

ОНТОГЕНЕЗ РЕДКОГО РАСТЕНИЯ РОССИИ *CHEPHALARIA LITVINOVII* BOBROV (CAPRIFOLIACEAE JUSS.) В УСЛОВИЯХ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024

Фатюнина Ю.А.¹, Новикова Л.А.¹, Миронова А.А.¹, Алёшина М.В.²

¹Пензенский государственный университет (г. Пенза, Российская Федерация)

²Средняя общеобразовательная школа № 63 г. Пензы (г. Пенза, Российская Федерация)

Аннотация. В статье рассматриваются особенности онтогенеза, формирования биоморфы (в онтогенетическом аспекте) и фитоценоотическая приуроченность в условиях Пензенской области редкого растения России эндемика головчатки Литвинова *Chephalaria litvinovii* Bobrov. Методы полевых исследований дополняются лабораторным экспериментом по влиянию низких положительных температур на всхожесть семян. Проведенные исследования показали, что индивидуальное развитие особей этого вида включает 4 периода и 9 онтогенетических состояний, морфометрические показатели которых представлены в работе. Показано, как моноцентрическая биоморфа этого каудексного поликарпика в старом генеративном возрастном состоянии сменяется неявнополицентрической за счёт формирования гипогеегенных корневищ. Показано стимулирующее действие температуры +2°C в течение 2 недель на всхожесть семян. Отмечается фитоценоотическая приуроченность *C. litvinovii* к болотистым и реже – к настоящим и остепнённым лугам в поймах рек, а также по лесным полянам и опушкам. Полученные материалы могут служить основой для разработки более эффективных мероприятий по охране вида, в том числе в условиях культуры при интродукции в условиях ботанических садов.

Ключевые слова: *Chephalaria litvinovii* Bobrov; головчатка Литвинова; редкое растение России; Красная книга России; Красная книга Пензенской области; онтогенез; индивидуальное развитие; онтогенетическое состояние; жизненная форма; каудексный поликарпик; моноцентрическая биоморфа; неявнополицентрическая биоморфа; Пензенская область; мезофит; стратификация семян; всхожесть.

ONTOGENESIS OF A RARE RUSSIAN PLANT *CHEPHALARIA LITVINOVII* BOBROV (CAPRIFOLIACEAE JUSS.) IN THE PENZA REGION

© 2024

Fatyunina Yu.A.¹, Novikova L.A.¹, Mironova A.A.¹, Aleshina M.V.²

¹Penza State University (Penza, Russian Federation)

²Secondary School № 63 of Penza (Penza, Russian Federation)

Abstract. This article examines the features of ontogenesis, the formation of biormorphs (in the ontogenetic aspect) and the phytocoenotic confinement in the Penza Region of a rare plant of Russia endemic *Chephalaria litvinovii* Bobrov. Field research methods are complemented by a laboratory experiment on the effect of low positive temperatures on the germination of achenes. The conducted studies showed that the individual development of individuals of this species includes 4 periods and 9 ontogenetic states, the morphometric indicators of which are presented in the work. It is shown how the monocentric biormorph of this caudex polycarpic in the old generative age state is replaced by an implicitly polycentric one due to the formation of hypogeeogenic rhizomes. The stimulating effect of a temperature of +2°C for 2 weeks on the germination of achenes is shown. There is a phytocoenotic association of *C. litvinovii* with swampy, and, less often, true and steppe meadows in river floodplains, as well as in forest clearings and edges. The obtained materials can serve as a basis for the development of more effective measures for the protection of the species, including in cultural conditions during introduction in botanical gardens.

Keywords: *Chephalaria litvinovii* Bobrov; rare plant in Russia; The Red Book of Russia; Red Data Book of the Penza Region; ontogenesis; individual development; ontogenetic state; life form; caudex polycarpic; monocentric biormorph; implicitly polycentric biormorph; Penza Region; mesophyte; seed stratification; germination.

Введение

Решение проблемы сохранения биологического разнообразия планеты предполагает выявление и исследование наиболее уязвимых в современной биосфере видов растений. Одним из наименее изученных растений Красной книги Российской Федерации [1, с. 198], обитающих на территории Пензенской области [2, с. 136], является головчатка Литвинова *Chephalaria litvinovii* Bobrov (семейство жимолостные Caprifoliaceae Juss., ранее ворсянковые Dipsacaceae Juss.). В

Красной книге РФ ему присвоена категория 2а (вид, сокращающийся в численности) [1, с. 198], в Красной книге Пензенской области – категория 1 (находящийся под угрозой исчезновения) [2, с. 136]. Вид внесен также в последний Перечень объектов растительного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации, утвержденный в 2023 г. [3].

Это эндемик европейской части России [4, с. 31], для которого в настоящее время известно около 12 местобитаний на территории 4 субъектов РФ: Воронеж-

ской [5, с. 113; 6, с. 90; 7, с. 1690], Белгородской [8, с. 178; 9, с. 16], Тамбовской [10, с. 113], Пензенской [11, с. 75; 2, с. 136; 12, с. 230; 13, с. 619] областей.

На территории Пензенской области подтверждено существование 6 местонахождений головчатки Литвинова. 1) Популяция в окрестностях с. Майское Малосердобинского района в пойме и на террасе р. Чардым (Волжский бассейн) обнаружена в 1883 г. Д.И. Литвиновым (MW), подтверждена в 2010 и в 2017 гг. [13, с. 619]. 2) Популяция у с. Комаровка в Малосердобинском районе в 6 км от первого местонахождения в пойме р. Бурчалки (левый приток р. Чардым, Волжский бассейн) обнаружена в 1984 г. (РКМ). С 2000 г. – памятник природы областного значения «Комаровский резерват головчатки Литвинова» [13, с. 619]. 3) Популяция на восточной окраине с. Рамзай в Мокшанском районе в пойме р. Пензятки (левый приток р. Сура, Волжский бассейн) обнаружена в 1994 г. (РКМ). С 2000 г. – памятник природы областного значения «Рамзайский резерват головчатки Литвинова» [13, с. 619]. 4) Популяция в 3 км к юго-востоку от ж/д ст. Скрябино в Колышлейском районе на водораздельном участке в бассейне р. Колышлей (левый приток р. Хопёр, Донской бассейн) обнаружена в 2006 г. [13, с. 619]. 5) Популяция близ с. Черенцовка Пензенского района обнаружена в 2022 г. (РКМ) в пойме р. Пенза (левый приток р. Сура, Волжский бассейн). 6) Популяция близ с. Вазерки Бессоновского района обнаружена в 2022 г.

Онтогенез *C. litvinovii* не изучен, что сдерживает разработку мер охраны редкого вида. В связи с этим *цель исследования* – выявить особенности индивидуального развития *C. litvinovii* в природных сообществах и установить влияние низких положительных температур на прорастания семян в лабораторных условиях.

Материалы и методика исследований

Исследования *C. litvinovii* проводились в трёх из уже указанных местонахождений Пензенской области: с. Рамзай, с. Черенцовка, с. Вазерки.

Для определения фитоценотической приуроченности *C. litvinovii* в исследуемых местообитаниях были заложены 45 учётных площадей 2 × 2 м (4 м²): с. Рамзай (10), с. Черенцовка (20), с. Вазерки (15). На каждой площадке было выполнено полное геоботаническое описание по традиционной методике: определено общее проективное покрытие (ОПП) и проективное покрытие отдельных видов и их групп. Принадлежность фитоценоза к растительной ассоциации определяли на основании эколого-фитоценотической классификации растительности на доминантной основе [14].

Изучение жизненной формы *C. litvinovii* осуществлялось по методикам И.Г. Серебрякова [15, с. 194–202] и Т.И. Серебряковой [16, с. 127–132]. Изучение онтогенеза проводилось в соответствии с работами Т.А. Работнова [17, с. 249–262] и А.А. Уранова [18, с. 7–34]. Материалы были собраны близ с. Черенцовка 18 июля 2023 г. и с. Рамзай 1 и 13 августа 2023 г. В общей сложности изучено более 150 особей. Ввиду редкости вида, в большинстве случаев для изучения подземных органов особи не выкапывали целиком, а подкапывали, с сохранением их жизнеспособности.

Для установления влияния низких положительных температур на всхожесть семян *C. litvinovii* проводили эксперимент по их проращиванию в песке, увлажнённом до 60% от полной влагоёмкости, после

обработки температурой +2°C продолжительностью 2 и 4 недели и без стратификации. Сбор семян для эксперимента был произведен 27 августа 2023 г. у с. Рамзай и близ с. Вазерки. Эксперимент проводили в период с 17 ноября по 30 декабря 2023 г. в 6 вариантах: Вазерки 1, Рамзай 1 – семена проращивали без стратификации при комнатной температуре (+20...+22°C) и естественном освещении (контроль); Вазерки 2, Рамзай 2 – семена предварительно стратифицировали 2 недели (с 17.11.2023 г. по 01.12.2023 г.) в песке, увлажнённом до 60% от полной влагоёмкости при температуре +2°C, затем проращивали в тех же условиях, что и контрольные варианты; Вазерки 3, Рамзай 3 – семена стратифицировали 4 недели (с 17.11.2023 г. по 15.12.2023 г.), затем проращивали в тех же условиях, что и контрольные варианты. Семена перед посевом замачивали на сутки в дистиллированной воде. Каждый вариант предусматривал 3 биологические повторности (по 25 семян в каждой). Всхожесть определяли на 14 сутки с момента посева (контроль) или с момента прекращения стратификации (опытные варианты).

Результаты исследований и их обсуждение

В исследуемых местообитаниях *C. litvinovii* входит в состав различных сообществ. У с. Рамзай и с. Черенцовка вид встречается в пойме рек в составе болотистых, реже – настоящих и остепнённых лугов. В с. Вазерки вид располагается на опушке леса из клёна остролистного, вяза шершавого, образуя болотистые и настоящие луга; иногда проникает на лесные поляны.

В исследуемых локальных популяциях *C. litvinovii* обнаружены особи 4 периодов и 9 онтогенетических состояний.

Латентный период. Плоды – четырёхгранные семена длиной 10–14 мм, шириной до 4–5 мм. Масса 1000 семян (рамзайская популяция) 24,0 ± 0,4 г. Распространение плодов происходит неодновременно, начиная со второй декады августа. Возможна как автохория, так и экзозоохория, поскольку чашечка остаётся при плодах, а её зубцы при высыхании приобретают способность прикрепляться к покровам животных.

Прегенеративный период. В природных условиях проростков *C. litvinovii* обнаружено не было, так как этап прорастания семян у этого вида не совпал со временем сбора материала. В лабораторных условиях установлено, что для вида характерно надземное прорастание; в контроле на 10 сутки с момента посева гипокотиль выносит на дневную поверхность 2 округлые семядоли. Всхожесть контрольных вариантов низкая (табл. 1).

Под влиянием низких положительных температур всхожесть семян вазерской популяции *C. litvinovii* возросла в 2,9–3,4 раза при 2-х и 4-х недельной стратификации соответственно. В последнем случае наблюдалось прорастание семян уже в холодильнике. Стимулирующий эффект низких положительных температур наблюдаются и при прорастании семян *C. litvinovii* рамзайской популяции.

Выявленные закономерности связаны с особенностями сезонного развития особей данного вида. Как

позднецветущее растение (начиная со второй декады июля), *C. litvinovii* формирует семена только к сентябрю. При осеннем прорастании семян непродолжительность периода подготовки проростков к зимнему периоду не способствует высокой их приживаемости, поэтому, по всей видимости, эволюционно был закреплён такой биохимический механизм, при котором необходимые для ростовых процессов вещества синтезируются в семенах только после воздействия низких положительных температур.

Ювенильные особи (j) были обнаружены только в условиях памятника природы «Рамзайский резерват головчатки Литвинова». Ювенильное растение представлено розеточным побегом из 2–4 длинночерешковых листьев с цельной листовой пластинкой ланцетной формы длиной 3–4 см при длине черешка 7–9 см (табл. 2); лист опушен, край пильчатый. Основания супротивно расположенных листьев срастаются, формируя закрытый узел. Эта зона высотой около 1 см в дальнейшем будет втягиваться в почву деятельностью главного корня и утолщаться, формируя каудекс. Стержневая корневая система представлена главным корнем длиной до 10 см, диаметром около 1 мм, по всей длине образующим боковые корни. К следующему возрастному состоянию ювенильные особи способны переходить в год своего прорастания.

Переход к имматурному первой подгруппы онтогенетическому состоянию (im1) сопровождается началом формирования каудекса. Нижняя часть розеточного побега высотой до 1,5 см и диаметром до 2 мм, образованная сросшимися основаниями листьев, за счёт контрактильной деятельности главного корня погружается в почву. Розеточный побег несёт 4 листа, длина листовой пластинки варьирует от 1,5 до 7,0 см, ширина – от 0,9 до 2,0 см, длина черешка – от 2,5 до 10 см. При изучении онтогенетической структуры популяции этого вида следует принимать во внимание, что по строению побега j- и im1-особи трудно идентифицировать без выкапывания, поэтому допустимо объединять их в одну группу. Большинство im1-особей имели возраст 1 год (редко – 2 года). Таким образом, на следующий год после прорастания растения переходят к имматурному второй подгруппы онтогенетическому состоянию.

Имматурные особи второй подгруппы формируют розеточный побег из 4–6 цельных или перисторассечённых до 3–4 сегментов длинночерешковых листьев длиной 29–45 см, в том числе листовой пластинкой длиной 8–11 см, шириной 2–8 см. Главный корень длиной не менее 15 см, диаметром 0,7–0,9 см, в верхней части образует поперечные складочки, свидетельствующие о его контрактильной деятельности. В отличие от особей предыдущего онтогенетического состояния, каудекс короткий (высотой 0,2–0,7 см), но толстый (диаметр 0,5–0,6 см). Граница между каудексом и главным корнем хорошо заметна как в этом, так и в последующих онтогенетических состояниях. Продолжительность этого онтогенетического состояния 1 год.

В виргинильном онтогенетическом состоянии начинается ветвление моноподиально нарастающего побега за счёт одной из пазушных почек, которая трогается в рост. Резко возрастают ростовые процессы надземной части, увеличивается ассимиляционная поверхность как за счёт числа листьев, так и за счёт их размеров. Число листьев в каждой розетке варьи-

рует от 2 до 10 (пара из которых к началу августа отмирает). У бокового розеточного побега первая пара листьев по внешнему облику напоминает листья im2-особей, в дальнейшем длина листа возрастает до 32–79 см, в том числе листовой пластинки до 19–45 см, ширина до 9–24 см, число долей – до 5–9.

Происходит значительное утолщение главного корня. Каудекс сохраняет цилиндрическую форму, он одноглавый, диаметр его не отличается от диаметра главного корня – 0,8–1,5 см. В этом онтогенетическом состоянии на каудексе происходит формирование придаточных корней, дифференцированных по функциям – одного крупного скелетного (реже до трёх), диаметром до 7 мм, расположенного под углом 45° к основной оси, и большого количества тонких питающих корней.

На каудексе заметны 1–2 пары супротивно расположенных открытых почек в основании каждой розетки, которые в последующем онтогенетическом состоянии разовьются в новые вегетативные розеточные и вегетативно-генеративные удлинённые побеги. Продолжительность этого возрастного состояния 1 год, так как нижние листья розетки, к концу вегетационного периода сухие, не имеют черт предыдущего онтогенетического состояния.

Если имматурные особи расположены в нижней части травянистого яруса, образованного преимущественно видами рода хвощ и кострец, то, благодаря своим крупным размерам, виргинильные особи выходят в верхнюю часть травянистого яруса, формируя фитогенное поле до 30–40 см в диаметре. Таким образом, в наиболее благоприятных условиях на 3–4-й год после прорастания семени растение переходит к цветению.

Генеративный период. Переход к молодому генеративному онтогенетическому состоянию сопровождается формированием 1–2 удлинённых побегов высотой 110–170 см из 4–6 междоузлий с супротивно расположенными в узлах листьями; стебли диаметром 0,5–1,5 см в узлах слегка вздутые. Наряду с удлинёнными, формируются розеточные побеги в числе 1–5. Нижние листья длинночерешковые длиной 33–50 см, в том числе листовая пластинка длиной 20–25 см, шириной 12–24 см. Основания супротивно расположенных листьев срастаются во влагалище высотой 1,5–2,0 см. Перисторассечённый лист состоит из 11–13 низбегающих сегментов, постепенно переходящих в черешок. Верхние сегменты листа симметрично, нижние – асимметрично расположенные. Размеры листьев вышележащих узлов постепенно уменьшаются как за счёт длины черешка (верхние – сидячие), так и за счёт размеров листовой пластинки; число долей уменьшается до 9–11 (табл. 3).

Побег заканчивается соцветием – головкой, которое за счёт более удлинённых краевых цветков принимает облик корзинки. Одиночными головками остаются редко. В пазухах верхней пары листьев закладываются 2 боковые головки, перевершинивающие головку 1-го порядка, а те, в свою очередь, перевершиниваются одной или двумя головками третьего порядка. Чаще всего возникает дихазий из 5–6 элементарных соцветий (с вариацией от 1 до 11), созревающих неодновременно. Созревание цветков и плодов в каждой головке происходит от периферии к центру. Число семян варьирует от 60 (головки второго и третьего порядка) до 90 – в головке первого порядка.

Таблица 1 – Всхожесть семян *Cephalaria litvinovii*

Варианты	с. Вазерки	с. Рамзай
Контроль (без стратификации)	14,0 ± 2,0	1,3 ± 1,3
Стратификация 2 недели	40,0 ± 6,1	16,0 ± 3,1
Стратификация 4 недели	47,8 ± 2,8	14,5 ± 5,1

Таблица 2 – Морфометрия особей *Cephalaria litvinovii* прегенеративного периода

Признак	j	im1	im2	v
Число укороченных побегов	1	1	1	1–2
Число узлов	1–2	2	2–3	4–5
Число сегментов нижнего листа	1	1	1–3	5–9
Длина листовой пластинки, см	3,5 ± 0,3	5,1 ± 0,4	13,1 ± 1,2	32,0 ± 2,4
Длина черешка, см	8,0 ± 0,5	4,8 ± 0,7	20,1 ± 1,2	26,2 ± 2,0
Ширина, см	1,1 ± 0,1	1,3 ± 0,1	4,5 ± 0,6	16,6 ± 0,9
Диаметр каудекса, см	–	0,2 ± 0,0	0,5 ± 0,0	1,2 ± 0,1
Высота каудекса, см	–	1,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	2,0 ± 0,2
Диаметр корня, см	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,7 ± 0,1	1,2 ± 0,1

Примечание. «–» – каудекс отсутствует.

Таблица 3 – Морфометрия генеративных особей *Cephalaria litvinovii*

Признак	g1	g2	g3
Число удлинённых побегов	1,5 ± 0,3	6,9 ± 1,9	5,6 ± 0,9
Число укороченных побегов	2,3 ± 0,3	5,8 ± 1,0	12,4 ± 2,4
Высота побега, м	1,63 ± 0,07	2,18 ± 0,06	1,81 ± 0,08
Число узлов	4–6	4–7	4–6
Число сегментов нижнего листа	12,1 ± 0,2	13,1 ± 0,4	12,9 ± 0,3
Длина нижнего листа удлинённого побега (включая черешок)	40,2 ± 2,0	54,4 ± 2,6	46,6 ± 2,0
Ширина	18,5 ± 1,2	19,6 ± 1,0	18,2 ± 1,8
Диаметр стебля, см	0,9 ± 0,1	1,6 ± 0,1	1,5 ± 0,1
Диаметр каудекса в верхней части, см	2,2 ± 0,3	14,7 ± 2,4	30,7 ± 4,4
Порядок ветвления каудекса	0–1	2–4	>5
Высота каудекса, см	2,2 ± 0,5	7,4 ± 1,0	17,4 ± 1,0
Диаметр корня, см	2,5 ± 0,3	5,5 ± 0,4	4,1 ± 0,3
Число головок на генеративном побеге	4,8 ± 0,9	11,0 ± 0,6	8,3 ± 0,9
Биоморфа*	М	М	НП

Примечание. М – моноцентрическая, НП – неявнополицентрическая.

Диаметр главного корня молодых генеративных особей увеличивается в первый год перехода к цветению до 2,5 см. Одноглавый каудекс высотой до 3 см приобретает конусовидную форму: в нижней части по диаметру соответствует главному корню, в верхней постепенно сужается до диаметра стебля (0,8–1,0 см). Каудекс несёт до 8 почек, пара которых трогается в рост, формируя к концу вегетационного периода укороченные розеточные побеги, из которых в следующем году разовьются удлинённые генеративные побеги. Таким образом, генеративные побеги *C. litvinovii* дициклические. От каудекса отходит чаще всего единственный крупный (скелетный) придаточный корень и множество тонких питающих.

На следующий год начинает формироваться многоглавый каудекс из оснований 2–3 удлинённых побегов и 2–3 розеточных – каудекс приобретает воронковидную форму. Розеточные побеги несут 6–8 ли-

стьев имматурного или виргинильного облика с 1–3 или 5–7 (соответственно) сегментами и формируются как непосредственно в основании удлинённого побега на каудикеле первого порядка, так и на верхушке короткого корневища, отходящего от каудикелы, в случае их скученности.

У генеративных зрелых растений число удлинённых побегов возрастает до 35, но бывает и значительно меньшим, вплоть до одного, высота – до 1,6–2,7 м, диаметр стебля – до 1,0–2,0 (редко 2,5) см. Число узлов увеличивается до 5–7, по размеру, форме, степени надрезанности листовой пластинки листья g2- и g1-растений существенно не отличаются. Значительно увеличивается число элементарных соцветий (в среднем до 11,0, максимально до 33), как за счёт ветвления цимозных соцветий, развивающихся из боковых почек последнего узла, так и за счёт появления пазушных соцветий из боковых почек од-

ного, реже – двух нижележащих узлов, чего не наблюдается у g1-особей. В исключительных случаях такие соцветия образуются в 5 узлах из 6. В результате семенная продуктивность резко увеличивается. Число семян в головке колеблется от 60 до 120 семян, и если исходить из среднего показателя (80 семян), то каждый генеративный побег способен сформировать до 1 тыс. семян, а g2-растение – около 10 тыс. семян.

Помимо удлинённых генеративных побегов, у g2-особей формируются розеточные побеги (максимально до 20) с листьями виргинильного и имматурного облика. У одиночно растущих особей они расположены в центре куртины, а удлинённые – по периферии, часто полегают. В результате фитогенное поле одной особи может составлять до 4–5 м².

В подземной сфере продолжает усложняться и развиваться каудекс. Порядок его ветвления возрастает до 4. Каудикеры тесно сближены. Диаметр каудекса возрастает до 10–18 см, главный корень (диаметром до 6 см), а также скелетные придаточные корни (диаметром до 1,5 см), отходящие от каудекса, заглубляют его до глубины 5–9 см. Моноцентрическая биоморфа сохраняется.

Систематическое сенокосение или повреждение скотом приводит к снижению жизнеспособности зрелых генеративных особей. Это проявляется в первую очередь к уменьшению высоты побегов до 1,1–1,2 м, диаметра стебля до 0,8 см. Число побегов при этом варьирует в широких пределах: от 5 до 30. Число головок также снижается, иногда вплоть до 1–3.

Старые генеративные особи образуют практически одновидовые заросли по береговому склону р. Пензятка в «Рамзайском резервате» и по склону и балкам стока р. Пенза близ с. Черенцовка, так как в этом онтогенетическом состоянии меняется форма роста с моноцентрической на неявиополицентрическую. Она формируется за счёт дальнейшего разрастания и заглубления каудекса (корневая шейка находится на глубине 17 см). Главный корень отмирает, и, по всей видимости, это снимает апикальное доминирование в подземной сфере и стимулирует развитие коротких гипогенных корневищ, которые растут центробежно. Их длина до 3-х см, диаметр до 12 мм, они формируются за 2–3 года за счёт подземного нарастания из спящих почек на каудикерах. В g1- и g2-возрастном состоянии такие корневища встречаются у единичных особей, у g3-растений они всегда присутствуют. В результате диаметр каудекса возрастает до 30–40 см.

В результате такого нарастания в наземной сфере формируются удалённые друг от друга на 10–15 см партикулы (клоны) в числе трёх–пяти. Они связаны друг с другом гипогенными корневищами и участками каудикера эпигенного происхождения. Возможна и дезинтеграция между партикулами, приводящая к образованию клонов. Каждая партикула (клон) состоит из 1–5 розеточных побегов с листьями имматурного и виргинильного облика и 0–4 удлинённых генеративных побегов. Партикулы (клоны) имеют вид имматурных, виргинильных, молодых генеративных растений. Каудикеры и корневища продолжают ветвиться и нарастать. Таким образом, наблюдаемые у старых генеративных особей головчатка Литвинова процессы нельзя назвать старческой партикуляцией,

так как возможность формирования корневищ и розеточных побегов имматурного и виргинильного облика приводит к омоложению клонов и задерживает старение. Превышение числа розеточных побегов над генеративными удлинёнными следует считать признаком старого генеративного состояния, так как розеточные побеги существуют не 1 год, а более, чтобы сформировать корневище. Побеги старых генеративных особей не уступают зрелым генеративным по высоте, числу узлов, размерам листьев. Неявиополицентрическая форма роста головчатка Литвинова в этом онтогенетическом состоянии усложняет изучение онтогенетической структуры популяции.

Постгенеративный период развития наступает в том случае, если растения имматурного, виргинильного и генеративного онтогенетического состояния подвергаются многократному механическому повреждению в результате вытаптывания или покоса. Оно стимулирует развитие спящих почек каудекса и образование розеточных побегов с листьями виргинильного и имматурного облика. Если переход к субсенильному онтогенетическому состоянию произошёл из генеративного, то в подземной сфере обнаруживается многоглавый каудекс с многочисленными каудикерами и корневищами, несущими по 8–12 побегов (до 20) розеточных побегов с 4–5 парами очень мощных листьев длиной до 80–86 см, в том числе листовой пластинки до 45–50 см, шириной до 22–23 см, обычно с 7–9 долями. Если субсенильное онтогенетическое состояние наступило в результате угнетения виргинильных или имматурных (редко) особей, число побегов уменьшается до 4–5, длина листа до 50–65 см, в том числе листовой пластинки до 35–30 см. Сенильных особей обнаружено не было, видимо, из-за кратковременности этого онтогенетического состояния (рис. 1).

Выводы

Таким образом, изученный редкий вид *Cephalaria litvinovii* в Пензенской области приурочен к сообществам болотистых, настоящих и остепнённых лугов пойм рек, а также лесных полян и опушек. Для *Cephalaria litvinovii* в условиях Пензенской области характерен полный сложный онтогенез, состоящий из онтогенеза семенной особи и неполных онтогенезов рамет в случае партикуляции в старом генеративном возрастном состоянии. Таким образом, поддержание численности популяций и удержание территории происходит как за счёт семенного размножения, так и за счёт образования гипогенных корневищ. Онтогенез включает 4 периода и 9 онтогенетических состояний. В процессе индивидуального развития осуществляется переход от моноцентрической биоморфы (стержнекорневой у проростка и ювенильного растения; стержневой каудесообразующей у имматурного, виргинильного, молодого и зрелого генеративного растений) к неявиополицентрической (короткорневищно-каудексообразующей у старых генеративных и постгенеративных растений). Латентный период характеризуется периодом глубокого покоя, который в лабораторных условиях преодолевается двухнедельным воздействием низких положительных температур. Полученные данные могут служить основой для разработки мер охраны вида, в том числе в условиях культуры.

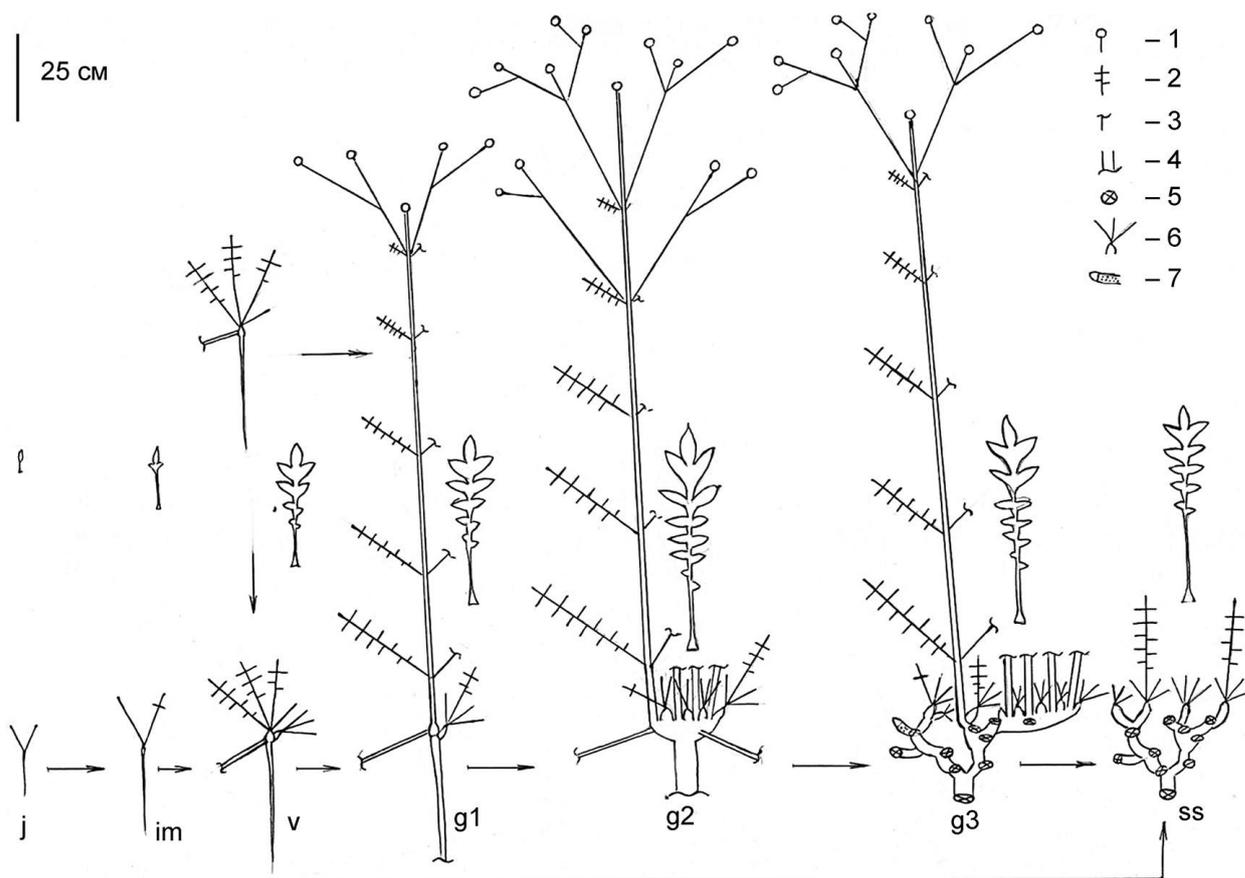


Рисунок 1 – Онтогенез *Cephalaria litvinovii* в Пензенской области
(1 – головка; 2 – лист (число чёрточек соответствует числу сегментов);
3 – супротивный лист узла; 4 – удлинённый генеративный побег;
5 – след на каудексе или каудикеле, оставленный отмершим побегом;
6 – розеточный побег; 7 – гипогеегенное корневище)

Список литературы:

1. Скворцов А.К. Головчатка Литвинова // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 198–199.
2. Новикова Л.А. Головчатка Литвинова // Красная книга Пензенской области. Т. 1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза: ОАО ИПК «Пензенская правда», 2013. С. 136.
3. Об утверждении Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации: приказ Минприроды РФ от 23.05.2023 № 320 [Электронный ресурс] // Гарант.ру. <https://base.garant.ru/407419098>.
4. Бобров Е.Г. Род Головчатка – *Cephalaria* Schrad. // Флора СССР. Т. 24. М.–Л.: АН СССР, 1957. С. 25–49.
5. Агафонова В.А., Гусев А.В. Головчатка Литвинова // Красная книга Воронежской области. Т. 1. Растения. Лишайники. Грибы. Воронеж: Модэк, 2011. С. 113–114.
6. Разумова Е.В. О новой находке *Cephalaria litvinovii* (Dipsacaceae) в Воронежской области // Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем: сборник материалов всерос. науч.-практ. конф. с международным участием (Балашов, 17–18 октября 2013 г.) / под ред. М.А. Заниной. Воронеж: Издательский центр «Наука», 2013. С. 89–92.
7. Завидовская Т.С. О новой находке *Cephalaria litvinovii* (Dipsacaceae) в Воронежской области // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 2. С. 1690–1692.

8. Гусев А.В., Ермакова Е.И. *Cephalaria litvinovii* Bobrov в Белгородской области // Современное состояние, проблемы и перспективы региональных ботанических исследований: мат-лы междунар. науч. конф. (Воронеж, 6–7 февраля 2008 г.). Воронеж, 2008. С. 178–179.

9. Гусев А.В. Список видов сосудистых растений Белгородской области, переданных в Гербарий им. Д.П. Сырейщикова МГУ (MW) // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. 2013. № 24 (167). Вып. 25. С. 15–24.

10. Соколов А.С., Соколова Л.А. Головчатка Литвинова // Красная книга Тамбовской области. Т. 1. Мхи, сосудистые растения, грибы, лишайники. Воронеж: Модэк, 2019. С. 113–114.

11. Новикова Л.А. Местообитания головчатки Литвинова в Пензенской области // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия природных ландшафтов Европы: сборник материалов международного симпозиума (г. Пенза, 1999 г.). Пенза: Пензенский дом знаний, 2001. С. 74–77.

12. Новикова Л.А., Васюков В.М., Горбушина Т.В., Пчелинцева Т.И., Неворотова Е.А. Редкий эндемичный вид *Cephalaria litvinovii* Bobr. в Пензенской области // Образование, наука, практика: инновационный аспект: сб. ст. междунар. науч.-практ. конф., посв. 70-летию со дня рожд. профессора А.Ф. Блинохватова (г. Пенза, 21–22 ноября 2018 г.). Пенза: ПГАУ, 2018. С. 230–233.

13. Новикова Л.А., Васюков В.М., Горбушина Т.В., Пчелинцева Т.И. Фитоценотическое значение *Cephalaria*

litvinovii Bobr. в растительности Пензенской области // Экология и география растений и растительных сообществ: мат-лы IV междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2018. С. 619–624.

14. Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза: метод. рекомендации. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 55 с.

15. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. Л.: Наука, 1964. С. 146–205.

16. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: АН СССР, ВИНТИ, 1972. С. 84–169.

17. Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. Т. 2. М.–Л.: АН СССР, 1960. С. 249–262.

18. Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Фатюнина Юлия Александровна, кандидат биологических наук, доцент кафедры общей биологии и биохимии; Пензенский государственный университет (г. Пенза, Российская Федерация). E-mail: vyal81@mail.ru.</p> <p>Новикова Любовь Александровна, доктор биологических наук, профессор кафедры общей биологии и биохимии; Пензенский государственный университет (г. Пенза, Российская Федерация). E-mail: la_novikova@mail.ru.</p> <p>Миронова Анна Андреевна, заведующий гербарием им. И.И. Спрыгина кафедры общей биологии и биохимии; Пензенский государственный университет (г. Пенза, Российская Федерация). E-mail: mironovaanna20@gmail.com.</p> <p>Алёшина Мария Вадимовна, учитель биологии; Средняя общеобразовательная школа № 63 г. Пензы (г. Пенза, Российская Федерация). E-mail: 63bio@mail.ru.</p>	<p>Fatyunina Yuliya Aleksandrovna, candidate of biological sciences, associate professor of General Biology and Biochemistry Department; Penza State University (Penza, Russian Federation). E-mail: vyal81@mail.ru.</p> <p>Novikova Lyubov Aleksandrovna, doctor of biological sciences, professor of General Biology and Biochemistry Department; Penza State University (Penza, Russian Federation). E-mail: la_novikova@mail.ru.</p> <p>Mironova Anna Andreevna, head of I.I. Sprygin Herbarium of General Biology and Biochemistry Department; Penza State University (Penza, Russian Federation). E-mail: mironovaanna20@gmail.com.</p> <p>Aleshina Mariya Vadimovna, teacher of biology; Secondary School № 63 of Penza (Penza, Russian Federation). E-mail: 63bio@mail.ru.</p>

Для цитирования:

Фатюнина Ю.А., Новикова Л.А., Миронова А.А., Алёшина М.В. Онтогенез редкого растения России *Cephalaria litvinovii* Bobrov (Caprifoliaceae Juss.) в условиях Пензенской области // Самарский научный вестник. 2024. Т. 13, № 1. С. 60–66. DOI: 10.55355/snv2024131108.