (Комаров, 1903, с. 393) (вероятно, таниновых мешков) и цвет пыльников до раскрытия: желтый у *S. eupatorioides* и розовый у *S. pallescens*. Но, например, А.Г. Борисова (1939) указывает для первого вида «пыльники желтые, потом темнеющие», а второго — «светлые», Г.А. Пешкова (1994) для *S. pallescens* — пыльники желтые или слегка фиолетовые. Растения, встреченные нами в естественных условиях, имели пыльники от кремового до розового (розово-оранжевого) цвета.

Кроме того, опыт культивирования *S. pallescens* в условиях Ботанического сада-института ДВО РАН показал, что размеры растений значительно изменяются в зависимости от условий культивирования, образцы, изначально имевшие высоту около 40 см, в культуре достигают 90–110 см. В связи со сказанным выше мы считаем *S. eupatorioides* синонимом *Hylotelephium pallescens*. Синонимом этого вида, не приводимым нами ранее, по-видимому, является и *Sedum telephium* var. *albiflorum* Maxim., произрастающий в дубняках и характеризующийся молочно-белыми лепестками, розовыми пыльниками и завязью.

Очень сильно варьирует и листорасположение *Hylotelephium pallescens* — от спирального до мутовчатого, что не отмечалось ранее.

По нашему мнению, *Hylotelephium pallescens* и *H. erythrostictum* близкородственные, слабо отличающиеся морфологически таксоны, что подтверждается и их положением на филогенетическом древе (см. рис. 5).

3. *Hylotelephium pseudospectabile* (Praeger) S. H. Fu, Bull. Bot. Lab. N. E. Forest. Inst., Harbin 6: 73. 1980. — *Sedum pseudospectabile* Praeger, J. Bot. 55: 40. 1917. — Очитник ложновидный (рис. 20, табл. III).

Уссур. — На скалистых склонах и каменистых россыпях. — **Общ. распр.:** Китай, Корея.

Ранее для флоры России не указывался.

Описан из культуры по растениям, выращенным из семян, полученных от Prof. I. Bayley Balfour «Chingwangtao, on the coast east of Pekin, 1910» (Praeger, 1917, 1921).

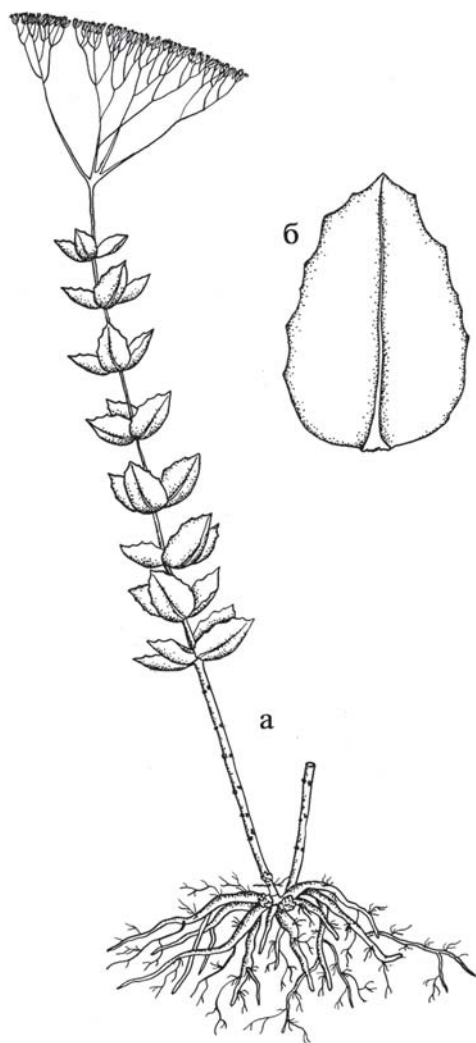


Рис. 20. *Hylotelephium pseudospectabile* (рис. Т.В. Родновой).
а — общий вид, б — лист

.....

4. **Hylotelephium triphyllum** (Haw.) Holub, 1983, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 18(2): 204. — *Anacampseros triphylla* Haw. 1812, Syn. Pl. Succ. 111. — *Sedum telephium* var. ? *purpureum* L. 1753, Sp. Pl. 430. — *S. purpureum* (L.) Schult. 1814, Oestr. Fl. ed. 2, 686. — *Hylotelephium purpureum* (L.) Holub, 1979, Preslia, 51: 281. — **Очитник трехлистный** (табл. IV).

Анад.-Пенж., Кор., Кол., Охотск. (с., ю.), Даур., Камч., Сев. - Сах., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах., Южно-Кур. — На галечниках рек, на скалистых и каменистых склонах, лесных полянах, на лугах и пашнях, морских побережьях. — **Общ. распр.:** Евр.ч., Зап. и Вост. Сиб.; Монг., Китай, Маньчжурия, Корея, Япония (Хоккайдо). — Описан из Европы. Лектотип UPS. 2n=22, 24, 36, 48 (Бялт, 2001).

Чрезвычайно полиморфный вид, его самостоятельность очень часто подвергается сомнению (Ohba, 1977; Пешкова, 1994; Безделева, 1995; и др.). Мы придерживаемся точки зрения А.Г. Борисовой (1939), считающей вид самостоятельным, четко отличающимся от типового *Hylotelephium* (*Sedum*) *telephium* (L.) Н. Ohba.

В.В. Бялтом (1999в) предложена новая комбинация — *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub var. *pluricaule* (Maxim.) Byalt 1999, Ботан. журн., 84 (9): 47 (= *Sedum telephium* var. *pluricaule* Maxim.), отличающаяся от типичной большим количеством побегов, меньшими размерами и рядом мелких признаков в строении цветка. По утверждению В.В. Бялта (1999в), эта разновидность спорадически встречается в Восточной Сибири и на российском Дальнем Востоке.

5. **Hylotelephium verticillatum** (L.) Н. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90:54 — *Sedum verticillatum* L. 1753, Sp. Pl. 430. — *S. telephium* subsp. *verticillatum* (L.) Frod. 1930, Acta Horti Gothoburg. 5, append.: 64, fig. 254–259, pl. 25. — **Очитник мутовчатый** (табл. V).

Камч., Сев.-Сах., Южно-Сах., Южно-Кур., Уссур. — На лугах, приморских склонах, в кустарниковых зарослях, на речном аллювии. — ? Описан из Вост. Сиб. — **Общ. распр.:** ?Вост. Сиб., Китай, Сев. Корея, Маньчжурия, Япония.

2n=22, 48 (Соколовская, 1960; Uhl, Moran, 1972).

Традиционно считается, что вид описан из Восточной Сибири (Борисова, 1939), однако в региональной сводке (Пешкова, 1994) он не указан. Ранее для Уссурийского района не приводился.

.....

6. *Hylotelephium viviparum* (Maxim.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 55. — *Sedum viviparum* Maxim. 1883, Bull. Acad. Sci. Petersb. 29: 142. — *S. telephium* subsp. *viviparum* (Maxim.) Frod. 1930, Acta Horti Gothoburg. 5, append.: 65, fig. 260-268, pl. 26. — **Очитник живородящий** (табл. VI).

Уссур. — В тенистых местах, на скалах, в смешанных лесах, на галечниках рек. — **Общ. распр.:** Маньчжурия, Корея, Китай. — Описан из Уссур. Тип «Ad sinus sedemi. VIII, 1882. Jankovski». (LE).

2n=36 (Uhl, Moran, 1972).

Sect. 2. *Sieboldia* H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 12: 165.

Тип: *Hylotelephium sieboldii* (Hort. ex G. Don) H. Ohba

Генеративные побеги ползучие, приподнимающиеся или ампельные. Листья равной длины и ширины или с длиной меньше ширины.

7. *Hylotelephium ussuriense* (Kom.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 54. — *Sedum ussuriense* Kom. 1916, Bull. Jard. Bot. Petersb. 16: 170. — **Очитник уссурийский** (табл. VII).

Уссур. — На материковых и прибрежных скалах. — **Общ. распр.:** Япония (Хоккайдо) (?). — Описан из Уссур. Тип «Залив Америка, бухта Находка, береговые скалы. 30. IX. 1913. В. Комаров» (LE).

2n=48 (Соколовская, 1966).

Приводится как эндемик Уссур. (Борисова, 1939; Безделева, 1995; Гончарова, 1997), однако Ohba (1993) рассматривает *H. tsugaruense* (Hara) H. Ohba как японскую островную разновидность *H. ussuriense*.

Ранее данный вид был помещен в sect. *Hylotelephium* (Ohba, 1978), однако, судя по диагнозу серии, *H. ussuriense* должен рассматриваться в sect. *Sieboldia*.

В.Н. Ворошиловым (Ворошилов, Шлотгауэр, 1984) описана разновидность *Sedum ussuriense* var. *ochrantherum* Vorosch., распространенная севернее ареала типичной разновидности и отличающаяся от нее бледно-розовыми лепестками и кремовыми пыльниками.

Sect. 3. *Populisedum* (Berger) H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 12: 165.

— *Sedum* sect. *Populisedum* Berger, 1930 in Engl. et Prantl, Nat. Pfl.-fam. 2 Aufl. 18a: 446. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect *Humilicaulia* Praeger ser. *Repentes* (Praeger) Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 64. nom.

invalid., diagn. ross. — *Sedum* sect. *Telephium* subsect. *Humilicaulia* Praeger ser. *Repentes* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 116.

Тип *Hylotelephium populifolium* (Pall.) Н. Ohba

Генеративные побеги отмирают не до основания, сохраняется многолетняя надземная часть (часто одревесневающая), на которой образуются почки возобновления.

8. ***Hylotelephium cyaneum*** (J. Rudolf) Н. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 50. — *Sedum cyaneum* Rud. 1811, Mem. Acad. Sci. Petersb. 4: 341. — *S. lilacinum* Ledeb. 1812, Mem. Acad. Sci. Petersb. 5: 535. — *S. dahuricum* Steph. ex Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 66, pro syn. — **Очитник синий** (табл. VIII).

Чук., Ан., Анад.-Пенж., Кол., Охотск., Алд., Камч., Сев.-Сах., Бур., Амг. — На скалистых и щебнистых склонах, морских галечниках и каменистых береговых склонах, на гольцах, в горных тундрах на каменистых и щебнистых субстратах. — **Общ. распр.:** Вост. Сиб. — Описан из Охот. Тип в LE.

2n=24 (Жукова, 1966).

9. ***Hylotelephium pluricaule*** (Kudo) Н. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90: 51. — *S. pluricaule* Kudo, 1923, Journ. Coll. Agric. Sapporo, 12: 40. — *Sedum telephium* var. *pluricaule* auct. non Maxim.: Kudo, 1923, Journ. Coll. Agric. Sapporo, 12: 40. — **Очитник многостебельный** (табл. IX).

Сев.-Сах., Южно-Сах. — На гольцах и каменистых склонах, приморских скалах. — **Общ. распр.:** Япония (Хоккайдо). — Описан с Сахалина.

2n=22 (Uhl, Moran, 1972).

Ранее указывался как эндемик о-ва Сахалин (Борисова, 1939, Безделева, 1995), но приводится и для флоры Японии (Ohba, 1977).

Базионимом вида считался *Sedum telephium* var. *pluricaule* Maxim., однако мы согласны с мнением В.В. Бялта (1999в), что он не является таковым.

Genus 2. ***Aizopsis*** Grulich, 1984, Preslia, 56: 35. — **Живучник**

— *Sedum* sect. *Aizoon* Koch, 1835, Syn. Fl. Germ., ed. 1, 259. — *Sedum* subgen. *Aizoon* (Koch) Н. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 12: 179. — *Phedimus* auct. non Raf., 't Hart, 1995, Evol. Syst. Crassulac.: 168, pro parte.

Тип *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich (= *Sedum aizoon* L.)

.....

Содержит около 20 видов. Имеет сходные с *Hylotelephium* жизненные формы (Гончарова, 1997) [чем отличается от *Sedum* s. str.]. Как и *Hylotelephium*, имеет 6 проводящих пучков в цветоножках (Ohba, 1978). Отличается от последнего архитектурой и типом облиственности соцветий. У представителей рода *Aizopsis* фрондозно-фрондулезные, фрондулезно-брактеозные щитковидные монотелические соцветия, состоящие из извилин (см. гл. 3). Цветки 5(6)-мерные. Лепестки желтые. Завязи сросшиеся в основании (гемисинкарпные), горбатые с брюшной стороны (киптокарпные). Основное хромосомное число 16 (Uhl, Moran, 1972). Близок к *Sedum* s. str.

Sect. 1. *Aizopsis*

Sedum sect. *Aizoon* Koch ser. *Glabrae* Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 67, nom. invalid., diagn. ross. — *Sedum* sect. *Genuina* ser. *Aizoonta* Maxim. 1883, Bull. Acad. Sci. Ptersb. 29: 143. — *Sedum* L. sect. *Aizoon* Koch ser. *Aizoonta* (Maxim.) Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 116.

Растения голые или с малозаметными редкими папиллами. Вегетативное возобновление симподиальное.

1. *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich, 1984, Preslia, 56: 37. — *Sedum aizoon* L. 1753, Sp. Pl. 430. — *S. hyperaizoon* Kom. 1931, Bull. Jard. Bot. Princ. 30: 201. — *Phedimus aizoon* (L.) 't Hart, 1995 in H. 't Hart & U. Eggli (eds.), Evol. & Syst. Crassulac.: 168. — **Живучник живучий** (табл. X).

Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах., Южно-Кур. — На лугах, травянистых склонах, скалах и осыпях, в зарослях кустарников, разреженных лесах. — **Общ. распр.:** Зап. Сиб., Вост. Сиб., Монг., Корея, Маньчжурия, Япония, Китай. — Описан из Сибири. Лектотип LINN 595.1 (BM).

2n=56, 71–78, 80, 82, 84, 86, 88, 89, 92–96, 98–113, 116, 124, 128 (Соколовская, 1966; Гурзенков, 1973; Бялт, 2001).

Весьма полиморфный вид. Почти все виды из рода *Aizopsis aizoon* рода когда-либо были отнесены в синонимы типового вида либо рассматривались как его подвиды, разновидности или формы.

2. *Aizopsis kamtschatica* (Fisch.) Grulich, 1984, Preslia, 56: 37. — *Sedum kamtschaticum* Fisch. 1840, Index Sem. Hort. Petropol. 7: 54. — *S. aizoon* L. subsp. *kamtschaticum* (Fisch.) Frod. 1931, Acta Horti Gothoburg. 6, append.: 79. pl. 46. figs. 604–608. — *Phedimus kamtschaticus* (Fisch.) 't Hart, 1995 in H. 't Hart & U. Eggli (eds.), Evol. & Syst. Crassulac.: 168. — **Живучник камчатский** (табл. XI).

.....

Ан., Анад.-Пенж., Кор., Кол., Охот., Алд., Даур., Камч., Сев.-Сах., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах. — На скалах и осыпях, каменистых, «остепненных» и травянистых приморских склонах (личное сообщение В.В. Якубова). — **Общ. распр.:** Корея, Маньчжурия, Япония, Китай. — Описан по культурным образцам. Лектотип «Н. Petrop. 1836 f Kamtschatka» (LE).

2n=32, 48, 64 (Соколовская, 1968; Бялт, 2001).

3. *Aizopsis kurilensis* (Vorosch.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25: 54. — *Sedum kurilense* Vorosch. 1965, Бюл. Глав. бот. сада АН СССР, 60: 39. — *S. sikokianum* Maxim. subsp. *kurilense* (Vorosch.) Vorosch. 1985, Флористические исслед. в разн. районах СССР: 174. — **Живучник курильский.**

Южно-Кур. Эндемик. — На скалах. — Тип «Ins. Kurilensis, ins. Kunashir in saxis prope Gorjatchy pljash, leg. 26. VII. 1961. (sub N 10255) W. N. Voroschilov» (LE).

2n=32 (Пробатова и др., 1989).

4. *Aizopsis litoralis* (Kom.) S. Gontch. **comb. nov. prov.** — *S. litorale* Kom. 1931, Bull. Jard. Bot. Princ. 30: 201. — *Aizopsis maximowiczii* S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25: 54. — *Sedum maximowiczii* auct., non Regel, Vorosch. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 232. — *S. aizoon* subsp. *maximowiczii* Vorosch. 1985, Флористич. иссл. в разн. районах СССР: 173. — *Phedimus litoralis* (Kom.) 't Hart in H. 't Hart & U. Eggli (eds.), Evol. & Syst. Crassulac.: 168 (1995). — **Живучник прибрежный** (табл. XII).

Уссур. Эндемик? — Морские побережья, скалы, галечники. — Описан из Уссур. — Тип «M.F. Grishko 15.8.1928. in glareosis maritimis insulae Popov in sinu Petri Magni non procul ab urbe Wladivostok» (LE).

2n=64 (Гурзенков, 1973).

Возможно, распространен на тихоокеанском побережье северных районов Кореи и Японии.

Вид приводился в сводках как синоним *Sedum aizoon* (Ворошилов, 1982), либо *S. maximowiczii* (Воробьев, 1982), либо как *S. litorale* (Борисова, 1939; Безделева, 1995).

В настоящее время самостоятельность данного вида не вызывает сомнений, однако не до конца выясненной остается верность видового эпитета. *S. litorale* был описан В.Л. Комаровым (1932) среди новых видов растений Дальнего Востока по гербарным образцам, собранным М.Ф. Гришко. Судя по диагнозу, растения характери-

.....

зуются голыми блестящими стеблями около 30 см выс., сидячими, овальными или обратнойцевидно-ланцетными листьями, 4–6 см дл. и 1,8–3,5 см шир., собранными в мутовках по 3. В.Л. Комаров отмечает, что это единственный вид из рода *S. aizoon*, имеющий мутовчатые листья. Однако изучение вида в местах естественного обитания показало, что растения могут достигать 60 см выс. и иметь как мутовчатые, так и супротивные, и очередные листья (на разных побегах одной особи!), характерная особенность *Aizopsis litoralis* – сидячие, не оттянутые к основанию листья.

Sedum maximowiczii описан Е. Regel (1866) по культурным образцам, выращенным из семян, собранных в Японии К.И. Максимовичем. Автор отмечал, что описанный им вид близок к *S. aizoon* и *S. kamtschaticum*, от которых отличается шероховатым, покрытым мелкими папиллами стеблем и неравномерно зубчато-пильчатыми супротивными в нижней части побега листьями. К сожалению, типовой образец нам не известен, однако, судя по иллюстрации к описанию, листья *S. maximowiczii* сужены к основанию, что типично для *S. aizoon*. В комментариях к описанию Е. Regel указывает, что растения более фута высотой, однако К.И. Максимович (Maximowich, 1866–1893) утверждал, что виденные им в Японии растения очень высокие с очень широкими листьями.

Однако Н. Ohba (2001) в «Flora of Japan» относит *S. maximowiczii* в синонимы к *S. aizoon* и приводит *Phedimus aizoon* var. *floribundus*, основываясь на *Sedum aizoon* var. *floribundum*, описанном Т. Nakai (1909). Диагноз этого таксона, предложенный Ohba, сочетает в себе признаки как *S. maximowiczii*, так *Aizopsis litoralis*, а именно: наличие мелких папилл на стебле, супротивных и очередных сидячих, широко ланцетных или овальных листьев на побеге. Оригинальное описание вариации «Caulis usque 50 cm. Folia lineari-lanceolata v. late-lanceolata serratulis obscuris v. conspicuis; floralia minora inflorescentia brevior» (Nakai, 1909, p. 487), на наш взгляд, не позволяет четко разделить ее от типовой, а изучение типового образца (TNS) позволяет утверждать, что *Phedimus aizoon* var. *floribundus* не идентичен *Aizopsis litoralis*.

Еще один вид, *S. ellacombianum*, В.Н. Ворошилов (1961) указывал для флоры российского Дальнего Востока. *S. ellacombianum* так же, как и *S. maximowiczii*, описан из культуры (Praeger, 1917). Подобно *S. maximowiczii*, родственными видами *S. ellacombianum* являются *S. aizoon* и *S. kamtschaticum*. Судя по протологу, *S. ellacombianum* сочетает в себе признаки обоих видов. В описании автор указывает, что листья супротивные, однако на иллюстрации листья явно

.....

очередные. Так как описание *S. maximowiczii* очень коротко и в нем полностью отсутствует характеристика генеративных органов, очень сложно сравнить этот вид с *S. ellacombianum*, но нам кажется несомненным их сходство.

Н. Ohba (2001) по праву приоритета относит *S. ellacombianum* в синонимы *Phedimus aizoon* var. *floribundus*. В соответствии с диагнозом Н. Ohba в границы варибельности принимаемого им таксона входят и *S. ellacombianum*, и *S. maximowiczii*, и *S. litorale*, что, на наш взгляд, не обоснованно. Автор сам признает, что *Phedimus aizoon* — сборный вид с большим количеством рас, имеющих различные хромосомные числа даже у индивидуумов в одной популяции, но не различающихся морфологически.

По нашему мнению, и *S. maximowiczii*, и *S. aizoon* var. *floribundum*, и *S. ellacombianum* могут рассматриваться либо в качестве синонимов *Aizopsis aizoon*, либо как его нечетко разграниченные разновидности, либо, при узкой трактовке, *S. maximowiczii* имеет приоритет над двумя последними таксонами, и они должны быть отнесены в синонимы *Aizopsis maximowiczii*.

В.Н. Ворошилов (1961) перевел *S. litorale* в синонимы к *S. maximowiczii* по праву приоритета, мы также придерживались этого мнения (Gontcharova, 1999a; Гончарова, 2000б, 2005). Однако более глубокое изучение протологов и типового материала позволяет нам считать *A. litoralis* самостоятельным видом.

5. ***Aizopsis middendorffiana*** (Maxim.) Grulich, 1984, Preslia, 56: 37.

5 а. ***Aizopsis middendorffiana*** subsp. ***middendorffiana*** — *Sedum middendorffianum* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. 116. — *S. aizoon* var. *middendorffianum* (Maxim.) Frod. 1931, Acta Horti Gothoburg. 5: 80. — *Phedimus middendorffianus* (Maxim.) 't Hart, 1995 in Н. 't Hart & U. Eggli (eds.), Evol. & Syst. Crassulac.: 169. — **Живучник Миддендорфа** (табл. XIII).

Охот., Алд., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах. — Каменистые склоны, скалы, каменистые россыпи. — **Общ. распр.:** Вост. Сиб., Корея, Маньчжурия, Китай. — Описан из Хабар. Синтипы «Hadschi 26 Juli (frustulum valde incomp. fr. legit L. v. Schck); am untern Amur: zwischen Chjare und Tentscha, an felsigen Abhangen, 16 Sept. 1854 (fr. mat.); bei Chywwunda, an Felsen haufig, 29 Juni 1855 (flor.); genuber Dsongmi 1 Juni 1856. (steril., v. Ditmar); oberhalb Pachale, haufig an Felsen, 9 Juli (fl. et defl.); Maji, an Felsen haufig, 13 Juli 1855 (flor., fr. immat.) Maximowicz» (LE).

2n=64 (Числа хромосом..., 1990).

.....

5 b. *Aizopsis middendoriana* subsp. *sichotensis* (Vorosch.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25: 54. — *Sedum sichotense* Vorosch. 1961, Бюл. Глав. бот. сада АН СССР, 40: 51. — *Phedimus sichotensis* (Vorosch.) 't Hart, 1995 in Н. 't Hart & U. Eggli (eds.), Evol. & Syst. Crassulac.: 169. — **Живучник сихотинский** (табл. XIV: 1,2,3).

Уссур. Эндемик. — Каменистые осыпи, скалы. — Тип «Южное Приморье, перевал из бассейна р. Судзухе, в бассейне р. Уссури, Вангоу — Чугуевка, 20. VI 1950 г., собр. В.Н. Васильев, Е.В. Волкова, Л. И. Иванина» (LE).

2n=32, 48, 64 (Гурзенков, 1973).

В настоящее время самостоятельность этого таксона окончательно не выяснена, его часто объединяют с *A. middendoriana* subsp. *middendoriana*, широко распространенным в Хабаровском и Приморском краях и в Амурской области (Ворошилов, 1982; Безделева, 1995). Мы признаем названный таксон в качестве подвида и разделяем мнение В.Н. Ворошилова (1961) и Н.Н. Гурзенкова (1967) о том, что *A. middendoriana* subsp. *sichotensis* является узколокальным эндемиком Южного Сихотэ-Алиня, кроме собственно морфологических признаков он отличается от *A. middendoriana* subsp. *middendoriana* особенностями биоморфы и фенологическим спектром (Гончарова, 1996б). Любопытно, что В.Н. Ворошилов (1961) указывает в описании черные пыльники, что представляется нам весьма сомнительным. Вероятно, автор имел в виду уже раскрывшиеся и высохшие пыльники.

5 c. *Aizopsis middendoriana* subsp. *arcuatum* (Vorosch. et Schloth.) S. Gontch. **comb. nov. prov.** — *S. middendorianum* subsp. *arcuatum* Vorosch. et Schloth. 1984, Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 89, 4:118. — **Живучник изогнутый** (табл. XIV: 4,5).

Бур.? Амг.? Эндемик. — Тип «Хабаровский край, район им. П. Осипенко, долина верхнего течения р. Керби, сухие утесы, № 5120, 25/VII 1981, С.Д. Шлотгауэр» (МНА).

По утверждению авторов подвида, отличается от *S. middendorianum* subsp. *middendorianum* «сильно развитой гетерофилией (средние и верхние листья линейные до узколинейных; в нижней половине — значительно более мелкие, широко-обратноклиновидные, до почковидно-клиновидных); листьями (кроме нижних) менее зубчатыми, дуговидно-внизогнутыми (а не прямыми)» (Ворошилов, Шлотгауэр, 1984, с. 118).

.....

6. **Aizopsis pseudohybrida** (Vorosch. et Schloth.) S. Gontch. comb. nov. prov. — *Sedum pseudohybridum* Vorosch. et Schloth. 1984, Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 89, 4:118. — **Живучник ложно-гибридный.**

Верхне-Зей. ? Эндемик. — Скалы. — Тип «Амурская обл., Зейский р-н, истоки р. Май, выходы коренных пород на цокольной террасе, № 35, 16/VII 1969, С.Д. Шлотгауэр» (МНА).

Вид известен из единственной точки. Необходимы дополнительные исследования.

Sect. 2. **Villosae** (Boriss.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25: 55. — *Sedum* sect. *Aizoon* ser. *Villosae* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 117.

Тип *Aizopsis selskiana* (Regel et Maack) Grulich (= *Sedum selskianum* Regel et Maack).

Растения с выраженным опушением. В отличие от представителей sect. *Glabrae* имеет смешанный симподиально-моноподиальный тип вегетативного возобновления, сходный с *Rhodiola* (Гончарова, 1997). Имеет своеобразный, отличный от других секций и родов, набор фенольных соединений (Шнякина, 1979). Тип орнаментации тесты (многобугорчатый), свойственный *A. selskianum*, не встречается ни у одного из европейских и азиатских видов (Hart, Berendsen, 1980).

7. **Aizopsis selskiana** (Regel et Maack) Grulich, 1984, Preslia, 56: 37. — *Sedum selskianum* Regel et Maack, 1861 in Regel, Tent. Fl. Ussur. 66. — *Phedimus selskanianus* (Regel et Maack) 't Hart, 1995 in H. 't Hart & U. Eggli (eds.), Evol. & Syst. Crassulac.: 169. — **Живучник Сельского** (табл. XV).

Бур., Уссур. (ю., ц.). — На каменистых склонах и скалах, приморских песках и галечниках. — **Общ. распр.:** Маньчжурия, Сев. Корея, Китай. — Описан из Уссур. Тип «Мыс Уонг-Бобозе на Уссури. 1859 г. Р. К. Маак». Синтип в LE.

2n=32, 60 (Гурзенков, 1973; Пробатова, Соколовская, 1989).

8. **Aizopsis x pilosa** S. Gontch. et Koldaeva **nothosp. nov. prov.** — **Живучник волосистый** (рис. 21, табл. XVI).

Уссур. Эндемик. — На каменистых склонах. — Тип «Приморский край, Партизанский р-н, окр. пос. Лозовый, подножье горы Сенькина Шапка, каменистые осыпи, в массе. 19, VII, 2001. М.Н. Колдаева, С.Б. Гончарова» (LE; изотипы VBG1).

.....

Genus 3. **Rhodiola** L. 1735, Sp. Pl. 1035. — **Родиола, розовый корень**
Sedum sect. *Rhodiola* (L.) Scop. 1771, Fl. Carniol., ed. 2, 1: 326.
— *Sedum* subgen *Rhodiola* (L.) H. Ohba, 1975 in Ohashi, Fl. E. Himal.
3, 285.

Тип *Rhodiola rosea* L.

Около 60 видов. Многолетние травы с хорошо развитыми корневищами. Корневища толстые, массивные или тонкие, ползучие или восходящие, апикальная часть, как правило, эпигеогенная, несущая листья и (или) чешуевидные корневищные листья. Цветоносные побеги образуются, как правило, из пазушных почек. Соцветия терминальные, цимозные, многоцветковые, обычно с листовидными брактеей. Цветки 4 (5)-членные, дву- или однополые, растения, как правило, двудомные. Лепестки всегда супротивны завязям. Гинецей гемисинкарпный, плодолистики ортокарпные.

По мнению H. Ohba (1989), *Rhodiola* могла сформироваться в центрально-азиатских высокогорьях. Основное хромосомное число (10) 11 (Amano et al., 1995).

Subgen. 1. **Rhodiola**

Sect. 1. **Rhodiola**

Rhodiola I. *Eu-Rhodiola* Fisch. et C. A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk, 1: 67. — *Rhodiola* sect. *Eu-Rhodiola* (Fisch. et C. A. Mey.) Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 29. *Sedum* sect. *Rhodiola* (L.) Scop. group *Eu-Rhodiola* Fisch. et C.A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk. 1: 67. — *Sedum* sect. *Rhodiola* (L.) Scop. ser. *Rhodiolae* Praeger group 1. *Roseae* Praeger, 1921, Journ. Roy. Hort. Soc. (London), 46: 27, pro parte. — *Rhodiola* L. ser. *Roseae* (Praeger) Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 29. — *Rhodiola* L. sect. *Rhodiola* ser. *Roseae* (Praeger) S. H. Fu, 1956, Acta Phytotax. Sin. add. 1: 123.

Виды из родства *Rhodiola rosea* обычно имеют однополые двудомные цветки и характеризуются наличием зачаточных плодолистиков в мужских цветках. Семенная кожура ребристая. Листья не шиловидные.

1. **Rhodiola rosea** L. 1753, Sp. pl. 1035.

1 а. **Rhodiola rosea** subsp. **rosea**

— *Sedum rosea* (L.) Scop. 1771, Fl. Carniol. ed. 2, 1: 326. — *S. rhodiola* DC. 1805, Hist. Pl. Grasses, 143. — **Родиола розовая** (табл. XVII).

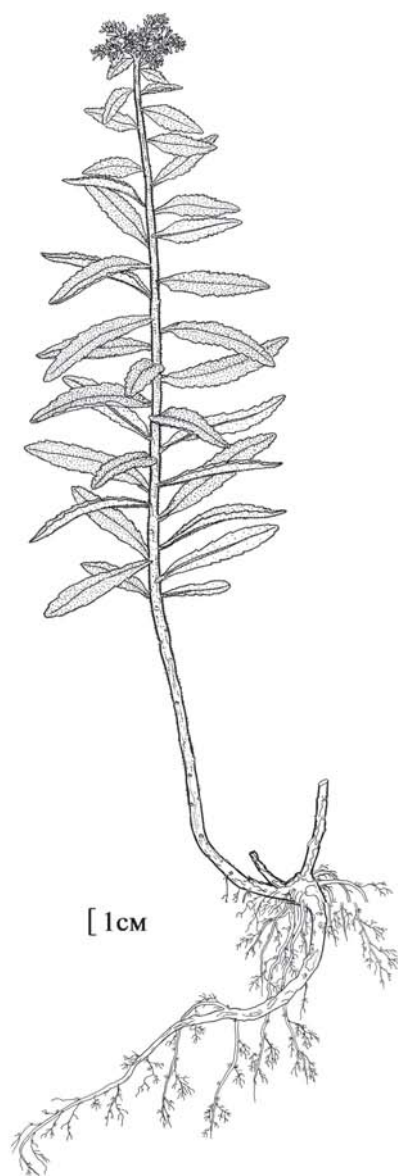


Рис. 21. *Aizopsis* x *pilosa* (рис. М.Н. Колдаевой)

.....

Все районы, кроме Кол., Даур., Ком., Сев-Кур. — В подгольцовых и гольцовых поясах, в верхней части лесного пояса, тундрах, на скалах, щебнистых склонах, каменистых россыпях и галечниках, на субальпийских разнотравных лугах, по берегам горных ручьев. — **Общ. распр.:** Аркт., Евр. ч. (Пиренеи, Италия, Болгария), Сканд., Зап. и Вост. Сиб., Ср. Аз., Монг., Китай, Корея, Япония. — Описан из Европы.

2n=18, 22, 33, 36 (Жукова, 1966; Бялт, 2001; Amano et al., 1995).

Чрезвычайно полиморфный вид. В различных работах встречается около 50 синонимов данного вида. Здесь приведены только некоторые из них. Полный список опубликован Н. Ohba (1981).

Широко варьирует морфологически и цитологически (Ohba, 1981), разновидности, на наш взгляд, имеют определенную географическую приуроченность, Н. Ohba (1981) приводит все эти таксоны в качестве синонимов *Rhodiola rosea*, однако, по нашему мнению, такие виды, как *R. sachalinensis* Boriss., *R. arctica* Boriss., *R. iremelica* Boriss., *R. krivochizhinii* Sipl. и др., являются достаточно четко обособленными подвидами *Rhodiola rosea*.

1 b. ***Rhodiola rosea* subsp. *krivochizhinii* (Sipl.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25: 56. — *R. krivochizhinii* Sipl. 1974, Новости сист. высш. раст. 11: 313. — Родиола Кривохижина.**

Кор. Эндемик. — Приморские скалы. — Тип «Mare Beringense prope sinum Korfii, insula Verchoturovii, in decliviis lapidosis ad littorem maris, 29-30 VII 1970, fl., А. Krivochizhin» (LE).

Таксономическое положение *Rhodiola rosea* subsp. *krivochizhinii* окончательно не выяснено. Автор вида В.Н. Сипливинский (Кривохижин, Сипливинский, 1974) в качестве близкородственного вида приводит *R. atropurpurea* (Turch.) Trautv. et С.А. Меу. Однако само описание и признаки [более мелкие и желтые (не красные) цветки, зеленые (не сизые) листья], которыми *R. krivochizhinii* отличается от *R. atropurpurea*, на наш взгляд, свидетельствуют о родстве *Rhodiola rosea*. Вероятно, *R. rosea* subsp. *krivochizhinii* является угнетенной островной формой *R. rosea* (В.В. Якубов, личное сообщение).

1 c. ***Rhodiola rosea* subsp. *sachalinensis* (Boriss.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25: 56. — *R. sachalinensis* Boriss. 1939, Флора СССР 9: 31. — *Sedum sachalinense* (Boriss.) Vorosch. 1966, Флора советск. Дальн. Вост. 236. — Родиола сахалинская.**

Сев.-Сах., Южно-Кур., Южно-Сах. Эндемик? – Приморские скалы, склоны морских террас. – **Общ. распр.:** Яп.-Кит. – Описан с Сахалина. Тип «Сахалин, пост Дуэ, на скалах мыса Ходжи. 6.07.1872. Августинovich» (LE).

Подвид считался эндемичным для флоры РДВ, однако приводится для флоры Китая, Японии и Кореи (Fu, Ohba, 2001), что представляется нам сомнительным.

2. **Rhodiola integrifolia** Raf. 1832, Atl. Journ. 1: 146. – *R. rosea* L. var. *integrifolia* (Raf.) E. Murray, 1982, Kalmia, 12: 24. – *R. atropurpurea* (Turch.) Trautv. et C. A. Mey. 1856, Middend. Reise Fl. Ochot. 39. – *R. rosea* subsp. *atropurpurea* (Turch.) Jacobsen, 1973, Nat. Sact. Succ. Journ. (U. K.). 28 (1): 5. – *Sedum atropurpureum* Turch. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 1: 13, 70. – **Родиола цельнолистная** (табл. XVIII).

Чук., Анад.-Пенж., Кор., Охот., Камч., Сев.-Кур., Уссур., Южно-Кур. – На скалистых и каменистых склонах, нивальных лужайках, горных тундрах, сырых тундрах и песчаных косах. – **Общ. распр.:** Сев. Ам. – Описан из Сев. Америки.

2n=22, 38 (Жукова, 1966; Жукова, Тихонова, 1973).

Существует около 30 синонимов названного вида. *R. integrifolia* часто трактуется как подвид или вариация *R. rosea*, от которой четко отличается морфологией генеративных органов (Ohba, 1981) и, на наш взгляд, жизненной формой. В отличие от *R. rosea*, у *R. integrifolia* каудекс не развит, почки возобновления формируются на удлиненных корневищах.

Sect. 2. **Algida** (Boriss.) S. Gontch. comb. nov. prov.

Rhodiola sect. *Chamaerhodiola* ser. *Fastigiatae* (Frod.) S. H. Fu, 1965, Acta Phytotax. Sin. add. 1: 120, pro parte; ser. *Algida* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 114.

Тип *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C. A. Mey. (= *Sedum algidum* Ledeb.)

Цветки обычно обоеполые, редко разнopoлые. Семенная кожура бугорчатая. Листья очень узкие, линейные, часто шиловидные.

Н. Ohba (1978) рассматривал виды из родства *Rhodiola algida*, в составе секции *Rhodiola*, характеризующейся двудомными однополыми цветками, однако у представителей sect. *Algida* цветки обычно гермафродитные.

3. **Rhodiola angusta** Nakai, 1914, Bot. Mag. Tokyo, 28: 304. – *R. komarovii* Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 38. – *Sedum polytrichoides* Kom. 1931, в Ком. и Алис. Опред. раст. Дальневост. края, 1: 601,

.....

non Hemsl. — *Sedum ohbae* Ju. Kozevn. 1988, Бот. журн., 4:543. **syn. nov.** — **Родиола узкая** (табл. XIX: 1).

Уссур. — На каменистых россыпях и скалах. — **Общ. распр.:** Китай, Корея. — Лектотип «Korea. Korea sept. In arenis lapidosis montis Paiktusan 2000 m et supra. 13. 08. 1913, male. Nakai» (TI).

А.Г. Борисова во «Флоре СССР» (1939), основываясь на экземплярах, собранных с горы Криничная (Хуалаза) в Приморском крае, сделала вывод о том, что *Sedum polytrichoides*, приведенный В.Л. Комаровым и Е.А. Алисовой-Клобуковой в «Определителе растений Дальневосточного края» (1931), является представителем рода родиола, и описала его как *R. komarovii* — эндемичный для РДВ вид. Она указывала, что *R. komarovii* отличается от близкого вида *R. crassipes* менее мощным каудексом, линейными цельнокрайними листьями и малоцветковыми соцветиями. S.H. Fu (Fu, Fu, 1984) перевел *R. komarovii* в синонимы *R. angusta*. Н. Ohba (1993), изучив типовые экземпляры, идентифицировал *R. komarovii* с *Sedum fenzelii* Frod., который еще Nakai (1938) определил как синоним *R. angusta*. По мнению Н. Ohba (1993), *R. angusta* распространена от Северной Кореи и Северо-Западного Китая до Приморского края и сменяется викарным видом *R. ishidae* на севере Хонсю, Хоккайдо и Курилах.

4. **Rhodiola ishidae** (Miyabe et Kudo) H. Hara, 1937, Journ. Jap. Bot. 13: 930. — *Sedum ishidae* Miyabe et Kudo, 1921, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 8: 3. — *Rhodiola himalensis* (Don) S. H. Fu var. *ishidae* (Miyabe et Kudo) Jacobsen, 1973, Nat. Cact. Succ. Journ. (U. K.), 28 (1): 5. — **Родиола Исиды.**

Южно-Кур. — На каменистых россыпях и скалах. — **Общ. распр.:** Япония. — Описан из Японии.

Sect. 3. **Chamaerhodiola** (Fisch. et C.A. Mey.) Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 114.

— *Rhodiola* II. *Chamae-Rhodiola* Fisch. et C.A. Mey. 1841 in, Enum. Pl. Nov. Schrenk. 1: 69. — *Chamaerhodiola* (Fisch. et C. A. Mey.) Nakai, 1934, in Nakai et Kitagawa, Rep. First Sci. Exped. Manch., Sect. IV. 1: 27, pro parte.

Лектотип *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey. (= *Sedum quadrifidum* Pall.).

Корневища густо покрыты отмершими цветоносными побегами. Однолетние цветоносные побеги многочисленные, их число,

.....

как правило, более 6. Верхняя часть корневищ и почки возобновления расположены выше уровня почвы (хамефит). По мнению Ohba (1989), виды из родства *R. quadrifida* произошли от общего предка в результате географической изоляции.

5. **Rhodiola quadrifida** (Pall.) Fisch. et C. A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk, 1: 69. — *Sedum quadrifidum* Pall. 1776, Reise, 3: 730. — *Chamaerhodiola quadrifida* (Pallas) Nakai, 1934, in Nakai et Kitagawa, Rep. First Sci. Exped. Manch., Sect. IV. 1: 29. — **Родиола четырехчленная** (табл. XX).

Кол., Охот., Алд., Амг., Бур. — На скалах и каменистых осыпях. — **Общ. распр.:** Евр. ч. (Аркт.), Зап. и Вост. Сиб., Монг. — Описан из Сев. Урала и Вост. Сибири. Тип «Provenit copiose in quibusdam montibus limoso-lapidosis plagae arcticae circa Uralense jugum, et in summus rupibus montis Sochondoi, alpium Davuricarum coryphaei».

2n=20 (Amano et al., 1995).

Subgen. 2. **Crassipedes** (Praeger) H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 12: 185.

Sedum sect. *Rhodiola* ser. *Crassipedes* Praeger 1917, Trans. Bot. Soc. Edinb. 27: 116, pro parte. — *Sedum* sect. *Rhodiola* ser. *Crassipes* (Praeger) S. H. Fu, 1965, Acta Phytotax. Sin. add. 1: 125, ut 'Crassipes Fu', pro parte. — *Rhodiola* sect. *Rhodiola* ser. *Linnearifoliae* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 114, pro parte.

Тип *Rhodiola crassipes* (Wall. ex Hook f. et Thoms.) Boriss. (= *Sedum crassipes* Wall. ex Hook f. et Thoms.).

Корневища без чешуйчатых листьев. Соцветия полушаровидные. H. Ohba (1980) считал диагностическим признаком подрода гермафродитные цветки, однако изученные нами образцы имели как обоеполые, так и однополые цветки.

6. **Rhodiola stephanii** (Cham.) Trautv. et C. A. Mey. 1856, Middend. Reise Fl. Ochot. 39. — *Sedum stephanii* Cham. 1831, Linnaea, 6: 549. — *R. crassipes* var. *stephanii* (Cham.) Jacobsen, 1973, Nat. Cact. Succ. Journ. (UK), 28: 5. — **Родиола Стефана** (табл. XIX: 2).

Охот., Амг., Бур. — На лесных опушках, на морских побережьях и в долинах рек. — Тип LE.

Вид считался эндемичным для флоры российского Дальнего Востока (Борисова, 1939; Безделева, 1994), однако приводится для флоры Китая и Монголии (Fu, Ohba, 2001).

.....

Genus 4. **Orostachys** Fisch. 1808, Mem. Soc. Nat. Moscou, 2: 207. — **Горноколосник**

— *Orostachys* Fisch. 1808, Cat. Jard. Gorenki 99, nom. nud. — *Umbilicus* sect. *Orostachys* (Fisch.) DC. 1828, Prodr. 3: 400. — *Cotyledon* sect. *Umbilicus* ser. *Orostachys* (Fisch.) Schonland, 1890 in Engl. et Prantl, Nat. Pfl.-fam. III, 2a: 33. — *Sedum* sect. *Asiatica Genuina Orthocarpia* gr. *Orostachys* (Fisch.) Frod. 1931, Acta Horti. Gothoburg. 6: app. 9.

Тип: *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch. (= *Cotyledon malacophylla* Pall.).

Около 15 видов. Монокарпики; облигатные или факультативные поликарпики. Одно-, дву-, многолетние. Плодолистики ортокарпные, гинецей апокарпный. Лепестки белые, розоватые, зеленоватые. Базальные листья в период вегетации образуют розетку, часто вытягивающуюся во время цветения. Основное хромосомное число (6) 12 (Uhl, Moran, 1972; Бялт, 1999б). Близок к *Hylotelephium*.

Sect. 1. **Orostachys**

Subsect. 1. **Orostachys**

— *Orostachys* ser. *Eappendiculatae* Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 110, nom. invalid., disk. ross. — *Orostachys* sect. *Caespitosa* Bezd. 1995, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 7: 231, nom. invalid., disk. ross.

Все листья без остистых или хрящеватых отростков, цветки в колосовидном соцветии по одному.

Секцию *Orostachys* можно назвать одной из самых запутанных групп в подсемействе. Ее видовой состав до сих пор остается спорным, например, J. Ohwi (1965) во втором издании «Flora of Japan» объединил все виды из родства *O. malacophylla*, описанные из северной Японии (*O. aggregata*, *O. furusei* и *O. iwarenge*), в *O. iwarenge*. Позже Н. Ohba (Ohba, 1990; 2001; Ohba, Tagawa, 1990) приводит большинство видов секции в качестве подвидов *O. malacophylla*.

1. ***Orostachys aggregata*** (Makino) Н. Hara, 1935, Bot. Mag. Tokyo, 49: 73. — *Cotyledon aggregata* Makino, 1910, Bot. Mag. Tokyo, 24: 72. — *Sedum aggregatum* Makino, 1927, Journ. Jap. Bot. 4: 7. — *Orostachys malacophyllus* var. *aggregatus* (Makino) Н. Ohba, 1992, Journ. Jap. Bot. 67: 200. comb. invalid. — **Горноколосник скученный** (табл. XXI).

Южно-Сах., Южно-Кур., Уссур. — На приморских скалах, склонах морских террас, приморских галечниках. — **Общ. распр.:** Япония (Хоккайдо и север Хонсю). — Описан из Японии. Тип «Prov. Musashi: Tokyo, Bot. Gard. Koishikawa, cult. Oct. 1888 et Oct. 1893, T. Makino».

Ранее не приводился для Уссур., найден нами в: «Тернейский р-н, трасса Рудная Пристань – Пластун. Шандуйские озера, приморские галечники, часто. 18.08.2004. Гончарова С.Б., Гончаров А.А.» и «Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, оз. Благодатное, пески у озера, редко. 23.08.2004. Гончарова С.Б., Гончаров А.А.».

2n=24 (Uhl, Moran, 1972).

O. aggregata еще в первоописании является весьма полиморфным видом, указано, что растения могут быть зелеными, сизыми или сизоватыми (subglaucous) и иметь как надземные, так и подземные столоны (Makino, 1901, 1902, 1910). Н. Ohba (1990, 1992) признает данный вид в качестве географической вариации *O. malacophylla*. На наш взгляд, *O. aggregata* четко отграничен от *O. malacophylla* экологически и морфологически. Пересечение ареалов и морфологическое сходство обоих видов скорее свидетельствуют об общности происхождения.

2. ***Orostachys furusei*** Ohwi, 1954, Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 34: 6. – *Sedum iwarenge* var. *furusei* (Ohwi) Ohwi, 1965, Fl. Jap. 1440. – *O. vyschinii* Bezd. 1995, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 7: 232. – **Горноколосник Фурусэ** (табл. XXII: 1,2).

Уссур., Южно-Сах. – На каменистых склонах, скалах и осыпях до подгольцового и гольцового поясов, приморских скалах. – **Общ. распр.:** Япония. – Тип «Momoïwa, ins. Rebunshiri, leg. Miyoshi Furuse, culta in Tokyo» (TNC).

Нами был собран на южной оконечности о-ва Сахалин (То-нино-Анивский полуостров) и о-ве Монерон (Абанькина, Гончарова, 1995).

Самый мелкий вид из родства *O. malacophylla*, образующий плотные дерновинки из многочисленных мелких розеток. Вполне вероятно, что должен рассматриваться как подвид *O. aggregata*

3. ***Orostachys gorovoi*** Dudkin et S. Gontch. 2001, Бот. журн. 86: 143. – **Горноколосник Горового** (рис. 22, табл. XXII: 3,4).

Уссур. Эндемик. – Облигатный кальцефил. – Тип «Приморский край. Партизанский район. Хребет Лозовый (Чандалаз). Сухие щебнистые склоны. 11.IX.1999. Р.В. Дудкин» (VBGI).

4. ***Orostachys malacophylla*** (Pall.) Fisch. 1808, Cat. Hort. Gorenk. ed. I. 99. – *Cotyledon malacophylla* Pall. 1776, Reise Itin. 3: 729. – *Sedum malacophyllum* (Pall.) Steud. 1821, Nomencl. Bot. ed. 1: 759. –

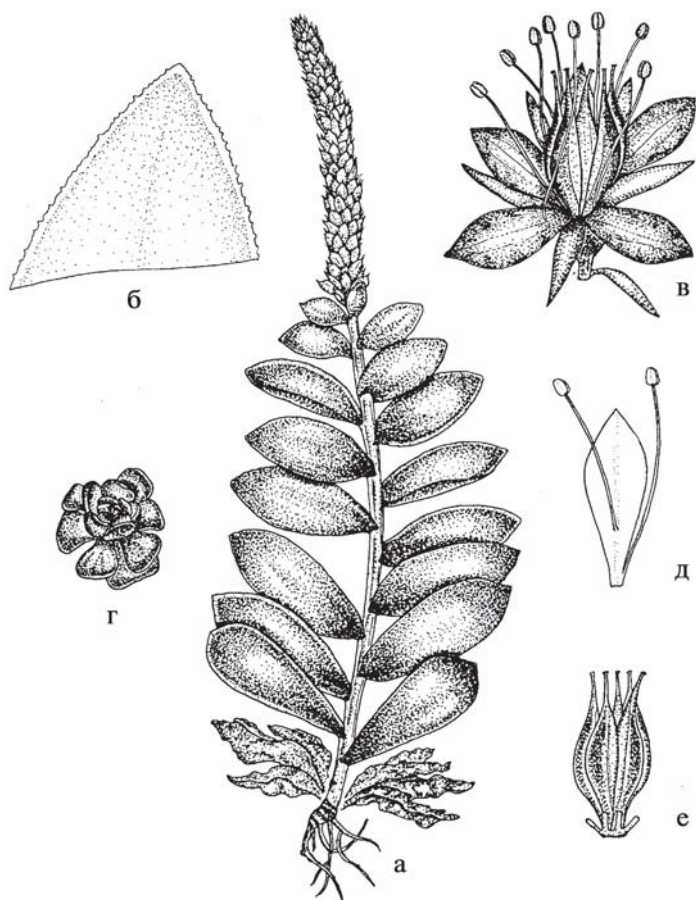


Рис. 22. *Orostachys gorovoi* (рис. С.В. Волковой).
а — общий вид; б — край листа; в — цветок; г — ювенильная розетка; д — лепесток с тычинками; е — плодолистики с нектарниками

.....

Umbilicus malacophyllus (Pall.) DC. 1828, Prodr. 3: 400. — **Горноколосник мягколистный** (табл. XXIII).

Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах. — На скалах, щебнистых осыпях, песчаных берегах рек и озер. — **Общ. распр.:** Вост. Сиб., Монг., Корея, Маньчжурия, Китай. — Лектотип «Hab. in Dahuria montania, 1870. ex Herb. Siegesbek» (LE).

2n=24 (Uhl, Moran, 1972).

5. *Orostachys maximowiczii* Byalt, 1999, Новости сист. высш. раст. Т. 32. С. 44. — *O. iwarenge* auct. non. (Makino) Н. Нага: Ворошилов 1961, Бюл. Глав. бот. сада, 40:47. — **Горноколосник Максимовича** (табл. XXIV).

Уссур. — Приморские пески, скалы и галечники, приморские луга — **Общ. распр.:** ?Корея, ?Япония — Тип «*Mandshuria austroorientalis*. Bai Possiet, vulgaris ad rupes circa Possiet, 12/24 IX 1860, fl. et. fr., Maximowicz» (LE).

2n=24 (Пробатова, Соколовская, 1983 как *O. iwarenge*).

В.Н. Ворошилов (1961) по сборам Д.П. Воробьева и М.А. Скрипки привел *O. iwarenge* (Makino) Н. Нага как новый вид для флоры российского Дальнего Востока, и именно под таким именем вошел этот горноколосник во все последующие региональные сводки (Воробьев и др., 1966; Воробьев, 1982; Безделева, 1995; Gontcharova, 1999a; Гончарова, 2000в). Однако двадцать лет спустя В.Н. Ворошилов (1982, с. 318) в примечании к *O. malacophylla* (как *Sedum malacophylla*) указывает, что «растения из Хасанского района Приморья отличаются от типичных более узкими, крупными и более скученными внизу стебля листьями, но едва ли идентичны японскому *Sedum iwarenge* (Makino) Makino». В.В. Бялт (1999a) установил, что *O. iwarenge* sensu Ворошилов не соответствует *O. iwarenge* (Makino) Н. Нага, и описал новый для науки вид, названный в память первого коллектора этого растения К.И. Максимовича.

6. *Orostachys paradoxa* (A.P. Khokhr. et Vorosch.) Czerep., 1995 Vasc. Pl. Russia & Adj. States (former USSR): 193. — *S. paradoxum* Khokhr. et Vorosch., 1970, Бюл. Глав. бот. сада АН СССР, 75: 42. — **Горноколосник удивительный** (рис. 23; табл. XXV).

Уссур. Эндемик. — Приморские скалы, галечники. — Тип «Приморский край, Тернейский р-н, пос. Светлая. Галечник близ морского побережья. 9.IX.1967 г. Собрали В.Н. Ворошилов, А.П. Хохряков» (МНА).

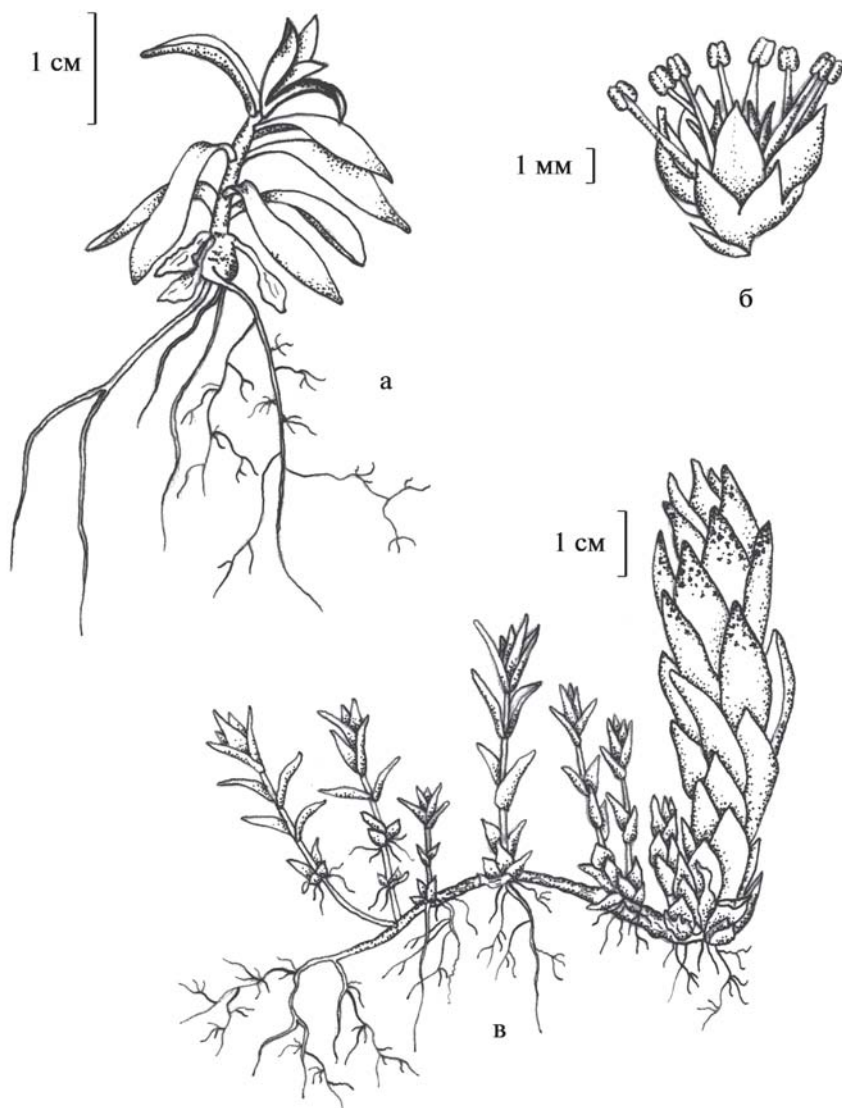


Рис. 23. *Orostachys paradoxa* (рис. Т.В. Родновой).
а — однолетнее растение, б — цветок, в — общий вид

В.В. Бялтом (1999а, б) выделен в монотипную секцию *Voroschilowia*, однако данные молекулярно-филогенетического анализа достоверно помещают этот вид в секцию *Orostachys*.

До недавнего времени вид был известен только из типового местообитания, однако в 2001 г. был собран Р.В. Дудкиным «Приморский край, Лазовский район, окр. МБС «Заповедное», о-в Второй, скалы. 20 авг. 2001 г. Дудкин Р.В., Гончарова С.Б.». До недавнего времени мы считали названный вид синонимом *Orostachys furusei* (Гончарова, 2000в), но изучение типового образца и находки Р.В. Дудкина заставили нас изменить мнение.

Subsect. 2. **Appendiculatae (Boriss.) H. Ohba**, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 12: 160. — Sect. *Appendiculata* Boriss. 1939, Флора СССР 9: 110, nom. invalid., discr. ross. — Sect. *Armato-Appendiculatae* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6: 119.

Тип *Orostachys spinosa* (L.) С. А. Мей. (= *Cotyledon spinosa* L.).

Все листья снабжены остистым или хрящеватым отростком, соцветия, как правило, сложные, в нижней части паракладии несут два и более цветков.

7. ***Orostachys japonica*** (Maxim.) Berger, 1930, Pfl. fam. ed. 2. 18a: 464. — *Cotyledon japonica* Maxim. 1883, Bull. Acad. Ptersb. 30: 122. — *Cotyledon minuta* Kom. 1901, Acta Horti Petropol. 18: 436. *Orostachys erubescens* auct. non Maxim.: Ohwi, 1942, Acta Phytotax. Geobot. 9: 249, — *Orostachys erubescens* auct. non Maxim.: Ohwi var. *japonicus* Ohwi, 1953, Fl. Jap. 586, — *Orostachys cartilaginea* Boriss. 1939, Флора СССР, 9: 112. — **Горноколосник японский** (табл. XXVI).

Уссур. — Приморские и приречные пески и галечники. — **Общ. распр.:** Корея, Маньчжурия, Япония, Китай. — Лектотип «Japonia: Yokohama. Iter secundum, 18/30 X 1862» (LE). Описан по привезенным из Японии гербарным образцам, собранным из культуры «Yokohama, culta, fine Octobris florens (ipse), in insula parva rupestri maris sic dicti mediterranei Suwo-nada, Novembri fl. (Oldham!)».

2n=24 (Uhl, Moran, 1972).

В сводке «Сосудистые растения...» в составе рода *Orostachys* Т.А. Безделева (1995) приводит *Orostachys erubescens*, являющийся приоритетным по отношению к *O. japonica*, однако еще автор обоих видов К.И. Максимович (Maximowich, 1866–1893) отнес первый вид в синонимы *O. spinosa* (как *Cotyledon spinosa*), и с его мнением мы вынуждены согласиться, хотя скученные грязно-

.....

розовые цветки скорее указывают на родство с *O. japonica*, чем с *O. spinosa*.

А.Г. Борисовой (1939, с. 113) описан *O. cartilaginea*, отличающийся от *O. japonica* «наличием хрящеватого придатка на листьях розетки». Изучение образцов из locus classicus *O. cartilaginea* (р. Суйфун, окр. с. Фадеевка) дает нам основания предположить, что этот вид не отличается от *O. japonica* и должен считаться синонимом. Отличия между *O. cartilaginea* и *O. japonica*, приводимые различными авторами (Ohba, 1990; Бялт, 2001): более крупные цветки, более широкие листья и более длинные тычинки у *O. japonica* (вполне вероятно, являющиеся следствием описания образца из культуры) — на наш взгляд, не позволяют разграничить виды.

8. **Orostachys spinosa** (L.) C.A. Mey. 1830 in Ledeb., Reise, 496. — *Cotyledon spinosa* L. 1753, Sp. Pl. 429. — *Sedum spinosum* (L.) Thunb. 1784, Fl. Jap. Nat. 186. — *Umbilicus spinosus* (L.) DC. 1828, Prodr. 3: 400. *U. erubescens* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur, 114. — **Горноколосник колючий** (табл. XXVI).

Кол., Охот., Алд., Нюкж., Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур. — На лугах, каменистых и песчаных почвах; приречных и приморских песках, галечниках и скалах, в сосновых лесах. — **Общ. распр.:** Евр. ч., Зап. и Вост. Сиб., Ср. Аз., Монг., Тиб., Маньчжурия, Япония, Китай. — Описан из Сибири («Habitat in Sibiria. D. Gmelin») (LINN).

2n=12, 18–21, 24 (Веселухина, 1976; Пробатова, Соколовская, 1989; Бялт, 2001).

.....

Глава 5. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ *SEDOIDEAE*

5.1. Географическое распространение и основные экологические особенности очитковых

Представители сем. *Crassulaceae* широко, но неравномерно распространены по всему земному шару, главным образом в субтропических и умеренных областях, с четко выраженной сменой сухого и влажного сезонов. Наиболее обильны толстянковые в Южной Африке, на Мадагаскаре, Канарских островах, в Азии, Мексике и Средиземноморье, но редки в Австралии (один род), Океании (два рода) и Южной Америке (Spongberg, 1978). Необходимо отметить, что подсемейства имеют достаточно четкую приуроченность в преимущественном распространении к определенным континентам, например, представители *Crassuloideae* наиболее обычны в Южной Африке, *Echeverioideae* — Северной Америке, *Sedoideae* — Евразии.

Существует две гипотезы обоснования такой специфики географии подсемейств: 1 — возникнув в Южной Африке, предки *Sedoideae* sensu Hart мигрировали в Средиземноморье и уже из этого региона распространились далее по всему Северному полушарию; 2 — возникнув в Средиземноморском регионе, предки *Crassula*- и *Kalanchoe*-клад мигрировали в Африку, а прочие *Sedoideae* sensu Hart распространились по Северному полушарию (Ham, 1995; Ham, Hart, 1998; Mort et al., 2001). В обоих случаях могли сформироваться явно выраженные центры диверсификации — Макаронезийский (*Aeonium*-клада) и Восточно-Азиатский (*Telephium*-клада). Происхождение и история эволюции американской ветви семейства (*Acre*-клада) наименее изучены. Считают, что большая часть ее членов имеет автохтонное происхождение, а их предки попали в Мексику через Макаронезию (Ham, Hart, 1998).

Распространение *Sedoideae* приурочено в основном к Голарктическому флористическому царству, здесь встречаются около 500–600 видов подсемейства (табл. 2), преимущественно в субтропической и умеренной зонах Евразии. В европейской части ареала, Северной Африке, Малой и Средней Азии распространены около 110 видов. Две трети от общего числа европейских очитковых

Таблица 2

Роды *Sedoideae* с приблизительным числом видов и распространением

Род	Общее число видов	Распространение	Примечание
<i>Sedum</i> s.str.	470 (400*)	Северное полушарие, Южная Америка, Северная, Центральная и Восточная Африка	*Eggli et al., 1995
<i>Orostachys</i>	15 (22*)	Центральная и Восточная Азия	*Бялт, 1999б
<i>Hylotelephium</i>	30	Европа, Центральная и Восточная Азия, Северная Америка*	* Eggli et al., 1995
<i>Rhodiola</i>	60 (90*)	Восточная Азия, Гималаи, Сибирь, Европа, Северная Америка	*Fu; Ohba 2001
<i>Phedimus</i>	5*	Европа (Ирано-Туранский регион, Кавказ)	*Гончарова, настоящее исследование
<i>Aizopsis</i>	15*	Восточная Азия, Сибирь	*Гончарова, настоящее исследование
<i>Meterostachys</i>	1	Восточная Азия	
<i>Sinocrassula</i>	3	Гималаи	
<i>Pseudosedum</i>	10 (2*)	Центральная Азия, Анатолия, Северный Иран, Кавказ*	* Eggli et al., 1995
<i>Rosularia</i>	20	Восточная Европа, Гималаи, Алтай	
<i>Prometheum</i>	8	Восточная Европа, Центральная Азия	
<i>Perrierosedum</i>	1	Мадагаскар	

* Числа без звездочки указаны по: Maizumi, Ohba, 2004, со звездочкой – по авторам, указанным в примечании.

приурочены к районам, тяготеющим к Средиземному морю (Борисова, 1939; Webb, 1964, Hart, 1991; Бялт, 2001). Для большинства «европейских» *Sedoideae* восточные границы ареалов, более или менее соответствуют 60° восточной долготы, что является определенной границей между европейскими и сибирско-азиатскими флорами (Hart, 1982). В Сибири, Центральной и Восточной Азии распространены около 250 видов, ареалы которых, в своем большинстве, также не выходят за пределы региона. В Северной Америке также

.....

произрастают около 250 видов *Sedoideae*, за исключением *Rhodiola rosea*, *Rhodiola integrifolia* и *Sedum villosum*, все они эндемичны для континента (Spongberg, 1978; Hart, 1982; Thiede, 1995). Наибольшее число видов здесь сконцентрировано в Мексике, J. Thiede (1995) приводит 102 вида подсемейства, 93 из которых эндемичны для трансмексиканского вулканического пояса. Необходимо отметить, что высокая степень эндемизма характерна и для других подсемейств, представители которых распространены в Мексике, например, *Echeveria* – 104 (101 эндемик), *Villadia* – 31 (29), *Dudleya* – 25 (17) (Thiede, 1995). Можно предположить, что Мексика является одним из современных центров разнообразия и видообразования семейства. Поразительны отмеченные здесь процессы гибридизации – более 1100 нототаксонов являются продуктом гибридизации (естественной и искусственной) 165 видов родов *Echeveria*, *Sedum*, *Pachyphytum*, *Graptopetalum* и др. С.Н. Uhl (1976) предположил, что толстянковые Мексики (подсем. *Sedoideae* и *Echeverioideae*) представляют собой единый биосистематический компариум.

Американские, азиатские и европейские виды *Sedoideae* образуют три четко очерченные и, предположительно, древние группы (Hart, 1982, 1987). Сравнение видовых списков очитковых Европы, Америки, западно-азиатских и восточно-азиатских флор (Борисова, 1939; Ohwi, 1965; и др.; табл. 3) показало, что лишь незначительное число видов (около 5) являются общими для них. Вполне вероятно, что процессы видообразования шли независимо в каждой из областей (Grulich, 1984).

В пределах Старого Света виды подсемейства также распространены весьма неравномерно. Большинство видов родов *Orostachys*, *Aizopsis*, *Hylotelephium* и почти все представители *Rhodiola* (табл. 3) произрастают в Восточной Азии. Наибольшее число видов подсемейства приводится для флоры Китая, здесь встречаются около 210 видов, 117 из которых – эндемики (Fu, Ohba 2001). В Японии подсемейство представлено 39 таксонами видового и внутривидового ранга, из них – 21 эндемик (Ohba, 2001), на российском Дальнем Востоке – 35 (10) (Гончарова, 2000б, в), в Корее – 19 видами (Illustrated flora of Korea, 1993), Монголии – 14 (Грубов, 1982; Губанов, 1996).

Анализ распространения евро-азиатских представителей *Sedoideae* позволяет выделить несколько очагов их видового разнообразия – «Средиземноморский», приуроченный к Иберийскому полуострову, Эгейскому региону и Южным Балканам; «Ирано-Туранский» –

Таблица 3

Распространение *Sedoideae* на территории России и прилегающих регионов

Регион	Всего видов в регионе	<i>Rhodiola</i> (таксонов)	<i>Hylotelephium</i> (таксонов)	<i>Orostachys</i> (таксонов)	<i>Aizopsis</i> (таксонов)	<i>Meterostachys</i> (таксонов)	<i>Sedum</i> s. str. (таксонов)	<i>Pseudosedum</i> (таксонов)	Источник
Китай	207	53	16	8	8 (как <i>Phedimus</i>)		120	2	Fu; Ohba, 2001
Япония	39	2	10	3	3 (как <i>Phedimus</i>)	1	18		Ohba, 2001
Монголия	14	5	3 (как <i>Sedum</i> s. l.)	4	2 (как <i>Sedum</i> s. l.)				Грубов, 1982 Губанов, 1996
Корея	18	4	5 (как <i>Sedum</i> s. l.)	3	3 (как <i>Sedum</i> s. l.)	1	4 (6 ¹)		Illustrated flora of Korea, 1993
Европа	57	2	5 (как <i>Sedum</i> s. l.)	2	2 (как <i>Sedum</i> s. l.)		47 (54*)		Webb, 1964 *Hart, 1991
Восточно-европейская часть России	43	4	12	3	3		18 (включая <i>Macrosepalum</i> и <i>Petrosedum</i>)	1	Бялт, 2001
Средняя Россия	3		2				1		Губанов и др., 2003
Сибирь	25	7	7 (как <i>Sedum</i> s. l.)	4	4 (как <i>Sedum</i> s. l.)		2		Пешкова, 1994
Российская Арктика	8	4	2 (как <i>Sedum</i> s. l.)		1 (как <i>Sedum</i> s. l.)		1		Петровский, 1984
Российский Даль- ний Восток	35	8	9	8	10				Гончарова, настоя- щее исследование

Примечание. Названия регионов даны в соответствии с таксоными, представленными в региональных флорах.

.....

к Кавказу, горам Восточной Анатолии и Северному Ирану и «Тибетско-Гималайский» – от Каракорума до Юго-Восточного Китая, Гималаи и Тибет. Южнее названных районов разнообразие видов резко уменьшается, единичные виды встречаются в тропической Восточной Африке (5), Вьетнаме (1) (Hart, 1982; Ohba, 1989; Гончарова, 1999). Примечательно, что центры видового разнообразия приходятся на семиаридные субтропические высокогорные области, а южная граница распространения *Sedoideae* совпадает с границами между семиаридными и аридными областями Северного полушария.

Наиболее часто очитковые встречаются в горных и высокогорных районах. В горах они достигают субальпийских и иногда альпийских высот [в Гималаях до 5100 м, в Пакистане до 5400 м (Вальтер, 1968)]. Довольно обычны представители *Sedoideae* на морских побережьях и сравнительно немногочисленны в континентальных равнинных районах. Неравномерность географического распространения свидетельствует как об истории формирования ареалов очитковых, так и о специфике биологии и экологии представителей подсемейства. Большинство видов занимает довольно узкие экологические ниши, они светолюбивы, не переносят застойного переувлажнения почвы и слабо конкурентоспособны. Например, небольшое число *Sedoideae*, произрастающих на Западно-Сибирской низменности, можно объяснить большим количеством заболоченных местообитаний, а Прикаспийской – наличием массивов подвижных песков (Бялт, 2004а). Только несколько наиболее широко распространенных видов (*Orostachys spinosa*, *Aizopsis aizoon*, *Hylotelephium triphyllum* и некоторые другие) способны занимать широкий спектр местообитаний – от скальных до луговых и даже лесных.

Как сказано выше, максимальное число видов и предполагаемые центры видового разнообразия приходятся на области с высокогорными сообществами, характеризующиеся значительным разнообразием климатических условий, резкими колебаниями дневных и ночных температур, небольшим количеством осадков, выпадающих, как правило, летом (Вальтер, 1968, 1974, 1975). Сухих местообитаний почти не встречается, даже на кажущихся сухими скальных поверхностях или каменистых осыпях, в трещинах скал и между камнями скапливается всегда влажный мелкозем (Вальтер, 1968, 1974, 1975). Значительный источник влаги здесь также – тающий снеговой покров (Толмачев, 1986). Разнообразие климатических и

эдафических условий и послужило, на наш взгляд, причиной формирования значительного морфологического разнообразия видов и биоморф, встречающихся в названных областях.

Характеризуя ареалы отдельных родов *Sedoideae*, можно отметить, что ареал *Rhodiola* — один из самых больших в подсемействе. Однако широкое распространение определяется ареалом лишь одного вида — *Rhodiola rosea* s. l., охватывающим арктические районы Нового и Старого Света, Альпы и другие высокогорья Европы, Восточной Азии, восточной части Северной Америки. Большинство же видов *Rhodiola* сосредоточено в Восточно-Гималайской провинции Восточно-Азиатской флористической области (рис. 24) и Тибетской провинции Ирано-Туранской, которые, вероятно, являются центром происхождения и диверсификации рода. Из почти 60 его представителей 44 распространены в высокогорных районах от Памиро-Алая, Гималаев, Бирмы и Тибета до Юго-Западного Китая (главным образом Юннань и Сычуань) (Ohba, 1989). В европейской и американской частях ареала рода встречаются по 3–4 представителя. *Rhodiola iremelica* A. Boriss. — единственный вид, эндемичный для Восточной Европы (хр. Зигальга, хр. Крыкты) (Бялт, 2001), а *R. rhodantha* (A. Gray) Jacobson — для Северной Америки

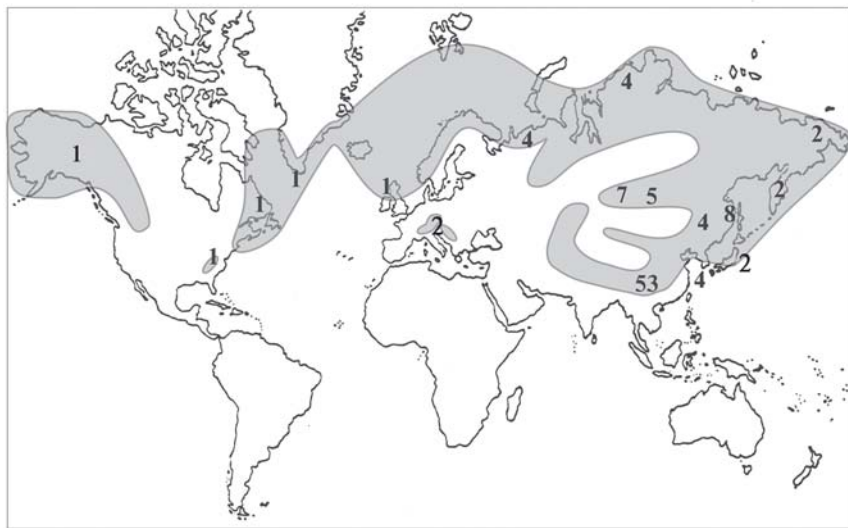


Рис. 24. Распространение рода *Rhodiola* (по: Ohba, 1989, с дополнениями). Арабскими цифрами обозначено число видов. Серым цветом показан ареал рода

.....

(Скалистые горы) (Spongberg, 1978). По утверждению Н. Ohba (1989), ареал рода представляет собой один из примеров, демонстрирующих взаимодействие флор высокогорных и арктических районов.

Из пяти секций подрода *Rhodiola* представители трех встречаются на российском Дальнем Востоке. Секция *Chamaerhodiola*, распространенная в альпийских и высокогорных районах Евразии от Гималаев (Кашмир, Бутан), Тибета, Северо-Западного Китая, Монголии, Урала до Сибири (Ohba, 1989), на РДВ представлена одним видом — *R. quadrifida*. Его ареал в западном направлении достигает центральных районов Восточной Европы, а на север — Большеземельской тундры и Полярного Урала (Петровский, 1984; Бялт, 2001). Большинство представителей секций *Rhodiola* и *Algida* встречаются в центрально-азиатских высокогорьях. *R. integrifolia* распространена по обеим сторонам Берингова пролива, главным образом в арктических и субарктических регионах как Нового, так и Старого Света, преимущественно там, где *R. rosea* отсутствует (Ohba, 1989). Два подвида — *R. rosea* subsp. *krivochizhinii* (о-в Верхотурова) и *R. rosea* subsp. *sachalinensis* (о-в Сахалин) — эндемичны для российского Дальнего Востока. *R. ishidae* и *R. angusta* распространены исключительно в Северо-Восточной Азии — в Маньчжурской, Сахалино-Хоккайдской и Японо-Корейской провинциях Восточно-Азиатской флористической области.

Виды подрода *Crassipedes* распространены главным образом в Восточно-Азиатской флористической области, Тибетской провинции Ирано-Туранской области [от Гималаев до восточных районов Бирмы, в северных районах Тибета и Китая (Ohba, 1989)] и Циркумбореальной (Забайкальской и Северо-Восточно-Сибирской провинции). На РДВ встречается один представитель — *R. stephaili*, большая часть ареала которого находится в Маньчжурской провинции. Вид заходит в область российской Арктики [низовья Пенжины, район Гижигинской губы (Петровский, 1984)].

В роде *Rhodiola* выделяются несколько географических групп (Ohba, 1989). Это виды: 1) распространенные вдоль западной или восточной границы «центрально-азиатского высокогорного коридора», мигрировавшие из арктических районов по направлению на юг к Гималаям, Юго-Западному Китаю, и наоборот (*R. algida*, *R. quadrifida* и др.); 2) мигрировавшие в направлении с востока на запад, от Памиро-Алая до Юго-Западного Китая через Гималаи, Тибет и Северную Бирму, и наоборот (большинство видов рода); 3) распространенные по всей Арктике, включая Старый и Новый

.....

Свет (*Rh. rosea*, *Rh. integrifolia*); 4) распространенные на Дальнем Востоке (*R. stephanii*, *R. angusta*, *R. ishidae* и др.).

Подобные тенденции в целом характерны и для большинства других восточно-азиатских родов очитковых.

Анализируя распространение *Sedoideae* флоры российского Дальнего Востока, необходимо принимать во внимание и сибирскую часть ареала подсемейства, так как и сибирские, и дальневосточные представители, по-видимому, имеют единое происхождение. Как различие, так и сходство видовых составов *Sedoideae* флор Сибири и российского Дальнего Востока, центром происхождения которых является Тибетско-Гималайский центр разнообразия, обусловлено различием путей миграции видов. Первая сформировалась при распространении видов вдоль «центрально-азиатского высокогорного коридора» в направлении на северо-запад, вторая – в направлении на северо-восток вплоть до арктических районов Евразии и через Берингийский мост до северо-западных районов Северной Америки.

Виды рода *Aizopsis* имеют преобладающее распространение в пределах Восточно-Азиатской флористической области (рис. 25). Центр разнообразия рода смещен относительно «Тибетско-Гималайского» центра разнообразия подсемейства в направлении российского Дальнего Востока, где встречаются большинство представителей рода. Форму ареала рода определяет ареал секции *Aizopsis*. *A. aizoon* – самый широко распространенный представитель рода, по направлению на запад он достигает Алтае-Саянской провинции, а на север едва заходит в Северо-Восточно-Сибирскую провинцию Циркумбореальной области. Вид довольно пластичен экологически, что позволяет ему занимать широкий спектр местообитаний – от скальных до луговых. В «сибирской» части ареала рода произрастает *A. hybridum* – единственный представитель рода, большая часть ареала которого лежит вне Восточно-Азиатской флористической области. Этот вид распространен от Урала до северных районов Монголии, главным образом в Алтае-Саянской провинции Циркумбореальной области, Джунгаро-Тяньшанской и Монгольской провинциях Ирано-Туранской. Дальше всех на север до низовий Колымы, Анюйского нагорья и бассейна р. Пенжина из живучников распространен *A. kamtschatica*, достигая Арктической провинции Циркумбореальной флористической области. Ареал *A. selskiana* полностью находится в пределах Восточно-Азиатской флористической области, главным образом в Маньчжурской про-



Рис. 25. Распространение рода *Aizopsis* (по: Grulich, 1984, с дополнениями). Арабскими цифрами обозначено число видов. Серым цветом показан ареал рода; * – заносные и натурализовавшиеся виды



Рис. 26. Распространение рода *Hylotelephium*

.....

винции, в западной части ареала достигая Хэйлунцзяна, Джилина и Ляонина, а в северной — Тернейского района Приморского края. Пять таксонов эндемичны для флоры РДВ — *A. kurilensis* (острова Шикотан, Кунашир), *A. litoralis* и *A. x pilosa* (юг Приморского края), *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis* [Южный Сихотэ-Алинь (Ворошилов, 1961; Гурзенков, 1967)] и *A. pseudohybrida* [Амурская обл., Зейский р-н, истоки р. Май (Ворошилов, Шлотгауэр, 1984)].

Виды рода *Hylotelephium* также имеют преимущественное распространение в Восточно-Азиатской флористической области (рис. 26), но они более широко распространены, чем представители *Aizopsis*, и встречаются как в Старом, так и Новом Свете. В «американской» части ареала род представлен единственным представителем — *Hylotelephium telephiuoides* (Michaux) H. Ohba (эндемичным для Аппалачей). Род ограниченно представлен во всех трех центрах видового разнообразия, однако только один вид *Hylotelephium telephium* s. l. (включая *H. triphyllum*) распространен практически по всему Голарктису от арктических районов Евразии до Северного Китая и Японии (Хоккайдо). Другие виды рода имеют достаточно четко ограниченные ареалы, тяготеющие к одному из центров разнообразия. В Восточной Азии центр разнообразия рода несколько смещен относительно «Тибетско-Гималайского центра», только один вид *Hylotelephium ewersii* встречается в Гималаях (Ohba, 1977), наиболее многочисленны виды очитников в Китае и Японии. Из 30 таксонов 19 являются эндемичными для различных регионов: 7 видов и подвидов эндемичны для относительно небольшой территории Японских островов, 6 — для Китая, 2 (*H. pluricaule* и *H. ussuriense*) — для российского Дальнего Востока, 2 (*H. populifolium* (Pall.) H. Ohba и *Sedum* (*Hylotelephium*) *telephium* ssp. *sukachevii* Maximova) — Сибири, *H. x zhigulienze* Tzvel. и *H. uralense* (Rupr.) V. Byalt — Европы и *H. caucasicum* (Gross.) H. Ohba — Кавказа.

Дальше всех очитников на север наряду с *H. triphyllum* распространен *H. cyaneum*. Последний незначительно заходит за северную границу леса на пространстве между р. Колымой и побережьем Берингова моря (Петровский, 1984). Ареал *H. cyaneum* приурочен к северо-восточной части Циркумбореальной (Северо-Восточно-Сибирской и Охотско-Камчатской провинциям) и Восточно-Азиатской флористической области (Маньчжурской и Сахалино-Хоккайдской провинциям). *H. pallescens* распространен главным образом в Забайкальской и Маньчжурской провинциях. Больше число очитников флоры РДВ имеют ареал преимущественно в Маньчжурс-

кой, Сахалино-Хоккайдской и Японо-Корейской провинциях Восточно-Азиатской флористической области (*H. erythrostictum* *H. verticillatum* *H. viviparum*, *H. pluricaule* и *H. ussuriense*).

Представители рода *Orostachys* встречаются в трех флористических областях: Циркумбореальной, Ирано-Туранской и Восточно-Азиатской, с наибольшим числом видов в последней (рис. 27). Здесь произрастают все известные виды рода (Бялт, 1999а). Как и у *Hylotelephium*, центр разнообразия рода несколько смещен относительно «Тибетско-Гималайского центра», наиболее многочисленны виды горноколосников в Китае (8/ 2 – эндемичных), на РДВ – (8/3), Японии (5-8/2). Вне РДВ встречаются лишь 2 представителя *Orostachys* флоры России – *O. thysiflora* Fisch., *O. fimbriata* (Turcz.) Berger. Вполне вероятно, что эти виды, подобно другим представителям «сибирских» *Sedoideae*, мигрировали вдоль «центрально-азиатского высокогорного коридора» в направлении на северо-восток, тогда как большинство видов рода – на восток. Среди представителей рода наиболее широко распространены *O. malacophylla* и *O. spinosa*. Границы ареала горноколосника колючего достигают европейской части России [окр. г. Златоуста (Бялт, 2001)], а мягколистного – Западной Сибири.

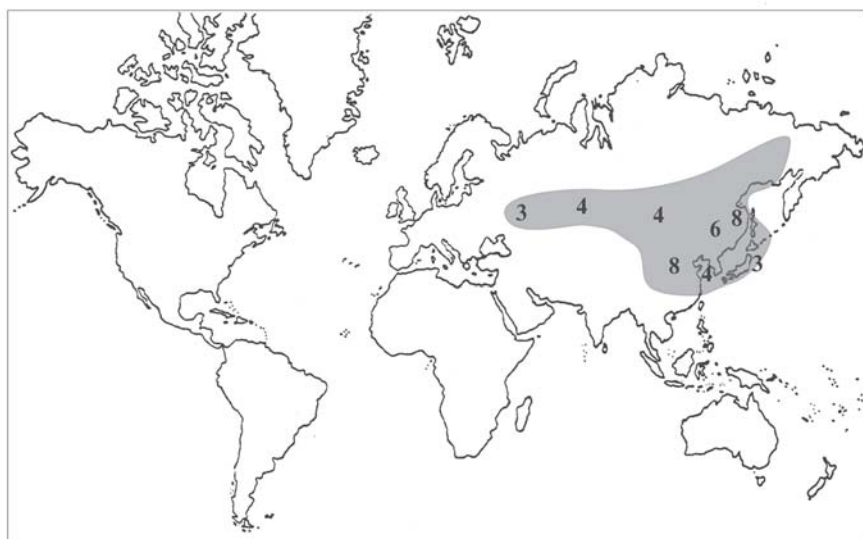


Рис. 27. Распространение рода *Orostachys*

Таблица 4

Распространение очитковых по флористическим районам российского Дальнего Востока

Флористические районы (по: Харкевич, 1985)																				
Вид	Чукотский	Анюйский	Анадыро-Пенжинский	Корякский	Колымский	Охотский	Алданский	Нюкнинский	Дарьский	Камчатский	Командорский	Северо-Сахалинский	Северо-Курильский	Верхне-Зейский	Нижне-Зейский	Буренинский	Амгунский	Уссурийский	Южно-Сахалинский	Южно-Курильский
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1																			+	
<i>Hylotelephium erythrostictum</i>																				
<i>H. pallescens</i>									+					+	+	+	+	+		
<i>H. pseudospectabile</i>																				
<i>H. triphyllum</i>			+	+	+	+			+	+		+		+	+	+	+	+	+	+
<i>H. verticillatum</i>										+		+						+	+	+
<i>H. viviparum</i>																		+		
<i>H. ussuriense</i>																		э?		
<i>H. cyaneum</i>	+	+	+		+	+	+			+		+				+	+			
<i>H. pluricaule</i>												+				+	+		+	
<i>Aizopsis aizoon</i>									+					+	+	+	+	+	+	+
<i>A. kamschatrica</i>		+	+	+	+	+	+		+	+		+				+	+	+	+	
<i>A. kurilensis</i>																				э
<i>A. litoralis</i>																		+		
<i>A. middendorffiana</i> subsp. <i>middendorffiana</i>						+	+								+	+	+	+	+	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>A. middendorffiana</i> subsp. <i>arcuatum</i>																3?	+			
subsp. <i>sichotensis</i>																3		3		
<i>A. x pilosa</i>																		3		
<i>A. pseudohybrida</i>														3?						
<i>A. selskiana</i>																+		+		
<i>Rhodiola rosea</i> subsp. <i>rosea</i>	+	+	+	+		+	+	+		+		+		+	+	+	+	+	+	+
subsp. <i>krivozhizhinskii</i>				3																
subsp. <i>sachalinensis</i>												3							3	3
<i>Rh. integrifolia</i>	+		+	+		+				+			+					+		+
<i>Rh. ishidae</i>																				+
<i>Rh. angusta</i>																		+		
<i>Rh. quadrifida</i>					+	+	+									+	+			
<i>Rh. stephanii</i>						+										+	+			
<i>Orostachys aggregata</i>																		+	+	+
<i>O. furusei</i>																		+	+	
<i>O. gorovoi</i>																				
<i>O. malacophylla</i>									+					+	+	+	+	+	+	
<i>O. maximowiczii</i>																		+		
<i>O. paradoxa</i>																		3		
<i>O. japonica</i>																		+		
<i>O. spinosa</i>					+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+	
Всего	3	3	3	5	5	5	6	2	6	6		7	1	7	7	13 (14)	11 (12)	24	12	9

.....

Анализируя распространение очитков в пределах российского Дальнего Востока (табл. 4), можно сказать, что наибольшее число видов (25) встречается в Уссурийском флористическом районе, за ним следуют Буреинский – 13, Южно-Сахалинский – 12, Амгунский – 11, Южно-Курильский и Охотский – по 9, Северо-Сахалинский, Верхне-Зейский и Нижне-Зейский – по 7, Алданский, Даурский и Камчатский – по 6, Колымский, Анадырско-Пенжинский и Корякский – по 5 видов, Чукотский и Анюйский – по 3, Нюкжинский – 2, Северо-Курильский – 1.

5.2. Редкие виды очитковых флоры российского Дальнего Востока

Как отмечено выше, по литературным данным только три вида дальневосточных очитковых – *Hylotelephium ussuriense*, *Rhodiola rosea*, *Rh. angusta* – редко встречаются в природе (Харкевич, Качура, 1981; Редкие и исчезающие..., 1983, Перечень объектов..., 2002), однако изучение распространения представителей подсемейства показывает, что к редким должны быть отнесены еще несколько видов.

Особенности биологии и экологии Crassulaceae вообще и *Sedoideae* в частности определяют особенности распространения видов, только некоторые из них можно назвать обычными и широко распространенными (например, *Aizopsis aizoon* и *Hylotelephium triphyllum*), ареалы же большинства очитковых весьма ограничены.

При разделении видов на «редкие» и «обычные» мы следовали следующему определению: «вид редкий – не находящийся под прямой угрозой исчезновения, но встречающийся в таком малом числе особей и/или популяций либо на столь ограниченной территории и в столь специфических местах обитания, что может исчезнуть» (Реймерс, 1990, с. 90) – и учитывали два основных критерия: 1) встречаемость – плотность популяции в конкретных местообитаниях, степень концентрированности популяции и 2) распространенность – число и размер населенных данными организмами участков в пределах всего ареала (Бигон и др., 1989). D. Rabinowitz (цит. по: Бигон и др., 1989) выделены 8 типов общности и редкости (табл. 5), в соответствии с которыми мы классифицируем предположительно редкие виды. Категории риска приводятся по: Red List Categories (1994), в соответствии с которыми: EX – исчезнувшие (extinct), EW (extinct in

Таблица 5

Классификация типов обычности и редкости
(цит. по: Бигон и др., 1989)

Ареал	Обширный		Узкий	
Специфичность местообитания	Слабая	Высокая	Слабая	Высокая
Размер локальной популяции: крупная, местами доминирующая	Локально-обильный в широком ареале и различных местообитаниях	Локально-обильный в широком ареале, но в специфическом местообитании	Локально-обильный в нескольких местообитаниях, но с ограниченным ареалом	Локально-обильный в специфическом местообитании с ограниченным ареалом
Размер локальной популяции: небольшая, недоминирующая	Редко встречающийся в широком ареале и нескольких местообитаниях	Редко встречающийся в широком ареале, но в специфическом местообитании	Редко встречающийся в нескольких местообитаниях, но с ограниченным ареалом	Редко встречающийся в специфическом местообитании с ограниченным ареалом

the wild) – исчезнувшие в природе; CR (critically endangered) – на грани исчезновения; EN (endangered) – угрожаемые; VU (vulnerable) – уязвимые; LR (lower risk) – низкая степень риска; DD (data deficient) – данных недостаточно.

Кроме того, среди редких видов также необходимо разделять «собственно редкие виды» – имеющие низкую встречаемость и распространённость в пределах всего ареала и «территориально редкие» – редкие для конкретной части ареала (региона, страны), но обычные в других его частях. К последней группе нами отнесены виды, представленные в рассматриваемом регионе либо граничными популяциями, либо локусами дизъюнктивного ареала, но обычные в других регионах.

По нашему мнению, виды, эндемичные для флоры региона, также необходимо вносить в списки растений, подлежащих охране, независимо от обилия и размеров ареала.

Hylotelephium erythrostictum (DD) – редкий для РДВ, встречается только на юге о-ва Сахалин. J. Ohwi (1965) указывает, что данный вид выращивается в Японии как декоративный и в естественных местообитаниях не обнаружен. Однако в более поздних работах (Ohba, 2001) *H. erythrostictum* приведен для флор Японии и Китая.

.....

Наблюдаемые нами популяции находились в окрестностях поселков Лесное и Охотское. Подобная приуроченность позволяет предположить, что вид мог культивироваться в прошлом в данной местности. В гербарных материалах также отсутствуют данные о других местообитаниях, не исключено, однако, что это результат случайных, «попутных» сборов, так как целенаправленных поисков не проводилось.

Hylotelephium pseudospectabile (VU) – редкий для РДВ. На данный момент известно единственное местообитание на РДВ: «Приморский край, Хасанский район, сопка Приозерная, 25, VIII, 03. В.В. Якубов, С.Б. Гончарова, А.А. Гончаров» (VBGI). Как отмечено выше, ранее для флоры России не указывался. Локально обильный с ограниченным ареалом.

Hylotelephium verticillatum (LR) – редкий для Приморского края. Довольно обычен для РДВ (см. гл. 4), однако в Приморском крае известно единственное местообитание: «Приморский край. Хасанский р-н. Мыс. Молот. Морская терраса. 11, VIII, 2003. С.Б. Гончарова, А.А. Гончаров» (VBGI).

Hylotelephium ussuriense (LR) – эндем Уссурийского флористического района. Вид локально обильный в нескольких местообитаниях и с ограниченным ареалом. Стенотопный, произрастает на материковых и прибрежных скалах и осыпях, иногда образует заросли.

Hylotelephium pluricaule (LR) – распространен в центральных и южных районах о-ва Сахалин. Приурочен к специфическим условиям приморских скал. Вид локально обильный в нескольких местообитаниях и с ограниченным ареалом.

Aizopsis kurilensis (DD) – самостоятельность данного вида вызывает сомнения. Встречается на Курильских островах (Кунашир и Шикотан, эндем). Недостаток сведений не позволяет дать достоверную оценку современного состояния.

Aizopsis litoralis (EN) – эндем Уссурийского флористического района, распространен по япономорскому побережью на юге Приморского края и, вероятно, в северной части КНДР. Локально обильный в специфических местообитаниях с ограниченным ареалом. Произрастает на морских побережьях, приморских лугах, скалах и склонах. В настоящее время места обитания вида в Хасанском районе значительно сокращаются из-за добычи песка на пляжах и массового отдыха.

Aizopsis middendorffiana subsp. *arcuatum* (DD) – эндем Буреинского района, возможно, встречается в Амгунском, разновидность из-

.....

вестна из единственного местообитания (Ворошилов, Шлотгауэр, 1984). Недостаток сведений не позволяет дать достоверную оценку современного состояния.

Aizopsis middendorffiana subsp. *sichotensis* (LR) — эндем Южного Сихотэ-Алиня (Гурзенков, 1967). Стенотопный, произрастает на скалах и каменистых осыпях. Локально обильный в специфических местообитаниях и с ограниченным ареалом.

Aizopsis x pilosa (LR) — узколокальный эндем Уссурийского района. Стенотопный, кальцефил. Локально-обильный в специфических местообитаниях и с ограниченным ареалом.

Aizopsis pseudohybrida (DD) — эндем Верхнее-Зейского района. Вид известен из единственной точки (Ворошилов, Шлотгауэр, 1984). Недостаток сведений не позволяет дать достоверную оценку современного состояния.

Rhodiola rosea subsp. *rosea* (EN) — локально-обильный в широком ареале, но специфических местообитаниях. Подвергается угрозе исчезновения вследствие массовых заготовок.

Rhodiola rosea subsp. *krivochizhinii* (DD) — локально-обильный в специфических местообитаниях и с ограниченным ареалом. Островная разновидность *Rhodiola rosea*, эндемичная для российского Дальнего Востока, Корякского района (Кривохижин, Сипливинский, 1974).

Rhodiola rosea subsp. *sachalinensis* (VU) — локально-обильный в широком ареале, но в специфических местообитаниях. Подвергается угрозе исчезновения вследствие массовых заготовок. Островная, прилитеральная разновидность *Rhodiola rosea*, эндемичная для российского Дальнего Востока.

Rhodiola ishidae (DD) — редкий для РДВ, Южно-Курильского района. Недостаток сведений не позволяет дать достоверную оценку современного состояния. Распространен в Японии. Вероятно, локально-обильный в специфических местообитаниях с ограниченным ареалом.

Rhodiola angusta (VU) — редкий для РДВ. В Уссурийском районе известно лишь два места произрастания: «Приморский край, Чугуевский район, скальные выходы на вершине горы Облачная (1850 м над ур.м.)», (популяция имеет площадь около 25 м²) и «Никольск-Уссурийский уезд, склон г. Хуалаза, скалистый склон вблизи вершины, по краю обрывов. 3.6.1921. И. Шишкин» (LE). Поиски *Rhodiola angusta* на горы Криничная (Хуалаза) и на близлежащих вершинах (Снежная, Воробей, Ливадийская), характеризу-

.....

ющихся близкими высотами и сходными условиями местообитаний, что и гора Криничная, результатов не дали. Локально-редкий в специфических местообитаниях с ограниченным ареалом.

Orostachys furusei (DD) – редкий для РДВ. Недостаток сведений не позволяет дать достоверную оценку современного состояния. Распространен в Японии. Вероятно, локально-обильный в специфических местообитаниях и с ограниченным ареалом.

Orostachys gorovoi (LR) – узколокальный эндем Уссурийского района. Стенотопный, кальцефил. Редко встречающийся в специфических местообитаниях и с ограниченным ареалом.

Orostachys maximowiczii (EN) – на РДВ встречается только в Уссурийском районе, распространен по япономорскому побережью на юге Приморского края и, возможно, в северной части КНДР. Локально обильный в специфических местообитаниях и с ограниченным ареалом. Растет на морских побережьях, приморских лугах, скалах и склонах. В настоящее время места произрастания вида в Хасанском районе значительно сокращаются из-за массового отдыха и добычи песка на пляжах.

Orostachys paradoxa (LR) – узколокальный эндем. Стенотопный, произрастает на приморских скалах и осыпях. Локально обильный в специфических местообитаниях и с ограниченным ареалом. На данный момент известен только из типового местопроизрастания и «Приморский край, Лазовский район, окр. МБС «Заповедное», о-в Второй, скалы. 20 авг. 2001г. Собрал Р.В. Дудкин, определила С.Б. Гончарова» (VBGI).

Бесспорно, что на численность вида влияет комплекс факторов, выявить полностью которые практически невозможно. Но, как правило, можно выделить наиболее значимые из них, определяющие причины редкости и сокращения численности. Суккуленты вообще и очитки в частности устойчивы к неблагоприятным внешним условиям, они могут расти на кислых, щелочных и нейтральных почвах с недостаточным и избыточным увлажнением, но они, как правило, требовательны к условиям освещения и не способны конкурировать с другими видами в борьбе за свет, именно в этом, по мнению В. Вальтера (1968), и проявляется биологический консерватизм подобных видов – основная, на наш взгляд, причина редкости названных выше очитковых.

Многие виды, рассматриваемые нами в качестве редких, входят в состав флор заповедников российского Дальнего Востока, а следовательно, в той или иной степени охраняются. *Hylotelephium*

.....

ussuriense и *Aizopsis middendorffiana* subsp. *sichotensis* встречаются в Лазовском заповеднике, *Rhodiola rosea* subsp. *rosea* – в Сихотэ-Алинском, Буреинском и Магаданском, *Aizopsis litoralis* и *Orostachys maximowiczii* – в заповеднике «Кедровая падь», *Hylotelephium pluricaule* – в Поронайском, *Aizopsis kurilensis*, *Rhodiola rosea* subsp. *sachalinensis* и *Rhodiola ishidae* – в Южно-Курильском заповеднике (Жудова, 1967; Нечаева, 1972; Присяжнюк, Форш, 1975; Бромлей, Васильев и др., 1977; Безделева, Харкевич, 1978; Куренцова, 1981; Флора, мико- и лишенобиота Лазовского заповедника, 1990; Флора охраняемых территорий..., 1998; Галанин и др., 2000). Основные меры охраны «in situ» – ограничение или запрет сбора декоративных, лекарственных и иных полезных растений (Харкевич, Качура, 1981) – далеко не всегда действенны. Кроме контроля за состоянием вида в природе для учетовых можно рекомендовать введение в культуру как меру охраны. Особенно эффективен такой способ в том случае, когда редкие виды имеют какую-либо практическую ценность и могут быть использованы как декоративные, лекарственные, технические и пищевые растения (Харкевич, 1956, 1971; Цицин, 1976 а,б; Храпко, 1979).

.....

Глава 6. БИОМОРФОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *SEDOIDEAE*

6.1. Понятие «жизненная форма», подходы и предпосылки классификации

Термин «жизненная форма» (Lebensform) был предложен Е. Warming в 1884 г., по его определению, это — «форма, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни от семени до отмирания» (цит. по: Серебрякова, 1980).

«Жизненная форма» (ЖФ) — многозначная категория, включающая в себя понятие, классификационную единицу и конкретный организм. Как понятие «жизненная форма» — фундаментальная категория в биоморфологии. Как классификационная единица — наименьшая, неделимая конвергентная таксономическая единица эколого-морфологической (биоморфологической) иерархической классификации. В отличие от «вида» «жизненная форма» отражает фенотипическое сходство, а не генетическое родство (Хохряков, 1981).

Каждый организм характеризуется уникальной, свойственной только ему ЖФ (биоморфой), это — «совокупность некоторого числа признаков, определяющих внешний облик (габитус) растения и отражающих его приспособления к условиям местообитания» (Серебрякова, 1980, с. 76), однако если организм всегда принадлежит к единственно возможному виду, то вид может характеризоваться несколькими жизненными формами в зависимости от условий произрастания. Вариации жизненных форм в пределах вида могут послужить источником как дивергентной эволюции видов, так и конвергентной эволюции жизненных форм (цит. по: Серебрякова, 1980).

Существуют два основных подхода к определению понятия «жизненная форма»: 1) классификационный, принимающий, что растение характеризуется биоморфой, присущей взрослому генеративному растению (Серебряков, 1962, 1964; Серебрякова, 1980; Шорина, 2000), и 2) индивидуалистический, принимающий, что растение в течение жизни проходит различные этапы, являющиеся отдельными биоморфами, названными «фазами морфогенеза» или

.....

«онтобиоморфами» (Серебрякова, 1980; Хохряков, 1981; Мазуренко, 1986; Шорина, 2000).

Мы, вслед за И.Г. Серебряковым (1964, с. 146), жизненной формой считаем — «габитус определенной группы растений (включая подземные и надземные органы), возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям».

Габитус определяется «конструкцией» организма (Хохряков, 1994), сочетанием закономерно повторяющихся единиц (метамеров или модулей разного порядка). Структурные единицы, формирующие жизненные формы — побеги и побеговые системы. Наиболее важные из них: 1) одноосный (моноподиальный) побег [универсальный модуль]; 2) комплекс сохраняющегося одноосного побега и 3) комплекс побеговой оси одного видимого порядка [основные модули] (Шафранова, 1980, 2001; Шафранова, Гатцук, 1994; Гатцук, 1994; Савиных, 2000).

Для корневищных трав основной модуль — это монокарпический побег, парциальный куст или система парциальных кустов, для полудревесных — комплекс побеговой оси одного видимого порядка.

Мы, вслед за В.А. Недолужко (1997), считаем, что при классифицировании жизненных форм необходимо использовать преимущественно признаки вегетативной сферы растения, а именно: тип универсального и основного модулей, особенности их сочетания э (архитектурные модели), характер нарастания и ветвления системы побегов (модели побегообразования), особенности подземных органов, отражающие приспособления растений к современным или историческим условиям среды обитания.

Из всего разнообразия систем жизненных форм, существующих в современной биоморфологии, нами использованы классификации И.Г. Серебрякова (1964) и К. Raunkiaer (1934). Их сочетание, по нашему мнению, позволяет наиболее полно охарактеризовать растение. Система И.Г. Серебрякова отражает интегральную реакцию организма на среду обитания, она характеризуется не только физиономическими признаками, но и рядом биологических свойств: длительностью жизни универсального, основного модулей и растения в целом, ритмом развития, способом питания, способом ве-

.....

гетативного размножения и т.д. Эта система иерархична и преследует цель показать общее направление эволюции жизненных форм.

Главные признаки, положенные в основу классификации К. Raunkiaer (1934), — положение почек возобновления относительно поверхности почвы и способ их защиты от воздействия неблагоприятных условий среды. Однако, как заметил Ж. Манжено (цит. по: Серебрякова, 1972), эти признаки настолько существенны, что с ними оказался прочно коррелятивно связанным целый комплекс других очень важных признаков, в том числе и физиономических.

Наибольшие затруднения при классифицировании биоморф растений сезонного климата вызывает разделение на «древесные» и «травянистые», так как, несмотря на длительную историю существования науки о жизненных формах, биоморфологи не пришли к единому мнению о понятии «травянистого растения». В связи с этим за основу мы взяли определение Л.Е. Гатцук (1976): травянистые многолетники: 1) растения с удлинёнными и полурозеточными побегами, надземная ортотропная часть осей которых живет только один вегетационный период; 2) растения, у которых могут сохраняться многолетние ползучие или плагиотропные части, плотно прижатые к земле или расположенные под поверхностью и укореняющиеся; 3) растения с розеточными побегами, оси которых тесно прижаты к субстрату. Бесспорно, что к «травянистым» должны быть отнесены гемикриптофиты, криптофиты и терофиты. Однако определить степень «плотности» прижатия к субстрату не всегда бывает просто, особенно в условиях скальных или каменистых местообитаний, и в этом случае различить «полудревесные» и «травянистые» биоморфы как по физиономическим, так и по анатомическим признакам не всегда легко. Критерий, предложенный А.П. Хохряковым (1976), — существование у трав цикличности в нарастании, отмирании и втягивающей деятельности осевых (побеговых и корневых метамеров) — также далеко не всегда применим к растениям, обитающим на каменистых грунтах.

Процессы возникновения и преобразования, а также взаимосвязи различных биоморф могут изучаться как в масштабах ценозов и флор, так и в узких таксономических группах. В первом случае спектр биоморф в пределах ценоза или флоры отражает реакцию различных организмов на влияние сходных условий окружающей среды и позволяет выявить общие тенденции приспособления растений к ним; во втором — отражает возможные преобразования групп близких организмов под влиянием различающихся условий.

.....

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). Такие ряды, как правило, не являются цепью предков-потомков и не могут быть приравнены к собственно филогенетическим. Хотя часто, в случае дивергентного образования жизненных форм в пределах узкой систематической группы, процесс формирования новых видов и биоморф, по-видимому, может совпадать.

Признаки вегетативной сферы, жизненных форм и форм роста всегда имели большое значение в систематике семейства. Так, S. Schonland (1891) в обработке толстянковых для первого издания «Die natürlichen Pflanzenfamilien» детально описал развитие хамефитных *Sedum*. Т. Nakai (1938), изучая японские виды *Rhodiola*, впервые указал на аксиллярную природу генеративных побегов и описал чешуевидные корневищные листья. G. Hegi (1921–1923) в обработке семейства Crassulaceae флоры Центральной Европы разделил *Sedum* s. l. на три группы соответственно способу перезимовки: хамефиты, гемикриптофиты и терофиты. Данным автором описан ход онтогенеза многолетних очитков. Он указал, что некоторые виды формируют плотные куртины, или «маты», а также выделил два типа побегов: 1) стерильные плагиотропные и укореняющиеся, многолетние и 2) цветonoсные ортотропные, однолетние. Н. Ohba (1977, 1978) в обработке *Sedoideae* Восточной Азии в качестве одного из важнейших признаков, характеризующих выделенный им род *Hylotelephium*, привел описание однолетних цветonoсных побегов, развивающихся из перезимовавших пазушных почек на прошлогодних участках побегов или из придаточных почек на корневищах. В классификации европейских, северо-африканских и западно-азиатских *Sedoideae* V. Grulich (1984) указал, что большинство представителей подсемейства хамефиты, однако роды *Hylotelephium* и *Aizopsis* включают в себя главным образом гемикриптофиты с эпи-, гипогегенными корневищами, а криптофитные жизненные формы характерны для примитивных групп с плоскими листьями (*Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Aizopsis*).

Специальные работы, посвященные биоморфологии толстянковых, немногочисленны, они охватывают, как правило, небольшие таксономические или географические группы. Так, G. Knaben (1966), изучая малолетние очитки Скандинавии, выделил одно- и двулетние типы. Автор высказал предположение, что двулетники являют-

.....

ся переходными между гемикриптофитами и терофитами, а также проанализировал ход онтогенеза выделенных им типов. R.T. Clausen (1977) подробно изучен морфогенез мексиканских двулетних видов. Наиболее полная классификация жизненных форм *Sedum* s. l. (включая *Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Aizopsis*, *Orostachys*, *Pseudosedum* и др.), построенная на основе анализа биоморфологических признаков 70 видов рода, представлена W. Bottcher и E. Jager (1984), авторами рассмотрено распространение биоморф в соответствии с климатическими условиями, выявлено 10 типов четко различающихся жизненных форм, коррелирующих с ритмами климата:

1) вечнозеленые кустарники и карликовые деревья с выраженно суккулентными «круглыми» (вальковатыми) или плоскими листьями, *Pachyphyllum*-тип;

2) вечнозеленые, образующие дерновинки хамефиты с ползучими безрозеточными побегами и «круглыми» листьями, *Rupestre*-тип;

3) вечнозеленые с розеточными побегами, *Atlanticum*-тип;

4) вечнозеленые или почти вечнозеленые, образующие дерновинки плосколистные хамефиты, *Spigium*-тип;

5) летнезеленые симподиально возобновляющиеся травы, *Telephium*-тип;

6) летнезеленые карликовые кустарники, *Populifolium*-тип;

7) летнезеленые, моноподиально возобновляющиеся травы, *Rhodiola*-тип;

8) зимнезеленые «круглолистные» хамефиты, *Amplexicaule*-тип;

9) плосколистные терофиты, *Drymarioides*-тип;

10) «круглолистные» (вальковатолистные) терофиты (малолетние), *Annuum*-тип.

Еще более подробная и обстоятельная работа была выполнена Н. 't Hart (1994). На основании изучения особенностей морфологии, анатомии и особенностей роста и развития 74 европейских *Sedoideae* названным автором были выделены 10 комбинаций жизненных форм и форм роста (рис. 28). Н. 't Hart отмечает, что представленные жизненные формы в целом соответствуют таковым, предложенным W. Bottcher и E. Jager. Основное отличие классификации Н. 't Hart в использовании анатомических признаков.

Все известные нам классификации жизненных форм отдельных родов и семейства Crassulaceae в целом, разработанные российскими авторами (Безделева, 1993; Гончарова, 1996б, 1997, 2000а; Бялт, 1999а, 2004б; Адонина, 2002), основаны на системе И.Г. Серебрякова (1962, 1964). Классификации отражают различные аспекты формирования

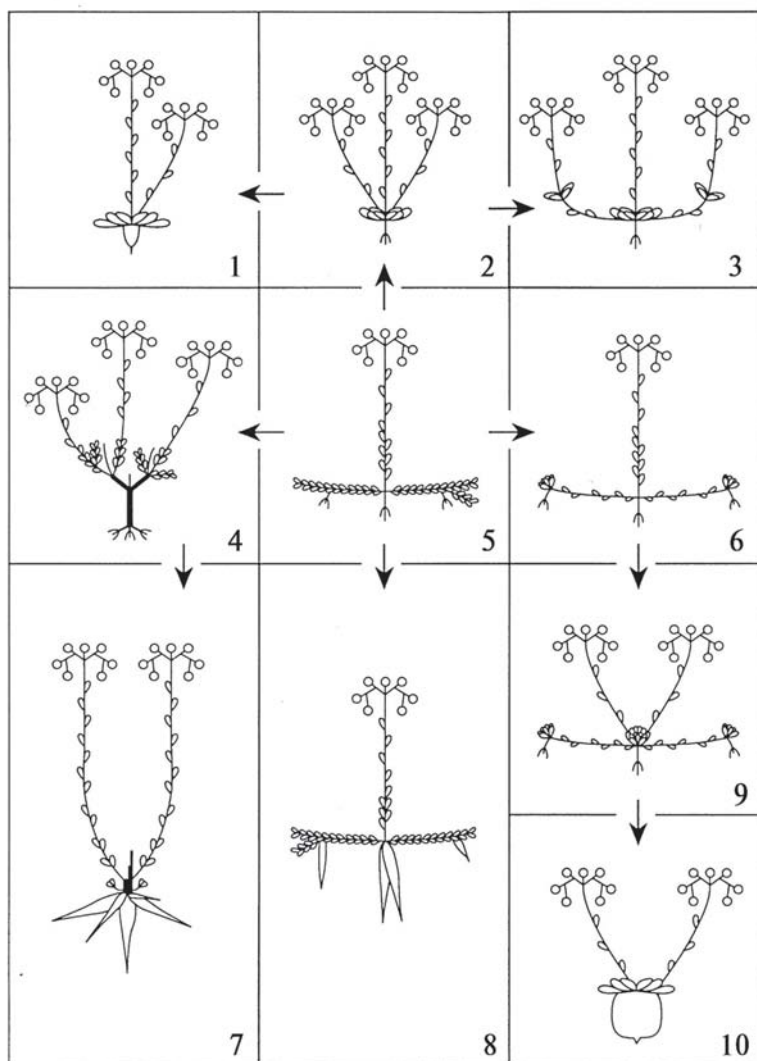


Рис. 28. Жизненные формы и формы роста евро-азиатских *Sedoideae* (Hart, 1994).

1–3 – однолетники и гапаксонтные формы; 5 – малоспециализированные многолетние формы; 6, 9–10 – розеточные, стolonные и моноподиальные формы; 4, 7 – кустарниковые, древесные и корневищные формы; 7, 8 – клубнекорневые формы

.....

и функционирования биоморф (структурно-морфологические, фитоценоотические и др.) и в целом соответствуют друг другу.

Обзор биоморф дальневосточных *Sedum* s. l. (включая *Hylotelephium* и *Aizopsis*) для целей систематики дан Т.А. Безделева (1993). На основании анализа строения подземных и надземных органов 14 видов автором сделан вывод о большом значении признаков биоморф для дифференциации видов рода и выделены 5 типов жизненных форм: 1) стержнекорневые травянистые поликарпики с моноциклическими удлинёнными монокарпическими побегами; 2) корневищно-стержнекорневые травянистые поликарпики с удлинёнными моноциклическими монокарпическими побегами; 3) корневищно-стержнекорневые травянистые поликарпики, с полурозеточными моноциклическими монокарпическими побегами; 4) короткорневищные травянистые поликарпики с удлинёнными моноциклическими монокарпическими побегами и мочкой в разной степени утолщённых придаточных корней; 5) вегетативно размножающиеся короткорневищные травянистые поликарпики с удлинёнными монокарпическими побегами.

Обзор литературных источников, посвящённых биоморфам толстянковых, показал, что отсутствует единообразие в классифицировании жизненных форм, это значительно затрудняет сравнение результатов и поиск закономерностей биоморфологической эволюции семейства. Но достичь его довольно трудно, так как значительное разнообразие подходов к классификации приводит к разнообразию названий биоморф.

6.2. Классификация жизненных форм дальневосточных *Sedoideae*

Суммируя данные, приведённые в гл. 3, можно сказать, что изученные виды имеют существенные различия в продолжительности жизненных циклов, периодичности плодоношения, способах возобновления. Монокарпические побеги дальневосточных *Sedoideae* и их системы характеризуются различными сочетаниями следующих признаков:

- 1) побеги могут быть удлинёнными или полурозеточными;
- 2) побег, как правило, моноциклический, редко ди- или полициклический;

- 3) надземные части побега отмирают полностью или частично;
- 4) корневища эпигеогенные (обычно наземные) либо гипогеогенные (подземные);
- 5) возобновление системы побегов моноподиальное, симподиальное или смешанное;
- 6) ветвление системы побегов мезосимподиальное или базисимподиальное;
- 7) подземные органы представлены корневищами, каудексами, запасными корнями, кистевой или редко стержневой корневой системой;
- 8) почки возобновления расположены на многолетних частях побегов (резидях), они могут быть погружены или полупогружены в почву, располагаться выше или на уровне субстрата.

Основываясь на собственных исследованиях (см. также гл. 3), анализе литературных данных и используя обозначенные выше подходы, мы предлагаем следующую классификацию биоморф дальневосточных *Sedoideae*.

Таблица 6

Классификация жизненных форм *Sedoideae* флоры российского Дальнего Востока

отдел ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

тип Полукустарники и полукустарнички (хамефиты)

класс Полукустарнички с ассимилирующими побегами суккулентного типа

подкласс Суккулентнолистовые полукустарнички

Aizopsis middendorffiana ssp. *middendorffiana*, *A. middendorffiana* ssp. *arcuatum*, *A. middendorffiana* ssp. *sichotensis*, *A. kurilensis*

отдел НАЗЕМНЫЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

тип Травянистые поликарпики

класс Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами суккулентного типа

подкласс Суккулентнолистовые травянистые облигатные поликарпики

группа Полурозеточные хамефиты

подгруппа Образующие дерновинки (латки) *Orostachys aggregata*, *O. furusei*, *O. paradoxa*

группа Длиннопобеговые хамефиты *Hylotelephium cyaneum*, *H. pluricaule*

группа Длиннопобеговые гемикриптофиты

подгруппа Подушковидные *R. quadrifida*

подгруппа Корневишные

-
- вариант Моноподиально корневищные *Rhodiola rosea* ssp. *sachalinensis*, *R. rosea* ssp. *krivochizhinii*, *R. integrifolia*, *R. angusta*, *R. ishidae*, *R. stephanii*
- группа Длиннопобеговые криптофиты
- подгруппа Короткокорневищные
- вариант Симподиально корневищные *Aizopsis aizoon*, *A. kamtschatica*, *A. litoralis*, *A. x pilosa*, *Hylotelephium erythrostictum*, *H. pallescens*, *H. ussuriense*, *H. viviparum*, *H. verticillatum*
- вариант Корневищно-клубнекорневые *Hylotelephium triphyllum*, *H. pseudospectabile*
- подкласс **Суккулентнолистные травянистые факультативные поликарпики (олигокарпики)**
- группа Полурозеточные гемикриптофиты *Orostachys malacophylla*, *O. gorovoi*, *O. spinosa*, *O. japonica*
- тип **Травянистые монокарпики**
- класс **Травянистые монокарпики с ассимилирующими побегами суккулентного типа**
- группа Полурозеточные гемикриптофиты-терофиты *Orostachys maximowiczii*

Как видно из табл. 6 (см. также рис. 29), большинство дальневосточных *Sedoideae* — суккулентнолистные поликарпические травы. Подобные биоморфы обычны и для семейства в целом, около 70 % видов Crassulaceae относятся к отделу «Наземные травы» (Бялт, 2004б). Наиболее обычны корневищные криптофиты, менее представлены — гемикриптофиты. Для видов этих групп характерны отсутствие системы главного корня и наличие четко выраженного ризома, состоящего из значительного числа годичных приростов.

Как отмечено выше, корневища представителей этих групп различаются типом нарастания, в соответствии с ним мы разделяем биоморфы с симподиально (рис. 29, в,е) и моноподиально (рис. 29, д) нарастающими корневищами. Хотя многолетние органы представителей обеих групп близки морфологически, но они имеют существенные анатомические особенности (см. также гл. 3) и, вероятно, различное происхождение.

И.Г. Серебряков относит к отделу «наземных травянистых растений» растения, которые «совершенно лишены надземных одревесневших многолетних осей; все надземные стебли травянистые и покровные ткани их первичные, без перидермы» (1964, с. 170). Однако существует «серьезный конфликт» между биоморфологическими и анатомическими критериями, так как «одревеснение» и перидерма часто присутствуют и в однолетних, типично «травяни-

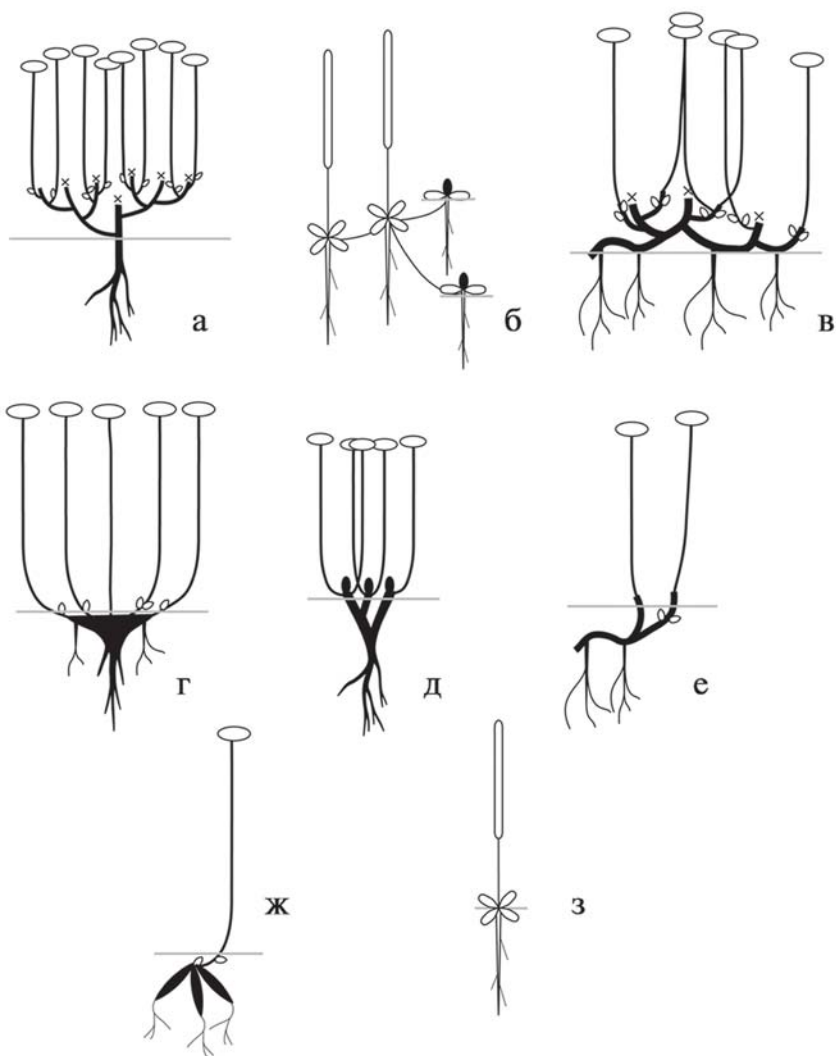


Рис. 29. Жизненные формы дальневосточных *Sedoideae*.

а – полукустарнички; б – образующие дерновинки полурозеточные хамефиты; в – длиннопобеговые суккулентнолиственные хамефиты; г – каудексообразующие гемикриптофиты; д – моноподиально корневищные гемикриптофиты; е – симподиально корневищные криптофиты; ж – корневищно-клубнекорневые криптофиты; з – полурозеточные гемикриптофиты

.....

стых» побегах (например, у *Aizopsis aizoon* и *Hylotelephium triphyllum*, см. также гл. 3).

Широко принимается, что многолетние травянистые растения сезонного климата — гемикриптофиты и криптофиты, однако изучение разнообразия жизненных форм в различных таксонах показало и существование здесь травянистых хамефитов (Гончарова, 1997; Савиных, 2000). Способность образовывать дерновинки (куртины, латки) часто упоминается при описаниях биоморф толстянковых (Knaben, 1966; Горбачевская и др., 2000). При этом формируется особый тип жизненных форм «травянистых хамефитов», характеризующийся наличием одно-, редко двулетних вегетативно-генеративных побегов и малолетних наземных побегов, своеобразных «наземных корневищ», слагающихся из некоторого числа годичных приростов (рис. 29, в). Подобно типичному «подземному» корневищу «наземное» нарастает у верхушки и отмирает у основания, но, в отличие от «подземного», его способность к ветвлению и вегетативному размножению хорошо развита, а анатомические особенности [сильная паренхиматизация стелы, отсутствие типичных годичных колец, вторичное утолщение, преимущественно, за счет образования мощной коровой паренхимы и корки, пучковое строение стелы у *Orostachys paradoxa* (см. рис. 17, гл. 3)] указывают на «травянистость» такого корневища.

Как видно из табл. 6, *Hylotelephium triphyllum* и *H. pseudospectabile* классифицированы нами как корневищно-корнеклубневые криптофиты, они характеризуются наличием специализированных запасающих корней, развивающихся на очень коротких корневищах. Эти биоморфы очень редко встречаются среди очитковых, из почти 500 представителей *Sedoideae* не более 10 имеют подобные жизненные формы (Hart, 1994).

Для «полудревесных» биоморф характерно то, что удлинённые ортотропные надземные оси на значительной части их длины остаются травянистыми (или слабо одревесневают) и отмирают ежегодно, сохраняются и одревесневают только базальные части надземных осей (Серебряков, 1964). «Полудревесные» растения также довольно редки среди толстянковых, произрастающих в условиях умеренного климата, полукустарнички обычны среди субтропических и тропических *Crassulaceae*, но сезонные и бессезонные полукустарнички существенно отличаются как морфологически, так и анатомически (Bottcher, Jager, 1984; Hart, 1994).

.....

Единственный вид — *Rhodiola quadrifida* — отнесен нами к подгруппе подушковидных растений. Это — высокоспециализированные биоморфы, адаптированные к жизни в экстремальных экологических условиях (Волков, 2003). Прошлогодние отмершие побеги *Rhodiola quadrifida* не опадают (как это типично для большинства других очитковых), а многие годы сохраняются на растении. Между этими побегами скапливаются листовая опад и мелкозем, обеспечивая защиту почкам возобновления и возможность более активного образования придаточных корней. Характерной особенностью подушковидных растений является также развитие мощного стержневого корня, имеющего «якорную» функцию. К. Raunkiaer (1934) относил подушковидные растения к хамефитам, однако, на наш взгляд, хотя их почки возобновления располагаются значительно выше уровня почвы, но они погружены в субстрат, скапливающийся внутри подушки, а следовательно, являются гемикриптофитами.

Как уже было отмечено нами выше, некоторые представители рода *Orostachys* могут вести себя либо как монокарпики, либо как поликарпики. И возможно, что большая или меньшая степень поликарпичности является реакцией на условия обитания. В соответствии с этим мы классифицируем их как «травянистые факультативные поликарпики с ассимилирующими побегами (дициклическими монокарпическими) суккулентного типа». Кроме того, у некоторых представителей варьирует и продолжительность жизни монокарпического побега, они могут быть либо моно-, либо дициклическими (*O. maximowiczii*).

Жизненные формы большинства изученных представителей *Sedoideae* из естественных местообитаний весьма стабильны, однако существует и ряд лабильных видов. Так, *Aizopsis litoralis* в условиях скальных и щебнистых местообитаний является короткокорневищным растением, а на прибрежных песках, при погребении и укоренении плагиотропной части побега, у него образуется разветвленное корневище, длина годовичного прироста которого может достигать 12–15 см, то есть возникает длиннокорневищная биоморфа. Еще более разнообразны варианты жизненных форм *A. kamtschatica*, в зависимости от условий обитания он может формировать полукустарничковые, короткокорневищные или переходные между двумя типами жизненные формы.

Значительные вариации биоморф наблюдаются в условиях культуры на улучшенном агрофоне. Например, у *Aizopsis selskiana* при

.....

благоприятных условиях перезимовки подобно хамефитам образуются почки возобновления гораздо выше уровня почвы. Наблюдается общая тенденция своеобразной «хамефитизации» гемикриптофитов и даже криптофитов.

Рассматривая разнообразие жизненных форм внутри таксономических групп различного ранга, необходимо отметить их биоморфологическую полиморфность. Можно сказать только то, что дальневосточные представители родов *Hylotelephium*, *Aizopsis* и *Rhodiola* характеризуются длиннопобеговыми биоморфами, а род *Orostachys* — полурозеточными, однако, как показали недавние молекулярно-филогенетические исследования (Mayzumí, Ohba, 2004), *Orostachys* — парафилитическая группа, и вполне вероятно, что единообразие жизненных форм в группе является результатом параллельного развития. Стоит также отметить, что все *Rhodiola* обладают преимущественно моноподиальным нарастанием, которое, вероятно, следует считать синапоморфным признаком рода.

Современное распространение основных типов биоморф в евроазиатской части ареала подсемейства, свидетельствует о их климатической обусловленности (Bottcher, Jager, 1984). Наиболее широко распространены корневищные гемикриптофиты, что обусловлено, вероятно, их максимальной приспособленностью к условиям сезонного климата. Интересно, что широколистные летнезеленые многолетники сконцентрированы на восточной оконечности континента, тогда как вальковатолистные терофиты произрастают главным образом на западной его стороне. Около 40 % всех представителей *Sedoideae* флоры Европы — вальковатолистные терофиты (Bottcher, Jager, 1984; Hart, 1991).

Понятие жизненной формы неразрывно связано с понятием вегетативной подвижности, включающим в себя интенсивность разрастания, захвата и удержания территории и естественное вегетативное размножение (Смирнова, 1987) [см. также гл. 6.4]. Среди изученных видов *Sedoideae* мы выделяем следующие группы (терминология и определения по: Смирнова, 1987).

1. Вегетативно неподвижные — каудексообразующие гемикриптофиты и полурозеточные, не образующие дерновинки гемикриптофиты. Разрастание незначительное, только за счет увеличения размеров каудекса или вообще отсутствует у полурозеточных. Полегающие побеги способны укореняться и образовывать дочерние каудексы, за счет этого возможно некоторое продвижение в пространстве, но значительной роли в распространении вида оно не

.....

имеет. Вероятна и сенильная партикуляция, она не сопровождается омоложением потомства и не играет существенной роли в самоподдержании популяции. К этой группе нами отнесены: *Aizopsis selskiana*, *Orostachys gorovoi*, *O. japonica*, *O. maximowiczii*, *O. malacophylla*, *O. spinosa*, *Rhodiola rosea* ssp. *rosea*, *R. quadrifida*.

2. Вегетативно малоподвижные — корневищные гемикриптофиты, короткорневищные и корнеклубневые криптофиты, а также полукустарнички с прямостоячими побегами. Интенсивное разрастание отсутствует, имеют место сенильная и нормальная партикуляции. По мнению Т.И. Серебряковой (1986), последний тип размножения полезен виду, поскольку обеспечивает некоторое омоложение потомства, и индивид долго может удерживать площадь обитания, но такое размножение не приводит к захвату новых площадей. К данной группе нами отнесены *Rhodiola angusta*, *R. ishidae*, *R. integrifolia*, *R. rosea* ssp. *krivochizhinae*, *R. rosea* ssp. *sachalinensis*, *R. stephanii*, *Aizopsis aizoon*, *A. litoralis*, *A. middendorffiana* ssp. *sichotensis*, *Hylotelephium erythrostictum*, *H. pallescens*, *H. pseudospectabile*, *H. triphyllum*, *H. ussuriense*.

3. Вегетативно подвижные — эта группа объединяет полукустарничковые хамефиты с приподнимающимися побегами, полурозеточные образующие дерновинки гемикриптофиты, травянистые хамефиты и короткорневищные криптофиты со специализированным вегетативным размножением:

3а. Виды, подвижность которых обеспечивается интенсивным нарастанием и ветвлением скелетных осей (плагиотропных и укореняющихся). Это, как правило, растения скальных местообитаний. Скальные породы имеют тенденцию к разрушению, и партикуляция дает возможность растению расселяться на движущемся субстрате. Образование наземных и эпигеогенных разветвленных корневищ позволяет использовать минимальный поверхностный слой почвы (*Hylotelephium cyaneum*, *H. pluricaule*, *Orostachys aggregata*, *O. furusei*, *O. paradoxa*), а подземных (эпи-, гипогеогенных) корневищ, любые доступные щели между камнями (*Aizopsis middendorffiana* ssp. *middendorffiana*, *A. kamtschatica*, *A. kurilensis*).

3б. Виды, подвижность которых обеспечивается специализированными вегетативными пропадами, размножающиеся глубоко омоложенными вегетативными диаспорами, образующимися на различных стадиях онтогенеза (сарментация, гомофазная вивипария). Вегетативные диаспоры часто заменяют семена. Длительность жизни клона становится неопределенно долгой, а интенсивность рассеивания вегетативных диаспор обеспечивает максимальную

.....

вегетативную подвижность. К этой группе нами отнесены *Hylotelephium verticillatum* и *H. viviparum*, *Orostachys spinosa*.

Необходимо отметить, что некоторые представители рода *Orostachys* в зависимости от реализующейся жизненной формы проявляют различную вегетативную подвижность и могут быть отнесены либо к вегетативно неподвижным (при отсутствии вегетативного размножения), либо к вегетативно подвижным (при его наличии).

Анализируя современное распространение видов, характеризующихся различными биоморфами, можно констатировать, что в высокие широты дальше других продвинулись гемикриптофиты, что, вероятно, объясняется лучшей защищенностью их почек возобновления по сравнению с хамефитами и меньшей зависимостью начальных фаз сезонного развития от климатических условий по сравнению с криптофитами (см. гл. 6.5).

К югу, по мере приближения к аридным районам, спектр биоморф сужается, начинают преобладать терофиты, которые, как было сказано выше, образуют южную границу ареала рода, проникая в аридные области, что, по-видимому, свидетельствует о наилучшей адаптированности однолетних жизненных форм к дефициту воды.

6.3. Онтогенез дальневосточных *Sedoideae*

Жизненные формы являются результатом онтогенеза растения — упорядоченной, генетически обусловленной последовательности развития одной или, в случае вегетативного размножения, ряда поколений особей от диаспоры до естественной смерти, осуществляющейся в сложных связях со средой, по наследственно выработанной программе (Серебрякова, 1971; Скрипчинский, 1977; Смирнова, 1987).

Несмотря на значительное разнообразие биоморф *Sedoideae*, их онтогенез отличается удивительным единообразием и может быть сведен к трем типам: онтогенез симподиально возобновляющихся длиннопобеговых биоморф — «Aizoon» тип с двумя подтипами («Sichotense» и «Aizoon»); моноподиально возобновляющихся длиннопобеговых — «Rhodiola» тип с двумя подтипами («Rosea» и «Angusta»); симподиально возобновляющихся полурозеточных биоморф — «Orostachys» тип с двумя подтипами («Paradoxa» и «Maximowiczii»). Различия выделенных типов заключаются главным образом в специфике фаз морфогенеза, через которые проходит растение в течение жизни.

.....

«Aizoon» тип характерен для родов *Aizopsis* и *Hylotelephium*. Все виды «Aizoon» типа имеют симподиально длиннопобеговую модель побегообразования – растение построено из однотипных, повторяющих друг друга структурных единиц (одноосных (моноподиальных) монокарпических побегов). После плодоношения большая часть побега отмирает, из почек возобновления на следующий вегетационный сезон развиваются новые монокарпические побеги. Онтогенез «Aizoon» типа, как правило, простой (без смены поколений клонистов), в этом случае всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, отмирая по завершению цикла развития. Редко он сложный (со сменой поколений клонистов), при котором последовательность этапов развития осуществляется в серии особей нескольких образующихся вегетативно поколений (по: Смирнова, 1987; Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988). В целом онтогенез «Aizoon» типа может быть описан такой последовательностью морфогенетических фаз: диаспора – первичный побег ($p-j$) – первичный симподий (g_1) – главный симподий (куст) (g_2) – партикула (парциальный куст) (g_3-ss) – сенильная партикула (s).

Покоящимися диаспорами отитковых являются семена либо вегетативные пропалулы (выводковые почки). Прорастание семян надземное (эпигеальное) гипокотиллярное. Как правило, дружное, но отдельные проростки могут появляться на несколько месяцев позже, чем основная масса (с апреля по сентябрь). Зародышевый корешок с многочисленными корневыми волосками, он прорывает семенную кожуру и растет положительно геотропно. Разрастающийся гипокотиль выносит на поверхность почвы широкоовальные, мясистые зеленые семядоли. Первый настоящий лист у всходов большинства видов появляется на 15–17-й день. У *H. pallescens* первый настоящий лист появляется позднее (на 20–23-й день), что, вероятно, объясняется меньшим объемом плюмулы зародыша у этого вида (Гончарова, Абанькина, 1999). Длина гипокотилиа может достигать 2 см. Возможно, способность гипокотилиа сильно вытягиваться является приспособлением к росту на скалах, щебнистых и каменистых субстратах, типичных для дальневосточных *Sedoideae*. В таких экотопах семена, попадая в расщелины, при прорастании выносят семядоли на дневную поверхность сильно вытягивающимся гипокотилем. Главный корень тонкий. С разворачиванием семядолей появляются боковые корни, которые вскоре догоняют в росте главный. Через 1,5–2 месяца с начала прорастания трогается в рост почечка. В зависимости от сроков прорастания выделяются два типа

.....

дальнейшего развития: при раннем (апрель–июнь) образуется удлиненный побег, у которого первые 2–3 пары листьев супротивные, далее листорасположение соответствует взрослому; при позднем прорастании (июль–сентябрь) эпикотиль недоразвивается, образуется укороченный побег с двумя-тремя парами супротивных листьев (рис. 30, з, и).

В случае раннего прорастания после образования второй–третьей пары листьев растение переходит в ювенильное состояние (j). Семядоли отмирают, на гипокотиле начинают образовываться придаточные корни, а в пазухах семядолей и первой пары листьев – боковые почки. К концу первого вегетационного периода образуются 8–9 листьев, причем первые пары перекрестно-супротивны, а последующие листья имеют листорасположение, типичное для взрослого растения, то есть очередное с высокими значениями формул филлотаксиса. Наряду с продолжающимся ростом и ветвлением системы главного корня появляются гипокотильные и стеблевые придаточные корни. К концу вегетационного периода гипокотиль и базальная часть втягиваются в почву, образуя зачаток короткого корневища.

При позднем прорастании в первый вегетационный сезон почка не трогается в рост, первичный побег не развивается, а в пазухах семядолей образуются боковые почки, на гипокотиле – придаточные корни. В таком состоянии растение перезимовывает. К началу следующего вегетационного периода семядоли отмирают. В ювенильное состояние (j) особь переходит в следующий вегетационный период, образуя моноподиально нарастающий одноосный (первичный) побег.

При вступлении в генеративный период онтогенез «Aizoon» – типа разделяется на два подтипа: «Sichotense» и собственно «Aizoon».

«Aizoon» подтип. У корневищных и корнеклубневых геофитов (рис. 31) после отмирания надземной части первичного побега, в следующие (второй–третий) вегетационные периоды особь вступает либо в имматурное (im), либо в генеративное состояние (g_1). В рост трогаются почки возобновления, располагающиеся на сохраняющейся прошлогодней (в будущем многолетней) части первичного побега, погруженной в почву. Система главного корня постепенно отмирает, образование корней идет на многолетних частях прошлогодних побегов, наиболее активно – в основаниях монокарпических побегов. Тип корневой системы меняется со стержнекорневой на стержне-кистековую, а затем и на кистековую (см. также гл. 3).

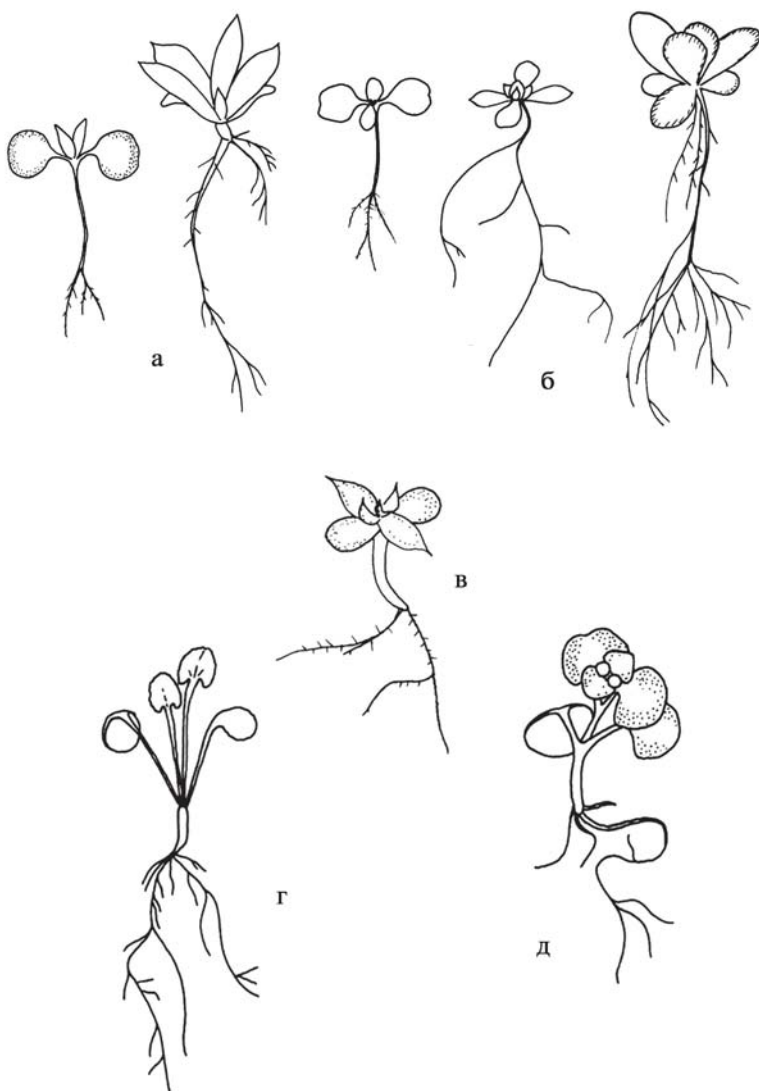
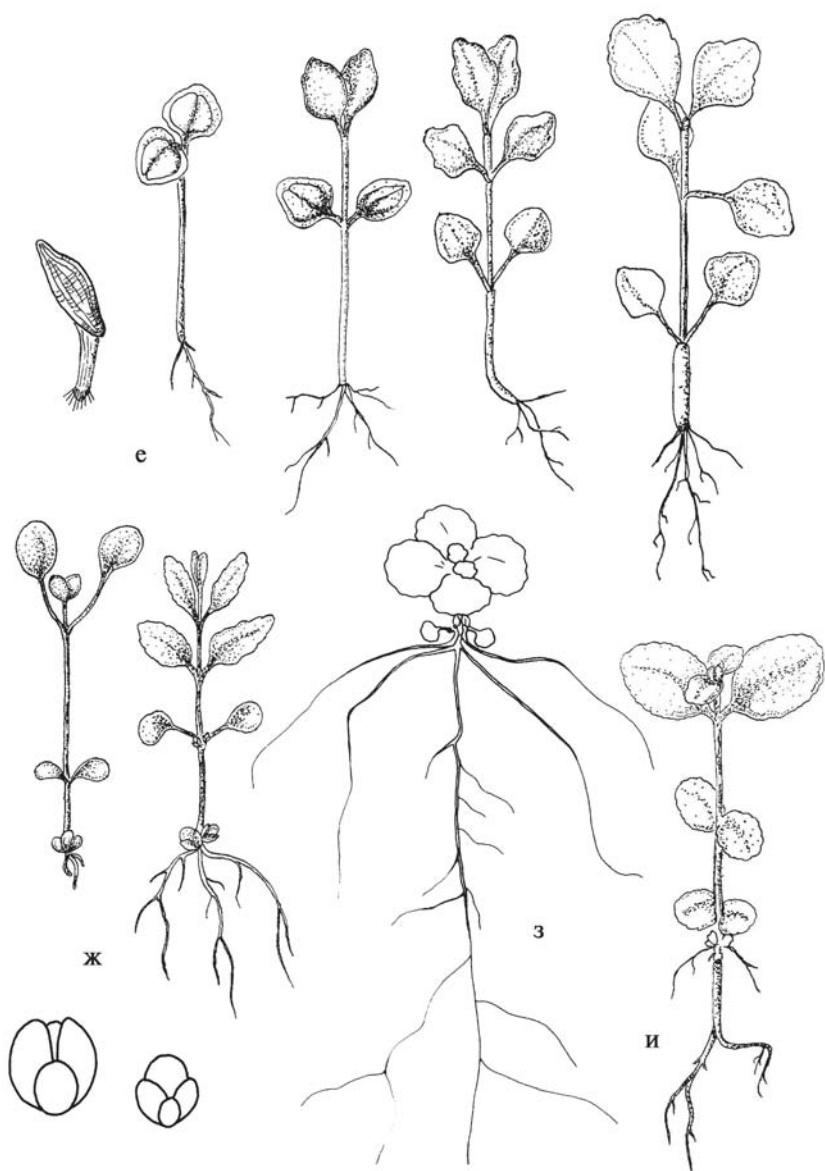


Рис. 30. Проростки и ювенильные растения представителей *Sedoideae*.

а – *Orostachys maximowiczii*; б – *O. malacophylla*; в – *O. spinosa*; г – *Rhodiola rosea*; д – *Aizopsis litoralis*;



е — *Aizopsis aizoon*; ж — *Hylotelephium viviparum*; з, и — *Hylotelephium pallescens*: з — весенний посев, и — подзимний посев

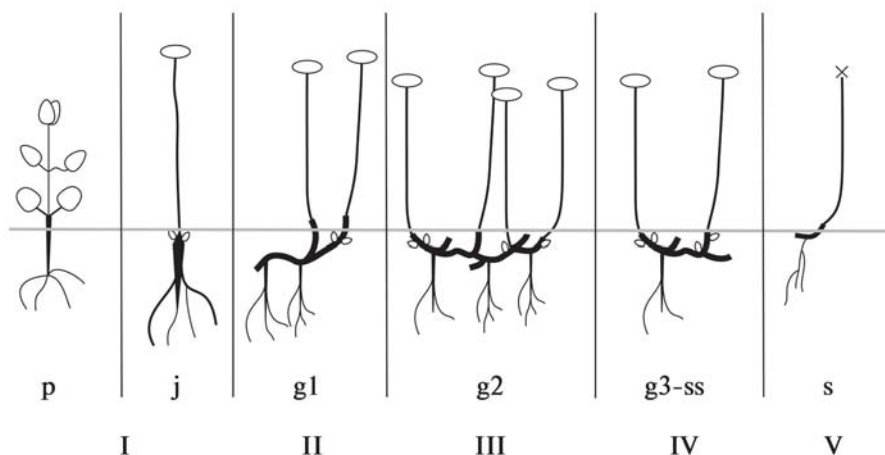


Рис. 31. Онтогенез «Aizoon» подтипа.

I – первичный побег (p-j), II – первичный симподий (g_1), III – главный симподий (куст) (g_2), IV – партикула (парциальный куст) (g_3 -ss), V – сенильная партикула (s)

Во взрослом генеративном состоянии (g_2) растение состоит из 2–50 надземных побегов и корневища (эпи-, гипогегенного), в большей или меньшей степени разветвленного. Процессы новообразования и отмирания уравниваются. Среди видов данного типа наблюдается тенденция к уменьшению числа побегов у особи и сокращению длительности жизни многолетних частей корневища. Например, особи *Hylotelephium pallescens*, *H. viviparum* редко имеют более 5 побегов, а корневище обновляется полностью за 2–3 года.

В последующие (пятый, шестой и т.д.) вегетационные периоды, когда растения достигают старого генеративного и субсенильного состояния (g_3 -ss), активизируются процессы отмирания. Разрушение начинается в наиболее старых частях корневища и распространяется на более молодые. Для видов с этим типом характерны сенильная (ss) и нормальная партикуляция (g_3) (разделение растения на жизнеспособные части). Последняя обеспечивает некоторую вегетативную подвижность и возможность неопределенно долго удерживать территорию. Вегетативное размножение не играет важной роли в жизни этой группы видов, за исключением *H. viviparum* и *H. verticillatum*, размножающихся в основном вегетативно.

.....

«Sichotense» подтип. У полудревесных и травянистых хамефитов (рис. 32) в базальной части первичного побега располагаются 2–3 сближенных узла, формирующих в дальнейшем «скелет» особи (скелетная зона побега). Далее следует удлинённая часть побега – ассимилирующая зона и соцветие. Симподиально ветвясь, особь образует боковые монокарпические побеги (2-го..., N-го порядков). После плодоношения вся «удлинённая» часть побега отмирает, сохраняется только скелетная, несущая почки возобновления. Многолетняя зона каждого монокарпического побега входит в скелетную основу растения, образуя первичный куст. Система главного корня продолжает расти, из базальных частей побегов (подземных и надземных) формируется смешанное корневище. В последующие годы ветвление осуществляется посредством побегов, развивающихся из пазушных почек на скелетных частях побегов.

При вступлении во взрослое генеративное состояние (g_2) особь представляет собой сильно разветвленную систему резидов. Система главного корня хорошо развита (*Aizopsis middendoriana* ssp. *sichotensis*) или полностью заменена вторично стержне-кистекопной системой, сформирован главный симподий (или главный куст).

В последующие годы, у старых генеративных и субсенильных особей (g_3 –ss) процессы отмирания усиливаются, разрушение начинается в наиболее старой части куста и распространяется к периферии. Происходит старческая (пресенильная) партикуляция.

Сенильное состояние (s) слабо выражено, характеризуется утратой способности к цветению и плодоношению и постепенным отмиранием скелетной системы.

У полукустарничков с приподнимающимися побегами и травянистых хамефитов партикуляция может происходить на более ранних этапах (во взрослом генеративном состоянии), что способствует продлению жизни особи и захвату территорий.

«Rhodiola» тип включает в себя онтогенезы каудексообразующих (подтип «Rosea») и моноподиально нарастающих корневищных гемикриптофитов (подтип «Angusta», рис. 33). Главное отличие этого типа в том, что верхушечная почка функционирует, как правило, в течение всей жизни растения, цветущие побеги закладываются в пазухах листьев верхушечной почки. Как и онтогенез «Aizoon» типа, онтогенез «Rhodiola», как правило, простой (редко сложный) и может быть описан такой последовательностью морфогенетических фаз: диаспора – первичный моноподий (p– g_1) – главный моноподий (g_2 – g_3) – партикула (ss) – сенильная партикула (s).

.....

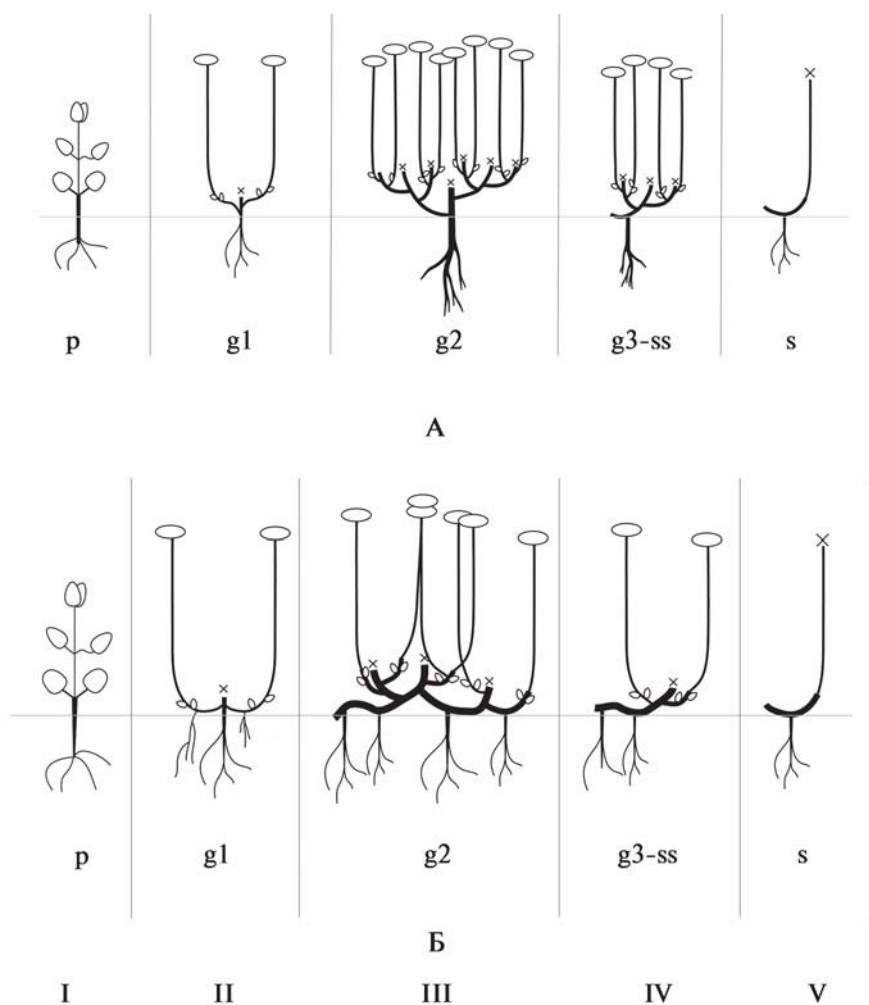


Рис. 32. Онтогенез «Sichotense» подтипа.
 А – полудревесных хамефитов; Б – травянистых хамефитов.
 I – первичный побег (p-j), II – первичный симподий (g_1), III – главный симподий (куст) (g_2), IV – партикула (парциальный куст) (g_3 -ss), V – сенильная партикула (s)

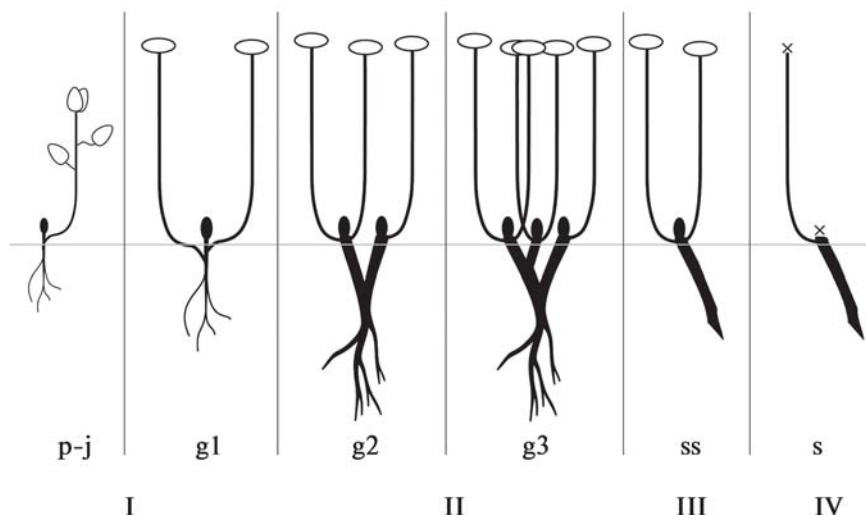


Рис. 33. Онтогенез «Angusta» подтипа.

I – первичный моноподий (p–g₁), II – главный моноподий (g₂–g₃), III – партикула (ss), IV – сенильная партикула (s)

После прорастания семян и образования первой пары настоящих листьев верхушечная почка прекращает видимый рост (p). Семядоли могут сохраняться до конца первого вегетационного периода. В пазухах листьев формируются почки, из которых на следующий год образуются 1–3 вегетативных побега. Растение вступает в ювенильный период (j), который может продолжаться несколько вегетационных сезонов. В культуре растения зацветают, как правило, на 2–3-й год, в естественных условиях ювенильный период может растягиваться на многие годы – до 30 лет, по данным В.Н. Андреевой с соавторами (1987).

Система главного корня у каудексообразующих биоморф (подтип «Rosea») функционирует в течение всей жизни и в совокупности с многолетними основаниями побегов образует каудекс. Каудекс разрастается радиально за счет увеличения числа резид. На нем образуются придаточные корни, и имеется большой запас спящих почек. Из почек ежегодно развиваются 3–10 и более побегов, растения вступают в генеративный период (g), который может продолжаться более сотни лет. По данным Е.Л. Нухимовского с соавторами (1987), са-

.....

мый крупный куст *Rhodiola rosea*, найденный в естественных условиях в высокогорьях Алтая, имел 249 побегов и возраст около 200 лет. Генеративные органы закладываются в почках либо в конце вегетационного периода, предшествующего цветению, либо за год–три до цветения (Андреева и др., 1987). При погружении в субстрат отмирающих обычно частей побегов может происходить образование дочерних каудексов. Нередко наблюдается травматическая партикуляция. Каудексы разламываются при механических воздействиях (движении грунтов, снеготаянии, повреждении животными), и отделившиеся части (партикулы) укореняются.

По мере старения каудекса имеет место ослабление побегообразования, нередко наблюдается сенильная партикуляция. «Каудекс отличается от корневища тем, что не отмирает в базальной части, а вместе с первичной корневой системой функционирует в течение всей его жизни» (Серебряков, Серебрякова, 1965, с. 80). У видов данной жизненной формы, в отличие от всех вышеназванных, отсутствует уравнивание процессов нарастания и отмирания подземной части, нарастание продолжается вплоть до наступления сенильного периода.

Онтогенез **«Angusta» подтипа** в целом сходен с описанным выше «Aizoon» подтипом. Отличия заключаются в типе нарастания корневища, верхушечная почка функционирует большую часть жизни. При неблагоприятных условиях может происходить гибель верхушечной почки, образуются «гемисимподиальные» с вынужденным перевершиниванием побеги (Нухимовский и др., 1987).

«Orostachys» тип включает в себя онтогенезы симподиально возобновляющихся полурозеточных биоморф [полурозеточных хамефитов, гемикриптофитов и терофитов] (рис. 34). В зависимости от экологических условий представители рода *Orostachys* могут проходить различные варианты онтоморфогенеза: простой онтогенез без смены поколений («*Maximowiczii*» подтип) и сложный со сменой поколений («*Paradoxa*» подтип). В первом случае цикл развития складывается из фаз: вегетативного розеточного растения (p–j) и генеративного (вегетативно невозобновляющегося) полурозеточного растения (g). Во втором случае – из фаз: вегетативного розеточного растения (p–j); полурозеточного, вегетативно возобновляющегося генеративного растения (g₁–g₂), партикулы (g₃–ss) и генеративного (вегетативно невозобновляющегося) полурозеточного растения (s).

Семена *Orostachys* прорастают ранней весной, прорастание, как и у представителей других родов и биоморф, дружное, но отдель-

.....

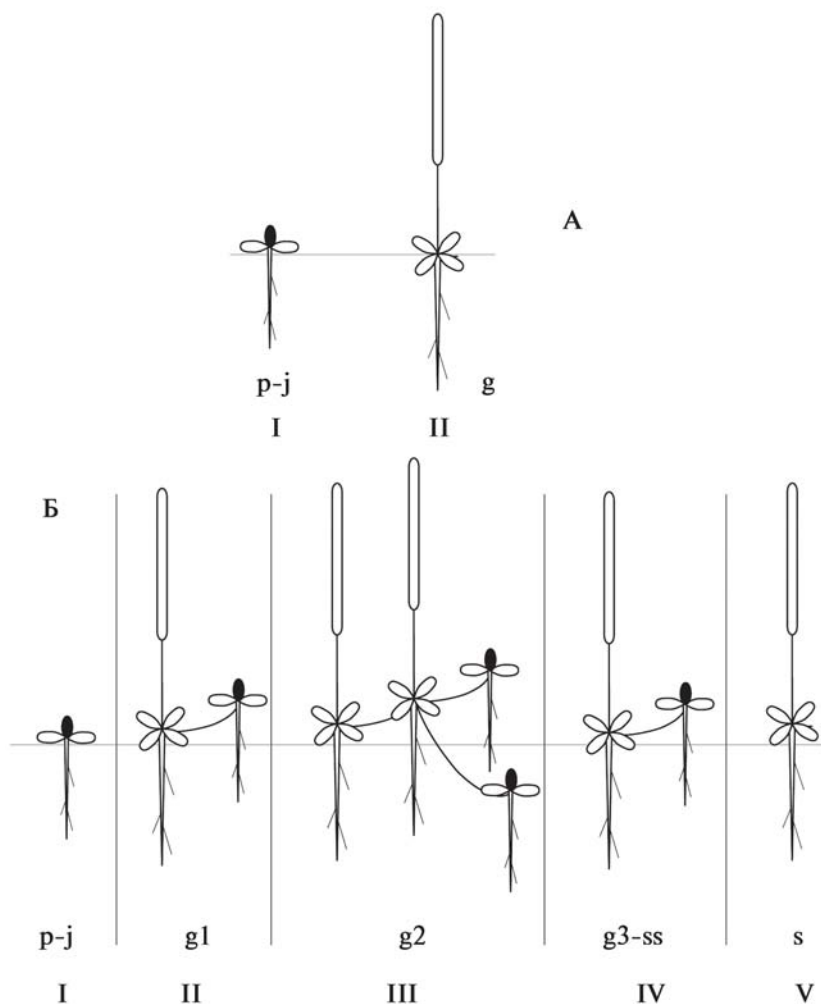


Рис. 34. Онтогенез «Orostachys» типа.

А – «Maximowiczii» подтип. I – вегетативное розеточное растение (p-j), II – генеративное (вегетативно невозобновляющееся) полурозеточное растение (g).

Б – «Paradoxa» подтип. I – вегетативное розеточное растение (p-j); II – полурозеточное, III – вегетативно возобновляющееся генеративное растение (g₁-g₂), IV – партикула (g₃-ss), V – генеративного (вегетативно невозобновляющегося) полурозеточного растения (s)

.....

ные проростки могут появляться в течение нескольких лет. Сидячие семядольные листья могут либо сохраняться до конца первого вегетационного периода, либо отмирать. Главный корень может отмирать или сохраняться до конца жизни растения, но, как правило, он не выделяется из общей массы придаточных корней. Первые настоящие листья образуются через 4–6 недель после прорастания, растение вступает в фазу вегетативной розетки, в которой может находиться от 1 до 3 (редко более, *O. spinosa*) лет, в редких случаях в текущий вегетационный период из верхушечной почки образуется колосовидное олиственное соцветие, и растение вступает в фазу генеративного (вегетативно невозобновляющегося) полурозеточного растения, отмирая после плодоношения (*O. maximowiczii*). В типичном случае растение вступает в генеративный период на 2–3-й год и также отмирает после цветения и плодоношения. Полный цикл развития завершается в течение 1–5 лет («*Maximowiczii*» тип), сенильный период не выражен.

«Paradoxa» подтип. В течение первого вегетационного периода образуется вегетативное розеточное растение (p-j), во второй год из апикальной почки формируется олиственное соцветие, растения цветут и плодоносят, из пазушных почек формируются новые вегетативные розетки. Генеративный побег отмирает после плодоношения почти до основания, оставшаяся часть побега входит в состав наземного корневища. Постепенно из многолетних частей слагается сильно разветвленное наземное корневище с большим количеством вегетативных розеточных и генеративных полурозеточных побегов ($g-g_2$) (дерновинка или латка). Вегетативные розетки могут образовываться на столоновидных побегах, вырастающих из пазух листьев, также формируя более или менее плотную дерновинку. В последующие годы начинается разрушение корневищ, отмирание столонов и образование многочисленных партикул (g_3-ss). Растения существуют в форме «скрытого» клона (термин Е.Л. Нухимовского, 1987). В таком состоянии растения могут существовать бесконечно долго. Сенильное состояние выражено слабо и заключается в ослаблении цветения и плодоношения и снижении интенсивности вегетативного возобновления и размножения.

.....

6.4. Репродуктивная биология дальневосточных *Sedoideae*

Репродуктивная биология — область ботаники, изучающая процессы возобновления и размножения растений. Возобновление — понятие, относящееся к популяции растений, размножение — к растению как организму (Левина, 1981; Терехин, 2000).

Размножение — совокупность процессов, приводящих к увеличению числа потомков. Основные типы размножения цветковых растений — половое и бесполое, первое включает в себя главным образом семенное, второе — вегетативное. Вегетативное размножение делится на размножение специализированными органами (вегетативная вивипария, сарментация и т.д.) и неспециализированными [партикуляция] (Шорина, 2000а).

Для большинства представителей как *Crassulaceae*, так и *Sedoideae* семенное размножение — основной способ размножения, однако большое значение в существовании видов семейства и самоподдержании популяций имеют и различные способы вегетативного размножения.

Семенное размножение дальневосточных *Sedoideae*

Опыление. *Crassulaceae* вообще и *Sedoideae* в частности имеют насекомоопыляемые, хазмогамные цветки, перенос пыльцы осуществляется насекомыми-опылителями в открытой цветке. Как мы уже отмечали выше (гл. 3), цветки большинства представителей восточно-азиатских *Sedoideae* обоеполые, только представители подрода *Rhodiola* рода *Rhodiola* имеют раздельнополые цветки и являются двудомными, что определяет особенности репродуктивной биологии видов подрода. Отдельные цветки очитковых довольно мелкие, их диаметр редко превышает 5–7 мм, однако они у большинства видов яркие (желтые, белые или малиновые) и собраны в крупные (иногда достигающие 15–20 см в диаметре) соцветия, привлекающие насекомых-опылителей. Бледные зеленоватые цветки характерны для видов, размножающихся преимущественно вегетативно (*Hylotelephium verticillatum*, *H. viviparum*). Привлечению опылителей способствует и обильное выделение нектара.

Представителям *Crassulaceae* свойственно как перекрестное, так и самоопыление. Цветки *Crassulaceae*, как правило, протандрические, редко протерогенические (Spongberg, 1978; Виноградова, 1981; Бялт, 2001), то есть в большинстве случаев пыльца созревает рань-

.....

ше, чем рыльце готово воспринять ее, что препятствует самоопылению и в определенной степени способствует перекрестному. При этом первыми раскрываются пыльники наружного круга тычинок и спустя некоторое время – внутреннего, что удлиняет продолжительность периода выбрасывания пыльцы и увеличивает вероятность успешного опыления. Особенности строения соцветий (см. гл. 3), разновременность зацветания отдельных цветков позволяют насекомым переносить пыльцу как в пределах одного соцветия (гейтоногамия), так и между соседними растениями (ксеногамия). С этих позиций колосовидные соцветия представителей *Orostachys* более приспособлены к перекрестному опылению, поскольку, по нашим наблюдениям, насекомые-опылители, двигаясь снизу вверх, сначала посещают цветки, находящиеся в женской фазе развития, а затем – в мужской, более молодые и расположенные выше по соцветию, что практически полностью предотвращает самоопыление. Однако и в данном случае сохраняется его возможность как резервного способа опыления, вступающего в действие при отсутствии перекрестного.

При двудомности растений самоопыление полностью исключено. В подсемействе *Sedoideae* двудомность характерна для видов, обитающих главным образом в условиях высокогорий или морских побережий (подрод *Rhodiola* рода *Rhodiola*). По мнению Н. Ohba (1978), двудомность – более прогрессивный признак, чем двуполость или однодомность, однако, на наш взгляд, полное исключение возможности самоопыления ставит и популяцию, и вид в уязвимое положение.

Как само-, так и перекрестное опыление играют важную роль в жизни вида. Перекрестное опыление повышает уровень гетерозиготности и ведет к эволюционным преобразованиям популяций, образованию новых форм организации, а самоопыление повышает уровень гомозиготности и ведет к распаду вида на множество стойких форм (Шмальгаузен, 1983; Демьянова, 2000).

Прорастание семян. Свежесобранные семена исследованных видов очитковых в своем большинстве имеют высокую лабораторную всхожесть (Гончарова, Абанькина, 1999). Прорастание семян на свету незатрудненное и у большинства видов начинается на 2–3-й (при $t+24^{\circ}\text{C}$) или 4–6-й (при $t+18-20^{\circ}\text{C}$) день опыта. В зависимости от температурных условий проращивания максимальная всхожесть наблюдается соответственно на 2–4-й или 6–8-й день от начала прорастания. Прорастание семян может быть дружным (5–9 дней)

.....

или растянутым (20–90 дней), единичные всходы могут появляться спустя год после посева. Незатрудненное прорастание семян дальневосточных *Sedoideae* обусловлено их строением: тонкими покровами, крупным дифференцированным зародышем, в значительной степени утилизирующим в процессе своего развития питательные вещества запасующих тканей (Гончарова, Абанькина, 1999).

И хотя прорастание семян в лабораторных условиях незатрудненное, в естественных условиях семенам дальневосточных очитковых свойствен покой, обусловленный внешними факторами и обеспечивающий прорастание семян при наступлении максимально благоприятных условий, как правило, весной следующего после созревания вегетационного периода.

Семена *Sedoideae* светочувствительны. Это выражается в полном отсутствии прорастания (*Hylotelephium pallescens*, *H. ussuriense*) или появлении единичных проростков (*Aizopsis selskiana*, *A. aizoon*, *A. litoralis*, *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis*) в темноте. Подобная светочувствительность рассматривается как неглубокий физиологический покой [по классификации М.Г. Николаевой с соавторами (1985)]. Он характеризуется обычно временным сужением диапазона как световых, так и температурных условий прорастания. Причина сужения – особое физиологическое состояние зародыша, проявляющееся в пониженной ростовой активности, сочетающееся с недостаточной газопроницаемостью тканей, непосредственно его окружающих (Kinzel, 1913; Муйжарая и др., 1983; Николаева и др., 1985).

Покой, обусловленный свойствами покровов семян, отмечается у семян некоторых европейских видов *Sedum* s. l. (Николаева и др., 1985), у изученных нами дальневосточных *Sedoideae* не выявлен (Гончарова, Абанькина, 1999). Тонкая спермодерма и маломощный эндосперм не являются препятствием для набухания и прорастания семян.

Условия созревания и хранения семян оказывают большое влияние на прорастание и сохранение ими всхожести. Так, свежие семена *Aizopsis litoralis* из прибрежных местообитаний, собранные нами в 1998 г., обладали невысокой (24–26 %) лабораторной всхожестью, а в некоторых случаях она составляла только 6–8 %. Вероятно, причиной этого явилось углубление физиологического покоя, индуцируемое условиями дозаривания семян, складывающимися в естественных местообитаниях вида на морском побережье (значительная инсоляция, сильный ветер) и приводящими к повышенному иссушению семян. Воздействие на такие семена гибберелином

.....

(100 мг/л, 50 мг/л, 24 ч), замачивание в KMnO_4 и H_2O_2 (24–48 ч), а также скарификация не оказывали заметного влияния на всхожесть. Положительный эффект давала длительная холодная стратификация (1–3 месяца), в результате которой всхожесть возросла до 76 %.

При хранении в лабораторных условиях ($t+18^\circ\ldots +20^\circ\text{C}$, влажность 30–50 %) семена *Hylotelephium* и *Orostachys*, созревающие в октябре–ноябре, сохраняют высокую (более 50 %) всхожесть в течение 35 недель, а семена представителей *Aizopsis* и *Rhodiola*, созревающие в июле–сентябре, – до 20 недель. Снижение жизнеспособности семян *Sedoideae* при сохранении еще высокой всхожести проявляется в удлинении периода прорастания и/или снижении дружности прорастания, а в дальнейшем и в появлении проростков с различными аномалиями. Через год хранения в лабораторных условиях семена изученных видов очитковых становятся невсхожими. Относительно быстрая потеря жизнеспособности семенами исследованных видов также обусловлена их строением.

Хранение семян *Sedoideae* при температуре $+4^\circ\text{C}$ позволяет сохранить высокую всхожесть (более 50 %) до двух лет, а у некоторых *Hylotelephium* и *Orostachys* – до четырех, *Rhodiola* – до 7–8 лет (Андреева и др., 1987).

В лабораторных условиях очитковые обладают высокой потенциальной всхожестью, но в естественных условиях редко можно найти проростки. Объясняется это, по-видимому, тем, что семена редко попадают в благоприятные для прорастания и развития условия, а часть проросших, вероятно, погибает. Кроме того, семена очитков светочувствительны и требовательны к количеству влаги. Излишнее заглубление или сильное высушивание ингибируют прорастание и дальнейшее развитие проростков.

Вегетативное размножение – увеличение числа особей одного растения в результате отделения от материнского растения специализированных или неспециализированных органов. Дальневосточным очитковым присуще как специализированное (вивипария, сарментация), так и неспециализированное (партикуляция в широком смысле, включая парциальцию) вегетативное размножение.

Неспециализированное вегетативное размножение.

Партикуляция – любой процесс деления вегетативного тела растения на жизнеспособные части (Васильев и др., 1988). В зависимости от стадии онтогенеза, на которой она происходит, выделяют сенильную и нормальную партикуляции (Работнов, 1969; Смирнова, 1974, 1987; Васильев, Воронин и др., 1988; Шорина, 2000а).

.....

Сенильная партикуляция происходит при старческом распаде особи, она не сопровождается омоложением потомства, новообразований не происходит, части клона имеют пониженную жизнеспособность. И хотя и происходит увеличение числа особей, как нами отмечено выше, этот тип размножения не имеет существенного значения ни в самоподдержании популяции, ни в захвате новых площадей, ни в распространении видов очитковых. Среди *Sedoideae* сенильная партикуляция обычна для каудексообразующих и подушковидных гемикриптофитов (*Aizopsis selskiana*, *Rhodiola rosea* ssp. *rosea*, *R. quadrifida*).

Нормальная партикуляция происходит на генеративной стадии онтогенеза, обычен такой тип размножения у корневищных гемикриптофитов, короткокорневищных и корневищно-корнеклубневых криптофиты, полукустарничков (*Rhodiola angusta*, *R. ishidae*, *R. integrifolia*, *R. rosea* ssp. *krivochizhinii*, *R. rosea* ssp. *sachalinensis*, *R. stephanii*, *Aizopsis aizoon*, *A. litoralis*, *A. middendorffiana* ssp. *sichotensis*, *Hylotelephium erythrostictum*, *H. pallescens*, *H. pseudospectabile*, *H. triphyllum*, *H. ussuriense* и др.). Как мы уже отмечали, этот тип размножения позволяет виду бесконечно долго удерживать площадь обитания, но не приводит к захвату новых площадей.

Crassulaceae вообще и *Sedoideae* в частности имеют поразительную способность к регенерации, в связи с этим травматическая партикуляция (разделение материнской особи на жизнеспособные неспециализированные части при воздействии человека, животных или природных факторов) — обычный способ неспециализированного вегетативного размножения толстянковых — также имеет существенное значение в жизни как особи, так и популяции.

Специализированное вегетативное размножение.

Сарментация — специализированный способ вегетативного размножения, при котором происходит образование отделяющихся от материнского растения отпрысков (Брагина, 2000; Батыгина, Васильева, 2002). Этот тип размножения очень широко распространен среди толстянковых, однако среди дальневосточных очитковых он довольно редок и встречается главным образом у представителей рода *Orostachys* (см. также гл. 3). У видов этого рода часто образуются легко отделяющиеся от материнского растения дочерние розетки. При сарментации, как и гомофазной вивипарии, дочерние особи резко омоложены (онтогенетическое состояние соответствует ювенильному) и выживаемость их очень велика.

Вивипария. Объем понятия «вивипария» и классификация ее типов и до сих пор остаются дискуссионными, мы, вслед за авторами

.....

«Эмбриологии цветковых растений...» (Батыгина, Брагина, 2000), различаем гетерофазную и гомофазную вивипарию — генеративную и вегетативную соответственно. В результате живорождения генеративная или вегетативная диаспора образует без периода покоя проростки еще на материнском растении (Батыгина, Брагина, 2000).

У толстянковых спорадически бывают случаи генеративной вивипарии, когда в результате стрессового изменения влажности или температуры семена в листовках прорастают на растении до высывания на землю.

Инфлоральная гомофазная вивипария свойственна *Hylotelephium viviparum* — облигатно живородящему виду — вегетативные диаспоры в массе формируются на соцветии, однако, хотя и очень редко, наряду с вегетативными диаспорами растения образуют и единичные жизнеспособные семена. В конце вегетационного периода пропагулы опадают с материнского растения и укореняются, покровные листочки выводковой почки выполняют одновременно защитную и трофическую функции. Весной пропада, подобно семени, прорастает, «проросток», развивающийся из нее, выглядит идентично настоящим проросткам, развивающимся из семян (рис. 30, ж).

Репродуктивная стратегия *Hylotelephium verticillatum* сочетает семенное размножение и каулигенную вивипарию, вегетативные диаспоры образуются в пазухах листьев и в конце вегетационного периода, как и у *Hylotelephium viviparum*, опадают и укореняются (табл. V), растения выглядят сходно с ювенильными особями, развившимися из семян близкородственных видов. Необходимо отметить, что гомофазная вивипария довольно часто встречается в семействе в родах *Sedum* s. str., *Echeveria*, *Bryophyllum* и *Kalanchoe*, не связанных между собой филогенетически и, возможно, является результатом параллельной эволюции.

Значение вегетативного размножения для *Sedoideae*. Принято считать, что вегетативная вивипария является реакцией на стрессовые условия обитания, она наиболее характерна для растений, произрастающих в полярных, высокогорных и пустынных районах с коротким вегетационным периодом (Тихомиров, 1963; Юсуфов, 1972; Батыгина, Брагина, 2000). Появление специализированных типов вегетативного размножения у представителей *Sedoideae* является, вероятно, реакцией на влияние биотических факторов, а именно — конкуренции с другими видами иных жизненных форм, обитающих в данном ценозе. Вегетативные диаспоры очитковых более конкурентоспособны, чем генеративные (семена), и менее требова-

.....

тельны к свету, влаге; способны расти на задерненных участках. Подобно семенам, вегетативные диаспоры в массе возникают на растении и, опадая, дают начало новым особям, значительно омоложенным по сравнению с материнскими (Любарский, 1961; Васильев и др., 1988). Онтогенетическое состояние вегетативных зачатков *Hylotelephium viviparum* соответствует состоянию проростка, а *H. verticillatum* – ювенильного растения, потомство их сильно омоложено по сравнению с материнскими растениями и, соответственно, более жизненно.

Необходимо отметить, что виды, обитающие в одинаковых условиях, далеко не всегда имеют одинаковые репродуктивные стратегии. Например, *H. viviparum* и *H. pallescens*, произрастая часто в сходных местообитаниях, характеризуются различными репродуктивными стратегиями, первый вид размножается преимущественно вегетативно, второй – генеративно. Вероятно, современная стратегия вида является отражением не только условий его обитания, но и истории формирования, а также проявлением принципа комплементарности членов одного сообщества.

Эволюционное значение вегетативного размножения для самоподдержания вида также вызывает массу дискуссий. Одни авторы (Джапаридзе, 1963) считают его «эволюционно обреченным», другие (Юсуфов, 1972) – «эволюционно перспективным». Мы полностью согласны с мнением Р.Е. Левиной (1981, с. 11), что вегетативное размножение «сохранилось и специализировалось у всех групп растений как самый надежный механизм, страхующий вид от вымирания». Несомненным преимуществом вегетативного размножения является «сохранение благоприятного генотипа и увеличение его численности» (Юсуфов, 1972, с. 396), однако отсутствие генотипической изменчивости ограничивает его эволюционную перспективность, в том числе и для представителей *Sedoideae*.

6.5. Ритмы сезонного развития

Периодичность жизненных процессов растений выражается в закономерно повторяющихся морфологически различных этапах развития. Одно из проявлений периодичности – сезонные и годовые циклы, связанные с чередованием периодов роста и покоя. У растений сезонных климатов периодичность роста и развития обусловлена главным образом климатическими факторами, основными

.....

из которых являются температура, влажность и длина дня (Серебряков, 1966; Шульц, 1981; Юсуфов, 1996).

Рост и развитие организма – результат взаимодействия между эндогенными и экзогенными факторами, то есть между его внутренней организацией и внешней средой (Любименко, 1924; Шульц, 1981; Стародубцев, 1984). Скоррелированность взаимодействия наследственно закрепленных свойств организма и современных климатических условий и определяет ритм развития растений – их феноритмотип. Феноритмотип, по определению И.В. Борисовой (1972), – группа видов со сходными длительностью и сроками начала и конца вегетации, сходными ритмами смен вегетации и покоя.

Sedoideae флоры российского Дальнего Востока – длительно вегетирующие растения, активная вегетация которых продолжается всю или большую часть безморозного периода года. Анализ хода сезонного развития дальневосточных очитковых позволяет нам выделить три различных феноритмотипа: 1) осенне-зимне-летне-зеленый – характерный для хамефитов, биологически вечнозеленых, несущих ассимилирующие зеленые органы в течение всего года; 2) весенне-летне-осеннезеленый – характерный для гемикриптофитов и криптофитов, вегетирующих в течение безморозного периода года; 3) весенне-летнезеленый – для каудексообразующих и короткокорневищных гемикриптофитов из рода *Rhodiola*, их вегетация заканчивается задолго до наступления холодов.

В сезонном цикле развития дальневосточных *Sedoideae* выделяются фазы: весеннего отрастания, активного роста побегов, бутонизации, цветения, плодоношения, отмирания монокарпических надземных побегов, зимнего покоя, а у хамефитов дополнительно к названным – фаза осеннего развития монокарпических побегов.

Функционирование монокарпического побега у хамефитов (*Aizopsis middendorffiana*, *A. kurilensis*, *Hylotelephium pluricaule*, *H. cyaneum*, *Orostachys* и др.) начинается осенью. В зимний период рост затормаживается, и растение вступает в фазу «относительно-го» покоя. До начала активного роста побег находится в фазе «розетки» – открытой ассимилирующей почки возобновления. Такие розетки несут как нормально развитые, так и недоразвитые, мелкие, зеленые, фотосинтезирующие листья. Начало весеннего отрастания видов данной группы совпадает с устойчивым переходом средней температуры воздуха через 0°C (24.III–1.IV). Продолжительность периода активной вегетации хамефитов – 160–180 (200) дней, что практически соответствует безморозному периоду, кото-

.....

рый продолжается с момента устойчивого перехода средней температуры через 0°C и до первых заморозков на юге Приморского края с третьей декады марта по третью декаду октября—первую декаду ноября (Василук, 1975; Деркачева, Русанов, 1990; Туркения, 1979, 1991).

Криптофиты и гемикриптофиты (*Aizopsis aizoon*, *A. selskiana*, *Hylotelephium viviparum*, *H. pallescens*, *Rhodiola* и др.) начинают рост ранней весной с момента устойчивого перехода суточных температур через 5°C (13–22 апреля) и заканчивают поздней осенью (19–30 октября). Переход суточных температур через 0°C и 5°C разделяет почти месяц, и, соответственно, почти на месяц позже, чем хамефиты, начинают отрастать отичковые этих жизненных форм (во второй—третьей декаде апреля), что, вероятно, связано с полным оттаиванием почвы. В отдельные годы с поздней весной и быстрым переходом температуры воздуха между 0° и 5°C активная вегетация видов всех жизненных форм начинается почти одновременно.

Период активной вегетации криптофитов и гемикриптофитов из родов *Aizopsis* и *Hylotelephium* также ограничивается первыми заморозками, а гемикриптофиты из рода *Rhodiola*, как отмечено выше, заканчивают вегетацию задолго до наступления морозов, что, на наш взгляд, является отражением формирования видов с весенне-летнезеленым феноритмотипом в условиях с коротким вегетационным периодом, обычным для типичных высокогорных и арктических местообитаний представителей рода *Rhodiola*.

Сравнение сроков развития растений в условиях культуры и естественных местообитаниях подтверждают зависимость начала фазы вегетации от температуры воздуха. Например, различия в наступлении фенофаз у *Rhodiola angusta*, произрастающей на высоте около 1800 м над ур. моря, в условиях культуры и естественных местообитаниях составляют почти месяц. Отмечена также существенная разница в сроках наступления фенофаз у *Rhodiola rosea*, так, например, в условиях Мурманской области начало отрастания этого вида колеблется с 31 мая по 23–25 июля, что связано с полным сходом снега с поверхности почвы (Андреева и др., 1987), начало цветения в условиях г. Владивостока наступает во второй декаде мая, а на вершине г. Облачная — во второй декаде июня. То есть происходит синхронизация эндогенного ритма и существующих условий местообитаний. В суровых условиях высокогорий растения вырабатывают приспособления (осенняя закладка генеративных органов), способствующие ускоренному прохождению цикла развития, однако в годы с низкими летними температурами и частыми снегопа-

.....

дами растения могут вообще не вегетировать, отрастая при наступлении благоприятных условий (Павлов, 1987).

Период активного роста побегов всех видов дальневосточных очитковых ограничивается фазами бутонизации и цветения, только у представителей *Rhodiola* все три фазы идут одновременно, растения выходят из зимы с полностью сформированными соцветиями и иногда даже с окрашенными бутонами. Для видов родов *Aizopsis* период активного роста составляет 50–70 дней, родов *Orostachys* и *Hylotelephium* – 70–120.

В конце весны один за другим зацветают виды рода *Rhodiola*, а затем в начале лета – рода *Aizopsis*. Во Владивостоке первыми зацветают *Rhodiola rosea* subsp. *rosea*, *Rh. rosea* subsp. *sachalinensis* (1–2-я декада мая), *Aizopsis middendorffiana* subsp. *sichotensis* (1–2-я декада июня), за ним – *A. kurilensis* и *A. middendorffiana* subsp. *middendorffiana* (3-я декада июня–1-я декада июля), затем – *A. litoralis*, *A. aizoon* и *A. selskiana* (1-я декада июля). Позже начинают бутонизировать и цвести виды рода *Hylotelephium* (2–3-я декада июля) и *Orostachys* (третья декада августа). Вероятно, видам двух последних родов для вступления в генеративную фазу необходимы большие суммы активных температур, а для *Orostachys* – и гораздо меньшая продолжительность дня, чем для представителей других родов. Общая продолжительность цветения каждого вида дальневосточных очитковых составляет 30–50 дней.

Представители родов *Aizopsis* и *Rhodiola*, вероятно, имеют органический покой и естественно ограниченный вегетационный период. Независимо от наступления и отсутствия заморозков в условиях культуры виды *Rhodiola* заканчивают вегетацию к 3-й декаде августа, виды *Aizopsis* – к 3-й декаде октября. Большинство видов родов *Hylotelephium* и *Orostachys* также имеют органический покой, но вынужденно ограниченный вегетационный период, прерываемый заморозками. Представители *Aizopsis* и *Rhodiola* имеют четко выраженную зимнюю диапаузу и даже при выращивании в условиях постоянных высоких положительных температур (более 10°C) на протяжении всего года в зимний период уходят на покой. Торможение процессов жизнедеятельности вызвано, на наш взгляд, условиями короткого дня и является приспособлением к условиям сезонного климата с четко выраженной сменой благоприятного и неблагоприятного периодов. Некоторые дальневосточные виды *Hylotelephium* (*H. triphyllum*, *H. pallescens*) способны развиваться, цвести и плодоносить без периода покоя, однако часто наблюдается ослабле-

.....

ние цветения и плодоношения, а иногда и полная гибель растений. *Hylotelephium pluricaule* также может вегетировать при благоприятных условиях в течение круглого года, но для закладки генеративных органов ему необходимо воздействие отрицательных температур. Подобное явление описано В.В. Скрипчинским и Вл.В. Скрипчинским (1961) для раннецветущих растений Северного Кавказа. Очевидно, подобная реакция имеет приспособительное значение, обеспечивая оптимальную ритмику. Сформировавшиеся генеративные органы без воздействия низких температур не могут зацвести.

Разные фазы сезонного развития отличаются по чувствительности к условиям среды и выделяются как критические по отношению к свету, влажности и температуре (Юсуфов, 1996). Основными лимитирующими факторами, контролирующими начало вегетации дальневосточных очитковых, являются, на наш взгляд, продолжительность дня и температура воздуха и почвы, причем в годы с теплой и ранней весной наступление фенофазы ограничивает длина дня, а с холодной и затяжной — температура воздуха. Опыт по выращиванию *Hylotelephium telephium* в условиях различной длины дня (8 и 16 ч) и различной температуры (от 9 до 21°C) (Hart, Arkel, 1985) показал, что различия в экзогенных факторах вызывают разные реакции у растений. Например, при коротком дне останавливается рост побегов и соцветия не развиваются, однако закладывается в три раза больше почек возобновления, чем у образцов, выращиваемых при длинном дне (ДД). Вторичная ксилема растений ДД содержала значительно большее количество лигнифицированных волокон. Аналогичный опыт по выяснению влияния длины дня на покой *Hylotelephium (Sedum) telephium* и *Rhodiola rosea* (Heide, 2001) показал, что покой контролируется главным образом длиной дня, критическая длина дня, активирующая начало роста, — 15 ч.

Критическим фактором для инициации цветения и плодоношения, на наш взгляд, является длина дня. Часто для развития растений важными оказываются не только длина дня, но и характер его сезонного изменения (укорачивающийся или удлиняющийся день). Так, виды родов *Aizopsis* и *Hylotelephium* или *Rhodiola* и *Orostachys* цветут при примерно одинаковой длине дня, однако *Aizopsis* и *Rhodiola* зацветают при удлиняющемся дне, а *Hylotelephium* и *Orostachys* — при укорачивающемся.

Сезонные ритмы отражают не только современные условия, но и условия формирования вида в прошлом (Серебряков, 1966). Из-

.....

вестно, что все приспособительные особенности растений, в том числе и сезонная ритмика, — результат развития организма в определенных исторических условиях (Серебряков, 1964; Трулевич, 1991). По мнению Т.И. Серебряковой (1976), виды с зимующими листьями — показатель древности ценозов и мягкости климатических условий, в которых сформировался данный феноритмотип. Вероятно, происхождение представителей осенне-зимне-летнезеленых феноритмотипов может быть связано с районами с теплым бессезонным климатом. Формирование же сезонных типов (весенне-летне-осеннезеленых и весенне-летнезеленых), имеющих естественно ограниченный вегетационный период, связано с сезонным циклическим климатом. Органический покой, по мнению В.Н. Любищенко (1924), — удачное приспособление к низким температурам умеренного климата. Чередование периодов покоя и роста позволяет растению переносить недостаток воды и тепла, а необходимость индуцирующего воздействия внешней среды для возобновления роста (температуры и продолжительности дня) предохраняет растения от гибели во время некоторых временно благоприятных периодов («бабьего лета», продолжительных оттепелей). Фотопериодический контроль зимнего покоя имеет большое значение в условиях сезонного климата, так как температура может значительно изменяться в разные годы, длина дня всегда остается постоянной и является идеальным сигналом для синхронизации развития растений и сезонных изменений (Heide, 2001).

Свойственный дальневосточным отитковым покой семян также является проявлением эндогенной сезонной ритмичности. В ходе приспособления к условиям местообитаний, прежде всего, происходит синхронизация начальных этапов онтогенеза (прорастание семян, весеннее отрастание и т.д.), обеспечивающая максимально эффективное использование вегетационного периода, всходы развиваются с наступлением благоприятных условий, вырабатываются механизмы, исключающие опережение или запаздывание в прорастании семян (Юсуфов, 1996).

.....

6.6. Возможные пути биоморфологической эволюции в подсемействе *Sedoideae*

К сожалению, не существует данных, свидетельствующих о времени и месте происхождения Crassulaceae, не известны и ископаемые остатки толстянковых, которые могли бы подтвердить или опровергнуть существующие гипотезы развития семейства. Однако сравнительный филогенетический анализ позволяет предположить, что Crassulaceae произошли примерно 70 млн. лет назад (Crepet et al., 2004) в конце мезозойской—начале кайнозойской эры. К этому времени приходится и начало формирования осевых хребтов современных Альп, Кавказа, Гималаев (Монин, 1977), с которым, по нашему мнению, тесно связан процесс диверсификации семейства. Наиболее вероятно, что *Sedoideae* sensu Berger сформировались полиотно и автохтонно на разных континентах в результате параллельной эволюции слабодифференцированных предковых форм. В пользу этой гипотезы свидетельствуют филогенетические исследования различных авторов (Ham, 1995; Ham, Hart, 1998; Mort et al., 2001), доказавшие полифилитичность подсемейства sensu Berger и предположившие относительную независимость развития его основных ветвей. Вероятно, что восточно-азиатская ветвь *Sedoideae* выделилась в результате широтных миграций анцестральных видов из районов Средиземноморья или Южной Африки — предполагаемых центров происхождения семейства (Ham, Hart, 1998). Дальнейшая диверсификация происходила, по-видимому, независимо во всех центрах разнообразия подсемейства, о чем свидетельствует состав современных флор очитковых различных континентов (см. гл. 5). Комплекс морфологических, анатомических и физиологических признаков однозначно свидетельствует, что ведущим фактором эволюции как семейства, так и подсемейства явился дефицит влаги.

Мы уже отмечали, что максимальное число видов и наибольшее разнообразие жизненных форм *Sedoideae* сосредоточены в Гималаях, Альпах и на Ирано-Туранском нагорье, в областях с высокогорными альпийскими и субальпийскими сообществами умеренных широт. Это, на наш взгляд, позволяет предположить, что эволюция *Sedoideae* может быть тесно связана с процессом орогенеза. Кроме того, большинство из существующих ныне видов приурочено к открытым скальным, каменистым и щебнистым, как правило, хоро-

.....

шо дренированным экотопам, что также свидетельствует в пользу горного происхождения *Sedoideae*.

Особенности современного распространения позволяют предположить, что интенсивное развитие *Rhodiola* связано с формированием Гималаев и «восточно-азиатского высокогорного коридора», приходящимся на неоген (примерно 25 млн лет назад) (Монин, 1977).

Максимальное биоморфологическое разнообразие также приходится на области с высокогорными сообществами, характеризующимися резкими колебаниями дневных и ночных температур, небольшим количеством осадков, низким давлением, сильными ветрами и недостаточным количеством питательных веществ в почве. Своеобразные условия и повлекли за собой формирование разнообразных суккулентных, криофильных форм, а высокий уровень солнечной инсоляции способствовал развитию низкорослых и розеточных биоморф. Как отмечено выше (гл. 5), именно разнообразие климатических и эдафических условий горных субтропических стран послужило причиной образования большого числа как видов, так и жизненных форм, встречающихся в этих областях. В процессе поднятия гор предковые формы оказывались в разных высотных поясах, имеющих существенно отличающиеся экологические условия. В результате освоения все новых и новых местообитаний вырабатывались приспособления к существованию в различных экологических нишах. Молодые *Sedoideae* могли эволюционировать в нескольких направлениях, одни из них осваивали высокогорные участки (*Rhodiola*, каудексообразующие и моноподиальные биоморфы, моноподиально розеточные модели побегообразования); другие — открытые, сухие с высокой инсоляцией скалистые и каменистые участки (*Orostachys*, розеточные и полурозеточные биоморфы, розеточные формы роста); третьи — расположенные ниже, более или менее мезофитные местообитания (большинство *Hylotelephium* и *Aizopsis*, корневищные биоморфы, симподиально длиннопобеговые формы роста).

По нашему мнению, можно говорить о сопряженности процессов формирования биоморф и видообразования, параллельные ряды биоморф обнаруживаются практически во всех родах, особенно ярко они просматриваются в *Hylotelephium* и *Aizopsis*, а сходство биоморф вполне можно объяснить сходством местообитаний, в которых они сформировались (Жмылев, 2000).

Следуя концепции Т.И. Серебряковой (1979), можно предположить, что предковыми формами толстянковых были симподиаль-

.....

но-полурозеточные (или розеточные) мягкодревесные хамефиты с полициклическими монокарпическими побегами и тирсоидными облиственными соцветиями. Подобные жизненные формы сохранились в родах *Aeonium*, *Sempervivum*, *Greenovia* (Ebel et al., 1991), распространенных главным образом на островах Макаронезии. Однако Н. 't Hart (1994) предположил, что наиболее вероятной гипотетической предковой формой роста обладает *Sedum acre* – многолетник с неспециализированными приподнимающимися или распростертыми укореняющимися олиственными гапаксанными цветоносными побегами. Подобный тип довольно обычен среди представителей *Sedum* s. str. Особенности строения вторичной ксилемы как «полудревесных», так и травянистых *Sedoideae* (Hart, Koeck-Noorman, 1989; см. также гл. 3) показали, что признаки анатомии стеблей свидетельствуют о вторичности одревеснения. Как примитивные, так и эволюционно продвинутые виды имеют идентичное строение вторичной ксилемы, что, по мнению Н. 't Hart (1994), подтверждает гипотезу о происхождении Crassulaceae от первично травянистых предков, и то, что одревеснение возникло независимо в нескольких группах как результат приспособления к засушливым условиям.

К подобным выводам привел и филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей рибосомальной ДНК макаронезийских *Sempervivoideae* (Mes et al., 1996), показавший, что травянистые *Sedum* находятся в основании клады. Можно было бы предположить, что базальное положение травянистых форм характерно для семейства в целом, однако наши исследования (Gontcharova, Gontcharov, 2004; см. также гл. 2) продемонстрировали, что травянистые виды занимают позиции в основании *Acre*- и *Aeonium* (Макаронезийской)-ветвей филогенетического дерева Crassulaceae, а в *Telephium*-кладе, включающей главным образом восточно-азиатские виды, жизненную форму, близкую к гипотетическому предку sensu Н. 't Hart (1994), имеет только *Phedimus stellatus*, помещенный в качестве вершинной ветви *Rhodiola*-кластера, что ставит под сомнение предположение Н. 't Hart (1994). Подобное положение на древе может указывать как на сохранение предкового состояния признака, так и на вторичное упрощение в результате «отравнения».

Нам представляется вероятным, что преобразования жизненных форм в подсемействе *Sedoideae* шли от бессезонных мягкодревесных нанофанерофитов или хамефитов через полудревесные био-

.....

морфы бессезонного климата, к полудревесным и травянистым сезонного. Общая тенденция биоморфологической эволюции восточно-азиатской ветви *Sedoideae* заключается, на наш взгляд, в интенсификации процессов жизнедеятельности, всего онтогенеза, отдельных его циклов, которая ведет за собой последующие изменения анатомической структуры, направления роста, появление специальных органов и сокращение длительности жизни надземных осей. Эти тенденции характерны для растений сезонного климата в целом (Серебряков, 1955, 1962; Скрипчинский, 1977; Хохряков, 1981; Юсуфов, 1996; и др.). Однако мы допускаем возможность не только редуccionного (многолетник → однолетник), но и реверсионного развития (однолетник → многолетник) в биоморфогенезе *Sedoideae*.

Усилившееся в конце неогена глобальное похолодание климата (Блютген, 1973; Буданцев, 1983) обусловило, вероятно, формирование сезонных биоморф и определило общую тенденцию к «геофитизации» очитковых, вызвавшую, по-видимому, сначала одревеснение предковых форм, а затем и «отравянение». Возможно, открытые почки возобновления являются своеобразным наследием африканских или средиземноморских предков (плезиоморфным признаком), а происхождение закрытых, характерных для некоторых представителей *Rhodiola* (см. гл. 3), вероятно, связано с адаптацией к суровым климатическим условиям высокогорий. Специфика коротких вегетационных периодов горных местообитаний выработала у очитковых и целый ряд приспособлений (закладка генеративных органов осенью предыдущего года, весенне-летнезеленый феноритмотип) для оптимального использования благоприятных условий. С коротким вегетационным периодом связано, на наш взгляд, и формирование каудексообразующих гемикриптофитов — современных высокогорных и приполярных видов (*Rhodiola rosea*). Возможно, что моноподиальное возобновление *Rhodiola* произошло из симподиального путем торможения развития верхушечной (Bottcher, Jager 1984), а «каудекс, как орган вегетативного возобновления и запаса питательных веществ, оказался одним из удачных структурных приобретений в процессе исторического развития растений, протекавшего в суровых климатических условиях» (Нухимовский, 1969, с. 77). Корневищные моноподиально нарастающие гемикриптофиты, по-видимому, являются производными каудексообразующих гемикриптофитов, это подтверждается сходным анатомическим строением (см. гл. 3) и общим типом нарастания.

.....

В условиях похолодания климата выработались приспособления, обеспечивающие успешное возобновление после прохождения неблагоприятных периодов, произошел постепенный переход от хамефитов к гемикриптофитам и криптофитам, постепенное погружение почек возобновления в почву, что обеспечило максимальную защиту органов возобновления от воздействия суровых климатических условий.

Очевидно, что в условиях сезонного климата криптофиты получили преимущественное развитие, так как оказались наиболее приспособленными к переживанию неблагоприятных сезонов и сравнительно короткому вегетационному периоду. Это подтверждается широким распространением и наибольшим числом представителей группы криптофитов среди видов подсемейства, произрастающих в умеренных широтах.

Однако, как уже отмечалось нами, в наиболее суровых условиях высоких арктических широт среди толстянковых преобладают все же не криптофиты, а гемикриптофиты. Вероятно, в Арктике в роли лимитирующего фактора выступают 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, более интенсивно используя короткий вегетационный период.

С процессом «геофитизации» связано и основное направление преобразований биоморф дальневосточных *Sedoideae*, шедшее на основе симподиального типа возобновления и приведшее к образованию длиннопобеговых трав. Длиннопобеговые формы роста возникают путем интеркалярного удлинения междоузлий, увеличения их числа при полимеризации (Цвелев, 1977, 1981). Данный процесс, вероятно, был связан с освоением мелкоземистых местобитаний, имевших, по сравнению со скальными, более богатые почвы, большую влажность и меньшую интенсивность инсоляции. Результаты филогенетического анализа (см. гл. 2) позволяют предположить, что длиннопобеговые жизненные формы произошли от полурозеточных. Из топологии построенного нами дерева (рис. 5) видно, что именно длиннопобеговость является аутопоморфией для дальневосточных очитковых, а не розеточность и полурозеточность побегов, как это считалось ранее (Ham, Hart, 1998).

Корневищные криптофиты с симподиальным нарастанием, вполне вероятно, могли произойти от полукустарничков (или травяни-

.....

стых хамефитов). На склонах или осыпях многолетние части побегов полукустарничков часто погребаются подвижным субстратом, они способны укореняться в каждом узле побега, образуя эпигеогенные корневища.

Возникновение клубнеобразующих жизненных форм также связано с ростом в засушливых условиях (Clausen 1977; Hart, 1991), необходимостью запасания воды и питательных веществ для успешного переживания неблагоприятных сезонов.

Аридизация климата повлекла за собой общее ускорение развития растений и следующее за ним сокращение жизненного цикла. Она также вызвала преобладающее развитие генеративных органов, усиление семенного размножения, по сравнению с вегетативным, ослабила вегетативное возобновление (Серебряков, 1955). В результате ксерогенеза при сокращении длительности жизни скелетных осей сформировались малолетние и однолетние (терофитные) жизненные формы толстянковых – суккулентнолиственные однолетние травы. Как уже упоминалось, область распространения видов данного типа образует южную границу ареала подсемейства, практически совпадающую с границами между семиаридными и аридными областями Северного полушария. Только терофитные формы очитков обитают в районах со степенью аридности более 40 (индекс Торнтвейна). Однолетние жизненные формы рассматривались Н. 't Hart (1994) как неотенические – максимально приспособленные к аридным условиям.

Диаметрально противоположную гипотезу выдвинул G. Knaben (1966), считавший, что в роде *Sedum* s. l. эволюционные преобразования шли от однолетних или двулетних форм к многолетним. Подобные выводы автор сделал на основании изучения морфогенеза травянистых хамефитов и одно-, двулетних форм. Он полагал, что у малолетних форм происходит подавление семенного размножения, замена его вегетативным приводит к образованию многолетников, размножающихся практически исключительно вегетативно. Такой реверсивный вариант сценария также кажется нам вполне вероятным, тем более что косвенным подтверждением может служить редукция числа цветков в соцветии и очень редкое цветение рассматриваемых G. Knaben форм.

В основе эволюции биоморф лежат преобразования онтогенеза в целом и его отдельных фаз. Например, при переходе от кустарников к травам идет сокращение ювенильно-виргинильного периода (Скрипчинский, 1977).

.....

Какие же процессы могли привести к преобразованиям, вызвавшим существующее разнообразие биоморф очитковых?

Основные модусы преобразования онтогенеза растений – пролонгация, аббревиация и девиация, а также ретенции, рекапитуляции и инверсии (Тахтаджян, 1954, 1964; Серебрякова, 1983; Недолужко, 1997; и др.). В зависимости от взглядов авторов на основное направление эволюции биоморф – от древесных к травянистым или наоборот – одни и те же факты считаются результатом различных процессов. Так, А.Л. Тахтаджян (1954, 1964) считает, что пролонгации имеют минимальное значение в эволюции растений, а Т.И. Серебрякова (1983), наоборот, что они имеют существенное значение, например, при переходе с системы главного корня целиком на придаточную. А.Л. Тахтаджян считает (1954, 1964) одревеснение нижних частей травянистых растений явлением ретенции (сохранения палеоморфной структуры некоторых частей взрослых растений), а В.А. Недолужко (1997) считал такое одревеснение не относящимся к онтогенезу вообще, а только сезонным явлением.

Мы полагаем, что в *Sedoideae* преобразование полукустарничковых биоморф в корневищные, образование «наземных» корневищ и запасающих органов, преобразование биоморф от вегетативно неподвижных к вегетативно подвижным являются результатом терминальных пролонгаций (анаболий). Образование монокарпических форм из поликарпических обычно связывается с неотенией – сочетанием девиации с терминальной аббревиацией (Тахтаджян, 1954, 1964), выражающейся у *Sedoideae* в акселерации онтогенеза (Юсуфов, 1979). При акселерации происходит перенос закладки генеративных органов на более ранние стадии онтогенеза и аббревиация конечных стадий. Подобный перенос уменьшает зависимость процессов воспроизведения потомства от внешних условий, растения оказываются способными вступать в генеративную фазу при наличии минимальных условий (Юсуфов, 1996). С акселерацией у *Sedoideae*, вероятно, может быть связано и преобразование полудревесных биоморф в травянистые и дициклических побегов в моноциклические. А.Г. Юсуфов (1979) также 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. Акселерация онтогенеза выражается также и в упрощении структуры надземного побега, сопровождающемся сокращением жизни монокарпических побегов, усилением «геофитизации».

.....

Таким образом, мы приходим к следующим выводам.

1. Мы принимаем гипотезу горного происхождения восточно-азиатской ветви *Sedoideae*.

2. Гипотетической анцестральной формой считаем симподиально-полурозеточные (или розеточные) мягкодревесные хамефиты с полициклическими монокарпическими побегами и тирсоидными облиственными соцветиями.

3. Полагаем, что главный процесс эволюционных преобразований биоморф очитковых, по-видимому, происходил на основе симподиального типа возобновления, приведшего к формированию длиннопобеговых трав.

4. В целом биоморфологическая эволюция в подсемействе, вероятно, шла от хамефитов к терофитам, от полудревесных к травянистым формам, от полурозеточных к длиннопобеговым, от вегетативно малоподвижных к вегетативно подвижным, размножающимся глубоко омоложенными вегетативными диаспорами.

.....

Глава 7. ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ *SEDOIDEAE*

Многие представители семейства Crassulaceae, и в частности *Sedoideae*, – ценные лекарственные растения, они издавна использовались в народной медицине различных стран. Их целебные свойства были известны еще в Древней Греции (Regnat, 2004). В настоящее время разработана технология промышленного выращивания самого известного лекарственного представителя очитковых – родиолы розовой. Очень популярны толстянковые и в озеленении (Биологическое разнообразие..., 2004).

Rhodiola rosea – ценнейшее лекарственное растение. О его применении для лечения множества болезней, от нервного расстройства до гнойных ран, известно более 400 лет (Краснов и др., 1979; Годовых и др., 2005; и др.). В народной медицине золотой корень использовали при заболеваниях желудка, упадке сил, переутомлении, как общеукрепляющее и тонизирующее средство. В тибетской медицине – при сердечно-сосудистых и желудочно-кишечных заболеваниях, в монгольской – при туберкулезе легких, переломах костей, кожных заболеваниях, как жаропонижающее, общеукрепляющее (Дикорастущие полезные растения..., 1985). Настой корня пьют, чтобы быть «вообще здоровым» (Уткин, 1931; Положий, 1991).

Проведенные фармакологические исследования экстрактов корней и корневищ родиолы розовой подтвердили, что они обладают ярко выраженным психостимулирующим и адаптогенным эффектом и аналогичны по действию женьшеню и элеутерококку. Клинические исследования показали, что в отличие от женьшеня экстракт золотого корня одновременно снижает артериальное давление. Высокой стимулирующей активностью обладают и препараты *Rhodiola quadrifida*, *R. stephanii*, *R. integrifolia* и, возможно, других видов из родства *R. rosea* (Саратиков, 1974; Ареалы лекарственных..., 1983; Саратиков, Краснов, 1987; Растительные ресурсы СССР..., 1990).

Из представителей других родов дальневосточных очитковых в народной медицине при широчайшем спектре заболеваний применяются *Hylotelephium erythrostictum*, *H. triphyllum* (*Sedum purpureum*), *H. pallescens*, *Aizopsis aizoon*, *A. kamtschatica*, *A. middendorffiana* и *A. selskiana*, *Orostachys malacophylla* и *O. spinosa* (Растительные ресурсы СССР..., 1990). Например, экстракт тра-

.....

вы *Aizopsis aizoon* употребляют как транквилизирующее, снижающее артериальное давление средство, отвар – мочегонное, кровоостанавливающее при легочных кровотечениях, как болеутоляющее при злокачественных опухолях (Шретер, 1975; Телятьев, 1987), а экстракт из травы и корней *Hylotelephium triphyllum* применяется при нарушении белкового обмена, кровопотерях, настоек – при туберкулезе легких, злокачественных новообразованиях, нервных расстройствах и эпилепсии (Шретер, 1975; Телятьев, 1987; Растения тибетской медицины, 1989). Настой свежих листьев очитника пурпурового называли «живой водой» и использовали как наружное ранозаживляющее средство (Анненков, 1878, цит по: Краснов и др., 1979). Зеленые части этого растения богаты флавоноидами, органическими кислотами, макро- и микроэлементами: медью, цинком, серебром, никелем, молибденом, титаном, хромом, марганцем и барием (Краснов и др., 1979).

Горноколосники под общим названием «репка» использовались при лечении геморроя, как ранозаживляющее и при лечении рожистых заболеваний. Соком листьев смазывали ожоги и укусы пчел (Краснов и др., 1979).

В официальной фармакопее дальневосточные очитковые не используются, хотя некоторые данные народной медицины подтверждены фармакологическими и клиническими исследованиями (Гнедков, Шретер, 1977; Телятьев, 1987). Из травы близкого к *Hylotelephium triphyllum* вида – *H. maximum* в официальной фармакологии изготавливают препарат «Биосед» из группы биостимуляторов, обладающий действием, усиливающим процессы обмена и регенерацию, способствующий повышению уровня гемоглобина, увеличению числа лейкоцитов, эритроцитов и тромбоцитов (Машковский, 1974). Исследования М.А. Цоколаевой (1976) показали, что в качестве источников сырья могут быть использованы и другие виды из рода *H. maximum*, в том числе и *Hylotelephium triphyllum* (*S. purpureum*).

Хозяйственное значение очитковых не велико. Известно использование дальневосточных очитков как пищевых растений, например листья *Hylotelephium triphyllum* – в салаты, щи и для квашения (Павлов, 1947). Родиолу розовую и некоторые близкие виды используют в пищевых целях как чай, добавку к салатам, а в Канаде и США корневища жарили и варили в жиру (Паутова, 2004). Самое известное блюдо чукотской кухни из *Rhodiola rosea* – квашеная родиола (нунивак) (Годовых и др., 2005). Зелень нунивака едят с мерзлым жиром и мясом нерпы, лахтака, толченым мерзлым мясом,

.....

печенью, почками, жиром, готовят лепешки. Известны алтайские чаи с золотым корнем (Краснов и др., 1979).

По утверждению Краснова Е.А. с соавторами (1979), корневища родиолы розовой использовались европейскими народами в качестве дубителя и для крашения, а очитковый мед обладает хорошими вкусовыми качествами.

О перспективности использования очитковых вообще и дальневосточных в частности в озеленении часто упоминалось в литературе (Костенко, 1977, 1980; Березкина, Никитина, 1982; Березкина, 1984; Широбокова, Панасенко, 1987; Сидорук, 1987; Березкина, 1989; Биологическое разнообразие ..., 2004), но практического применения они, к сожалению, почти не нашли. Многие дикорастущие растения, в том числе и очитковые, могли бы существенно дополнить ассортимент садовых растений. Естественно, что декоративные виды местной флоры не могут полностью заменить сортовые, но они представляют хороший материал для озеленения каменистых склонов, затененных участков — мест, неблагоприятных для большинства декоративных культур. Кроме того что очитковые весьма нетребовательны к уходу, они бесспорно декоративны благодаря сочной зелени, обильному цветению, яркой окраске цветков, аккуратной форме куста. Весьма эффектны соцветия, достигающие у некоторых видов диаметра 15–20 см (*H. pallescens*, *H. pseudospectabile*, *H. triphyllum*), с цветками лимонного, оранжевого, розового, малинового, белого и кремового цветов. Интересна окраска цветков *H. erythrostictum* с малиновыми плодолистиками и белыми лепестками. Эффектны почвопокровные *H. pluricaule*, *H. cyaneum*, во время цветения их малиновые соцветия полностью закрывают зелень листы (Егорова, 1977), а также *A. kurilense* и *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis* с яркими желтыми цветками. Экзотичны горноколосники.

Коллекция очитков в Ботаническом саду-институте ДВО РАН (г. Владивосток) была заложена К.А. Костенко в 1979 г. Судя по сохранившимся записям, коллекция содержала в общей сложности около 30 местных и инорайонных видов, но, к сожалению, к началу наших работ (1989 г.) значительное число видов ее было утрачено. На данный момент в коллекции 25 видов очитковых природной флоры российского Дальнего Востока, успешно прошедших первичный этап интродукции (Гончарова, 1993).

Суммируя литературные данные (Костенко, 1977, 1980; Березкина, Никитина, 1982; Березкина, 1984; и др.) и собственные ис-

.....

следования, мы можем рекомендовать ряд видов дальневосточных очитковых для использования в цветочном оформлении ландшафтного типа: на горках и каменистых садах, в декоративных группах, цветниках (за основу взяты группы, выделенные Л.Н. Слизики, 1977):

1. Для альпийских горок и каменистых садов (сухие, открытые участки)

1.1. Почвопокровные: *Hylotelephium pluricaule*, *Aizopsis kamtschatica*, *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis*;

1.2. Групповые (очень низкорослые): *Orostachys aggregata*, *O. furusei*, *O. gorovoi*, *O. malacophylla*, *O. maximowiczii*, *O. paradoxa*, *O. japonica*, *O. spinosa*;

1.3. Солитеры (низкорослые): *Aizopsis kamtschatica* (корневищная форма), *A. selskiana* (низкорослая форма), *A. middendorffiana* subsp. *middendorffiana*, *Aizopsis middendorffiana* subsp. *arcuatum*, *Rhodiola rosea* subsp. *sachalinensis*;

1.4. Солитеры (среднерослые): *Hylotelephium ussuriense*, *H. pseudospectabile*.

2. Ландшафтные цветники и декоративные группы

2.1. Для открытых склонов и полей (в условиях легкого увлажнения).

2.1.1. Солитеры (среднерослые): *Aizopsis selskiana*, *A. aizoon* (многостебельная форма), *A. litoralis*;

2.1.2. Солитеры (высокорослые): *Hylotelephium erythrostictum*, *H. verticillatum*;

2.1.3. Групповые (высокорослые): *Aizopsis aizoon*, *Hylotelephium triphyllum*, *H. pallescens*.

2.2. Для мест со светлой тенью (в условиях среднего увлажнения).

2.2.1. Почвопокровные: *A. middendorffiana* subsp. *sichotensis*;

2.2.2. Групповые (высокорослые): *Aizopsis aizoon*, *Hylotelephium pallescens*, *H. viviparum*.

Результаты наших наблюдений показали, что в условиях интродукции на юге Приморского края очитковые нормально развиваются и сохраняют присущие им в природе габитуальные и биологические характеристики, что является несомненным доказательством адаптации растений к новым условиям и позволяет сделать выводы о перспективности введения в культуру многих видов очитковых флоры российского Дальнего Востока.

Как правило, при соблюдении условий культивирования очитковые устойчивы к заболеваниям, но в неблагоприятные годы с сырым холодным летом, при выращивании на слабодренированных кислых почвах поражаются грибными инфекциями, что приводит к потере декоративности, снижению семенной продуктивности.

.....

Наиболее существенное значение для успешного культивирования имеет способность к размножению и возобновлению. В условиях культуры на плодородной почве, при отсутствии конкуренции с другими видами, у очитковых (кроме *Rhodiola*) прорастают до 90 % семян, и далее из них нормально развиваются всходы.

Опыты по семенному размножению очитковых в культуре показали, что хороший результат дает осенний посев свежесобранных семян без какой-либо предварительной обработки. Либо свежесобранные семена необходимо хранить в холодильнике (0–5°C), в герметично закрытых пакетах, для предотвращения высыхания и стратификации семян, и высевать их ранней весной в теплицы или парники либо в конце весны непосредственно в грунт. При посеве необходимо учитывать, что семена очитковых светочувствительны и заглубление может или сильно замедлить сроки прорастания, а иногда и погубить семена. Поэтому сеять следует по поверхности почвы (в смеси с песком 1:10), тщательно уплотняя, чтобы предотвратить смывание семян при поливе. Поливать рекомендуется из лейки с мелким ситом.

Однако в коллекции весьма часты случаи гибридизации, и сохранить чистый видовой материал весьма проблематично. Кроме того, размножение семенами дает возможность получить массовый материал для посадки только через 2–3 года. В связи с этим мы рекомендуем использовать для поддержания коллекций вегетативный способ размножения, который позволяет также закрепить декоративные качества маточных растений.

В условиях культуры значительно активизируется вегетативное разрастание и размножение очитковых, так, если в природе у большинства видов в норме бывает 2–3 побега возобновления у особи, то в культуре – 5–10 и более.

В качестве наиболее эффективного способа вегетативного размножения для всех дальневосточных очитковых мы рекомендуем деление «куста». В этом случае осенью, после окончания плодоношения, или ранней весной, до начала активного роста, от материнского растения острым ножом отделяют побеги с участком корневища. Растения, полученные таким способом, цветут в первый год и не требуют доращивания.

Для представителей родов *Hylotelephium* и *Aizopsis* можно рекомендовать также наиболее распространенный способ вегетативного размножения – размножение при помощи побегов. Использование «побеговых» черенков с «пяткой» (кусочком вторичной коры

.....

корневища, от которого отходит побег, служащий черенком) позволяет получить максимальный выход посадочного материала. В этом случае целые монокарпические побеги аккуратно отрывают от корневища для того, чтобы получить «пятку», обладающую повышенной способностью корнеобразования. Черенки высаживают в гряды для доращивания. Это наиболее простой способ черенкования, им можно размножать очитковые с начала и до конца вегетационного периода.

При дефиците исходного материала можно использовать воздушные, так называемые стеблевые черенки — отрезки надземных побегов 2–3 см длиной, с 3–4 листьями. Корни образуются через 1–2 недели после посадки в основании листьев или на листовых рубцах, находящихся в подземной части черенка. Размножать таким способом можно в течение всего вегетационного периода, однако лучше укореняются черенки, срезанные до начала цветения. Ускоряет укоренение черенков подвядливание в течение нескольких часов или выдерживание в воде. При данном способе также необходимо доращивание, поэтому посадку на постоянное место нужно проводить весной следующего года.

Размножать дальневосточные очитковые листовыми черенками целесообразно только в том случае, когда необходимо сохранить маточное растение до конца вегетационного периода. Удаление части листьев, как правило, не влияет на его цветение и плодоношение. Можно использовать как листовые черенки «с пяткой» — лист с небольшим (5–10 мм) участком покровных тканей стебля, так и собственно листовые черенки, аккуратно отрывая их от стебля. Это наиболее трудоемкий и длительный способ. Как и в предыдущем случае, размножать можно в течение всего вегетационного периода, однако лучше укореняются черенки, взятые до начала цветения. Укоренение происходит через 2–3 недели, побег может развиваться сразу или после продолжительного периода покоя. Для лучшего укоренения свежесобранные листья необходимо подсушить в течение нескольких часов. Листовые черенки высаживают в ящики на расстоянии 2–3 см в ряду и между рядами, накрывают полимерной пленкой для предотвращения высыхания, но не допуская переувлажнения. После укоренения растения высаживают в гряды для доращивания, а на постоянное место — через 1,5–2 года.

.....

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хотя естественность семейства Crassulaceae и признавалась практически с момента описания, его таксономическая структура остается предметом дискуссий. Привлечение данных молекулярно-филогенетических анализов только усугубило проблему, показав сборную природу большинства родов и других таксонов толстянковых разного ранга. Хотя в некоторых случаях и были установлены монофилетические группировки видов, это не привело к пересмотру системы семейства и формальному закреплению таксономического статуса «новых» родов. Основной причиной «кризиса» в таксономии семейства толстянковых является гомоплазия и отсутствие диагностических признаков, четко разграничивающих таксоны (роды, подсемейства и т.д.). В настоящее время стало очевидно, что признаки, считавшиеся традиционно апоморфными (гаплостемонный андроцей, перекрестно парные листья, сростные лепестки и чашелистики, ребристый тип орнаментации экзотесты, наличие вторичной ксилемы, зубчатые и пильчатые листья, ортокарпные плодолистики, моноподиальные боковые соцветия, вальковатые листья, железистое опушение или полное его отсутствие, полимерные цветки, розеточные и анизотропные побеги), зачастую не являются таковыми.

В полной мере таксономические проблемы семейства свойственны и восточно-азиатской ветви толстянковых, выделяемой некоторыми авторами в качестве подтрибы *Telephiinae*. Молекулярно-филогенетические исследования показали отсутствие четкого различия между родами *Hylotelephium* и *Orostachys*, а также *Rhodiola* и *Pseudosedum*, предполагавшегося на основании различий в морфологии. Очевидно, что виды этих родов близки между собой и ведут происхождение от общего предка, но структура их общей клады противоречит традиционным объемам родов и предполагает необходимость таксономических преобразований. Однако на данный момент, по уже указанным причинам, едва ли возможно разрешение и этой проблемы.

Многолетние исследования позволили нам уточнить таксономический состав очитковых флоры российского Дальнего Востока. В названном регионе подсемейство насчитывает 35 видов и подвидов в 4 родах (*Hylotelephium* – 9, *Aizopsis* – 10, *Rhodiola* – 8, *Orostachys* – 8).

В ходе проведения данного исследования нами были опубликованы новые комбинации: *Aizopsis middendorffiana* subsp. *sichotensis* (Vorosch.) S. Gontch., *Rhodiola rosea* subsp. *krivochizhinii* (Sipl.) S. Gontch., *Rhodiola rosea* subsp. *sachalinensis* (Boriss.) S. Gontch. Предложены: *Aizopsis litoralis* (Kom.) S. Gontch. **comb. nov. prov.**; *Aizopsis middendorffiana* subsp. *arcuatum* (Vorosch. et Schloth.) S. Gontch. **comb. nov. prov.**; *Aizopsis pseudohybrida* (Vorosch. et Schloth.) S. Gontch. **comb. nov. prov.** А также уточнены синонимика и родственные связи 6 видов. Установлены приоритетные названия для *Rhodiola angusta*, *Hylotelephium triphyllum*, *Orostachys maximowiczii* и *Orostachys japonica*. Описаны новые виды: *Orostachys gorovoii* и *Aizopsis* × *pilosa*. Найдены новые для флоры России виды: *Hylotelephium pseudospectabile* и *Orostachys furusei*.

Очевидно, что роды *Hylotelephium*, *Aizopsis*, *Rhodiola* и *Orostachys* тяготеют к Восточно-Азиатскому центру диверсификации семейства, сформировавшемуся в результате миграции гипотетического предка из Южной Африки или Средиземноморья. Современное распространение восточно-азиатских очитковых позволяет предположить автохтонное происхождение большинства из них в этом регионе. Лишь единичные виды, такие как *Hylotelephium triphyllum*, *Rhodiola rosea* и *Aizopsis aizoon*, можно назвать широко распространенными, в большинстве же своем очитковые имеют ограниченные ареалы, что позволяет нам рекомендовать для охраны большинство дальневосточных представителей подсемейства. Два вида отнесены нами к уязвимым, 4 — к уязвимым, 7 — к категории «низкая степень риска», а еще для 7 видов необходимы дополнительные исследования для уточнения их статуса.

Наши исследования подтвердили, что среди представителей *Sedoideae* сезонного климата преобладают суккулентнолиственные поликарпические травы, наиболее обычны длиннопобеговые виды, менее представлены полурозеточные. На российском Дальнем Востоке полностью отсутствуют розеточные и однолетние биоморфы, обычные в других частях ареала семейства.

Мы полагаем, что жизненные формы очитковых формировались как приспособление к сухости воздуха, высокой интенсивности света и резким перепадам температур, характерным для областей с высокогорными сообществами, в которых отмечается максимальное разнообразие как видов, так и биоморф. При этом главный процесс эволюционных преобразований биоморф очитковых, по-видимому, происходил на основе симподиального типа возобновления, приведшего к формированию длиннопобеговых трав. В целом эво-

.....

люция в подсемействе, вероятно, шла от полудревесных к травянистым формам, от полурозеточных к длиннопобеговым, от вегетативно малоподвижных к вегетативно подвижным, размножающимся глубоко омоложенными вегетативными диаспорами, от хамефитов к терофитам, хотя мы не исключаем вероятность реверсий.

.....

ЛИТЕРАТУРА

Абанькина М.Н., Гончарова С.Б. Новые и редкие виды сосудистых растений острова Монерон (Японское море) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 7. С. 112–114.

Абанькина М.Н., Гончарова С.Б. Использование морфолого-анатомических признаков семян для дифференциации некоторых видов *Sedum* (Crassulaceae) российского Дальнего Востока // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Диада, 1997. С. 5–6.

Адоина Н.П. Архитектоника жизненных форм семейства Crassulaceae: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 20 с.

Андреева В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1987. 119 с.

Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР (Атлас). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 205 с.

Барыкина Р.П. Сарментация // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 302–306.

Батыгина Т.Б., Брагина Е.А. Вивипария // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 39–62.

Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений: учебник. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. 232 с.

Бачаров Д.С., Тарбаева В.М., Далькэ И.В., Головкин Т.К. Морфолого-анатомические и физиологические особенности семян *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 4. С. 625–631.

Безделева Т.А. Морфология и систематика рода Очиток (*Sedum* L., Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток, 1993. Вып. 37. С. 3–7.

Безделева Т.А. Crassulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214–235.

Безделева Т.А., Харкевич С.С. Сосудистые растения // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. С. 149–211.

Березкина В.И. Опыт выращивания очитков (*Sedum* L.) на отвалах горных пород Кривбасса // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. Киев: Вища школа, 1984. Вып. 11. С. 27–35.

Березкина В.И. Род очиток (*Sedum* L.) в Ботаническом саду им. акад. А.В. Фомина Киевского университета // Роль ботанических садов в охране и обогащении растительного мира : тез. докл. респ. науч. конф. Киев, 1989. Т. 1. С. 101–102.

Березкина В.И., Никитина В.В. Биологические особенности и культура очитков (*Sedum* L.) в оранжерее Ботанического сада им. акад. А.В. Фомина Киевского университета // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. Киев: Вища школа, 1982. Вып. 9. С. 76–83.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. 667 с.

Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов: материалы междунар. конф., посвящ. 300-летию С.-Петербурга и 290-летию Ботан. сада БИН РАН. СПб.: ООО «Норд-Дизайн», 2004. 270 с.

Блютген И. География климатов. М.: Прогресс, 1973. Т. 2. 402 с.

Борисова А.Г. Crassulaceae // Флора СССР. М., Л., 1939. Т. 9. С. 8–134.

Борисова А.Г. Конспект системы сем. Crassulaceae DC. // Новости сист. высш. раст. 1969. № 6. С. 112–121.

Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5–95.

Борисовская Г.М. Анатомо-систематическое исследование некоторых представителей семейства Crassulaceae DC. // Вестн. Ленингр. ун-та. 1960. № 21. С. 159–161.

Бромлей Г.Ф., Васильев Н.Г., Харкевич С.С., Нечаев В.А. Растительный и животный мир Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1977. 174 с.

Буданцев Л.Ю. История арктической флоры раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Бялт В.В. Конспект рода *Orostachys* Fisch. // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука, 1999а. Т. 32. С. 40–50.

Бялт В.В. Монография рода горноколосьник *Orostachys* Fisch. (Crassulaceae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999б. 23с.

Бялт В.В. Что такое *Sedum* δ *pluricaule* (Crassulaceae) // Ботан. журн. 1999в. Т. 84, № 9. С. 46–47.

Бялт В.В. Crassulaceae // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 2001. С. 249–285.

Бялт В.В. Анализ географического распространения толстянковых (Crassulaceae) в Евразии // Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов: материалы междунар. конф., посвящ. 300-летию С.-Петербурга и 290-летию Ботан. сада БИН РАН. СПб.: ООО «Норд-Дизайн», 2004а. С. 118–120.

Бялт В.В. Анализ жизненных форм в семействе Crassulaceae / Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов: Материалы междунар. конф., посвящ. 300-летию С.-Петербурга и 290-летию Ботан. сада БИН РАН. СПб.: ООО «Норд-Дизайн», 2004б. С. 121–122.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М.: Прогресс, Т.1. 1968. 551 с.; Т.2. 1974. 428 с.; Т.3. 1975. 424 с.

Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника: морфология и анатомия растений. М.: Просвещение, 1988. 480 с.

Василук В.К. Материалы к дендрологическому районированию Южно-Приморья // Экспериментальная экология и акклиматизация растений на Дальнем Востоке. Владивосток, 1975. С. 114–120.

Веселухина К.П. Кариологическое изучение некоторых арктических и субарктических видов Колымского нагорья // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток, 1976. С. 111–116.

-
- Виноградова. В.М.* Семейство Толстянковые (Crassulaceae) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 163–166.
- Волков И.В.* Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая. Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 2003. 199 с.
- Воробьев Д.П.* Crassulaceae DC. — Толстянковые // Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 490 с.
- Воробьев Д.П.* Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 252 с.
- Воробьев Д.П., Горовой П.Г., Ворошилов В.Н., Шретер А.И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л. Наука, 1966. 492 с.
- Ворошилов В.Н.* К флоре советского Дальнего Востока // Бюл. Глав. ботан. сада. 1961. Вып. 40. С. 45–51.
- Ворошилов В.Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 475 с.
- Ворошилов В.Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
- Ворошилов В.Н., Шлотгауэр С.Д.* Семь новых таксонов дальневосточной флоры // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол. 1984. С. 117–120.
- Галанин А.В., Беликович А.В., Богачева А.В., Василенко Н.А., Галанин Д.А., Галанина И.А., Гамбарян С.К., Громыко Л.Т., Громыко М.Н., Ишикава Ю., Крестов П.В., Кузнецов В.Н., Скирина И.Ф., Смирнова Е.А., Флягина И.А., Черданцева В.Я.* Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. 373 с.
- Гамалей Ю.В.* Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л.: Наука, 1972. 144 с.
- Гатцук Л.Е.* Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Тр. Моск. о-ва испытателей природы. 1976. С. 55–130.
- Гатцук Л.Е.* Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 18–19.
- Гнедков П.Н., Шретер А.И.* Сравнительное химическое изучение некоторых видов семейства толстянковых // Растит. ресурсы, 1977. Т. 13. С. 554–562.
- Годовых Т.В., Дохнова Л.И., Тынены Т.И.* Растения в этномедицине Чукотки. Магадан: ЧФ СВКНИИ ДВО РАН, 2005. 217 с.
- Гончарова С.Б.* К биологии видов рода *Orostachys* (Crassulaceae) российского Дальнего Востока // Тр. Первой всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. СПб., 1996а. С. 98–99.
- Гончарова С.Б.* Род *Sedum* L. (Crassulaceae DC.) российского Дальнего Востока: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1996б. 22 с.
- Гончарова С.Б.* Биоморфы рода *Sedum* L. (Crassulaceae DC.) и их эволюция (на примере видов российского Дальнего Востока) // Комаровские чтения. Владивосток, 1997. Вып. 43. С. 261–276.

.....

Гончарова С.Б. Некоторые закономерности распространения видов и биоморф представителей рода *Sedum* L. // Тр. ботан. садов РДВ. Владивосток: Дальнаука, 1999. Вып. 1. С. 80–87.

Гончарова С.Б. Биоморфологические особенности дальневосточных представителей подсемейства *Sedoideae* (Crassulaceae) // Krylovia. 2000a. Т. 2, № 1. С. 87–94.

Гончарова С.Б. О таксономии представителей подсемейства *Sedoideae* (Crassulaceae) российского Дальнего Востока. (I) Роды *Hylotelephium* и *Aizopsis* // Ботан. журн. 2000б. Т. 85, № 5. С. 121–128.

Гончарова С.Б. О таксономии *Sedoideae* российского Дальнего Востока. (II) Роды *Rhodiola* и *Orostachys* // Ботан. журн. 2000в. Т. 85, № 6. С. 120–128.

Гончарова С.Б. К морфологии, биологии и таксономии *Sedoideae* (Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 52. С. 169–179.

Гончарова С.Б., Абанькина М.Н. Изучение особенностей строения и прорастания семян некоторых видов рода *Sedum* L. // Раст. ресурсы. 1999. Вып. 1. С. 46–52.

Гончарова С.Б., Артюкова Е.В., Гончаров А.А. Филогенетические связи представителей подсемейства *Sedoideae* (Crassulaceae) на основании сравнения последовательностей ITS региона ядерной рДНК // Генетика. 2006. Т. 42, № 6. С. 1–8.

Гончарова С.Б., Колдаева М.Н., Дудкин Р.В., Роднова Т.В. Дополнения к семейству толстянковых (Crassulaceae) российского Дальнего Востока // Ботан. журн. 2006б. (в печати)

Гончарова С.Б., Царенко Н.А. Анатомия побегов некоторых дальневосточных Crassulaceae в связи с разнообразием жизненных форм // Тр. VII междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М.: МПГУ, 2004. С. 65–66.

Горбачевская О.А., Жмылев П.Ю., Шинковская К.А. Очиток едкий // Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М.: Гриф и К, 2000. С. 101–111.

Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 443 с.

Губанов И.А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М.: Валанг, 1996. 136 с.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. Покрытосеменные: Раздельнолепестные. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2003. 556 с.

Гурзенков Н.Н. Эндемы флоры Приморья и Приамурья: автореф. дис. ... канд. биол. наук, Владивосток, 1967. 22 с.

Гурзенков Н.Н. Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток, 1973. Вып. 20. С. 47–62.

Данилова М.Ф. Crassulaceae // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 25–32.

- Данилова М.Ф. Семя // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 649–655.
- Данилова М.Ф., Кирпичников М.Э. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Л., 1985. С. 8–31.
- Демьянова Е.И. Автогамия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 112–115.
- Деркачева Л.Н., Русанов В.И. Климат Приморского края и его влияние на жизнедеятельность человека. Владивосток, 1990. 194 с.
- Джапаридзе Л.И. Пол у растений. Тбилиси, 1963.
- Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной Республики. Л., 1985. 236 с.
- Егорова Е.М. Дикорастущие декоративные растения Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1977. 254 с.
- Жмылев П.Ю. Жизненные формы камнеломок в связи с эволюцией рода *Saxifraga* L. (Saxifragaceae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 6. С. 32–37.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. Основные термины и понятия биоморфологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1993. 147 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 240 с.
- Жудова П.П. Растительность и флора Судзукхинского государственного заповедника Приморского края // Тр. Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток, 1967. Т. 4. С. 5–245.
- Жукова П.Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 10. С. 1511–1516.
- Жукова П.Г., Тихонова А.Д. Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 3. С. 395–402.
- Забинкова Н.Н., Кирпичников М.Э. Латинско-русский словарь для ботаников. Справочное пособие по систематике высших растений. Вып. II. М.; Л., 1957. 336 с.
- Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
- Кожевников Ю.П. Заметки о родах *Rhodiola* и *Sedum* (Crassulaceae) // Ботан. журн. 1988. № 3. С. 414–423.
- Колдаева М.Н., Гончарова С.Б. Морфолого-анатомическая характеристика семян некоторых представителей *Sedoideae* Berger (Crassulaceae DC.) флоры российского Дальнего Востока // Ботан. журн. 2005. Т. 90, № 11. С. 1733–1744.
- Комаров В.Л. Crassulaceae DC. // Флора Маньчжурии. СПб., 1903. С. 390–406.
- Комаров В.Л. Новые виды растений Дальнего Востока // Изв. Ботан. сада АН СССР, 1932. Т. 30, вып. 1–2. С. 189–205.
- Комаров В.Л., Клубукова-Алисова Е.А. Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. Т. 1. С. 1–622.

.....

Костенко К.А. Использование очитков для реконструкции нарушенных ландшафтов // Проблемы рационального использования и охраны естественных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток, 1977. С. 147–149.

Костенко К.А. Представители рода *Sedum* L. в условиях культуры в южном Приморье // Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1980. С. 19–22.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.

Краснов Е.А., Саратиков А.С., Суров Ю.П. Растения семейства толстянковых. Томск, 1979. 207 с.

Кривохижин А.И., Сипливинский В.Н. О флоре о. Верхотурова (Берингово море) // Новости сист. высш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 311–314.

Кульбаева Б. Ж. Поверхностная структура семян представителей семейства Saxifragaceae // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 4. С. 61–68.

Куренцова Г.Э. Сосудистые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ РАН, 1981. С. 34–61.

Куркин В.А., Запесочная Г.Г., Горбунов Ю.Н. Химическое исследование некоторых видов *Rhodiola* L. и *Sedum* L. и вопросы их хемосистематики // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22, вып. 3. С. 310–319.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.

Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 528 с.

Любарский Е.Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 7. С. 959–968.

Любименко В.Н. Биология растений. Анализ приспособительной деятельности. Ч.1. Приспособления, связанные с ростом и развитием индивидуума. Л.: Госиздат, 1924. 360 с.

Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений к условиям Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.

Мандрик В.Ю., Голышкин Л.В. Эмбриологическое исследование некоторых видов семейства Crassulaceae // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 2. С. 263–272.

Машковский М.Д. Лекарственные средства. В 2 ч. 10-е изд. М., 1986. Ч. 1. 624 с.; ч. 2. 575 с.

Монин А.С. История Земли. Л.: Наука, 1977. 228 с.

Мушжарая Э.Я., Плаудис А.А., Казака Р.М., Лимбена Р.Э. Семенное размножение редких видов растений в национальном парке “Гауя” с целью сохранения генофонда флоры // Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках. Рига, 1983. С. 86–88.

Недолужко В.А. Древесные растения: проблема эволюции жизненных форм. Владивосток: Дальнаука, 1997. 120 с.

.....

Некратова Н.А., Краснов Е.А., Некратов Н.В., Мехайлова С.И. Изменения количественного содержания салидрозида и дубильных веществ в подземных органах *Rhodiola rosea* L. в естественных местообитаниях на Алтае // Раст. ресурсы, 1992. Т. 28, вып. 4. С. 40–48.

Немирович-Данченко Е.Н. Строение семян *Penthorum sedoides* и *P. chinense* (Penthoraceae) // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 6. С. 64–71.

Нечаева Т.И. Конспект флоры заповедника “Кедровая падь” // Флора и растительность заповедника “Кедровая падь”. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 43–86.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по прорастанию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с.

Нухимовский Е.Л. О термине и понятии “каудекс”. 3. Многообразие каудексов и отличия их от других структурных образований // Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. биол.-почвовед. 1969. № 2. С. 71–77.

Нухимовский Е.Л., Юрцева Н.С., Юрцев В.Н. Биоморфологические особенности *Rhodiola rosea* L. при выращивании (Московская область) // Раст. рес. 1987. Т. 23, вып. 4. С. 489–501.

Павлов В.Н. Особенности растений в экстремальных условиях высокогорий средней Азии // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 5. С. 89–95.

Павлов Н.В. Растительные ресурсы Южного Казахстана. М., 1947. 200 с.

Паутова И.А. Представители семейства Crassulaceae в коллекции полезных растений Интродукционного питомника БИН РАН // Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов: материалы междунар. конф., посвящ. 300-летию С.-Петербурга и 290-летию Бот. сада БИН РАН. СПб.: ООО «Норд-Дизайн», 2004. С. 63–66.

Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. Владивосток: Апостроф, 2002. 48 с.

Петровский В.В. Crassulaceae // Арктическая флора СССР. Вып. 9, ч. 1. М.: Наука, 1984. С. 9–18.

Пешкова Г.А. Crassulaceae // Флора Сибири. Т. 7. Новосибирск: Наука, 1994. С. 152–168.

Положий А.В. *Rhodiola rosea* L. // Лекарственные растения Сибири для лечения сердечно-сосудистых заболеваний. Новосибирск: Наука, 1991. С. 185–189.

Присяжнюк П.П., Фориш О.Д. К флоре Лазовского государственного заповедника // Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 125–128.

Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Новые числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край) // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1655–1662.

Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 120–123.

.....

Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений российского Дальнего Востока // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 3. С. 85–88.

Пробатова Н.С., Соколовская А.П., Рудыка Э.Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир, Курильские острова // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1675–1678.

Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1969. Т. 74, №1. С. 141–149.

Растения тибетской медицины. Новосибирск: Наука, 1989. 157 с.

Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Caprifoliaceae – Plantaginaceae. Л.: Наука, 1990. 328 с.

Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 303 с.

Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1990. 544 с.

Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.

Саратиков А.С. Золотой корень (Родиола розовая). Томск: Изд-во Том. ун-та, 1974. 156 с.

Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая – ценное лекарственное растение: золотой корень. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1987. 254 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.

Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 3. С. 71–91.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–208.

Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений (К истории вопроса) // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 923–938.

Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1965. Т. 70, вып. 2. С. 67–81.

Серебрякова Т.И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 105–119.

Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

.....

Серебрякова Т.И. Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 216–239.

Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 6. С. 112–128.

Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 94–109.

Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75–86.

Серебрякова Т.И. Некоторые аспекты филогении рода *Gentiana* L. с точки зрения моделей побегообразования // Морфологическая эволюция высших растений. М., 1981. С. 121–124.

Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 5. С. 579–593.

Сидорук Т.Н. Виды рода *Sedum* – ценные почвопокровные растения // Бюл. Глав. ботан. сада АН СССР. 1987. Вып. 145. С. 59–51.

Скрипчинский В.В. Эволюция онтогенеза растений. М.: Наука, 1977. 85 с.

Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл.В. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весеннецветущих растений северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 949–958.

Слизик Л.Н. Основные итоги изучения декоративных многолетников Приморья и возможности их использования // Природная флора Дальнего Востока. Владивосток, 1977. С. 3–17.

Смирнова О.В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Наука, 1974. С. 168–195.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.

Соколовская А.П. Географическое распределение полиплоидных видов растений (исследование флоры о-ва Сахалин) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1960. № 21, вып. 4. С. 42–58.

Соколовская А.П. Географическое распределение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского края) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1966. Т. 1, вып. 3. С. 92–106.

Соколовская А.П. Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 1. С. 99–105.

Стародубцев В.Н. Об эволюции ритма сезонного развития ранневесенних и близкородственных им видов дальневосточных ветрениц // Фенологические явления в Приморье. Владивосток, 1984. С. 70–80.

Стародубцев В.Н. Ветреницы. Систематика и эволюция. Л.: Наука, 1991. 198 с.

Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 214 с.

-
- Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
- Тахтаджян А.Л. Жизнь растений. Цветковые растения. Т.5, ч.1. М.: Просвещение, 1980. 430 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Телятьев В.В. Полезные растения Центральной Сибири. Иркутск: Восточно-Сибирское кн. изд-во, 1987. 400 с.
- Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 377 с.
- Терехин Э.С. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 21–24.
- Тихомиров В.Н. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с.
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 196 с.
- Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 216 с.
- Туркень В.Г. Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока. Владивосток, 1991. 201 с.
- Туркень В.Г. Основные климатические особенности Южного Приморья в связи с интродукцией растений // Интродукция растений в Приморье. Владивосток, 1979. С. 148–154.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–33.
- Уткин Л.А. Народные лекарственные растения Сибири. М.; Л., 1931. 133 с.
- Флора охраняемых территорий российского Дальнего Востока: Магаданский, Бурейский и Курильский заповедники. Владивосток: Дальнаука, 1998. 116 с.
- Флора, мико- и лишениобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 208 с.
- Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на европейском северо-востоке. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 192 с.
- Харкевич С.С. Задачи ботанических садов по охране редких видов растений // Вопросы охраны ботанических объектов. М.: Наука, 1971. С. 25–29.
- Харкевич С.С. Введение // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т.1. С. 7–15.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с.
- Хныкина Л.А., Зотова М.И. Фармакологическое изучение *Rhodiola rosea* L. // Аптечное дело. 1966. № 15. С. 34–38.
- Хоружая Т.Г. Сравнительное ботанико-химическое исследование *Rhodiola quadrifida* и *Rhodiola coccinea*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 23 с.
- Хохряков А.П. Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости» // Тр. Моск. о-ва испытателей природы. 1976. С. 141–155.

- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Хохряков А.П. Биоморфология репродуктивных органов растений // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сборник научных трудов. М.: Прометей, 1994. С. 121–123.
- Храпко О.В. Анализ и пути охраны редких и исчезающих видов флоры Дальнего Востока // Бюл. Глав. ботан. сада. 1979. Вып. 112. С. 50–53.
- Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. 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. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1981. Т. 86, № 6. С. 82–93.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 134 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958. 285 с.
- Цицин Н.В. Предисловие // Охрана среды и рациональное использование растительных ресурсов. М.: Наука, 1976а. С. 3–5.
- Цицин Н.В. Роль ботанических садов в охране растительного мира // Бюл. Глав. ботан. сада, 1976б. Вып. 100. С. 6–13.
- Черепанов С.К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Л.: Наука, 1973.
- Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства Асераеae – Мепуантасеae. Л.: Наука, 1990. 509 с.
- Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 3. С. 437–447.
- Шафранова Л.М. Проблема гомологии в растительном мире: растение как объект гомологизации // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Спб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001. С. 30–38.
- Шафранова Л.М., Гацук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 6–7.
- Широбокова Д.Н., Панасенко Т.В. Коллекция очитков (род *Sedum* L.) Ботанического сада им. акад. А.В. Фомина Киевского ун-та // Охрана изучение и обогащение растительного мира. Киев: Вища школа, 1987. Вып. 5. С. 41–50.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Шнякина Г.П. Качественный состав фенольных соединений дальневосточных видов *Sedum* L. // Раст. ресурсы. 1979. Вып.2. С. 280–291.

.....

Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polipodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.

Шорина Н.И. Вегетативное размножение // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000а. С. 299–302.

Шорина Н.И. Жизненная форма // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000б. С. 415–420.

Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М.: Медицина, 1975. 328 с.

Шульц Г.Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.

Эсау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. Т. 1; т. 2. 558 с.

Юсуфов А.Г. Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 393–399.

Юсуфов А.Г. Акселерация онтогенеза у цветковых растений и пути ее достижения // Журн. общей биол. 1979. Т. 15, № 2. С. 165–176.

Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. М.: Высшая школа, 1996. 225 с.

Харкевич С.С. Ботанічні сади УРСР та їх завдання по охорони природи // Акліматизація рослин. тр. Ботан. саду АН УРСР. 1956. Т. 6. С. 45–54.

Amano M., Wakabayashi M., Ohba H. Cytotaxonomical studies of Siberian *Sedoideae* (Crassulaceae) I. Chromosomes of *Rhodiola* in the Altai mountains // Journ. Jap. Bot. 1995. N 70. P. 334–338.

Baldwin J.T. The cyto-taxonomy of the *Telephium* section of *Sedum* // Amer. Journ. Bot. 1937. N 24. P. 126–132.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. Journ. Bot. 1981. Vol. 1, N 3. P. 345–354.

Barthlott W. Microstructural Features of Seed Surfaces // Current concepts in plant taxonomy. London;Tokyo: Academic press, 1984. P. 95–105.

Berger A. Crassulaceae // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Gustav Fischer Verlag, 1930. S. 352–483.

Bottcher W., Jager E. Zur Interpretation der Verbreitung der Gattung *Sedum* L. s. l. (Crassulaceae) und ihrer Wuchsformtypen // Wiss. Z. Univ. Halle Bd. 33. 1984. Hf. 1, S. 127–141.

Byalt V.V., Sokolova I.V. Who is the author of the name *Orostachys* (Crassulaceae) // Taxon. 1999. N 48. P. 63–65.

Candolle de A.P. Crassulaceae. Prodrômus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Parisiis, 1828a. Vol. 3. P. 381–414.

Candolle de A.P. Memoire sur la famille des crassulacees // Collection de memoires pour servir a l'histoire du regne vegetal. Paris, 1828b. Vol. 2. P. 1–47.

Candolle de A.P. Memoire sur la famille des Joubarbes // Bull. Soc. Philom. 1801. N 49 (1).

-
- Carlquist S.* A theory of paedomorphosis in cotyledonous wood // *Phytomorphology*. 1962. N 12. P. 30–45.
- Clausen R.T.* Biennial species of *Sedum* of the Sierra Madre Occidental and Mexican Plateau // *Bull. of the Torrey Botanical Club*/ 1977. N 104. P. 209–217.
- Clausen R.T.* *Sedum* (Crassulaceae) of the Mexican Cordilleran Plateau // *Gent. Herb.* 1984. Vol. 12. P. 8–36.
- Corner E.J.H.* The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. 311 p. ; Vol. 2. 552 p.
- Crepet W.L., Nixon K.C., Gandolfo M.A.* Fossil evidence and phylogeny: The age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from cretaceous deposits // *Am. Journ. of Bot.* 2004. Vol. 91, N 10. P. 1666–1682.
- Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. London: Nelson, 1970. 387 p.
- Ebel F., Hagen A., Kummel F.* Observation on the Growth Rhythm and Formation of “Buds” in Some Species of *Greenovia* and *Aeonium* (Crassulaceae) // *Flora*. 1991. Vol. 185. P. 187–200.
- Eggli U.* A monographic study of the genus *Rosularia* (Crassulaceae) // *Bradleya*. 1988. Vol. 6. Supplement. 119 p.
- Eggli U., Hart ‘t H., Nyffeler R.* Toward a consensus classification of the Crassulaceae // *Evolution and systematics of the Crassulaceae*. Leiden: Backhuys Pub., 1995. P. 173–192.
- Engler A.* Saxifragaceae // *Die Naturlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, Vol. 3. 1930. S. 74–226.
- Felsenstein J.* Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution*. 1985. Vol. 39. P. 783–791.
- Ferguson I.K., Webb D.A.* Pollen morphology in the genus *Saxifraga* and its taxonomic significance // *Bot. J. Linn. Soc.* 1970. Vol. 63. P. 295–311.
- Fischer von F.E.L.* Catalogus horti gorenkensis (Catalogue du jardin de plantes du Comte A. de Razoumoffsky a Gorenki pres de Moskou). Moskva, 1808.
- Fischer von F.E.L.* Sur une plante de la famille des succulents (joubarbes, Sempervivae) // *Mem. Soc. Imp. Naturalistes. Moscou*, 1809. N 2. P. 269–274.
- Froderstrom H.* The genus *Sedum* L. A systematic essay. Part 1–4 // *Acta Horti Gothoburg.* 1930. 5 (app.). P. 1–75; 1931. 6 (app.). P. 1–111; 1932. 7 (app.). P. 1–125; 1935. 10 (app.). P. 1–262.
- Fu K.J., Ohba H.* Crassulaceae // *Flora of China*. Beijing; St. Louis: Science Press: Missouri Botanical Garden Press, 2001 Vol. 8. P. 202–268.
- Fu S.H., Fu K.J.* Crassulaceae // *Flora Republicae Popularis Sinicae*. Beijing: Science Press, 1984. Vol. 34 (1). P. 31–220 (In Chinese).
- Gontcharova S.B.* Conspectus of *Sedoideae* (Crassulaceae) of the Russian Far East // *Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo)*. 1999a. Ser. B. Vol. 25. P. 49–63.
- Gontcharova S.B.* Ornamentation of the testa of some *Sedoideae* (Crassulaceae) in Eastern Asia // *Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo)*. 1999b. Ser. B. Vol. 25. P. 131–141.
- Gontcharova S.B., Gontcharov A.A.* Sequence and secondary structure evolution of ITS rDNA in the family Crassulaceae // *Abstracts of The International*

.....

conference on "Evolutionary Botany of Certain Plant-Groups of the East Eurasian Floristic Element Related to Japanese Flora on the Basis of Chromosomes". Hiroshima, 2004. P. 32–34.

Grulich V. Generic division of *Sedoideae* in Europe and adjacent regions // *Preslia*. 1984. Vol. 56, N 1. P. 29–45.

Ham van R.C.H.J. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation // *Evolution and systematics of the Crassulaceae*. Leiden: Backhuys Pub., 1995. P. 16–30.

Ham van R.C.H.J., Hart 't H. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation // *Am. J. Bot.* 1998. Vol. 85, N 1. P. 123–134.

Hart 't H. The pollen morphology of 24 European species of the genus *Sedum* L. // *Pollen Spores*. 1974. N 16. P. 373–387.

Hart 't H. The white-flowered *Sedum* species, 1. Principles of a phylogenetic classification of the *Sedoideae* (Crassulaceae) // *Proc. Kon. Ned. Acad. Wet.*, 1982. Ser. C. Vol. 85. P. 663–675.

Hart 't H. Evolution of the Eurasiatic *Sedum* flora // *I.O.S. bulletin*. 1987. Vol. 4, N 6. P. 209–210.

Hart 't H. Evolution and classification of the European *Sedum* species (Crassulaceae) // *Flora Mediterranean*. 1991. Vol. 1. P. 31–61.

Hart 't H. The archetype of the Crassulaceae // *Acta Bot. Neerl.* 1992. N 40. P. 107–108.

Hart 't H. The unilacunar two-trace nodal structure of the caudex of *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1994. N 116. P. 235–241.

Hart 't H. Intrafamilial and generic classification of the Crassulaceae // *Evolution and systematics of the Crassulaceae*. Leiden: Backhuys Pub., 1995. P. 151–158.

Hart 't H., Arkel van J. Quantitative aspects of the influence of day-length and temperature on *Sedum telephium* (Crassulaceae) // *Acta Bot. Neerl.* 1985. Vol. 34, N 1. P. 115–118.

Hart 't H., Berendsen W. Ornamentation of the testa in *Sedum* (Crassulaceae) // *Plant Syst. and Evol.* 1980. Vol. 135, N 1–2. P. 107–117.

Hart 't H., Eggli U. Introduction: Evolution of Crassulaceae systematics // *Evolution and Systematics of the Crassulaceae*. Leiden: Backhuys Pub., 1995. P. 7–15.

Hart 't H., Koek-Noorman J. The origin of the woody *Sedoideae* (Crassulaceae) // *Taxon*. 1989. Vol. 38, N 4. P. 535–534.

Hart 't H., Ham van R.D.H.J., Stevens J.F., Elma E.T., Klis van der H., Gadella T.W.J. Biusystematic, molecular and phytochemical evidens fort he multiple origin of sympetaly in Eurasian *Sedoideae* (Crassulaceae) // *Biochem. Syst. and Ecology*. 1999. N 27. P. 407–426.

Hegi G. Crassulceae // *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Munchen, 1921–1923. Bd. 4, Hf. 2. S. 511–562.

Heide O.M. Photoperiodic control of dormancy in *Sedum telephium* and some other herbaceous perennial plants // *Physiologia plantarum*. 2001. N 113. P. 332–337.

.....

Huelsenbeck J.P., Ronquist F. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. P. 754–755.

International Code of Botanical Nomenclature (Sent Louis Code) adopted by Sixteenth International Botanical Congress St., Missouri, July–August 1999. Königstein, 2000. 474 p.

IUCN Red List Categories. IUCN, Gland, Switzerland, 1994. 35 p.

Kaplan, K. Embryologische, pollen- und samen-morphologische Untersuchungen zur Systematik von Saxifraga (Saxifragaceae) // Bibliotheca botanica. Stuttgart, 1981. H. 134. S. 1–54.

Kinzel W. Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung (Nachkeife, Keimdauer etc.) und anderer biologischen Eigentümlichkeiten der Samen aus den verschiedenen Pflanzenfamilien. Stuttgart: Verlagsbuchhandl., 1913. 170 S.

Kitagawa M. Crassulaceae // Neo-Lineamenta Florae Manchuricae. 1979. P. 342–348.

Knaben G. Studies on the life form of some *Sedum* species // Blyttia. 1966. N 4. P. 232–243.

Knapp U. Skulptur der Samenschale und Gliederung der Crassulaceae // Bot. Jahrb. Syst. 1994. Vol. 116, N 2. P. 157–187.

Krach J.E. Die Samen der Saxifragaceae // Bot. Jahrb. 1976. Bd. 97, N 1. S. 1–60.

Lamarck de J.B.A., Candolle de A.P. Flore Française. 3 ed. Paris: Desray, 1805. Tome 4.

Lee T.B. Illustrated flora of Korea, 1993. 990 p.

Linnaei C. Species Plantarum. Holmiae (Stockholm). Impensis Laurentii Salvii, 1753. 1035 p.

Linnaei C. Systema, genera, species plantarum. Lipsiae, 1840. 1102 p.

Makino T. Observation on the Flora of Japan // Bot. Mag. Tokyo. 1901. Vol. 15. P. 141–145.

Makino T. Observation on the Flora of Japan // Bot. Mag. Tokyo. 1902. Vol. 16. P. 210–216.

Makino T. Observation on the Flora of Japan // Bot. Mag. Tokyo. 1910. Vol. 24. P. 71–75.

Maximowich C.J. Diagnoses breves Plantarum novarum Japonicae et Manchuricae I–XX et Diagnoses Plantarum novarum asiaticum I–VIII. St. Petersburg, 1866–1893. 777 p.

Mayuzumi S., Ohba H. The Phylogenetic Position of Eastern Asian *Sedoideae* (Crassulaceae) as Inferred from Chloroplast and Nuclear DNA Sequences // Systematic Botany. 2004. Vol. 29, N 3. P. 587–598.

Mes T.H.M., Bederode van J., Hart't H. Origin of the woody macaronesian *Sempervivoideae* and phylogenetic position of the East African species of *Aeonium* // Bot. Acta. 1996. N 109. P. 477–491.

Mort M.E., Soltis D. E., Soltis P.S., Francisco-Ortega F., Santos-Guerra A. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data // Amer. Journ. Bot. 2001. Vol. 88, N 1. P. 76–91.

-
- Nakai T. Flora Koreana // Journ. of College of Sci. Imp. Univ. of Tokyo. 1909. Vol. 26. P. 488.
- Nakai T. On the Japanese Species of the Genus *Rhodiola* L. // The Journal of Jap. Bot. 1938. Vol. 14, N 8. P. 491–508. (яп.)
- Netolitzky F. Anatomy der Angiospermen-Samen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926. Bd 10. 364 S.
- Noda M. Flora of the N.-E. Province (Manchuria) of China. 1971. 1613 p.
- Ohba H. A revision of the eastern Himalayan species of the subgenus *Rhodiola* of the genus *Sedum* (Crassulaceae) // The flora of eastern Himalaya: Bull. Univ. Mus., Univ. Tokyo. 1975. N 8. P. 283–362.
- Ohba H. The taxonomic status of *Sedum telephium* and its allied species (Crassulaceae) // Bot. Mag. Tokyo. 1977. N 90. P. 41–56.
- Ohba H. Generic and Infrageneric Classification of the Old World *Sedoideae* (Crassulaceae) // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.). 1978. Sec. III. Vol. 12, N 4. P. 139–198.
- Ohba H. A revision of the Asiatic Species of *Sedoideae* (Crassulaceae). Part 1. *Rosularia* and *Rhodiola* (subgen. *Primuloides* and *Crassipedes*) // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1980. Sec. 3. Vol. 12, N 3. P. 337–405.
- Ohba H. A revision of Asiatic Species of *Sedoideae* (Crassulaceae). Part 2. *Rhodiola* (subgen. *Rhodiola*, sect. *Rhodiola*) // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1981. Sec. 3. Vol. 13, N 2. P. 65–119.
- Ohba H. A revision of Asiatic Species of *Sedoideae* (Crassulaceae). Part 3. *Rhodiola* (subgen. *Rhodiola*, sect. *Pseudorhodiola*, *Prainia* & *Chamaerhodiola*) // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1982. Sec. 3. Vol. 13, N 2. P. 121–174.
- Ohba H. Biogeography of the Genus *Rhodiola* (Crassulaceae), with Special Reference to the Floristic Interaction between the Himalaya and the Arctic Region // Current Aspects of Biogeography in West Pacific and East Asian Regions. Tokyo, 1989. P. 115–133.
- Ohba H. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (Crassulaceae) (1) // Journ. Jap. Bot. 1990. Vol. 65, N 7. P. 193–203.
- Ohba H. Notulae Crassulacearum Asiae Orientalis (1) // Journ. Jap. Bot. 1992. Vol. 67, N 4. P. 194–200.
- Ohba H. Notulae Crassulacearum Asiae Orientalis (2) // Journ. Jap. Bot. 1993. Vol. 68, N 3. P. 149–155.
- Ohba H. Systematic problems of Asian *Sedoideae* // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden: Backhuys Pub., 1995. P. 151–158.
- Ohba H. Crassulaceae // Flora of Japan. Tokyo: Kodasha, 2001. Vol.IIb. P. 10–31.
- Ohba H., Bartholomew B.M., Turland N.J., Fu K. New Combinations in *Phedimus* (Crassulaceae) // Novon. 2000. N 10. P. 400–402.
- Ohba H., Mayzumi S. Taxonomic problems of the Crassulaceous species in the circum Japan sea region // Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов: материалы междунар. конф., посвящ. 300-летию С.-Петербурга и 290-летию Ботан. сада БИН РАН. СПб.: ООО «Норд-Дизайн», 2004. С. 157–158.

.....

Ohba H., Tagawa H. A note of *Orostachys malacophyllus* (Pallas) Fischer and its related taxa from northern Japan Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (Crassulaceae) (2) // Journ. Jap. Bot. 1990. Vol. 65. N 10. P. 302–308.

Ohwi J. Plantae Novae Japonicae // Bull. Nat. Sci. Museum (Tokyo). 1954. Vol. 1, N 1 (N 34). P. 1–8.

Ohwi J. *Sedum*. Flora of Japan. Tokyo, 1965. P. 493–498.

Posada D., Crandal K.A. MODELTEST: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. Vol. 14. P. 817–818.

Praeger R.L. Some new species of *Sedum* // Journ. of Bot. 1917. Vol. 55. P. 39–44.

Praeger R.L. Notes on *Sedum*. II // Journ. Bot. Brit. & Foreign, 1918. Vol. 55. P. 149–152.

Praeger R.L. Notes on *Sedum*. III // Journ. Bot. Brit. & Foreign. 1919. Vol. 57. P. 49–58.

Praeger R.L. An account of the genus *Sedum* as found in cultivation // Journ. Roy. Hort. Soc. London. 1921. Vol. 46. P. 1–314.

Punt W. Functional influencing pollen form // Pollen and Spores: Form and Function. Linnean Soc. of London, 1986. P. 97–101.

Quimby M. W. The floral morphology of Crassulaceae. Mississippi, 1971. 42 p.

Rafinesque. Phedimus // Amer. Monthly Mag. and Crit. Rewiew. 1817. Vol. 1. P. 438.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

Regel E. *Sedum maximowiczii* Rgl. // Gartenflora Deutschland, Russland und der Schweiz, 1866. S. 355–356 (taf. 528).

Regnat H. The name *Sedum* // Sedum Society Newsletter. 2004. N 70. P. 76–80.

Rowley G. A History of Succulent Plants. Mill Valley: Strawberry Press, 1997. 409 p.

Schonland S. Crassulaceae // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891. Vol. 2a. S. 23–38.

Sin J.H., Yoo Y.G., Park K.R. A palynotaxonomic study of the Korean Crassulaceae // Korean J. Electron Microscopy. 2002. Vol. 32, N 4. P. 345–360.

Spongberg S.A. The genera of Crassulaceae in the south-eastern United States // J. Arnold Arbor. 1978. N 59. P. 197–248.

Stebbins G.L. Flowering plants: evolution above the species level. Cambridge: Belknap Press, 1974.

Stern W.T. Botanical Latin. Oxford, 1992. 612 p.

Swofford D.L. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Beta version 10. Sunderland: Sinauer Associates, 2002.

Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1997. 643 p.

Thanikaimoni G. Pollen apertures: form and function // Pollen and Spores: Form and Function. Linnean Soc. of London, 1986. P. 119–136.

.....

Thiede J. Quantitative phytogeography, species richness, and evolution of American Crassulaceae // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden, 1995. P. 89–123.

Thorn R.F. Classification and geography of the flowering plants // The Botanical Review. 1992. Vol. 58, N 3. P. 225–348.

Thorn R.F. The Classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae // The Botanical Review. 2000. Vol. 66, N 4. P. 441–647.

Tieghem van. P. Sur le genre Pentore considere comme type d'une famille nouvelle des Penthoracees // Journ. Bot. Morot. 1898. N 12. P. 150–154.

Troll W. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskorpers. B. 1. Jena: Fischer, 1964. 666 S.

Troll W. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskorpers. B. 2. Jena: Fischer, 1969. 669 S.

Uhl C.H. Chromosomes and phylogeny of the Crassulaceae // Cact. and Succ. Journ. of America. 1963. N 35. P. 80–84.

Uhl C.H. Chromosomes, hybrids and ploidy of *Sedum cremnophila* and *Echeveria linquifolia* (Crassulaceae) // American Journ. of Bot. 1976. N 63. P. 806–820.

Uhl C.H., Moran R. Chromosomes of Crassulaceae from Japan and South Korea // Cytologia. 1972. N 37. P. 59–81.

Webb D.A. Crassulaceae // Flora Europaea, 1964. Vol. 1. P. 350–364.

Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambrige: Cambrige Univ. press, 1989. 405 p.

Wyatt R. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set // Amer. Journ. Bot. Vol. 69, N 4, 1982. P. 585–594.

Виды *Sedoideae* и GenBank номера последовательностей ITS участка
рДНК, использованные для анализов

Вид	GenBank №
<i>Aizopsis (Phedimus) aizoon</i> (L.) Grulich	AB089767
<i>A. (Phedimus) aizoon</i> var. <i>floribundus</i> (Nakai) H. Ohba	AB088614
<i>A. hybridum</i> (L.) Grulich	AM039908
<i>A. (Phedimus) kamtschatica</i> (Fisch.) Grulich	AB088612
<i>A. litorale</i> (Kom.) S. Gontch.	AM039909
<i>A. middendorffiana</i> ssp. <i>sichotensis</i> (Vorosch.) S. Gontch.	AM039913
<i>A. x pilosa</i> S. Gontch. et Koldaeva	AM039910
<i>A. selskiana</i> (Regel et Maack) Grulich (Хасан)	AM039911
<i>A. selskiana</i> (Ханка)	AM039912
<i>A. sikokiana</i> (Maxim.) Grulich	AB088613
<i>Hylotelephium anacampseros</i> (L.) H. Ohba	AB088563
<i>H. angustum</i> (Maxim.) H. Ohba	AB088560
<i>H. cauticola</i> (Praeger) H. Ohba	AB088566
<i>H. cyaneum</i> (J. Rudolf) H. Ohba	AM039914
<i>H. erythrostictum</i> (Miq.) H. Ohba	AB088556
<i>H. ewersii</i> (Ledeb.) H. Ohba	AB088570
<i>H. pallescens</i> (Frey) H. Ohba	AB088558
<i>H. pallescens</i>	AM039915
<i>H. pluricaule</i> (Kudo) H. Ohba	AM039916
<i>H. populifolium</i> (Pall.) H. Ohba	AB088571
<i>H. pseudospectabile</i> (Praeger) S.H. Fu	AM039917
<i>H. triphyllum</i> (Haw.) Holub	AM039918
<i>H. sieboldii</i> (Sweet. et Hook.) H. Ohba	AB088567
<i>H. sieboldii</i> var. <i>ettyuense</i> (Tomida) H. Ohba	AB088568
<i>H. sordidum</i> (Maxim.) H. Ohba	AB088562
<i>H. spectabile</i> (Boreau) H. Ohba	AB088575
<i>H. tatarinowii</i> (Maxim.) H. Ohba	AB088557
<i>H. telephium</i> subsp. <i>maximum</i> (L.) H. Ohba	AB088561
<i>H. tsugaruense</i> (Hara) H. Ohba	AB088565
<i>H. ussuriense</i> (Kom.) H. Ohba	AM039919
<i>H. verticillatum</i> (L.) H. Ohba	AB088564
<i>H. viride</i> (Makino) H. Ohba	AB088569
<i>H. viviparum</i> (Maxim.) H. Ohba	AB088559
<i>H. viviparum</i>	AM039920
<i>Kalanchoe campanulata</i> Baill.	AJ231309
<i>K. delagoensis</i> Eckl. et Zeyh.	AJ231306
<i>K. streptantha</i> Berger	AJ231322
<i>Meterostachys sikokiana</i> (Makino) Nakai	AB088579

Окончание прил.

Вид	GenBank №
<i>Orostachys aggregata</i> (Makino) Hara	AB088574
<i>O. fimbriata</i> (Turcz.) Berger	AB088578
<i>O. furusei</i> Ohwi	AM039921
<i>O. gorovoi</i> Dudkin et S. Gontch.	AM039922
<i>O. iwarenge</i>	AB088573
<i>O. maximowiczii</i> Byalt	AM039923
<i>O. japonica</i> (Maxim.) Berger	AB088576
<i>O. malacophylla</i> (Pall.) Fisch.	AB088572
<i>O. malacophylla</i>	AM039924
<i>O. paradoxum</i> (Khokhr. et Vorosch.) Czerep.	AM039925
<i>O. spinosa</i> (L.) C.A. Mey	AB088577
<i>Phedimus spurius</i> (M. Bieb.) H. t'Hart	AB088616
<i>P. stellatus</i> Rafin.	AM039926
<i>Pseudosedum longidentatum</i> Boriss.	AB088609
<i>Pseudosedum</i> sp.	AB088610
<i>Rhodiola amabilis</i> (H. Ohba) H. Ohba	AB088587
<i>R. angusta</i> Nakai	AM039927
<i>R. crenulata</i> (Hook f. et Thoms.) H. Ohba	AY359897
<i>R. fastigiata</i> (Hook f. et Thoms.) Fu	AB088594
<i>R. ishidae</i> (Miyabe et Kudo) Hara	AB088600
<i>R. kirilowii</i> Regel ex Maxim.	AB088601
<i>R. macrocarpa</i> (Praeger) Fu	AB088590
<i>R. rosea</i> L.	AB088599
<i>R. yunnanensis</i> (Franch.) Fu	AB088602
<i>Sinocrassula indica</i> Berger	AB088580
<i>S. paoshingensis</i> (S.H.Fu) H. Ohba	AB088581
<i>S. paoshingensis</i> var. <i>spinulosa</i> H. Ohba	AB088583
<i>S. yunnanensis</i> Berger	AB088582
<i>Umbilicus botryoides</i> Hochst. ex A Rich.	AB088586
<i>U. horizontalis</i> (Gruss.) DC.	AB088585
<i>U. rupestris</i> (Salisb.) Dandy	AB088584

Примечание. Жирным шрифтом выделены виды, для которых последовательно-сти определены в настоящем исследовании. В скобках указано название рода, приводимое в базе данных GenBank, но не признаваемое нами.

.....



Табл. I. *Hylotelephium erythrostictum*



Табл. II. *Hylotelephium pallescens*



Табл. III. *Hylotelephium pseudospectabile*



Табл. IV. *Hylotelephium triphyllum*



Табл. V. *Hylotelephium verticillatum*



Табл. VI. *Hylotelephium viviparum*



Табл. VII. *Hylotelephium ussuriense*



Табл. VIII. *Hylotelephium cyaneum*



Табл. IX. *Hylotelephium pluricaule*



Табл. X. *Aizopsis aizoon*



Табл. XI. *Aizopsis kamtschatica*



Табл. XII. *Aizopsis litoralis*



Табл. XIII. *Aizopsis middendorffiana* subsp. *middendorffiana*



Табл. XIV. 1-3. *Aizopsis middendorffiana* ssp. *sichotensis*,
4,5 - *A. middendorffiana* ssp. *arcuatum*



Табл. XV. *Aizopsis selskiana*



Табл. XVI. *Aizopsis* × *pilosa*



Табл. XVII. *Rhodiola rosea*



Табл. XVIII. *Rhodiola integrifolia*



Табл. XIX. 1 – *Rhodiola angusta*; 2 – *Rhodiola stephanii*



Табл. XX. *Rhodiola quadrifida*



Табл. XXI. 1, 3, 5 – *Orostachys aggregata*, 2, 4 – *Orostachys* sp.



Табл. XXII. 1,2 – *Orostachys furusei*; 3,4 – *Orostachys gorovoii*



Табл. XXIII. *Orostachys malacophylla*



Табл. XXIV. *Orostachys maximowiczii*



Табл. XXV. *Orostachys paradoxa*



Табл. XXVI. *Orostachys japonica*



Табл. XXVII. *Orostachys spinosa*

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Очерк истории изучения сем. Crassulaceae и подсемейства <i>Sedoideae</i>	7
1.1. История изучения сем. Crassulaceae	7
1.2. История изучения подсемейства <i>Sedoideae</i> и отдельных восточно-азиатских родов	15
Глава 2. Филогенетические связи дальневосточных представителей сем. Crassulaceae на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS региона ядерной рДНК	21
Глава 3. Морфолого-анатомические признаки дальневосточных <i>Sedoideae</i> , их таксономическое и эволюционное значение	30
3.1. Генеративные органы	30
3.2. Вегетативные органы	54
3.3. Эволюционное значение признаков	67
Глава 4. Конспект подсем. <i>Sedoideae</i> флоры российского Дальнего Востока	72
Глава 5. Географическое распространение <i>Sedoideae</i>	100
5.1. Географическое распространение и основные экологические особенности очитковых	100
5.2. Редкие виды очитковых флоры российского Дальнего Востока	113
Глава 6. Биоморфология представителей подсемейства <i>Sedoideae</i>	119
6.1. Понятие «жизненная форма», подходы и предпосылки классификации	119
6.2. Классификация жизненных форм дальневосточных <i>Sedoideae</i>	125
6.3. Онтогенез дальневосточных <i>Sedoideae</i>	133
6.4. Репродуктивная биология дальневосточных <i>Sedoideae</i>	145
6.5. Ритмы сезонного развития	151
6.6. Возможные пути биоморфологической эволюции в подсемействе <i>Sedoideae</i>	157
Глава 7. Хозяйственно ценные представители дальневосточных <i>Sedoideae</i>	165
Заключение	171
Литература	174
Приложение	192
Фототаблицы	195

.....

Светлана Борисовна Гончарова

ОЧИТКОВЫЕ (*SEDOIDEAE*, CRASSULACEAE) ФЛОРЫ
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Научное издание