

ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ ТА РОЗВИТКУ *PAEONIA TENUIFOLIA* L. НА ПІВНІЧНІЙ МЕЖІ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Мета — проаналізувати особливості онтоморфогенезу *Paeonia tenuifolia* L. при інтродукції на північній межі Лісо-степу України, встановити діагностичні ознаки вікових станів та послідовність їх проходження у Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України.

Матеріал та методи. *P. tenuifolia* досліджували у штучно створених фітоценозах та культурі. Спостереження проводили протягом 5 років (2013—2018). Онтоморфогенез вивчали загальноприйнятими методами.

Результати. Встановлено діагностичні ознаки вікових станів особин у латентному, прегенеративному, генера-тивному та сенільному періодах онтогенезу. Наведено детальні морфологічні описи рослин у різних вікових станах та показано послідовність їх проходження особинами.

Висновки. Особливості росту і розвитку рослин *P. tenuifolia* на північній межі Лісо-степу України виявляються у поліваріантності онтоморфогенезу. За надземною частиною рослин важко відрізнити іматурні та віргінільні осо-бини від субсенільних і сенільних, а у генеративний період — установити ступінь дезінтеграції кореневища і, відпо-відно, кількість окремих особин. Оцінюючи віковий спектр у популяціях (природних і штучних), можна виявити лише кількість надземних пагонів різних вікових станів та наявність генеративного відтворення у рослин. На пів-нічній межі Правобережного Лісо-степу України *P. tenuifolia* можна успішно вирощувати в культурі та культур-фітоценозах.

Ключові слова: онтогенез, морфогенез, *Paeonia tenuifolia*, рідкісні рослини, структура популяцій, вікові стани.

Рід *Paeonia* L. родини *Paeoniaceae* Rudolphi на-лічує близько 40 видів, більшість з яких по-ширені в Євразії, лише 2 види походять з Пів-нічної Америки [23].

Півонія тонколиста (*Paeonia tenuifolia* L., 1762) — рідкісний декоративний вид, внесе-ний до Червоної книги України, який має охо-ронний статус «вразливий» [21]. Вид внесено до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи [25] та Європейського Чер-воного списку судинних рослин [24]. Ареал виду охоплює Малу Азію, Іран, Кавказ, пів-денну частину Східноєвропейської рівнини, Румунію та Балкани. В межах України трапля-ється переважно в Гірському Криму та на пів-денному сході [21].

З огляду на рідкісність, декоративність, дов-говічність, простоту вирощування, помітність у природі ця рослина привертала увагу дослід-ників у різних аспектах, що відображено в наукових та інших публікаціях. Так, F. Dane і

G. Olgun дослідили ембріогенез у рослин з Туреччини [23]. Н.М. Журавель захистила у 2005 р. кандидатську дисертацію на тему «Рід *Paeonia* L. природної флори України (біологія, кількісно-популяційний аналіз, охорона)» [7]. У Росії досліджували біологію та розмноження півоній, зокрема *P. tenuifolia*, в Башкiрському Передураллі [17]. Згадується *P. tenuifolia* також у дисертації О.В. Коміної, присвяченій вив-ченню видів роду *Paeonia* L. при інтродукції у Західному Сибіру [9], у працях, присвячених трав'янистим півоніям, їх селекції як декора-тивних рослин та іншим аспектам [11, 26]. Ус-тановлено можливості та перспективи кло-нального мікророзмноження *P. tenuifolia* [10].

Важливим аспектом при дослідженні рід-кісних видів рослин є вивчення їх онтогенезу в різних умовах вирощування, що відображує адаптаційну здатність і пластичність рослин. Періодизація онтогенезу та встановлення меж кожного онтогенетичного стану необхідні для досліджень вікової структури природних та інтродукційних популяцій як у природних,

так і в штучних фітоценозах. Дослідження вікової структури популяції необхідне для виявлення та розуміння демографічних процесів і дасть змогу розробити стратегію збереження рідкісних видів [27].

Фрагментарні відомості щодо онтоморфогенезу *P. tenuifolia* з'явилися в літературі, починаючи з другої половини ХХ ст. [2, 5, 6, 12, 14, 15, 18]. Незважаючи на багаторічні дослідження *P. tenuifolia* дані щодо росту і розвитку цих рослин є неповними. Немає відомостей про постгенеративний період у рослин цього виду і поліваріантність їх розвитку. Зокрема, Н.М. Журавель зазначає, що «субсенільних та сенільних особин у популяціях не виявлено, що пов'язано з їх активним вегетативним відновленням» [7]. Ознайомившись з літературними джерелами, ми виявили необхідність доповнення, уточнення та узагальнення існуючих даних.

Мета роботи — проаналізувати особливості онтоморфогенезу *Paeonia tenuifolia* при інтродукції на північній межі Лісостепу України, встановити діагностичні ознаки вікових станів та послідовність їх проходження у Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України.

Матеріал та методи

Ріст і розвиток рослин *P. tenuifolia* вивчали при інтродукції у штучно створених фітоценозах та вирощуванні в культурі з насіння. Спостереження проводили протягом 5 років (2013—2018). Дослідження здійснювали на ділянках відділу природної флори Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України (НБС). Об'єктом були особини *P. tenuifolia*.

Ріст і розвиток особин розглядаємо як складові онтогенетичних змін рослин у межах великого життєвого циклу. Для визначення ступеня онтогенетичного розвитку особин використано терміни «віковий стан» та «віковий період», при класифікації вікових станів — термінологію і схему дискретного опису онтогенезу Т.А. Работнова [16], доповнену його послідовниками [20]. Онтоморфогенез вивча-

ли загальноприйнятими методами [20] шляхом викопування та фотофіксації рослин на різних стадіях розвитку. Оскільки *P. tenuifolia* є рідкісним видом, особини після фотографування висаджували на попереднє місце зростання.

У кожній віковій групі досліджено щонайменше 10 особин та враховано дані літератури. Морфологічні описи рослин проводили, використовуючи загальноприйнятую термінологію [1, 8]. Окремі етапи морфогенезу особин у межах вікового стану, котрі визначали ступінь розвитку-деградації рослин, виділяли як онтоморфотипи (онтоморфи), на схемах їх позначали цифровими індексами. Послідовність розвитку рослин показано схематично з використанням таких символів: → — перехід до наступного етапу розвитку; | — завершення вегетації; ‡ — тривалість більше одного року.

Результати та обговорення

У відділі природної флори НБС є багаторічний досвід інтродукції *P. tenuifolia* на ботаніко-географічних ділянках «Степи України», «Кавказ» та ділянці «Рідкісні рослини флори України». На перших двох ділянках успішно сформувалися стійкі гомеостатичні інтродукційні ценопопуляції *P. tenuifolia*, які є складовою штучно створених фітоценозів, котрі моделюють українські та кавказькі степи і приурочені до рівнинних ділянок.

Інтродукція *P. tenuifolia* розпочалась у 1949 р. Вперше рослини було завезено на ботаніко-географічну ділянку «Кавказ» (віділ «Степи» площею 0,5 га) зі Ставропольського краю (Російська Федерація, Північний Кавказ). Тут *P. tenuifolia* зростає в угрупованнях з домінуванням *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl та *Elytrigia repens* (L.) Nevski. У період квітвання *P. tenuifolia* загальне проективне покриття травостою становить близько 80 %, а проективне покриття *P. tenuifolia* може досягати 25—30 %. Висота генеративних особин *P. tenuifolia* дорівнює 15—18 см при середній висоті травостою 20 см [12]. Генеративні рослини квітують і плодоносять.

На ботаніко-географічну ділянку «Степи України», площа якої становить 2,5 га, *P. tenuifolia* інтродуковано в 1953 р. зі «Стрільцівського степу» і «Хомутовського степу» (відповідно відділень Луганського та Українського степових природних заповідників) [2]. У 2002 р. кількість особин поповнено рослинами зі степів Луганської області. *P. tenuifolia* представлена спорадично в різних частинах ділянки в угрупованнях з домінуванням *Brotopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Arrhenatherum elatius*, *Elytrigia intermedia* (Host.) Nevski, *E. repens*. Співдомінанти — *Poa angustifolia* L., *Festuca valesiaca* Gaud. У весняний період помітно, що поверхня ґрунту вкрита шаром підстилки з минулорічних залишків різних видів рослин. Загальне проективне покриття травостою становить 80—90 %. Проективне покриття *P. tenuifolia* — від 5 до 30 %. У весняний період висота генеративних особин *P. tenuifolia* дорівнює 18—27 см при висоті травостою 25—35 см. З початком літа загальне проективне покриття травостою збільшується до 100 %, а його висота — до 120—130 см, тому особини *P. tenuifolia* губляться у високому та густому травостої. Генеративні рослини квітують і плодоносять щорічно.

На ділянці «Рідкісні рослини флори України» особини *P. tenuifolia* ростуть з 2000 р., їх привезено з Криму. Рослини успішно розвиваються, періодично квітують, не утворюють плодів з насінням через сильне затінення деревами. Ще один зразок привезено восени 2013 р. з Криворізького ботанічного саду та висаджено на відкритій, добре освітлюваній та оброблюваній ділянці. Рослина квітує, утворює плоди та насіння, в період цвітіння висота генеративних пагонів на ділянці становить 50—60 см.

P. tenuifolia — багаторічна короткочореневищна трав'яниста рослина з монокарпічними пагонами. Геофіт. Вегетативно рухлива. Вегетативне відновлення відбувається з бруньок, розташованих підземно. Підземна частина представлена кореневищем з бруньками поновлення та коренями: запасуючими, бульбоподібно потовщеними, видовженої форми,



Рис. 1. Плоди *Paeonia tenuifolia* L.

Fig.1. Fruits of *Paeonia tenuifolia* L.

які часто називають «кореневими шишками», та численними бічними і додатковими коренями. Листки черешкові за прикріпленням до стебла, тричпальчаторозсічені за формою. Листкорозміщення чергове. Квітки — по одній на генеративному пагоні, верхівкові, актиноморфні, 4,5—6,0 см у діаметрі, двостатеві, спіроциклічні, вільно пелюсткові, з 6—9 темно-червоними пелюстками. Останні оберненояйцеподібні, ввігнуто пластинчасті, цілокраї або з 1—2 лопатями. Гінецей апокарпний, маточок 2—3, зрідка — 4, приймочки сидячі. Зав'язь опушена. *P. tenuifolia* — поліморфний вид, для якого характерна значна

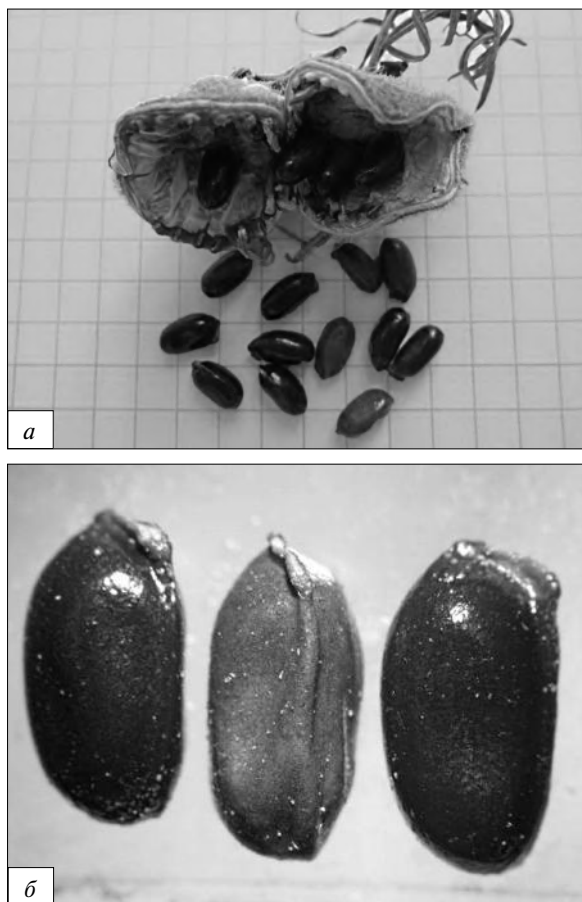


Рис. 2. Стиглий розкритий плід (а) та насіння (а, б) *Paeonia tenuifolia* L.

Fig. 2. Ripe open fruit (a) and seed (a, б) of *Paeonia tenuifolia* L.

варіабельність ширини сегментів листкових пластинок, форми та забарвлення квіток [13, 19].

Формування нових генерацій *P. tenuifolia* розпочинається з утворення насіння. В НБС плоди та насіння починають формуватись у травні, досягають у третій декаді червня. Плід — багатolistянка (переважно дволистянка або трилистянка, рідко — чотирилистянка) (рис. 1). Стигли листянки сухі, шкірясті, багатонасінні, округло-видовжені, сидячі, вільні, відігнуті, густо опушені, з коротким ущільненим носиком, розкриваються по всій довжині вентрального шва. В листянці міститься від 5 до 16 насінин (рис. 2, а).

В умовах НБС НАН України виявлено чотири періоди онтоморфогенезу та вісім вікових станів *P. tenuifolia*. В цілому вони подібні до станів, наведених при оцінці вікової структури популяцій іншими дослідниками, проте нами виявлено деякі відмінності та зроблено уточнення і доповнення в описах.

I. Період первинного спокою (латентний)

Насіння у стані спокою (se). Насіння *P. tenuifolia* циліндрично-видовжене, велике, завдовжки 7,0—7,5 мм, завширшки 3,5—4,0 мм. Верхівка насінини закруглена, основа дещо скошена (рис. 2, б). Забарвлення насіння у міру дозрівання змінюється від жовто-коричневого до буро-коричневого або чорно-бурого. Насінний рубчик світло-коричневий, виступає над поверхнею насінини, добре виражений, базальний, мигдалеподібний, з тонким валиком по краю, який з вентрального боку видовжується у невеликий арилус. Рафе слабопомітне, пряме, кілеподібне, простягається до середини або майже до основи насінини. Поверхня насінини гола, гладенька, глянцева, з дрібнокрапковим мікрорельєфом. Після досягання та розкриття плодів зріле насіння поступово висипається, переважно — поблизу материнської особини.

II. Прегенеративний (віргінійський) період онтогенезу

Проростки (p). Розвиток проростка починається з появи зародкового корінця. Тип проростання — надземний. У роду *Paeonia* такий тип проростання є лише у *P. tenuifolia* [4, 17]. Однак і у цього виду відзначено випадки підземного проростання насіння [2, 18]. Спочатку з'являються головний корінь і гіпокотиль, згодом відбувається ріст черешків сім'ядоль. В основі черешки зрослі в коротку сім'ядольну трубку, в якій розміщена брунька. Одночасно з ростом сім'ядольної трубки росте головний корінь, який, імовірно, здійснює контрактильну функцію, заглиблюючи бруньку в ґрунт. Проростки добре помітні рано навесні. Над поверхнею ґрунту з'являються два видовжено-овальні сім'ядольні листки шириною 0,4—



Рис. 3. Особини *Paeonia tenuifolia* L. першого року вегетації: проростки (р) в кінці березня та ювенільні (j) рослини в кінці квітня

Fig. 3. *Paeonia tenuifolia* L. 1-years old plants: seedlings (p) in the end of March and juvenile plants (j) in the end of April

0,8 см, довжиною 1,5—1,7 см (до 2,5 см) на більш-менш довгих черешках. Черешки та краї верхівок сім'ядольних листків забарвлені в світло-червонувато-бурий колір (рис. 3).

Ювенільні рослини (j) характеризуються появою справжнього листка на довгому черешку буруватого відтінку через 2—3 тижні після появи проростків (див. рис. 3). Перший листок виходить крізь апікальний отвір сім'ядольної трубки і з'являється між сім'ядольними листками, розсуваючи їх. Він невеликий (2,0×2,5 (3,0) см), трійчасто-розсічений, кожний з трьох сегментів розділений на 3—4 вузько-лінійні частки, нерівномірні за шириною та ступенем розчленованості, 1—3 мм завширшки, на довгому (3—6 см) черешку. Сім'ядольні листки зберігаються навесні, однак до кінця вегетаційного сезону відмирають і справжній листок залишається єдиним до кінця першого року вегетації. Коренева система стрижнева, 5—7 см завдовжки, представлена одним головним та двома-трьома бічними коренями. До кінця вегетації у півні листка формується брунька, яка зимує в ґрунті.

Іматурні рослини (im). В іматурний віковий стан рослини вступають на другий рік вегетації. Особини відзначаються наявністю одного-двох, рідше — трьох листків, більших за розміром, ніж у ювенільних рослин. За роз-

мірами та будовою ці листки відрізняються від листків ювенільних особин більшим ступенем розчленування листкової пластинки, а від доросліших рослин — меншими розмірами. Листки прості, оскільки при відмиранні не розпадаються на окремі частини. Листки глибоко трійчасто-розсічені на окремі «листочко-сегменти». Кожен «листочок» на короткому черешку близько 0,5 см завдовжки, «листочко» пальчасто-розсічений або розділений на 6—8 вузьких (1,0—1,5 мм завширшки) часток. Коренева система представлена коротким вертикальним кореневищем та стрижневим, іноді розгалуженим коренем. Протягом вегетації головний корінь потовщується, формуючи продовговату або ланцетно-циліндричну бульбу з численними бічними коренями. Здебільшого до кінця вегетації особини формують один потовщений корінь з однією термінальною брунькою. В окремих особин спостерігається утворення декількох бульб. У кінці вегетації на короткому кореневищі добре помітні 1—3 бруньки поновлення (одна термінальна та 1—2 менші бічні) (рис. 4).

У проростків та іматурних рослин наявний укорочений підземний пагін відкритого типу, який наростає моноподіально. Надземна частина представлена листками. В умовах м. Києва жодна особина з досліджуваних на

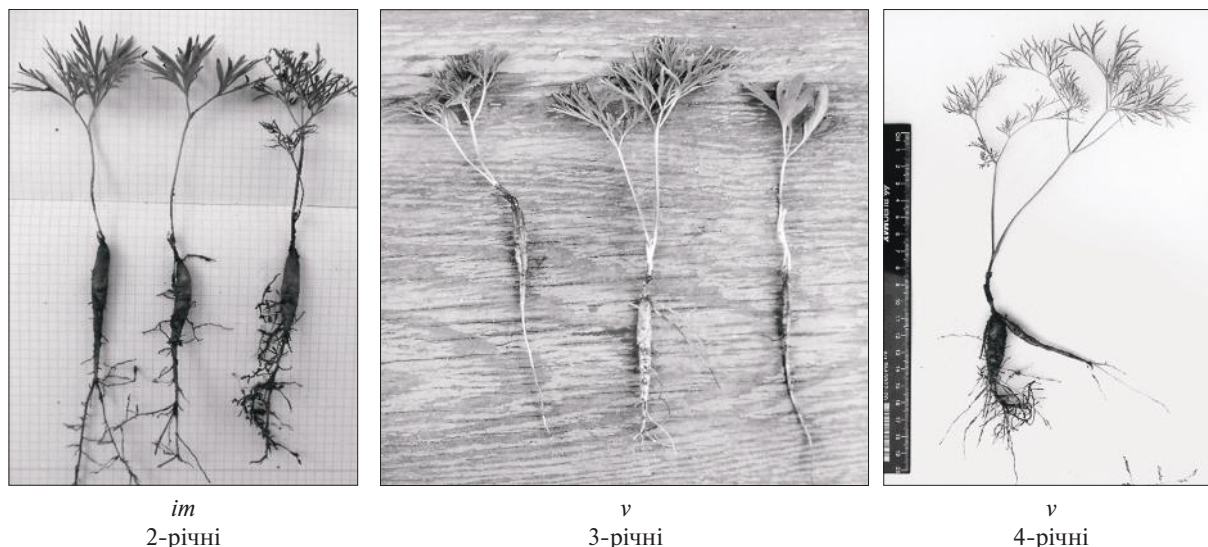


Рис. 4. Особини *Paeonia tenuifolia* L. 2—4-річні: іматурні (*im*) та віргінільні (*v*)
Fig. 4. *Paeonia tenuifolia* L. plants of 2—4-years old: immature (*im*) and virginile (*v*)

другий рік вирощування не сформувала розетку з 5—6 листків, як повідомляють інші автори [15].

Віргінільні рослини (*v*). Підземна брунька, сформована минулого року, проростає навесні та формує пагін. Останній закінчується недорозвиненим листком або несформованим бутонем. У цьому віковому стані рослини можуть перебувати декілька років (див. рис. 4). В окремих рослин спостерігали «кущіння» внаслідок одночасного відростання декількох бруньок. Із закінченням вегетації кожного року надземний пагін відмирає і на кореневищі залишається рубець, поряд з яким формується брунька (бруньки) поновлення. Отже, надземна частина представлена 1 закритим (або декількома) вегетативним пагоном від 10 до 15—25 см заввишки. У віргінільному віковому стані в основі пагона вперше формуються 1—2 низових лускоподібних піхвових часто червонуватих листки 0,5—1,5 см завдовжки. Розвинених листків 2—7, вони довгочерешкові, чергові, прості, двічі-тричі трійчасто-перисторозсічені, з 3—5 частками, кожна розділена на 10—15 різновеликих лінійних часток 1—3 мм завширшки. Коренева система розгалуженіша, з 1—3 (5) потовщеними коренями.

Успішність накопичення поживних речовин у цей віковий період впливає на швидкість настання генеративного стану.

III. Генеративний період онтогенезу

Генеративні рослини (*g*). До генеративного вікового стану рослини переходять на 4—5-й рік життя і можуть перебувати у ньому десятки років. Рослини визначаються наявністю бутонів, квіток або плодів. Генеративні особини цвітуть і плодоносять щорічно. В НБС бутонізація *P. tenuifolia* триває із середини до кінця квітня, квітування — з початку і до середини травня. Плоди починають формуватись у другій половині травня, досягають у червні.

В основі надземного генеративного пагона формуються 1—2 низових лускоподібних піхвових червонуватих листки 1,0—1,5 (2,0) см завдовжки. Вище розміщені 2—5 листки середньої формації на довгих черешках, від 6 до 12—15 см завдовжки та від 6 до 10—12 см завширшки. Верхівкових листків 3—8, 3—5 (7) см завдовжки та 3—4 см завширшки, з короткими черешками. Листки поступово зменшуються в напрямку до верхівки пагона і переходять у приквітки та чашечку. За ступенем розсіче-



Рис. 5. Партикула вегетативного походження з пагоном (а) та фрагмент горизонтального кореневища з брунькою (б)
Fig. 5. A fragment of *Paeonia tenuifolia* L. plant: part of rhizome with a shoot (a) and horizontal root with a bud (b)

ності подібні до листків віргінільних особин. Генеративні молоді особини (g_1) насінного походження мають кореневище з 1–3 бруньками поновлення та 1–3 запасючими кореневими шишками, розмішеними в ґрунті більш-менш вертикально. У цьому віковому стані особини здатні до самостійного вегетативного відтворення та утворюють компактні клони.

Доросла генеративна рослина (g_2) формує на спільному кореневищі декілька пагонів (2–5 та більше) як генеративних, так і вегетативних (віргінільного типу), що зумовлено різноякісністю бруньок на ньому. Кількість генеративних пагонів у таких рослин переважає над кількістю вегетативних. Вегетативні пагони схожі на надземну частину віргінільних особин, вони дещо відрізняються між собою за ступенем розвитку (висотою та кількістю листків) і відсутністю чи наявністю недорозвиненого бутона.

Інколи відростання бруньки на кореневищі відбувається спочатку майже горизонтально, утворюючи висхідне стебло з листками, а видовжена підземна частина пагона обкоріюється. В результаті дезінтеграції такого горизонтального кореневища відбувається вегетативне розмноження рослин. Коренева система рослин вегетативного походження представлена горизонтальним або висхідним кореневищем з 1–2 запасючими коренями на кінці (рис. 5).

Старі генеративні особини (g_3) характеризуються переважанням вегетативних (віргінільного типу) пагонів та перервами у цвітінні.

IV. Постгенеративний (сенільний) період онтогенезу

Цей період характеризується переважанням процесів відмирання над процесами новоутворень. Генеративні органи вже не утворюються. Надземні пагони лише вегетативні та подібні за надземною частиною до іматурних чи віргінільних рослин. Рослини добре відрізняються від молодих рослин підземними органами. Коренева система заглиблена, являє собою багаторічне кореневище з численними «колінами» і рубцями, котрі утворюються внаслідок відмирання річного пагона, та декількома бульбами, кількість яких не відповідає кількості пагонів. Пагонів може бути один або декілька на спільному кореневищі (рис. 6). У цьому віковому періоді рослини можуть перебувати 10 років і більше. Такий стан найчастіше спричинений несприятливими умовами росту (бідним на поживні речовини ґрунтом, недостатнім освітленням, конкуренцією, антропогенним тиском). При штучному усуненні несприятливих чинників, зокрема, шляхом пересадки рослин, може відбутися часткове «омолодження» і рослини перейдуть до генеративного стану.

Субсенільні рослини (ss). Відбувається спрощення будови надземної частини. Надземних

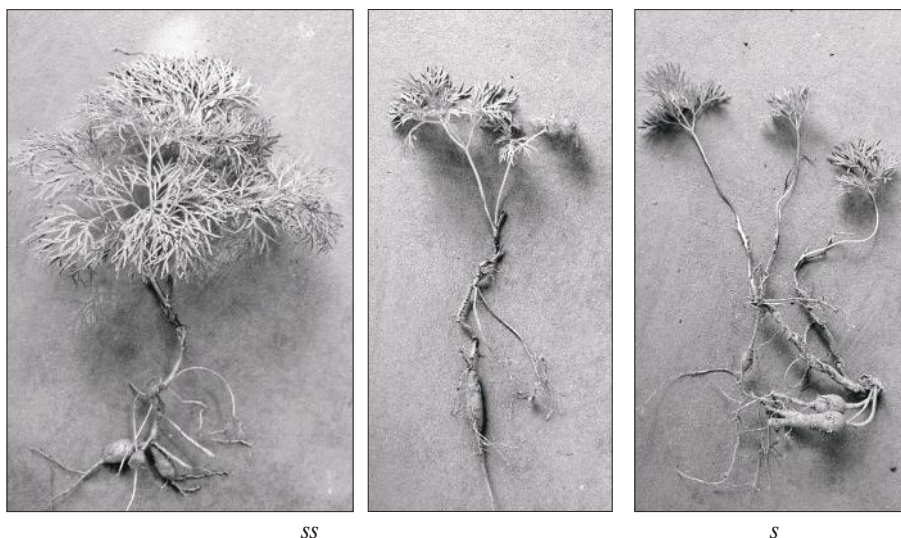


Рис. 6. Субсенільні (ss) та сенільні (s) особини *Paeonia tenuifolia* L.

Fig. 6. Subsenile (ss) and senile (s) plants of *Paeonia tenuifolia* L.

пагонів один або декілька, вони подібні до таких у віргінільних рослин, але стебло грубе, закінчується недорозвиненим листком, листки великі як у генеративних рослин. Відрізняються довгим несиметричним і переважно майже вертикальним кореневищем з грубими бічними коренями.

Сенільні рослини (s) мають більший ступінь деградації. Спостерігається подальше спрощення організації надземної частини. Надземні пагони подібні до таких в іматурних рослин з 1–2 листками. Однак на відміну від них сенільні рослини характеризуються наявністю 1–2 низових лускоподібних піхвових листків та глибокою кореневою системою з невеликими і нечисленними потовщеними коренями.

В умовах інтродукції в м. Києві рослини проходять повний цикл розвитку від утворення насіння до старіння. Нами виявлені окремі етапи онтоморфогенезу особин у межах вікового стану (онтоморфи) (рис. 7).

В умовах м. Києва проростки та ювенільні рослини формуються за один вегетаційний сезон. На цьому етапі розвитку особини досить однорідні. Розвиток іматурних рослин відбувається на другий рік вегетації. Дворічні

особини відрізняються між собою за кількістю листків. Ми виділили у цьому віковому стані два онтоморфотипи: im_1 — з одним листком та im_2 — з двома листками.

У віргінільному стані рослини перебувають 1–3 роки. На цьому етапі розвитку рослин вже чітко простежується градація за ступенями розвитку. Генеративний і сенільний періоди тривають десятки років залежно від умов зростання. Особини у цих вікових станах також відрізняються ступенем розвитку-деградації біоморфи (див. рис. 7).

За нашими спостереженнями, в умовах НБС проходження особинами онтогенетичних станів супроводжується такими варіантами змін онтоморф (від проростка до сенільної особини):

- 1) $p \rightarrow j \mid \rightarrow im_1 \rightarrow im_2 \mid \rightarrow v_1 \mid \rightarrow v_2 \mid \rightarrow g \ddagger \mid \rightarrow ss \ddagger \mid \rightarrow s \ddagger$;
- 2) $p \rightarrow j \mid \rightarrow im_1 \mid \rightarrow v_1 \mid \rightarrow v_2 \mid \rightarrow g \ddagger \mid \rightarrow ss \ddagger \mid \rightarrow s \ddagger$;
- 3) $p \rightarrow j \mid \rightarrow im_1 \mid \rightarrow v_2 \ddagger \mid \rightarrow g \ddagger \mid \rightarrow ss \ddagger \mid \rightarrow s \ddagger$;
- 4) $p \rightarrow j \mid \rightarrow im_1 \mid \rightarrow v_1 \mid \rightarrow v_2 \ddagger \mid \rightarrow ss \ddagger \mid \rightarrow s \ddagger$;
- 5) $p \rightarrow j \mid \rightarrow im_2 \mid \rightarrow v_3 \mid \rightarrow v_4 \mid \rightarrow g \ddagger \mid \rightarrow ss \ddagger \mid \rightarrow s \ddagger$;
- 6) $p \rightarrow j \mid \rightarrow im_2 \mid \rightarrow v_3 \mid \rightarrow g \ddagger \mid \rightarrow ss \ddagger \mid \rightarrow s \ddagger$;
- 7) $p \rightarrow j \mid \rightarrow im_1 \mid \rightarrow v_1 \mid \rightarrow ss \ddagger \mid \rightarrow s \ddagger$.

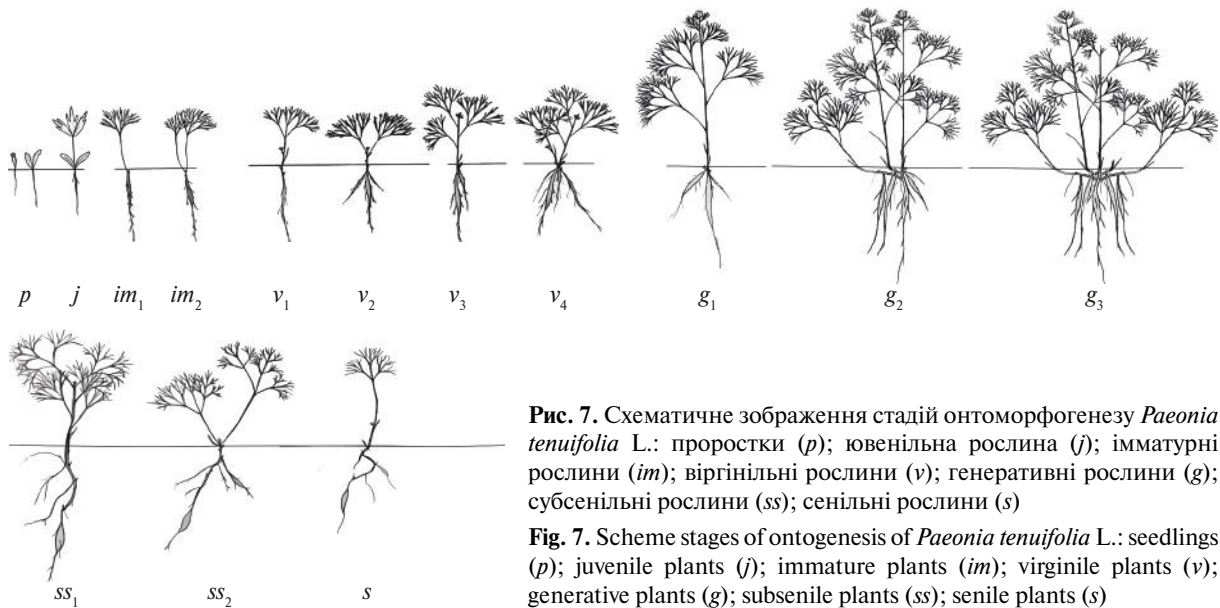


Рис. 7. Схематичне зображення стадій онтоморфогенезу *Paeonia tenuifolia* L.: проростки (*p*); ювенільна рослина (*j*); іматурні рослини (*im*); віргінільні рослини (*v*); генеративні рослини (*g*); субсенільні рослини (*ss*); сенільні рослини (*s*)

Fig. 7. Scheme stages of ontogenesis of *Paeonia tenuifolia* L.: seedlings (*p*); juvenile plants (*j*); immature plants (*im*); virginile plants (*v*); generative plants (*g*); subsenile plants (*ss*); senile plants (*s*)

Кожен віковий стан (окрім проростка і ювенільного) триває протягом вегетаційного сезону і більше. Перше цвітіння у рослин настає не раніше, ніж на четвертий рік вегетації. У генеративному стані зміна онтоморф від g_1 до g_3 відбувалася послідовно. У сенільний період інколи траплялися випадки реверсії від сенільного до субсенільного стану.

Висновки

Ступінь успішності розвитку рослин *P. tenuifolia* відображується у швидкості настання генеративного стану, хоча тривалість життя особини в цілому не залежить від успішності реалізації статевого розмноження. Віргінільні рослини, які не змогли утворити квіток, часто стають субсенільними і сенільними, минаючи генеративний період. Вегетативне розмноження як додатковий спосіб збільшення чисельності популяції можливий у віргінільних, генеративних, субсенільних і сенільних особин за умови відростання декількох бруньок на кореневищі з наступною його дезінтеграцією.

За надземною частиною важко відрізнити іматурні та віргінільні особини від субсенільних, а у генеративний період встановити ступінь дезінтеграції кореневища і, відповід-

но, кількість окремих особин. Це ускладнює оцінку вікового стану популяції без викопування рослин, оскільки може зміщати віковий спектр вліво. Оцінюючи віковий спектр у популяціях (як природних, так і штучних) важливо врахувати кількість пагонів різних вікових станів і наявність генеративного відтворення у рослин за умови збереження надгрунтового покриву та самих особин. Слід відрізнити іматурні рослини від сенільних. Останні мають добре розвинені півхові низові листки. Наявність у популяції поряд декількох вегетативних пагонів типу v_1 переважно свідчатиме про сенільний стан особини. Отже, при оцінці вікової структури популяцій *P. tenuifolia* проростки, ювенільні та іматурні рослини рахують як окремі особини насінневого походження. Для решти вікових станів за надземною частиною неможливо достовірно визначити межі окремого індивідуума. Тому у віргінільному, генеративному, субсенільному та сенільному вікових станах доцільно проводити облік надземних пагонів, які за зовнішнім виглядом відповідають цим віковим станам. Відповідно переважання пагонів віргінільного типу в популяції, найімовірніше, свідчатиме про її загальну деградацію внаслідок старіння особин.

На ботаніко-географічних ділянках «Степи України» та «Кавказ» за понад 60-річний період сформувалися стійкі гомеостатичні повностанові інтродукційні ценопопуляції *P. tenuifolia* з вираженими правобічними віковими спектрами внаслідок кількісного переважання старих особин. Незважаючи на наявність насінного розмноження, популяції недостатньо омолоджуються, що є наслідком значного антропогенного тиску на ботаніко-географічні ділянки Ботанічного саду.

На північній межі Правобережного Лісостепу України *P. tenuifolia* можна вирощувати в штучно створених степових культурфітоценозах без додаткових заходів підтримки. Вид успішно конкурує з іншими видами.

Успішний досвід формування інтродукційних ценопопуляцій *P. tenuifolia* в культурфітоценозах свідчить про ефективність охорони цього виду *ex situ* за межами природного ареалу.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод / З.Т. Артюшенко, А.А. Федоров. — Л.: Наука, 1986. — 392 с.
2. Барыкина Р.П. Онтоморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L. 1. *P. tenuifolia* L. / Р.П. Барыкина, Т.А. Гуланян, Т.В. Клычкова // Вестн. МГУ. — 1976. — № 2. — С. 32—39.
3. Бородіна Р.М. Інтродукція рослин степів України / Р.М. Бородіна // Інтродукція на Україні корисних рослин природної флори СРСР. — К.: Наук. думка, 1972. — С. 40—68.
4. Васильченко И.Т. О значении прорастания для филогенетической систематики цветковых растений / И.Т. Васильченко // Советская ботаника. — 1938. — № 3. — С. 19—40.
5. Гавриленко Н.О. Інтродукція *Paeonia tenuifolia* L. в дендропарку «Асканія-Нова» / Н.О. Гавриленко // Чорномор. ботан. журн. — 2014. — № 10 (4). — С. 540—547.
6. Дударь Ю.А. Годичный цикл морфогенеза пиона узколистного и возможности его размножения / Ю.А. Дударь // Тр. Ставропол. НИИ с. х. — 1966. — Вып. 2. — С. 191—197.
7. Журавель Н.М. Рід *Paeonia* L. природної флори України (біологія, кількісно-популяційний аналіз, охорона): Автореф. ... канд. біол. наук / Н.М. Журавель. — К., 2005. — 18 с.
8. Люстрований довідник з морфології квіткових рослин: Навчально-методичний посібник / С.М. Зиман, С.Л. Мосякін, Д.М. Гродзинський та ін. — Вид. 2-ге, випр. і доп. — К.: Фітосоціоцентр, 2012. — 176 с.
9. Комина О.В. Биологические особенности некоторых видов рода *Paeonia* L. при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири: Дис. ... канд. биол. наук / О.В. Комина. — Новосибирск, 2014. — 199 с.
10. Крицкая Т.А. Клональное микроразмножение пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.) / Т.А. Крицкая, А.С. Кашин // Изв. Саратов. ун-та. Сер. Химия. Биология. Экология. — 2015. — Т. 15, вып. 1. — С. 55—61.
11. Марко Н.В. Антэкологія і семенная продуктивность *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) в Крыму / Н.В. Марко // Вісн. Запоріз. держ. ун-ту. — 2004. — № 1. — С. 135—139.
12. Мельник В.І. Ценопопуляції *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) в степових культурфітоценозах / В.І. Мельник, В.В.Гриценко, М.М. Перегрим // Інтродукція рослин. — 2003. — № 1-2. — С. 9—14.
13. Миронова Л.Н. Інтродукція пионов в Ботаническом саду-институте ДВО РАН / Л.Н. Миронова // Анализ и прогнозирование результатов интродукции декоративных и лекарственных растений мировой флоры в ботанические сады: Материалы 2-й междунар. конф. (Минск, 26—28 авг. 1996 г.). — Минск, 1996. — С. 42—43.
14. Мозговая О.А. Онтоморфогенез *Paeonia tenuifolia* L. в условиях культуры в Среднем Поволжье / О.А. Мозговая, О.В. Семенова, И.В. Шаронова // Самарская лука. — 2007. — Т. 16, № 1-2 (19-20). — С. 278—282.
15. Онтогенез пиона тонколистного (*Paeonia tenuifolia* L.) / В.И. Серикова, Л.А. Лепешкина, А.А. Воронин, Б.И. Кузнецов // Онтогенетический атлас растений: Науч. изд. — Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. — Т. 7. — С. 216—220.
16. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — 1950. — Вып. 6. — С. 179—196.
17. Реут А.А. Начальный онтогенез редких видов рода *Paeonia* L. при интродукции в башкирском Предуралье / А.А. Реут, Л.Н. Миронова // Modern Phytomorphology. — 2014. — № 6. — С. 231—234.
18. Собко В.Г. Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України / В.Г. Собко, М.Б. Гапоненко. — К.: Наук. думка, 1996. — 283 с.
19. Успенская М.С. Определение видов рода *Paeonia* L. флоры СССР в фазе плодonoшения / М.С. Успенская // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1986. — Т. 91, вып. 3. — С. 102—107.
20. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др. — М.: Наука, 1976. — 217 с.

21. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 911 с.
22. Assadi M. A taxonomic revision of the genus *Paeonia* (*Paeoniaceae*) in Iran / M. Assadi // Tehran. J. Bot. — 2016. — Vol. 22 (2). — P. 75—78.
23. Dane F. The embryogeny of *Paeonia tenuifolia* (*Paeoniaceae*) / F. Dane, G. Olgun // Воссонеа. — 1997. — N 5. — P. 55—562.
24. European Red List of globally threatened animals and plants. — New-York: United Nations, 1991. — 154 p.
25. IUCN red list of threatened plants (1997). — Cambridge: IUCN, World Conservation Union, 1998. — 638 p. — Режим доступу: <https://goo.gl/3uFVsv>
26. Kamenetsky R. Herbaceous peony (*Paeonia*): Genetics, physiology and cut flower production / R. Kamenetsky, J. Dole // Floriculture and Ornamental Biotechnology. — 2012. — Vol. 6 (1). — P. 62—77.
27. Population dynamics of *Paeonia officinalis* in relation to forest closure: From model predictions to practical conservation management / E. Andrieu, A. Besnard, H. Fréville et al. // Biological Conservation. — 2017. — Vol. 215. — P. 51—60.

Рекомендував Д.Б. Рахметов
Отримано 20.11.2018

REFERENCES

1. Artjushenko, Z.T. and Fedorov, A.A. (1986), Atlas po opisatelnoj morfologii vysshih rastenij. Plod. [Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Fruit.]. L.: Nauka, 392 p.
2. Barykina, R.P., Gulanzhan, T.A. and Klychkova, T.V. (1976), Ontomorfogenez nekotoryh travjanistyh predstavitelej roda *Paeonia* L. 1. *P. tenuifolia* L. [Ontomorphogenesis of some herbaceous representatives of the genus *Paeonia* L. 1. *P. tenuifolia* L.]. Vestnik MGU, N 2, pp. 32—39.
3. Borodina, R.M. (1972), Introdukcija Roslyn stepiv Ukrainy [Introduction of plants of the steppes of Ukraine]. Introdukcija na Ukraini korysnyh Roslyn pryrodnoj flory SRSR [The introduction in Ukraine of useful plants of the natural flora of the USSR]. K.: Nauk. dumka, pp. 40—68.
4. Vasilchenko, I.T. (1938), O znachenii prorastanija dlja filogeneticheskoj sistematiki cvetkovyh rastenij. [On the importance of germination for the phylogenetic systematics of flowering plants]. Sovetskaja botanika, N 3, pp. 19—40.
5. Gavrylenko, N.O. (2014), Introduktsiya *Paeonia tenuifolia* L. v dendroparku "Askaniya-Nova" [Introduction of *Paeonia tenuifolia* L. in the dendrological park "Askaniya Nova"]. Chornomor. botan. zhurn., N 10 (4), pp. 540—547.
6. Dudar, Ju.A. (1966), Godichnyj cikl morfogeneza pion-a uzkolistnogo i vozmozhnosti ego razmnozhenija [The annual cycle of the morphogenesis of the narrow-leaved peony and the possibility of its multiplication]. Trudy Stavropolskogo NII selskogo hozjajstva, N 2, pp. 191—197.
7. Zhuravel, N.M. (2005), Rid *Paeonia* L. pryrodnoi flory Ukrainy (biolohiia, kilkisno-populiatsiyni analiz, okhorona). [The genus *Paeonia* L. of the natural flora of Ukraine (biology, quantitative-population analysis, protection)]. Avtoref. kand. dys. K., 18 p.
8. Zyman, S.M., Mosiak, S.L., Hrodzyskiy, D.M., Buklakh, O.V. and Dremluha, N.H. (2012), Iliustrovanyi dovidnyk z morfolohii kvitkovykh roslyn. [The illustrated referencebook on morphology of floral plants]. K.: Fitosotsiotsentr, 176 p.
9. Komina, O.V. (2014), Biologicheskie osobennosti nekotoryh vidov roda *Paeonia* L. pri introdukcii v lesostepnoj zone Zapadnoj Sibiri [Biological features of some species of the genus *Paeonia* L. introduced in Forest-Steppe zone of Western Siberia]. Dissertacija na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biologicheskikh nauk. Novosibirsk, 199 p.
10. Krickaja, T.A. and Kashin, A.S. (2015), Klonalnoe mikrorazmnozhenie pion-a tonkolistnogo (*Paeonia tenuifolia* L.) [Clonal micropropagation of fine leaved peony (*Paeonia tenuifolia* L.)] Izv. Sarat. un-ta. Ser. Himija. Biologija. Jekologija, vol. 15 (1), pp. 55—61.
11. Marko, N.V. (2004), Antjekologija i semennaja produktivnost *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) v Krymu [Antecology and seed production of *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) in Crimea]. Visnyk Zaporizkogo derzhavnogo universytetu, N 1, pp. 135—139.
12. Melnyk, V.I., Hrytsenko, V.V. and Perehrym, M.M. (2003), Tsenopopuliatsii *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) v stepovykh kulturfitotsenozakh [Cenopopulation of *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) in steppe culturfithocenosis]. Introduktsiia roslyn [Plant Introduction], N 1-2, pp. 9—14.
13. Mironova, L.N. (1996), Introdukcija pionov v Botanicheskom sadu-institute DVO RAN [Introduction of peons in the Botanical Garden-Institute FEB RAS]. Analiz i prognozirovanie rezultatov introdukcii dekorativnyh i lekarstvennyh rastenij mirovoj flory v botanicheskie sady: Materialy 2-j mezhdunar. konf. (Minsk, 2—28 avgusta 1996 g.) [Analysis and prediction of the results of the introduction of ornamental and medicinal plants of the world flora into botanical gardens: Materials of the 2-nd Intern. conf. (Minsk, Aug. 26—28. 1996)]. Minsk, pp. 42—43.
14. Mozgovaja, O.A., Semenova, O.V. and Sharonova, I.V. (2007), Ontomorfogenez *Paeonia tenuifolia* L. v uslovijah kultury v Srednem povolzhe [Ontomorphogenesis of *Paeonia tenuifolia* L. under culture conditions in the Middle Volga region]. Samarskaja luka, vol. 16, N 1-2 (19-20), pp. 278—282.
15. Serikova, V.I., Lepeshkina, L.A., Voronin, A.A. and Kuznecov, B.I. (2013), Ontogenez pion-a tonkolistnogo

- (*Paenonia tenuifolia* L.) [Ontogeny of fine leaved peony (*Paenonia tenuifolia* L.)]. Ontogeneticheskij atlas rastenij: nauchnoe izdanie. Joshkar-Ola, vol. 7, pp. 216—220.
16. Rabotnov, T.A. (1950), Zhiznennyj cikl mnogoletnih travjanistyh rastenij v lugovyh cenzah [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika, vyp. 6, pp. 179—196.
 17. Reut, A.A. and Mironova, L.N. (2014), Nachalnyj ontogenez redkih vidov roda *Paenonia* L. pri intodukcii v bashkirskom predurale [Initial ontogeny of rare species of the genus *Paenonia* L. during introduction in the Bashkir pre-Urals]. Modern Phytomorphology, N 6, pp. 231—234.
 18. Sobko, V.H. and Gaponenko, M.B. (1996), Introduktsiia riddkisykh i znykaiuchykh roslyn flory Ukrainy. [Introduction of rare and endangered plants of Ukrainian flora]. K.: Nauk. dumka, 283 p.
 19. Uspenskaja, M.S. (1986), Opredelenie vidov roda *Paenonia* L. flory CCCR v faze plodonoshenija [Identification of species of the genus *Paenonia* L. in the phase of fruiting of the USSR]. Bjul. MOIP. Otd. biol., vol. 91, vyp. 3, pp. 102—107.
 20. Smirnova, O.V., Zaigolnova, L.B., Ermakova, I.M. i dr. (1976), Cenopopuljacji rastenij (osnovnye ponjatija i struktura) [Cenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. M.: Nauka, 217 p.
 21. Diduh, Ja.P. (ed.) (2009), Chervona knyha Ukrainy. Roslynnij svit [Red book of Ukraine. Vegetable Kingdom]. K.: Globalkonsalting, 911 p.
 22. Assadi, M. (2016), A taxonomic revision of the genus *Paenonia* (*Paenoniaceae*) in Iran. Tehran. J. Bot., vol. 22, N 2, pp. 75—78.
 23. Dane, F. and Olgun, G. (1997), The embryogeny of *Paenonia tenuifolia* (*Paenoniaceae*). Vocconeae, N 5, pp. 557—562. ISSN 1120-4060.
 24. European Red List of Globally Threatened Animals and Plants (1991). New-York: United Nations, 154 p.
 25. IUCN red list of threatened plants (1998), Cambridge: IUCN, World Conservation Union, 638 p. <https://goo.gl/3uFVsv>
 26. Kamenetsky, R. and Dole, J. (2012), Herbaceous Peony (*Paenonia*): Genetics, physiology and cut flower production. Floriculture and Ornamental Biotechnology, vol. 6 (1), pp. 62—77.
 27. Andrieu, E., Besnard, A., Fréville, H., Vaudey, V., Gauthier, P., Thompson, J.D. and Debussche, M. (2017), Population dynamics of *Paenonia officinalis* in relation to forest closure: From model predictions to practical conservation management. Biological Conservation, vol. 215, pp. 51—60.

Recommended by D.B. Rachmetov
Received 20.11.2018

А.М. Гнатюк, В.В. Грищенко

Национальный ботанический сад
имени Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *PAEONIA TENUIFOLIA* L. НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

Цель — проанализировать особенности онтоморфогенеза *P. tenuifolia* L. при интродукции на северной границе Лесостепи Украины, установить диагностические признаки возрастных стадий и последовательность их прохождения в Национальном ботаническом саду имени Н.Н. Гришко НАН Украины.

Материал и методы. *P. tenuifolia* исследовали в искусственно созданных фитоценозах и культуре. Наблюдения проводили в течение 5 лет (2013—2018). Онторморфогенез изучали общепринятыми методами.

Результаты. Установлены диагностические признаки возрастных состояний особей в латентном, прегенеративном, генеративном и сенильном периодах онтогенеза. Приведены детальные морфологические описания растений в разных возрастных состояниях и показана последовательность их прохождения особями.

Выводы. Особенности роста и развития растений *P. tenuifolia* на северной границе Лесостепи Украины выражаются в поливариантности онтоморфогенеза. По надземной части растений тяжело отличить иматурные и виргинильные особи от субсенильных и сенильных, а в генеративный период — установить степень дезинтеграции корневища и, соответственно, количество отдельных особей. Оценивая возрастную спектр популяций (природных и искусственных), можно выявить только количество надземных побегов разных возрастных состояний и наличие генеративного размножения у растений. На северной границе Правобережной Лесостепи Украины *P. tenuifolia* можно успешно выращивать в культуре и культурфитоценозах.

Ключевые слова: онтогенез, морфогенез, *Paenonia tenuifolia*, редкие растения, популяционная структура, возрастные состояния.

А.М. Гнатюк, В.В. Грищенко

М.М. Gryshko National Botanical Garden,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

PECULIARITIES OF THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF *PAEONIA* *TENUIFOLIA* L. ON THE NORTHERN BORDER OF THE FOREST-STEPPE OF UKRAINE

Objective — to analyze the peculiarities of ontomorphogenesis *P. tenuifolia* on the northern border of the Forest-

Steppe of Ukraine, to establish diagnostic signs of age stages and the sequence of their passage in M.M. Gryshko National Botanical Garden of the NAS of Ukraine.

Material and methods. We studied *P. tenuifolia* in artificially created phytocoenoses and culture. Observations were conducted for 5 years (from 2013 to 2018). We studied ontomorphogenesis by generally accepted methods.

Results. Diagnostic features of age stages of individuals in latent, pregenerative, generative and senile periods of ontogenesis are established. Detailed morphological descriptions of plants in different age stages and the sequence of their passing by individuals are shown.

Conclusions. The peculiarities of the growth and development of *P. tenuifolia* on the northern border of the

Ukrainian Forest-Steppe are manifested in the multivariate ontomorphogenesis. Established that is difficult to distinguish the immature plants from the subsenile ones on the aboveground part of plants only. In the reproductive period is not possible to determine a degree disintegration of the rhizome and calculate the number of individuals. Estimating the age range in populations (both natural and artificial), it is only possible to identify the number of aboveground shoots of different age states and the presence of generative reproduction in plants. *P. tenuifolia* can be grown in the culture and artificially created phytocoenoses of the on the northern border of Forest-Steppe of Ukraine.

Key words: ontogenesis, ontogeny, morphogenesis, *Paeonia tenuifolia*, rare plant, population structure, age stages.