

количество водопрочных почвенных мезоагрегатов заметно ниже, чем под площадкой 8. Данные по водопроницаемости и объемной массы почвы также свидетельствуют о меньшем зоогенном воздействии на почву под площадкой 8 по сравнению с почвой под площадкой 9.

Общее заключение

Проведенные исследования показали, что почвенный покров пригородной зоны пребывает в последнее десятилетие под интенсивным антропогенным, техногенным и зоогенными давлениями. Это негативно отражается на структуре и функционировании как естественных, так и искусственных экосистем. В связи с резким сокращением КРС и лошадей доля зоогенного пресса в общем внешнем прессе на почвенно-

растительные составляющие наземных экосистем будет постепенно уменьшаться, тогда как из-за резкого увеличения численности городского населения явно преобладающими будут чисто антропогенные и техногенные (массовое использование транспортных средств) воздействия.

Литература

1. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. – М., 1961. – 346 с.
2. Ревут И.Б. Физика почв. – Л.: Колос, 1972. – 368 с.
3. Розанов Б.Г. Морфология почв: учебник для высшей школы. – М.: Академический проспект, 2004. – 432 с.

Поступила в редакцию 08.11.2013

УДК 581.412: 581.522:582.542.1

Онтогенез *Agrostis diluta* Kurcz. с позиций модульной организации растений

В.Е. Кардашевская, Н.Н. Егорова

Онтогенез ценного кормового злака полевицы светлой (*Agrostis diluta* Kurcz.) изучен с позиций трех концепций: дискретности онтогенеза, модульной организации и поливариантности развития растений. В онтогенезе вида установлены 4 периода и 9 онтогенетических состояний. В модульном строении вида выявлены 10 элементарных, 16 универсальных и 4 основных типа модуля. Составлена модульная организация особей в каждом онтогенетическом состоянии. Выявлена структурная (морфологическая и размерная) поливариантность в структуре фитомеров, побегов и систем побегов особей в каждой онтогенетической группе.

Ключевые слова: *Agrostis diluta* Kurcz., онтогенез, модульная организация, элементарный модуль, универсальный модуль, основной модуль, поливариантность.

Ontogenesis of valuable fodder grass *Agrostis diluta* Kurcz. was studied from positions of three conceptions: discreteness of ontogenesis, modular organization and polyvariation of plants development. Four periods and nine ontogenetic stages are identified in the ontogenesis. 10 elementary, 16 universal and 4 basic module types are identified in a modular structure of the species. The modular organization of individuals in each ontogenetic stage is composed. The structural (morphological and dimensional) polyvariation is revealed in structure of phytomers, shoots and individuals shoots systems in each ontogenetic group.

Key words: *Agrostis diluta* Kurcz., ontogenesis, modular organization, elementary module, universal module, basic module, polyvariation.

Одним из видов, распространенных и доминирующих на лугах Центральной Якутии, является полевица светлая (*Agrostis diluta* Kurcz.), описанная как самостоятельный вид [1]. Основной организации популяционной жизни каждого вида в фитоценозах является продолжительность и характер его онтогенеза [2–4]. Онтогенез

Agrostis diluta, как и всех других видов рода *Agrostis*, не изучен в Якутии.

Agrostis diluta – это ценный кормовой многолетний рыхлокустовой злак. Онтогенез вида изучен в пойменных лугах долины Энциэли (Средняя Лена). Нами исследован онтогенез *Agrostis diluta* с позиций трех современных концепций: дискретности онтогенеза [2, 3], модульной организации и поливариантности развития [4–8] растений.

Изучение онтогенеза проводили по общепринятым популяционно-онтогенетическим методам [9–11]. При выделении онтогенетических

КАРДАШЕВСКАЯ Вилюра Егоровна – к.б.н., доцент Института естественных наук СВФУ, kardashevskaya_v@inbox.ru; ЕГОРОВА Нюргюяна Назаровна – аспирантка Института естественных наук СВФУ, nurne@mail.ru.

состояний применяли критерии, предложенные Е.И. Курченко для рыхлокустовых злаков рода *Agrostis* [12–14]. Для анализа структуры особей разных онтогенетических состояний использовали структурно-биологические элементы разных категорий по [7] и [14]. Авторы выделяют три категории модулей: элементарный метамер [14] или элементарный модуль [7]; одноосный побег [14] или универсальный модуль [7]; побеговую систему [14] или основной модуль [7]. В течение ряда лет проводили морфологический анализ трех типов побегов (розеточных, полурозеточных вегетативных и генеративных) и особей. Провели препарирование 618 розеточных и полурозеточных вегетативных и 1980 генеративных побегов *Agrostis diluta* с использованием бинокуляра МБС. Для изучения онтогенеза провели морфологический анализ особей всех онтогенетических состояний: по 100 проростков, ювенильных и имматурных особей, взрослые особи каждого состояния исследовались без выкапывания (по 80–120 особей).

Элементарный модуль или элементарный метамер у злаков представлен междоузлем с листом на верхнем и почкой на нижнем концах [15, 16]. Анализ растений *Agrostis diluta* выявил морфологическую поливариантность этой категории модуля, обусловленную разной длиной междоузлия (короткое, длинное), типом листа (чешуевидный лист или катафилл, переходной и настоящий зеленый лист) и наличием или отсутствием почки. У *Agrostis diluta* элементарный модуль (ЭМ) представлен 10 типами фитомеров (рис. 1).

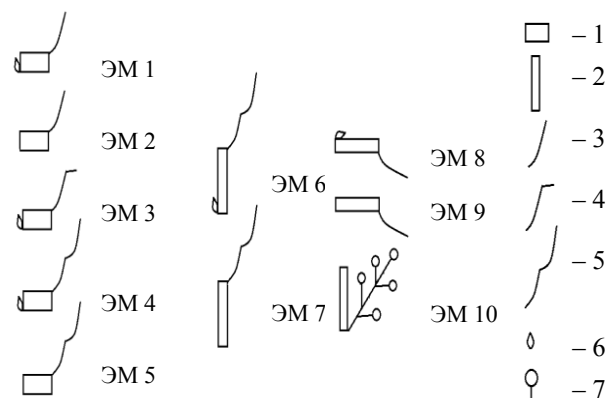


Рис. 1. Элементарные модули *Agrostis diluta*: 1 – короткое междоузлие; 2 – длинное междоузлие; 3 – чешуевидный лист (катафилл); 4 – переходной лист; 5 – настоящий (зеленый) лист; 3–4 – листья низовой формации, 5 – листья срединной формации; 6 – почка; 7 – колосок

Универсальные модули (УМ) вида отличаются по строению элементарных модулей (фитомеров). Вместе с тем морфологическая и размерная поливариантность УМ определяется особенностями строения различных структурно-функциональных зон одноосных побегов, способом возобновления и направления их роста. В табл. 1 даны формулы и характеристики УМ. В формуле представлены типы ЭМ (от нижних к верхним ярусам побега), составляющих конкретный тип УМ (рис. 2).

Различные типы универсальных модулей в совокупности образуют комплекс одноосных побегов – основной модуль (ОМ), который

Таблица 1

Характеристика универсальных модулей *Agrostis diluta*

Тип побега по классификации Т.И. Серебряковой (1971) и Е.И. Курченко (2010)	Тип УМ	Формула УМ	Число листьев на побеге (УМ), шт.				Высота побега, см*
			чешуевидные	переходные	настоящие зеленые	всего	
Розеточный апогеотропный интравагинальный	УМ 1	ЭМ 4	0	0	5–6	5–6	$\frac{8,1 \pm 0,3}{5,9-11,5}$
Розеточный косоапогеотропный экстравагинальный	УМ 2	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4	1–3	1	2–3	6–7	
	УМ 3	ЭМ 2+ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4					
	УМ 4	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 5					
	УМ 5	ЭМ 2+ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ ЭМ 5					
Полурозеточный апогеотропный интравагинальный	УМ 6	ЭМ 4+ЭМ 6	0	0	8–11	8–12	$\frac{17,8 \pm 0,7}{10,4-29,1}$
	УМ 7	ЭМ 4+ЭМ 6+ЭМ 7					
Полурозеточный косоапогеотропный экстравагинальный	УМ 8	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 6	1–3	1–2	3–6	8–12	
	УМ 9	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 6+ ЭМ 7					
Полурозеточный косоапогеотропный экстравагинальный укореняющийся	УМ 10	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 6	1–3	1–2	6–11	10–17	$\frac{30,0 \pm 0,8}{20,2-36,7}$
	УМ 11	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 6+ ЭМ 7					
Полурозеточный генеративный косоапогеотропный экстравагинальный	УМ 12	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 6+ ЭМ 10	2–3	1–2	4–8	8–12	$\frac{45,9 \pm 0,6}{30,3-75,2}$
	УМ 13	ЭМ 1+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 6+ЭМ 7+ЭМ 10					
Корневищно-полурозеточный вневлагалищный	УМ 14	ЭМ 1+ЭМ 8	4–11	0	5–8	9–19	$\frac{20,7 \pm 1,2}{8,9-35,3}$
	УМ 15	ЭМ 2+ЭМ 8	4–11	0	5–8	9–19	
	УМ 16	ЭМ 1+ЭМ 9+ЭМ 8	4–11	0	5–8	9–19	

*В числителе – среднее значение и стандартная ошибка, в знаменателе – минимальные и максимальные значения высоты побега (УМ).

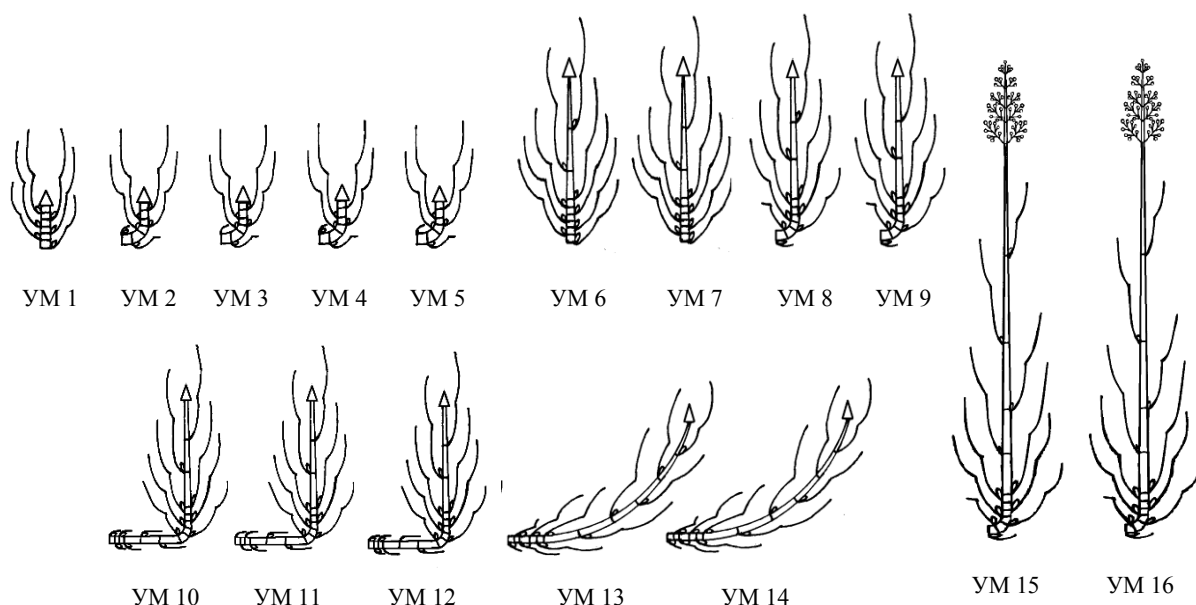

 Рис. 2. Универсальные модули *Agrostis diluta*. Стрелками обозначены конуса нарастания вегетативных побегов

Таблица 2

 Биоморфологическая характеристика особей разных онтогенетических состояний *Agrostis diluta*

Онтогенетическое состояние		Ранг и типы модуля особи*							Высота растения, см *	Листовая пластинка, см *	
		Число ЭМ	Число УМ			Тип УМ	Состав ОМ (порядки побегов)	Тип ОМ		длина	ширина
			розе- точные	полурозе- точные	генера- тивные						
p		$\frac{2,4 \pm 0,1}{1-3}$	1	0	0	УМ 1	I	-	$\frac{2,5 \pm 0,1}{0,9-4,6}$	$\frac{1,8 \pm 0,1}{0,3-4,5}$	$\frac{0,03 \pm 0,002}{0,01-0,05}$
j	1 тип	$\frac{4,4 \pm 0,1}{4-6}$	1	0	0	УМ 1	I	-	$\frac{5,6 \pm 0,2}{3,0-9,4}$	$\frac{3,4 \pm 0,2}{1,2-6,8}$	$\frac{0,05 \pm 0,01}{0,02-0,15}$
	2 тип	$\frac{8,1 \pm 0,1}{7-10}$	1	0	0	УМ 1	I	-	$\frac{7,4 \pm 0,2}{4,1-11,6}$	$\frac{4,1 \pm 0,3}{1,4-9,5}$	$\frac{0,10 \pm 0,01}{0,04-0,18}$
im	1 тип	$\frac{5,0 \pm 0,1}{4-7}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{2-5}$	0	0	УМ 1	I, II ¹ , II ² , II ³ , III ¹⁻¹	ОМ 1	$\frac{6,2 \pm 0,3}{3,6-10,6}$	$\frac{3,85 \pm 0,3}{1,1-7,7}$	$\frac{0,07 \pm 0,01}{0,04-0,19}$
	2 тип	$\frac{8,4 \pm 0,2}{6-10}$	$\frac{2,7 \pm 0,1}{2-5}$	0	0	УМ 1	I, II ¹ , II ² , II ³ , II ⁴	ОМ 1	$\frac{9,6 \pm 0,4}{5,0-16,4}$	$\frac{5,1 \pm 0,2}{2,1-10,8}$	$\frac{0,11 \pm 0,01}{0,02-0,30}$
v		$\frac{9,8 \pm 0,1}{8-11}$	$\frac{9,6 \pm 0,5}{2-22}$	$\frac{2,0 \pm 0,1}{1-5}$	0	УМ 1-8	I, I ¹ , II ² , II ³ , II ⁴ , II ⁵ , III ¹⁻¹ , III ¹⁻² , III ¹⁻³ , III ¹⁻⁴ , III ¹⁻⁵ , III ²⁻¹ , III ²⁻² , III ²⁻³ , III ²⁻⁴ , III ²⁻⁵ , III ³⁻¹ , III ³⁻² , III ³⁻³ , III ³⁻⁴ , III ⁴⁻¹ , III ⁴⁻² , III ⁴⁻³ , III ⁵⁻¹ , III ⁵⁻² , IV ¹⁻¹ , IV ¹⁻²	ОМ 1, 2	$\frac{18,5 \pm 0,7}{10,4-34,5}$	$\frac{8,13 \pm 0,4}{2,8-15,5}$	$\frac{0,25 \pm 0,01}{0,10-0,45}$
g1		$\frac{10,4 \pm 0,1}{9-12}$	$\frac{8,3 \pm 0,4}{4-15}$	$\frac{12,0 \pm 0,5}{8-21}$	$\frac{5,9 \pm 0,3}{3-11}$	Все типы	Побеги III-V порядков	ОМ 1-4	$\frac{54,5 \pm 1,9}{29,7-75,2}$	$\frac{6,93 \pm 0,4}{3,4-13,6}$	$\frac{0,30 \pm 0,01}{0,10-0,55}$
g2		$\frac{10,4 \pm 0,1}{9-12}$	$\frac{11,3 \pm 0,5}{4-37}$	$\frac{20,1 \pm 0,9}{6-49}$	$\frac{18,2 \pm 0,7}{9-42}$	Все типы	Побеги высших порядков (выше V порядка)	ОМ 1-4	$\frac{56,1 \pm 0,8}{38,5-82,0}$	$\frac{7,03 \pm 0,2}{3,0-13,7}$	$\frac{0,30 \pm 0,01}{0,10-0,60}$
g3		$\frac{10,3 \pm 0,03}{9-12}$	$\frac{6,6 \pm 0,2}{1-24}$	$\frac{6,8 \pm 0,3}{1-22}$	$\frac{1,9 \pm 0,1}{1-10}$	Все типы	-	ОМ 1-4	$\frac{40,9 \pm 0,4}{20,0-67,9}$	$\frac{5,02 \pm 0,1}{2,1-13,9}$	$\frac{0,28 \pm 0,01}{0,10-0,60}$
ss		$\frac{11,1 \pm 0,1}{9-13}$	$\frac{7,8 \pm 1,3}{2-29}$	$\frac{5,5 \pm 1,1}{1-21}$	0	УМ 1-9, УМ 14-16	-	ОМ 1-2	$\frac{10,1 \pm 0,3}{5,3-16,5}$	$\frac{4,98 \pm 0,3}{1,2-10,9}$	$\frac{0,23 \pm 0,01}{0,10-0,50}$

*В числителе – среднее значение и стандартная ошибка, в знаменателе – минимальные и максимальные значения.

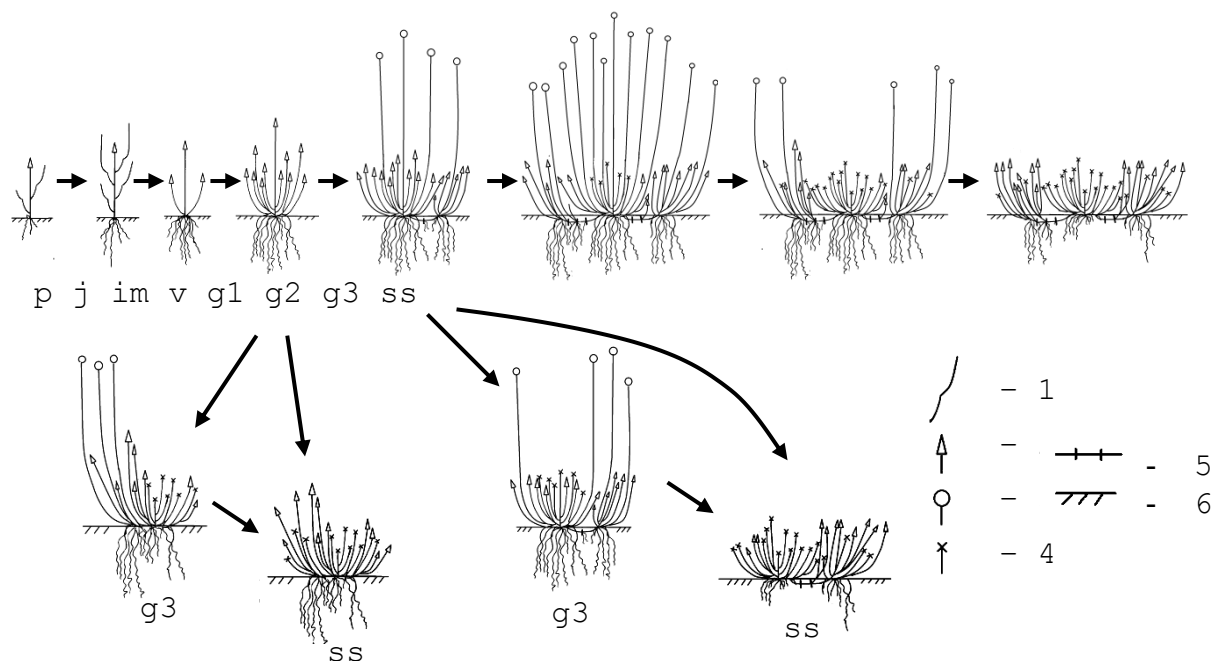


Рис. 3. Схема онтогенеза *Agrostis diluta*. 1 – лист; 2 – конус нарастания вегетативных побегов; 3 – соцветие; 4 – отмерший побег; 5 – корневище; 6 – уровень субстрата

формируется в течение онтогенеза особи и закономерно повторяется в строении взрослых особей [7]. Для *Agrostis diluta* выделены четыре типа основных модулей: ОМ 1 – побеговая система из розеточных и полурозеточных вегетативных побегов; ОМ 2 – побеговая система из розеточных и полурозеточных вегетативных побегов с одним или несколькими корневищами; ОМ 3 – система из вегетативных (розеточных и полурозеточных) и генеративных побегов; ОМ 4 – система из вегетативных (розеточных и полурозеточных), генеративных побегов и корневищ.

Число модулей определяется как внутренними, так и внешними факторами [17, 18]. В онтогенезе растений внутренние факторы определяют тип в основном элементарного и универсального модулей. Внешние факторы регулируют разнообразие типов и численность всех категорий модулей.

Выявленная морфологическая поливариантность всех рангов (ЭМ, УМ и ОМ), т.е. формирование разных типов модулей в определенных условиях, обеспечивает растению существование и устойчивость в различных эколого-фитоценологических условиях.

В онтогенезе *Agrostis diluta* выделено 4 периода и 9 онтогенетических состояний (табл. 2, рис. 3).

Латентный период. Размножение *A. diluta* исключительно семенное. Зерновки (se) обла-

дают хорошей жизнеспособностью. Лабораторная всхожесть семян 1 года хранения составляет 96,0%, а 7 лет хранения – 80,3%. Энергия прорастания высокая – 67,5%.

Прегенеративный период. Проростки (p) имеют главный корень длиной 0,02–1,70 см (в среднем 0,59 см), 3–7 придаточных корней, coleoptиль длиной в среднем 0,31 см и 2–3 листа (табл. 2). Высота проростка 1,1–4,6 см, длина листовой пластинки колеблется в пределах 0,65–4,50 см и ширина – 0,1–0,9 мм. Таким образом, проросток – это УМ 1 из 2–3 ЭМ 4, для которого характерны сохранение связи с зерновкой, наличие coleoptили (вместо предлиста) и зародышевого корня, малые размеры органов, что типично для проростков многих злаков. В естественных ценозах проростки появляются в течение всего вегетационного сезона.

Ювенильные растения (j) характеризуются потерей связи с зерновкой, отмиранием зародышевого корня, увеличением числа придаточных корней и листьев. Это однопобеговые растения высотой от 3,0 до 9,4 см с 4–6 листьями, часть из которых (1–2) отмирает. Корни проникают до глубины 6,4 см. Размеры листьев возрастают почти в 2 раза: средняя длина листовой пластинки достигает 1,2–6,8 см, ширина 0,3–1,5 мм. Таким образом, ювенильная особь – это однопобеговое растение – УМ 1, состоящее из ЭМ только одного типа (ЭМ 4).

Имматурные особи (im) – важным качествен-

ным признаком имматурных особей является начало кущения во время разворачивания 4-го и начала роста 5-го листьев главного побега – побега I порядка (ЭМ 4).

Первичный куст представлен 3–5 побегами II и III порядков. Боковые побеги II порядка в этом онтогенетическом состоянии, как правило, представлены УМ 1 и образуются интравагинально из почек 1–4 элементарных модулей главного побега.

Это нижние элементарные модули ЭМ 4-го типа. Корневая система имматурных растений состоит из 10–30 придаточных корней длиной 3,0–7,0 см. Главный побег высотой до 9,6 см с 2–3 короткими (0,3–1,9 см), узкими (0,2–0,4 мм) листьями ювенильного типа и 3–4 широкими настоящими зелеными листьями (0,5–1,9 мм). Таким образом, имматурное состояние начинается с формирования первичной побеговой системы главного побега (ОМ 1), состоящей из двух побегов – УМ 1. В течение имматурного состояния 1–2 побега II порядка начинают формировать собственные основные модули. К завершению имматурного состояния число ОМ в особях достигает 3, состоящих только из УМ одного типа – УМ 1.

Среди ювенильных и имматурных особей можно выделить 2 типа размерной поливариантности. Первые типы описаны выше. Ювенильные растения 2-го типа более крупные – высотой 4,10–11,60 см с 7–10 листьями (3–6 листьев отмирают) с длинными (3,0–6,0 см) и широкими листовыми пластинками (до 2,0 мм). Имматурные растения 2-го типа образуют 2–5 побегов только II порядка. Главный побег имеет 7–10 листьев, из них 3–6 сухих и 2–5 ассимилирующих. Растения более высокие (до 10,8 см), листья почти в два раза длиннее (до 10,8 см) и шире (до 3,0 мм) по сравнению с имматурными растениями 1-го типа. Таким растениям характерно интенсивное образование придаточных корней (до 25).

Размерная поливариантность обусловлена разными эколого-фитоценоотическими условиями обитания *Agrostis diluta*. Ювенильные и имматурные растения 2-го типа наблюдаются в загущенных ценозах, когда происходит торможение развития растений, задерживается прорастание почек элементарных модулей (кущение) и переход в следующие онтогенетические состояния. Вместе с тем рост листьев продолжается и у растений наблюдаются некоторые признаки взрослых растений, как длина и ширина листьев.

Виргинильные растения (v) представлены моноцентрическими компактными дерновинами диаметром 2,5–4,5 (6) см из сложной системы

ОМ, т.к. происходит кущение побегов II и III порядков, генеративных органов еще нет, но побеги, листья и корни взрослого типа. Виргинильное состояние у *Agrostis diluta* начинается, как правило, во время роста листа 8-го и завершается во время разворачивания листа 11-го элементарного модуля главного побега. Важным морфологическим признаком виргинильного состояния вида является переход части розеточных побегов (побег I порядка, первые 3–4 побега II, реже 1 побег III порядка) в полурозеточные (удлиненные) вегетативные побеги. Морфологический анализ побегов в течение всего вегетационного сезона (май–сентябрь) показал, что интеркалярный рост междоузлий начинается при завершении разворачивания 3-го и роста 4-го настоящего зеленого листа у четырех типов розеточных УМ (УМ 2–УМ 5), т.е. независимо от числа листьев низовой формации (чешуевидных и переходных). Причем удлиняются междоузлия элементарных модулей с листьями срединной формации (ЭМ 4, ЭМ 5). Число удлиненных междоузлий в полурозеточных вегетативных УМ варьирует от 1 до 6 в зависимости от биологического возраста побега. Эти УМ к концу вегетационного сезона полностью отмирают.

Общее число побегов виргинильных растений 11–25, в том числе 10–20 розеточных (УМ 1–УМ 5) и 1–5 полурозеточных вегетативных (УМ 6–УМ 9) побегов. К концу виргинильного состояния главный побег – это полурозеточный побег с 1–6 длинными междоузлиями и 8–11 широкими листьями (до 4,5 мм). Таким образом, виргинильная особь *Agrostis diluta* к концу первого года вегетации в природных ценопопуляциях является совокупностью 5–6 ОМ 1 на базе одноосных УМ второго (II¹, II², II³, II⁴, II⁵) и третьего (III¹) порядков (табл. 2).

Следует отметить, что в этом онтогенетическом состоянии из нижних почек полурозеточного побега могут развиваться короткие корневища длиной до 4,5 см с 2–3 укороченными и 1–5 удлиненными междоузлиями. Эти корневища образуют УМ 10–12 и на их базе ОМ 2. Таким образом, виргинильные особи включают 9 типов ЭМ (ЭМ 1–ЭМ 9), 12 типов УМ (УМ 1–УМ 12) и 2 типа ОМ (ОМ 1 и ОМ 2).

За один вегетационный период *Agrostis diluta* достигает виргинильного состояния онтогенеза при прорастании семян до середины июня.

Генеративный период. На 2–3-м году жизни виргинильные особи *Agrostis diluta* переходят в молодое генеративное состояние (g1). Диаметр дернины составляет 2,5–4,5 (6,5) см с 14–30 вегетативными и 3–11 генеративными побегами. Разнообразие типов УМ и ОМ увеличивается,

особь состоит из всех 16 типов УМ и 4 типов ОМ. В остальном они сходны с виргинильными растениями.

Переход в генеративное состояние происходит после перезимовки. Проследили морфогенез соцветия *A. diluta*. Осенью, в конце первой декады сентября, конус нарастания розеточных побегов виргинильных растений находится в вегетативном состоянии – II этапе органогенеза. В таком вегетативном состоянии побеги перезимовывают. Весенний анализ в первой половине мая показал, что изменений состояния конуса нарастания не произошло. Только в конце мая конус нарастания переходит в генеративное состояние, формируются генеративные бугорки на оси соцветия – IV этап органогенеза. Таким образом, у *Agrostis diluta*, как у среднелетнецветущего вида, зачаточное соцветие закладывается довольно поздно. Такую же картину наблюдали у побегов средневозрастных и старых генеративных особей перед уходом в зиму: формирование зачаточного соцветия начинается у вида после перезимовки. Необходимо отметить, что III (сегментация оси соцветия) и IV этапы органогенеза проходят быстро в течение первой декады июня. Последующие этапы формирования колосков (V этап), цветков (VI этап) и частей цветка (VII этап органогенеза) протекают медленно – со второй декады июня до второй декады июля. Только в конце июля полностью завершается формирование цветков (VIII этап). Затем с середины июля начинаются цветение, оплодотворение, образование и созревание семян (IX– XII этапы органогенеза). Таким образом, с момента отрастания до цветения проходит более двух месяцев.

Средневозрастные генеративные растения (g2) достигают максимального развития и интенсивно кустятся. Зрелые растения имеют наибольшую дерновину диаметром 5,5–8,5 см (до 13,5 см) с максимальным числом генеративных (до 42) и вегетативных (до 86) побегов (табл. 2). Встречаются все 16 типов УМ и 4 типа ОМ. Дерновины сохраняют целостность, однако появляются лысые участки (10–20% от общей площади дернины) на месте отмерших побегов. Морфогенез соцветия происходит так же, как у молодых генеративных растений.

Старые генеративные растения (g3) отличаются резким увеличением отмерших участков в дерновине (от 30 до 70%). Живых партикул 1–6, расположенных по всей периферии дерновины или сосредоточенных в одной из ее частей. Тем не менее особь включает 16 типов УМ и 4 типа ОМ. Диаметр дерновины такой же, как у средневозрастных генеративных растений (до 13,5 см). Развивают 1–10 генеративных побегов, число

вегетативных побегов вдвое больше генеративных (табл. 2).

Постгенеративный период. У *субсенильных растений (ss)* генеративные побеги отсутствуют, вегетативные побеги образуют отдельные партикулы (1–3) в одной части дерновины. Вместе с тем в отмершей части дерновины часто развиваются одиночные побеги. Число УМ сокращается до 6–30, основную массу составляют розеточные побеги (УМ 2–5), полурозеточные вегетативные УМ (УМ 8–9) единичны. Основные модули представлены типами ОМ 1 и ОМ 3.

В онтогенезе *Agrostis diluta* установлена динамическая поливариантность по темпам индивидуального развития: ускорение темпов развития с пропуском некоторых онтогенетических состояний (рис. 3). Наблюдаются следующие варианты пропусков: v, минуя g1 и g2, переходит в g3 или возможен пропуск всего генеративного периода при переходе v в ss. Также возможен переход g1 в g3 или ss.

Таким образом, у *A. diluta* выделено 10 элементарных модулей, которые образуют 16 вариантов одноосных побегов – универсальных модулей. Установлены 4 варианта основных модулей на основании разных типов универсальных модулей. Онтогенез *Agrostis diluta* неполный (se-ss), включает 4 периода и 9 онтогенетических состояний. Развитие растений прегенеративного периода происходит за 1–2(3) вегетационных сезона. *Agrostis diluta* зацветает только на 2–3-м году жизни. Самыми продолжительными онтогенетическими состояниями являются средневозрастное и старое генеративное. Сенильные особи не обнаружены.

Литература

1. Курченко Е.И. Критические заметки о полевицах группы *Agrostis stolonifera*: новый вид *A. diluta* (Poaceae) // Бот. журн. – 2002. – Т. 87, №5. – С. 115–121.
2. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 206–221.
3. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергии волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – №2. – С. 111–123.
4. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
5. Гацук Л.Е. Геммаксиярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 79, вып. 1. – С. 100–112.
6. Шафранова Л.М., Гацук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии расте-

ний и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 6–7.

7. Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. – Киров: Изд-во ВятГУ, 2006. – 324 с.

8. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ / Отв. ред. О.Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола, 2006. – 326 с.

9. Ценопопуляции растений (основные понятия) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

10. Ценопопуляции растений. Очерк популяционной биологии / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

11. Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – 207 с.

12. Курченко Е.И. Онтогенез и разногодичная изменчивость состава популяций тонкой полевицы (*Agrostis tenuis* Sibth.) // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.: МГПИ, 1974. – С. 70–87.

13. Курченко Е.И. Полевица гигантская (*Agrostis gigantea* Roth) // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М.: Прометей, 1997. – С. 88–91.

14. Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. – М.: Прометей, 2010. – 516 с.

15. Рытова Н.Г. Некоторые закономерности роста листьев и вегетативных побегов у злаков // Бот. журн. – 1967. – Т. 52, № 2. – С. 249–256.

16. Серебрякова Т.И. Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.

17. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 6–7.

18. Савиных Н.П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – Т. 5. – С. 15–34.

Поступила в редакцию 22.10.2013

УДК 581.9 (571.56) 582.998

Находки редких видов растений семейства Asteraceae на территории Амурской области и Республики Саха (Якутия)

А.Н. Воробьева, О.В. Жилин

Представлены сведения о новых флористических находках редких растений семейства Asteraceae на территории Амурской области и Республики Саха (Якутия). Впервые во флоре Амурской области отмечен *Centaurea scabiosa* L. Приведены также сведения о новом местонахождении *Saussurea pseudoangustifolia* Lipsch. на территории Республики Саха (Якутия).

Ключевые слова: *Centaurea*, *Saussurea*, Asteraceae, Амурская область, Республика Саха (Якутия).

Data on new floristic findings of rare plants of Asteraceae in the territory of the Amur region and the Republic of Sakha (Yakutia) are presented. *Centaurea scabiosa* L. have been found in Amur region flora for the first time. New locality of *Saussurea pseudoangustifolia* Lipsch. in the Republic of Sakha (Yakutia) is also presented.

Key words: *Centaurea*, *Saussurea*, Asteraceae, Amur region, Republic of Sakha (Yakutia).

В ходе экспедиционных исследований, проведенных нами в 2011–2013 гг. на территориях Амурской области и Республики Саха (Якутия), найдены виды растений, ранее не указывавшиеся или же считающиеся достаточно редкими в этих регионах. Собранный во время экспедиций

материал хранится в Гербарии Амурского филиала ФГБУН Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Благовещенск). Дополнительно к экспедиционным материалам приводятся результаты ревизии коллекций Гербариев Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK), Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (ALTB), Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (SASY), Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA).

Saussurea pseudoangustifolia Lipsch.: Республика Саха (Якутия), Нерюнгринский район, ок-

ВОРОБЬЕВА Анна Николаевна – к.б.н., доцент, зам. директора Амурского филиала ФГБУН Ботанического сада-института ДВО РАН, sparrowaj@mail.ru; ЖИЛИН Олег Викторович – к.б.н., директор Амурского филиала ФГБУН Ботанического сада-института ДВО РАН, sparrowaj@mail.ru.