

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

КОМИНА Ольга Васильевна

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА
RAEONIA L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

03.02.01. – «Ботаника»

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук, с.н.с.
Васильева О. Ю.

Новосибирск – 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	8
1.1. Краткая характеристика рода <i>Paeonia</i> L.	8
1.2. Биологические особенности и опыт интродукции представителей рода <i>Paeonia</i> L. в различных эколого-географических условиях ...	25
Глава 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ МЕСТА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	36
2.1. Краткая характеристика района исследований	36
2.2. Объекты и методы исследований	38
Глава 3. РИТМЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ МЕСТНЫХ И ИНОРАЙОННЫХ ВИДОВ РОДА <i>PAEONIA</i> L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ	42
3.1. Сезонное развитие видов рода <i>Paeonia</i> L.	42
3.2. Органогенез видов и сортов рода <i>Paeonia</i> L.	75
3.3. Особенности онтогенеза видов рода <i>Paeonia</i> L.	97
Глава 4. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА <i>PAEONIA</i> L. ...	116
4.1. Методические подходы к изучению репродуктивной биологии растений	116
4.2. Биология цветения и плодоношения пионов	122
4.3. Морфологические особенности репродуктивных органов представителей рода <i>Paeonia</i> L.	134
Глава 5. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВИДОВ И СОРТОВ ПИОНОВ В ЛАНДШАФТНОМ ДИЗАЙНЕ	145
5.1. Основные критерии отбора видов и сортов рода <i>Paeonia</i> L. в суровых климатических условиях Западной Сибири	145
5.2. Декоративные качества и устойчивость видов и сортов рода <i>Paeonia</i> L.	154
ВЫВОДЫ	164
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	166
ПРИЛОЖЕНИЕ	194

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Одним из основных направлений деятельности ботанических садов является изучение и сохранение биоразнообразия редких и полезных растений в условиях интродукции. Особый интерес представляет проведение подобных исследований в условиях резко континентального климата. Суровые климатические условия лесостепной зоны Западной Сибири, позволяют использовать данный регион в качестве уникального полигона для изучения адаптационных возможностей родовых комплексов декоративных и других полезных растений.

Пионы считаются одной из ведущих цветочных культур. Мировой ассортимент пионов насчитывает более шести тысяч сортов (Реут, Миронова, 2012). Однако в последнее время, в связи с изменением тенденций в ландшафтном дизайне, особой популярностью стали пользоваться различные дикорастущие декоративные растения, многие из которых послужили исходными формами для выведения современных сортов.

Большинство видов рода *Paeonia* L., произрастающих на территории России, являются редкими и реликтовыми растениями (Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980; Красная книга СССР, 1984; Красная книга РФ, 2008).

В коллекционном фонде ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) видовое и формовое разнообразие рода *Paeonia* до настоящего времени было представлено недостаточно. Поэтому изучение биологических особенностей и оценка адаптивного потенциала дикорастущих видов, в том числе предковых форм современных сортов, за границами их природных ареалов, а также подбор материала для дальнейшей селекционной работы весьма актуальны.

Цель работы – изучение биологических особенностей видов рода *Paeonia* L. при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири для сохранения генофонда и расширения их использования в ландшафтном дизайне.

Основные задачи:

- 1) изучить ритмы роста и развития интродуцентов в сравнении с представителями местной флоры;
- 2) исследовать органогенез генеративных почек;
- 3) описать онтогенез растений семенного и вегетативного происхождения;
- 4) изучить биологию цветения и плодоношения;
- 5) охарактеризовать перспективы дальнейшей интродукции видов и форм рода *Paeonia*.

Защищаемые положения.

1. Представители секций *Flavonia* Kem.-Nath., *Paeon* DC. и *Sternia* Kem.-Nath. в условиях лесостепи Западной Сибири характеризуются длительным онтогенетическим развитием, включающим наиболее декоративно значимый генеративный период продолжительностью более 8 лет.

2. Дифференциация генеративных почек в пределах IV-V этапов органогенеза в предзимье у видов пионов определяет сроки их зацветания в следующем году. У сортовых пионов состояние почек в предзимье и весенний период отражает принадлежность сорта к одной из садовых групп, характеризующихся сходным строением цветка.

3. Виды *P. lactiflora* Pall., *P. tenuifolia* L., *P. anomala* L., *P. obovata* Maxim. формируют качественную жизнеспособную пыльцу, ежегодно цветут и образуют полноценные семена, что свидетельствует о перспективности использования их в селекции.

Научная новизна работы

Впервые в условиях резко континентального климата проведен сравнительный анализ ритмов роста и развития видов рода *Paeonia* из секций *Flavonia*, *Paeon*, *Sternia*, включая все виды, представленные во флоре Сибири; изучен органогенез почек возобновления, показаны особенности

онтогенеза видов пионов семенного и вегетативного происхождения, описана биология цветения и плодоношения.

Теоретическая и практическая значимость работы. Комплексные сравнительные исследования ритмов роста и развития, устойчивости и продуктивности 8 видов и 26 сортов пионов расширяют и углубляют представления об особенностях развития дикорастущих видов и созданных на их основе гибридных сортовых генофондов. Сравнительный анализ особенностей вегетативного и генеративного развития в условиях интродукции позволяет сделать заключение об адаптационных возможностях видов рода *Paeonia*.

Изучены латентный, прегенеративный и генеративный периоды онтогенеза у видов пионов семенного происхождения. У растений вегетативного происхождения показана зависимость продолжительности прегенеративного периода от морфологических особенностей рамет.

На основании изучения биологии цветения и плодоношения, выявлены особенности антропоэкологии и семенной продуктивности, выделено 18 сортов пионов с махровым типом цветка, образующих полноценные семена, которые, обладая высокими декоративными качествами, могут быть вовлечены в селекционный процесс.

Показаны возможности сохранения видов пионов в культуре посредством семенного и вегетативного размножения. Результаты изучения декоративных признаков и сезонного развития могут быть использованы в озеленении и ландшафтном дизайне.

В результате работы была собрана коллекция видов и пополнена коллекция сортов рода *Paeonia* в ЦСБС СО РАН, которая составляет в настоящий момент 13 видов из 4 секций и 56 сортов из 5 садовых групп.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Работа выполнена в лаборатории интродукции декоративных растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки

Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук по проекту 6.2.1.10 «Оценка и анализ биоразнообразия ресурсных видов растений Азиатской России, сохранение и рациональное использование генофонда» и проекту № VI.44.1.2 «Анализ и мониторинг биоразнообразия ресурсных видов растений Азиатской России, сохранение и рациональное использование генофонда», выполняемых в 2007-2012 гг. в рамках Программ фундаментальных исследований государственных академий наук.

Апробация работы. Основные положения диссертации были доложены на 12 научных конференциях: на VII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (г. Барнаул, 2008); Научной сессии «Вклад молодых учёных в реализацию научных программ и проектов в ЦСБС СО РАН» (г. Новосибирск, 2009); Международной научно-практической конференции «Вопросы дальнейшего развития регионов России в условиях мирового финансового кризиса» (г. Шарья, 2009); Всероссийской конференции «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии» (г. Новосибирск, 2009); VIII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (г. Барнаул, 2009); XVII Международной конференции аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (г. Москва, 2010); Научно-практической конференции «Оценка состояния и резервы повышения эффективности производства продукции садоводства и пчеловодства» посвященной 75-летию образования Новосибирской ЗПЯОС им. И.В. Мичурина (г. Бердск, 2010); II (IV) Всероссийской молодежной научно-практической конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (г. Новосибирск, 2010); Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Проблемы озеленения городов Сибири и сопредельных территорий» (г. Иркутск, 2011);

II (X) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (г. Санкт-Петербург, 2012); Международной научно-практической конференции «Эколого-ботанические исследования в Азиатской части России и сопредельных территориях» (г. Новосибирск, 2012); VI Международной конференции «Растения в муссонном климате» (Владивосток, 2013); XIII Съезде Русского ботанического общества «Современная ботаника в России» и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 2013); I Всероссийской научно-практической конференции «Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее», (Новосибирск, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 научных работ, в том числе 4 статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения; изложена на 199 страницах, проиллюстрирована 75 рисунками и 9 таблицами. Список литературы содержит 285 источников, в том числе 37 иностранных.

Исследования были выполнены при частичной поддержке гранта для молодых ученых компании ОПТЭК эксклюзивного представителя фирмы «Carl Zeiss AG» (Германия).

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам ЦСБС СО РАН к.б.н. Асташенкову А.Ю. за обсуждение материалов онтогенетических исследований и Красникову А.А. за консультации в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Краткая характеристика рода *Paeonia* L.

Род *Paeonia* L., выделенный из семейства лютиковые (*Ranunculaceae* Juss.) в самостоятельное семейство пионовые (*Paeoniaceae* Rudolphi), насчитывает 33 вида (Hong, 2011), распространенных, главным образом, в Европе, Средиземноморье, в Восточной и Юго-Восточной Азии. Лишь два вида произрастают в западных штатах Северной Америки (Успенская, 1987а). Наиболее примитивные представители рода сосредоточены в Восточной Азии, особенно в Юго-Западном Китае в горных лесах субтропической части на высоте 2360-4250 м (Тахтаджян, 1966; Барыкина, Гуланян, Клычкова, 1976а). Во Флоре СССР (Шипчинский, 1937) приводится 16 видов пионов, в естественных условиях Сибири 3 вида – *P. anomala*, *P. hybrida*, *P. lactiflora* (Фризен, 1993), а по данным С.К. Черепанова (1995) еще и *P. intermedia*. Во флоре Новосибирской области представлен 1 вид – *P. anomala* (Красноборов, Ломоносова, Шауло и др., 2000). Согласно последним работам на территории России произрастает 12 видов пионов (Пунина, Мачс, Мордак и др., 2008).

Семейство *Paeoniaceae* монотипно, включает в себя только один род *Paeonia*, являющийся реликтом древней мезофильной арктотретичной флоры (Кемулари-Натадзе, 1958). Виды рода *Paeonia* сосредоточены на ограниченных территориях, являются редкими, некоторые встречаются единично (Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980; Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988; Перечень объектов растительного мира, 2002; Семенова, 2007; Красная книга РФ, 2008).

До настоящего времени единого мнения о выделении пионов в самостоятельное семейство среди систематиков нет, но большинство исследователей склонны считать пионы самостоятельной группой растений, которая может быть возведена в ранг семейства *Paeoniaceae* Rudalphi (Stern,

1946; Кемулария-Натадзе, 1958; Тахтаджян, 1987; Успенская, 1981, 1987б; Halda, Waddick, 2004 и др.). Принадлежность пионов к порядку *Paeoniales* (DC) в системе цветковых растений продолжает быть предметом разногласий и по недавно полученным данным молекулярных исследований в последнем варианте системы Angiosperm Phylogeny Group (APG III), пионы относятся к порядку *Saxifragales* Dumort. (Chase, Reveal, 2009).

Начиная с середины XVIII в., при построении системы рода *Paeonia* L. использовались следующие признаки: простые и махровые цветки (Siegesbeck цит. по Липский, 1913); жизненная форма, опушение листовок и форма сегментов листа (Anderson, 1818); опушение нижней стороны листа (De Candolle, 1824); произрастание в областях Старого и Нового Света (Lindley, 1839, 1846); опушение плодолистиков (Seringe, 1845-1849); жизненная форма, строение стаминодиального диска, соотношение длины чашелистиков и лепестков (Lynch, 1890); форма и характер расщепления листа (Комаров, 1937); морфологические особенности семян (Stebbins, 1939).

В 1946 г. выходит в свет монография (Stern, 1946), которая стала наиболее полной сводкой по роду *Paeonia* L., принятой во многих странах мира. В системе рода было представлено деление рода на три секции: *Moutan* DC., *Onaepia* Lindl., *Paeonia* (sect. *Paeon* DC.), в которые вошли 33 вида и 14 разновидностей, при этом были использованы не только традиционные морфологические признаки, но и цитологические.

В СССР данной классификацией (Stern, 1946) пользовались вплоть до выхода в свет новой отечественной системы рода, предложенной Л.А. Кемулария-Натадзе (1961а). В своей работе «Кавказские представители рода *Paeonia* L.» Л.А. Кемулария-Натадзе описывает 13 видов, произрастающих на Кавказе. К принятым Ф. Стерном трем секциям она прибавляет секцию *Flavonia* Kem.-Nath., в которую объединяет более древние виды с белыми, желтыми и кремовыми цветками, и секцию *Sternia* Kem.-Nath., в которую помещает виды с трижды тройчатыми листьями, глубоко

надрезанными или перисторассеченными на узкие доли. Л.А. Кемулярия-Натадзе впервые пытается выделить группы филогенетических признаков, отражающих родственные связи между видами.

К систематике обращались и другие отечественные ученые. М.С. Успенская (1981, 1986, 1987б), проанализировав 17 видов рода *Paeonia* по 24 морфологическими и анатомическим признакам, к трем секциям, признанным Ф. Стерном: *Moutan* DC., *Onaepia* Lindl., *Paeonia* (sect. *Paeon* DC.), добавляет две секции: *Albiflora* Salm-Dyck emend. Uspensk. и *Palaearcticae* Huth emend. Uspensk.

Новые методы молекулярной биологии, в частности, анализ ДНК внесли свои поправки в классификацию рода *Paeonia*. Например, секция *Onaepia* оказалась самой старой (Sang et al., 1995, 2004).

В результате работы китайских исследователей (Hong et al., 1992; Hong et al., 1998) была предложена радикально новая классификация древовидных пионов из секции *Moutan* DC, а также классификация пионов Кавказа (Hong, 2003). В результате была пересмотрена вся классификация пионов (Hong, 2010), и род *Paeonia* по данной системе подразделяется на 3 секции: *Moutan* DC., *Onaepia* Lindl., *Paeonia* DC., где, в свою очередь, секция *Moutan* DC. делится на 2 подсекции: *Delavayanae* Stern и *Vaginatae* Stern, включающих в себя 9 кустарниковых пионов Китая. В секцию *Onaepia* Lindl. входят всего 2 эндемичных вида Северной Америки и Мексики: *P. brownii* Dougl ex Hook и *P. californica* Nutt. ex Torn ex Grey; секция *Paeonia* DC. подразделяется на 2 подсекции: *Albiflorae* (Salm-Dyck) D. Y. Hong и *Foliolatae* Stern, включающих 22 травянистых вида, произрастающих в умеренном поясе Евразии и Северо-Западной Африке.

В системе Л.М. Кемулярия-Натадзе (1961а), которая и в настоящее время является актуальной и востребованной среди многих специалистов, включая интродукторов, все известные виды пионов делятся на пять секций, в которые объединены виды с общими морфологическими признаками. При определении систематической принадлежности пионов к наиболее значимым

диагностическим признакам относятся: форма и число сегментов нижнего листа, отсутствие или наличие опушения листовых пластинок, пестиков и плодов, окраска и форма лепестков венчика, тычиночных нитей и рылец (Дудик, Харченко, 1987). В нашей работе мы использовали данную классификацию, согласно которой род *Paeonia* L. подразделяется на 5 секций:

1. Секция *Moutan* DC. включает 4 вида (*P. delavayi* Franch, *P. lutea* Delavay ex Franch, *P. potanini* Kom., *P. suffruticosa* Andr.), произрастающих в Восточной Азии. Это листопадные кустарники с одревесневшими побегами. Цветки розовато-желтоватые, многолепестные. В России виды этой секции известны только в культуре.

2. Секция *Flavonia* Kem.-Nath. состоит из 8 травянистых видов: *P. abchasica* Misch., ***P. lactiflora* Pall.**, *P. macrophylla* Lomak., ***P. mlokosewitschii* Lomak.**, *P. oreogeton* S. Moore, *P. steveniana* Kem.-Nath., *P. tomentosa* (Lomak) N. Busch, ***P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl.**, произрастающих в Забайкалье, на Дальнем Востоке и Кавказе. В эту секцию входят виды с желтыми или кремовыми, реже белыми цветками. Завязь и плоды голые или войлочно-опушенные. Листья дважды тройчатые с широкими цельнокрайними долями.

3. Секция *Onaepia* Lindley самая малочисленная - 2 травянистых вида (*P. brownii* Dougl ex Hook, *P. californica* Nutt. ex Torn ex Grey), произрастающих на западе Северной Америки. Листья мясистые. Доли листа по краям глубоко округло надрезанные. Лепестки темно-пурпурно-коричневые, короче или слегка длиннее чашелистиков. Представители этой секции северо-американского происхождения не изучались на территории нашей страны в качестве декоративных растений.

4. Секция *Paeon* DC. объединяет 26 видов, произрастающих в горных лесах Кавказа, Малой Азии, на юге Европы, Дальнем Востоке, в Китае, Японии: *P. arietina* Anders., *P. bakeri* Lynch., *P. banatica* Rochel ex Salm.-Dyck., *P. broteri* Boiss et Rent, *P. cambessedesii* Willk., *P. caucasica* N. Schip.,

P. clusii F.C. Stern, *P. coriacea* Boiss. Elench., *P. decora* Anders., *P. emodii* Wall., *P. humilis* Retz., *P. japonica* Miyabe et Takeda, *P. kesrouanensis* Thiebaut, *P. lagodechiana* Kem.-Nath., *P. mairei* Leveille, *P. mascula* Mill., ***P. obovata* Maxim.**, *P. oxypetala* Handel-Mazzetti, *P. paradoxa* Anders, *P. ruprhechtiana* Kem.-Nath., *P. rhodia* Witt-Stern, *P. russi* Bivona, *P. taurica* Anders., *P. triternata* Pall. Ex DS., *P. veitchii* Lynch, *P. vernalis* Mandl. Это травянистые растения с дважды или трижды тройчатыми листьями с цельнокрайными широкими долями. Цветки разнообразной окраски: красные, розовые, пурпурные, розово-фиолетовые. Завязь и плоды войлочно опушенные. Листовки длинные, продолговато-яйцевидные, сильно отклоненные или свисающие вниз.

5. Секция *Sternia* Kem.-Nath. включает 12 видов, такие как ***P. anomala* L.**, *P. bibersteiniana* Rupr., *P. carthalinica* N. Ketzch., ***P. hybrida* Pall.**, *P. lithophila* Kotov., *P. majko* N. Ketzch., *P. officinalis* L., *P. peregrina* Mull., ***P. tenuifolia* L.** К этой секции отнесены пионы, произрастающие в степных районах Кавказа, в Южной и Средней Европе, Китае и Сибири. Это травянистые листопадные растения с трижды тройчатыми листьями, глубоко надрезанными и перисторассеченными на ланцетные и линейные доли. Цветки различной окраски: пурпурные, темно-красные, черновато-пурпурные, красновато-розовые. Завязь и плоды войлочно-опушенные, редко почти голые, яйцевидные или овальные. Зрелые плоды прямые или отклоненные.

В суровых климатических условиях сибирского региона при изучении пионов в качестве декоративных растений наибольший интерес представляют раннецветущие *P. lactiflora*, *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. hybrida*, *P. oreogeton*, *P. obovata*, а также редкие желтоцветковые *P. mlokosewitschii*, *P. wittmanniana*. Среди них лесные виды (в естественных местообитаниях) обладают наиболее продолжительным периодом вегетации и, соответственно, сохранением декоративных признаков.



Рис. 1. *P. lactiflora* (здесь и далее - фотографии цветущих растений из коллекции ЦСБС)

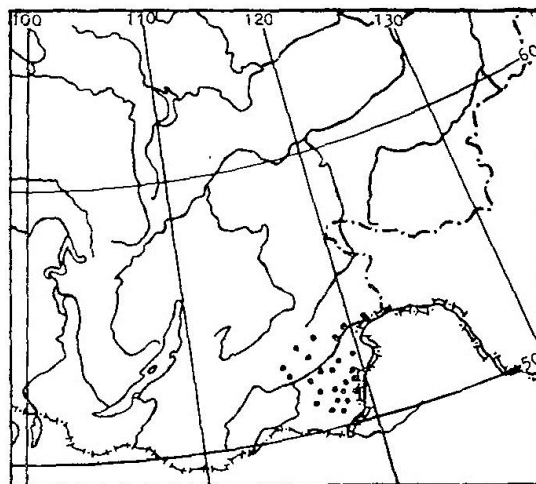


Рис. 2. Ареал *P. lactiflora* в Сибири (Фризен, 1993)

Представитель секции *Flavonia* *P. lactiflora* (пион молочноцветковый) имеет крупные цветки, с нежным ароматом, от 1 до 7 одиночных цветков на побеге, включая верхушечный цветок и цветки на паракладиях. Венчик *P. lactiflora* 12-17 см в диаметре, он состоит из 9-13 обратнояйцевидных лепестков молочно-белого цвета. Реже встречается разновидность с красноватыми цветками (var. *hirta* Hutch). Чашечка *P. lactiflora* содержит 4-6 кожистых чашелистиков, не равных, разной формы и величины. Андроцей полимерный, тычинки многочисленные, золотисто-желтые, их число 175-274 штук, длиной до 2,5 см. Завязь яйцевидная, голая, состоит из 4-5 кожисто-мясистых плодолистиков, гладких, с розовым или желтым рыльцем. Рыльца сидят непосредственно на плодолистике, реже имеется короткий столбик. В основании гинецей окружен мясистым нектарным диском, что относится к характерным признакам семейства. Пыльники желтого цвета, продолговатые, разделены узким связником, экстрозные, при вскрытии закручиваются по спирали.

Плод – многолистовка, состоящая из 3-6 округлых мясистых гладких листовок, на конце крючковато отогнутых. К концу вегетации, по мере развития семян, многолистовки набирают массу настолько, что стебли гнутся

под их тяжестью. Семена округлые, коричневые.

Побеги *P. lactiflora* высотой от 40 до 100 см. Листья дважды тройчатые; листовые доли черешчатые или боковые сидячие, ланцетные или эллиптические, заостренные, по краю мелко хрящевато-зубчатые, с верхней стороны темно-зеленые, с нижней – светло-зеленые, гладкие или с короткими волосками вдоль жилок.

В России встречается в Забайкальском крае (Калганский, Приаргунский, Нерчинский, Шилкинский районы) и Амурской (окр. Благовещенска, бассейны рек Урканы, Селемджи, Зеи, Бурей) областях, в Хабаровском (в основном на юго-востоке) и Приморском краях. Встречается также в Восточной Монголии, Китае, на п-ове Корея и в Японии. Произрастает в зарослях дуба монгольского по склонам сопок, открытых лесных опушках, берегам рек, на остепненных долинных лугах, сухих каменистых склонах с хорошо дренированной почвой, на песчаных и галечных отложениях. Растет одиночно и группами. Размножение семенное (Шипчинский, 1937; Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980; Харкевич, Качура, 1981; Ворошилов, 1982; Фризен, 1993).

P. lactiflora широко используется в интродукции и селекции (Ефимов, 2008). Диплоид. В культуре неприхотлив, отличается высокой декоративностью и зимостойкостью.

Занесен в Красную книгу РФ (2008), как сокращающийся в численности, в Красные книги Читинской (2002), Еврейского АО (1997, 2006), Хабаровского края (2000), в Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края (2002).

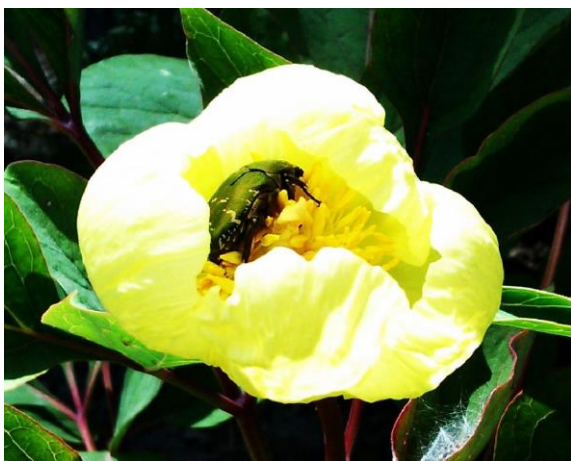


Рис. 3. *P. mlokosewitschii*

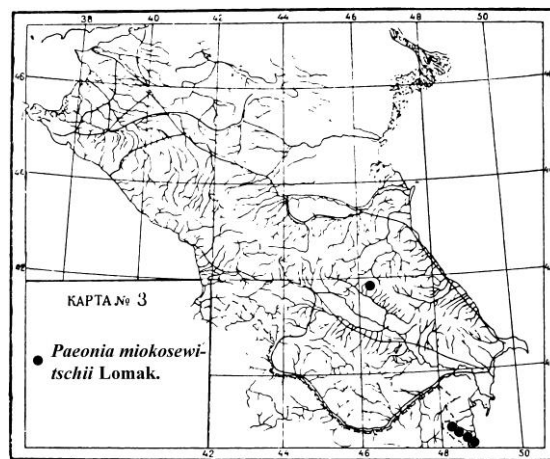


Рис. 4. Ареал *P. mlokosewitschii* на Кавказе (Гроссгейм, 1950)

Следующий представитель секции *Flavonia* – *P. mlokosewitschii* (пион Млокосевича) – имеет цветки чашевидные, от 8 до 16 см в диаметре, кремовые или бледно-желтые. Лепестки в числе 8, широкояйцевидные, слегка вогнутые. Чашелистики крупные с резко выделяющимися жилками. Тычинки длиной до 2,5 см, тычиночные нити и пыльники желтые. Плодолистиков 2-3, с густым войлочным опушением и светло-розовыми или желтыми рыльцами. Цветет в начале мая. Листовки дуговидно отклоненные. Плоды созревают в августе.

Побеги сеянцев гладкие и прочные, с антоциановой красноватой окраской, в виргинильном состоянии достигают высоты 20-30 см, во взрослом генеративном состоянии высота растений 100 см и более (Краснова, 1971; Дудик, Харченко, 1987). Листья очень декоративные, дважды тройчатые с удлинено-обратнояйцевидными широкими долями, сверху сизо-зеленые, с восковым голубоватым налетом, снизу бледно-желтовато-зеленые, ранней весной жилкование листьев с красноватым оттенком, летом жилкование сливается с основным цветом листовых пластинок. Опушение листьев снизу редкое короткими загнутыми волосками.

Произрастает в Центральном и Восточном Кавказе (Кахетия-Лагодехи). Растет в лесах Талыша, на крутых склонах (Гроссгейм, 1950).

Эндемик указанного района (Кемулария-Натадзе, 1961б; Успенская, 1981)

P. mlokozewitschii широко используют в интродукции и селекции (Ефимов, 2008), в первую очередь, за его своеобразную декоративность, редкую окраску цветков и листьев. Этот диплоидный вид, в отличие от других желтоцветковых видов, которые являются тетраплоидами.



Рис. 5. *P. oreoeton*

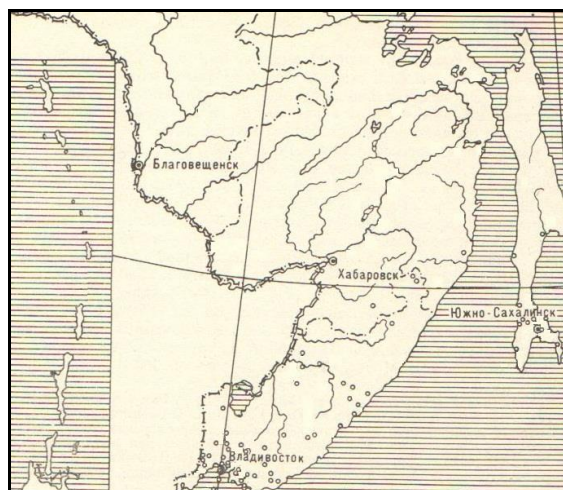


Рис. 6. Ареал *P. oreoeton* на Дальнем Востоке (Успенская, 1987а)

Еще один представитель секции *Flavonia*, *P. oreoeton* (пион горный) – многолетнее травянистое растение, цветки которого одиночные, чашевидные, светло-кремовые или желтоватые, до 10 см в диаметре, на цветоножках 2-7 см длиной. Тычинки многочисленные, в основании темно-фиолетовые, сверху светлые, с желтыми пыльниками. Рыльце хорошо выражено, темно-красное. Цветет в июне, плодоносит в августе.

Листовок обычно 1-2 шт., голые, сильно загнутые, полностью раскрывающаяся. Семена хорошо заметные, темно-синие, гладкие, блестящие, до 7 мм длиной и 6 мм шириной.

Побег извилистый слабо-фиолетовый, 60-90 см высотой, у основания заметны крупные красновато-фиолетовые чешуи. Листья дважды тройчатые, с заостренными эллиптическими долями, слегка кожистые, плотные, сверху зеленые, голые, снизу слабоопушенные, сизые.

Растет в Хабаровском (окрестности г. Николаевска-на-Амуре) и

Приморском (окрестности Владивостока, Хасанский, Шкотовский, Тетюхинский районы) краях, в Сахалинской области (окрестности Александровска-Сахалинского и Южно-Сахалинска, Невельский, Поронайский, Томарипский, Холмский районы, о-ва Шикотан и Итуруп). Встречается в Китае, на п-ове Корея, в Японии. Произрастает в хвойно-широколиственных и лиственных лесах, по склонам сопок или в тенистых лесах вдоль рек. Размножение семенное (Харкевич, Качура, 1981).

P. oreogeton ограничено используют в интродукции и селекции. Привлекает своими нежными, красивыми и необычными цветками.

Занесен в Красную книгу РФ (2008) как сокращающийся в численности. Включен в Красную книгу СССР (1984), РСФСР (1988), в Красные книги Сахалинской области (2005), Хабаровского края (2000), в Перечень объектов растительного и животного мира занесенных в Красную книгу Приморского края (2002).



Рис. 7. *P. wittmanniana*

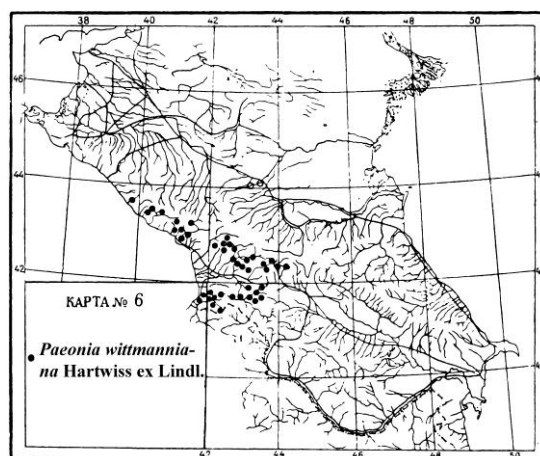


Рис. 8. Ареал *P. wittmanniana* на Кавказе (Гроссгейм, 1950)

P. wittmanniana (пион Виттманна) также представитель секции *Flavonia*, зацветает во второй половине мая. Цветки одиночные, от 6 до 12 см в диаметре, но очень эффектные бело-желтоватые, отлично смотрящиеся на фоне насыщенной глянцевой листвы. Чашелистики в числе 3-4, равные, светло-зеленые, с красноватым оттенком у основания, по краям и с внутренней стороны округлые, овальные или сердцевидно-треугольные с

оттянутой верхушкой, размером до 3,8×2,2 см. Лепестков 5-6, бледно-желтоватые, также встречаются разновидности с красноватыми лепестками и опушенными плодолистиками, лепестки вогнутые, длиной до 6,0 см и шириной 4,5 см, у основания клиновидно суженные, в верхней части закругленные края лепестков ровные. Тычинки многочисленные, тычиночные нити тонкие, фиолетово-красные.

Плодолистиков от 1 до 3, голые, свободные, иногда одна завязь недоразвита. Белое опушение плодолистиков меняет окраску и становится коричневым после отцветания растения. Плоды созревают в августе.

Имеет побеги высотой до 100 см и более. Листья дважды перистотройчатые. Черешок длиной до 10 см. Доли листа продолговатые, сверху светло-зеленые, голые, почти блестящие, с углубленными жилками, цельными краями и вытянутой верхушкой, нижняя поверхность листа серо-зеленая, опушенная редкими длинными белыми волосками, особенно на жилках. Края листа и жилки с фиолетовым оттенком. Боковые доли листа до 9 см длиной и 5 см шириной, центральные – до 15 см длиной, 7 см шириной в большинстве неравносторонние.

Произрастает на Кавказе: в Западном, Южном и Восточном Закавказье, гора Апианчи у города Цебельда; в Абхазии, Иране, в Аджарии: Кобулетском, Кедском, Хулойском районах, Аджаро-Гурийский хребте, во Внутригорной Аджарии; в Восточной Грузии. Растет в горных лесах, на лесных опушках, полянах, среди кустарников (Stebbins, 1939; Гроссгейм, 1950, Успенская, 1981).

P. wittmanniana используют в интродукции и межвидовой селекции для выведения непревзойденных сортов, таких, как *Ballerina*, *Le Printemps* (Ефимов, 2008). Многие желтоцветковые сорта получены с его участием.

Занесен в Красную книгу РФ (2008) как вид, находящийся под угрозой исчезновения. Число местонахождений настолько сократилось, что в ближайшее время он может исчезнуть. Ранее включен в Красную книгу СССР (1978), (1984), Красную книгу РСФСР (1988), в Красные книги

Краснодарского края (1994, 2007), Карачаево-Черкесской республики (1988).

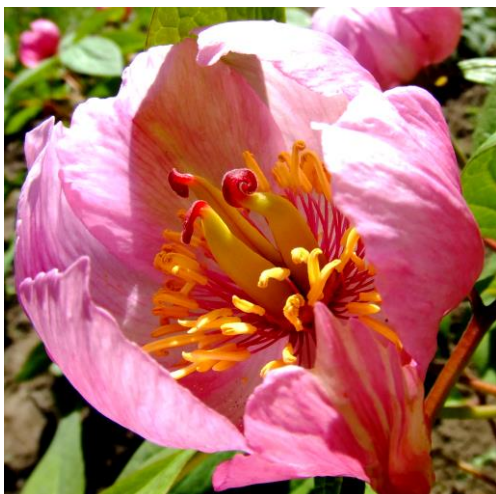


Рис. 9. *P. obovata*

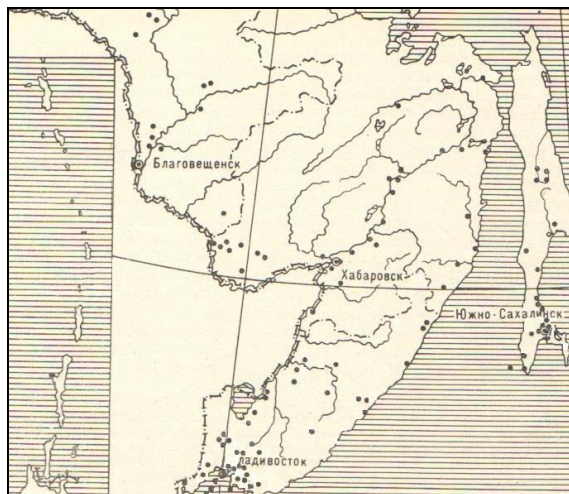


Рис. 10. Ареал *P. obovata* на Дальнем Востоке (Успенская, 1987а)

Представитель секции *Paeon* – *P. obovata* (обратнойцевидный) – многолетнее травянистое растение с розовым околоцветником 10-12 см диаметром, встречается также разновидность с белым венчиком. Лепестков от 6 до 9 шт. Плодолистики насыщенно-желтые, голые, с ярко-малиновыми спирально-закрученными рыльцами. Тычинки многочисленные, до 2,5 см длиной, тычиночные нити ярко-розовые, пыльники желтые. Сочетание такого вида плодолистиков, тычинок и лепестков создает дополнительный декоративный эффект. Цветет в конце мая – начале июня, семена созревают в августе.

Имеет очень красивые темно-синие блестящие семена, обрамленные малиновыми околоплодниками. Листовки дугообразно отогнутые.

Побеги 50-60 см, могут достигать 90 см высоты, одноцветковые. Листья дважды тройчатые, доли крупные, неравномерные, конечные – обратнойцевидные, боковые – широкоовальные или продолговатые, заостренные, цельнокрайние, насыщенно-зеленые, снизу пушистые или почти голые, средняя доля большей частью на длинном черешке.

В России распространен в Амурской обл. (бассейны рек Зеи, Бурей, Селемджи), в Хабаровском (в южной части) и Приморском краях, в Сахалинской области (южный и центральный Сахалин, о-ва Шикотан,

Итуруп). Встречается в Китае, на п-ове Корея, в Японии. Мезофит. Произрастает в смешанных, елово-пихтовых, широколиственных, дубово-осиново-березовых лесах, по склонам сопок, по берегам и в поймах рек. Размножение семенное (Шипчинский, 1937; Харкевич, Качура, 1981).

P. obovata ограничено привлекают в селекцию (Ефимов, 2008), а также в интродукцию. Тетраплоид.

Занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) как редкий вид, имеющий большой ареал, но встречающийся спорадически и с небольшой численностью популяций. Включен в Красную книгу РСФСР (1988), в Красные книги Хабаровского края (2000), Сахалинской (2005) областей, Еврейского АО (1997, 2006), в Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края (2002).



Рис. 11. *P. anomala*

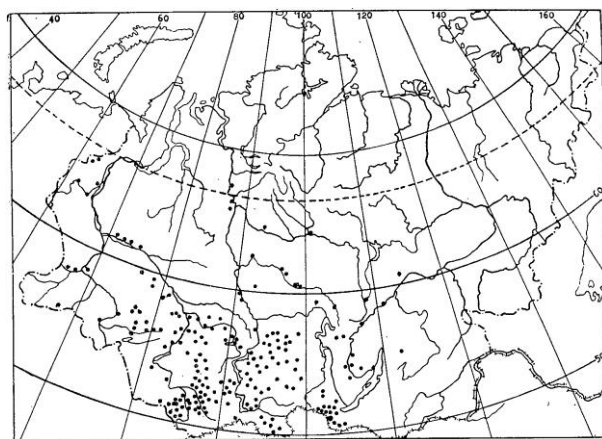


Рис. 12. Ареал *P. anomala* в Сибири (Фризен, 1993)

P. anomala (пион уклоняющийся) относится к секции *Sternia*, имеет пурпурно-розовые цветки, до 9-13 см диаметром, одиночные, душистые, окраска может быть от бледных до интенсивных тонов. Лепестки обратнойцевидные, на концах выщербленные. Тычинки длиной 1,5 см, нити и пыльники желтые. Цветет в условиях юга Западной Сибири в мае-июне. Переходит к цветению на 3-4 год после посева (Shulkina, 2004).

Образует веретеновидные, почти сидячие корнеклубни, имеющие сильный специфический запах. Ежегодно из почек возобновления,

сформировавшихся на корневище, развивается несколько побегов до 60-100 см высотой, при основании покрытых кожистых чешуйками. Верхняя часть побега несет от 3 до 11 листьев с коротким черешком и большой, до 13-30 см длиной и почти такой же шириной, тройчатосложной листовой пластинкой. Доли листьев ланцетовидные, длинно-заостренные, цельнокрайние, до 2,5 см шириной. Темно-зеленая верхняя сторона листьев имеет едва заметные волоски вдоль жилок, нижняя сторона листьев желтовато-зеленая, голая.

Плоды мясистые, к концу созревания могут приобретать бордовый оттенок, в условиях юга Западной Сибири среднее время созревания - июль. Семена *P. anomala* овальные, почти круглые, чёрные, глянцевые, гладкие.

Вид заходит на север европейской части России до юго-востока Кольского п-ва и северной оконечности п-ва Канина; произрастает также в Средней Азии (Джунгарский Алатау, Тарбагатай, Тянь-Шань). На север пион проникает, как правило, по долинам крупных рек (Енисей и др.), на юг – по горным поднятиям; встречается, в частности, на Уральском хребте, южнее Златоуста. Граница его ареала в Средней Азии недостаточно точна вследствие трудности разграничения пионов: *P. anomala* с *P. hybrida* (п. гибридным) и *P. intermedia* (п. промежуточным). Замечен в Северо-Западном Китае (Дудик, Харченко, 1987; Shulkina, 2004). *P. anomala* произрастает в лесах, лугах, лесных опушках, склонах гор.

В Новосибирской области встречается Барабинском, Искитимском, Колыванском, Маслянинском, Мошковском, Новосибирском, Тогучинском, Убинском, Чановском и Черепановском районах (Красноборов, Ломоносова, Шауло и др., 2000).

P. anomala широко используют в интродукции и ограниченно в селекции (Ефимов, 2008). Сочетает в себе значительные потенциальные возможности ценного лекарственного и декоративного растения, к тому же *P. anomala* является хорошим медоносом (Соболевская, 1984).

По данным К.А. Соболевской (1984), сокращает численность популяций. Вид занесен в «Редкие и исчезающие виды флоры СССР» (1981),

«Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980). С 1975 г. занесен в Красную книгу СССР и подлежит охране (Некратова, 1987).



Рис. 13. *P. hybrida*

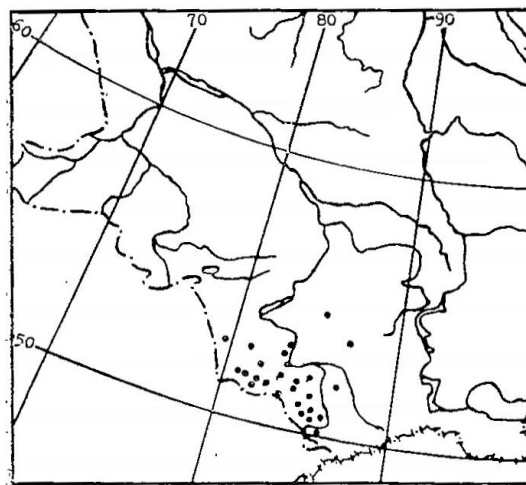


Рис. 14. Ареал *P. hybrida* в Сибири (Фризен, 1993)

У *P. hybrida* (пион гибридный, степной) цветки пурпурные, диаметром 8-10 см с сильным ароматом. Венчик из 5-8 лепестков. Чашечка с 4-5 зелено-красноватыми чашелистиками. Цветет в конце мая – начале июня. Плоды кожистые, густо опушенные, горизонтально отклоненные, листовки 1,5-2 см длиной, 1 см шириной. Побеги облиственные, полулежачие или прямостоячие 50-70 см высотой. Листья рассеченные, трижды тройчатые, с заостренными кончиками, снизу голые, сверху по вдавленным главным жилкам с едва заметными частыми волосками. Корни с многочисленными веретенообразными клубневидными утолщениями.

До настоящего времени ведутся споры об определении и разграничении *P. hybrida* Pall., *P. intermedia* С.А. Мей. и *P. anomala* L. Многочисленные переопределения видов также очень затрудняют работу с ними. Как пишет И.В. Верещагина (2003), сборы, определенные коллекторами как *P. anomala*, переопределяются на *P. hybrida* var. *intermedia* и *P. hybrida*. По мнению Р.М. Малышевой (1975) *P. hybrida* и *P. intermedia* являются синонимами. По сведениям Н.М. Дудик, Е.Д. Харченко (1987), *P.*

intermedia является разновидностью *P. anomala*, произрастающий в тех же районах и отличающийся опушенным пестиком. В более современных источниках на основе анализа данных молекулярно-генетических исследований (Hong, 2001; Hong, 2010) *P. intermedia* указывается, как самостоятельный вид.

P. hybrida произрастает на остепненных лугах, открытых травянистых или каменистых склонах холмов, в зарослях кустарников на юге Западной Сибири (Алтай, Иртышский район), в горных районах Средней Азии (Джунгаро-Тарбагатайский, Памиро-Алтайский, Тань-Шаньский районы) (Малышева, 1975; Фризен, 1993). Общее распространение: Джунгария и Кашгария (Западный Китай). Также указан в Северном Казахстане, Алтайском крае и небольшой части Кемеровской области (Крылов, 1931).

По данным Г.П. Семеновой (2007), *P. hybrida* является перспективным в интродукции.

Редкий вид флоры Сибири, нуждается в государственной охране (Семенова, 2007). Занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) как вид сокращающий численность. Эндемик юга Западной Сибири и Восточного Казахстана. Включен в Красную книгу РСФСР (1988), Красные книги Алтайского края (1998, 2006), Кемеровской области (2011) и Республики Алтай (2007).



Рис. 15. *P. tenuifolia*

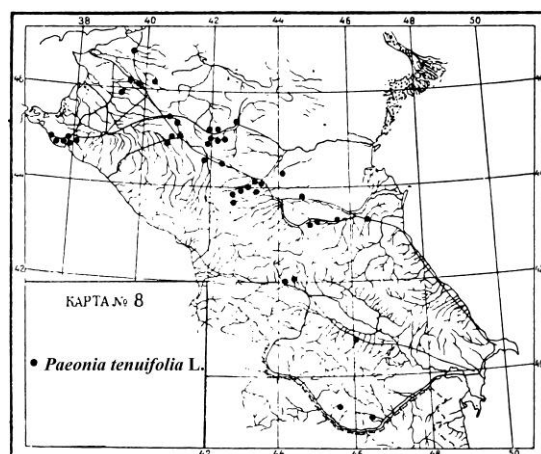


Рис. 16. Ареал *P. tenuifolia* на Кавказе (Гроссгейм, 1950)

Секция *Sternia* включает в себя *P. tenuifolia* (пион тонколистый) с темно-красными или ярко-красными чашевидными цветками, 16-19 см диаметром из 8-10 обратнойцевидных лепестков. Тычинки многочисленные. Тычиночные нити желтоватые, пыльники ярко-желтые. Цветет в конце мая – начале июня.

Плодолистики густоопушенные с ярко-розовыми рыльцами. Плоды при созревании сохраняют густое опушение, а рыльца засыхают и становятся коричневыми.

Побег неветвистый, одноцветковый, реже двухцветковый, до 40-50 см высотой, густооблиственный. Листья дважды или трижды тройчатые с узкими темно-зелеными линейными или линейно-нитевидными цельнокрайними долями. Корневище укороченное с шишковидными корнеклубнями (Барыкина, Гуланян, Клычкова, 1976б).

Встречается в европейской части России на территории Курской, Белгородской, Воронежской, Ульяновской, Куйбышевской, Саратовской, Ростовской, Волгоградской областей, на Северном и Северо-Западном Кавказе в Краснодарском крае, Ставропольском крае в окрестностях Ставрополя и Пятигорска, Северо-Осетинской, Чечено-Ингушской (на Терско-Сунженском хребте). Распространен в Лакринском районе Дагестана, а также в Грузии, Азербайджане и на Украине. В Малой Азии – на Балканском п-ове, в Северо-Западном Иране. Произрастает в основном в степных районах, ковыльно-разнотравных степях, на известково-щебнистых почвах, каменистых осыпях, по опушкам светлых дубовых лесов, в зарослях кустарников. На высотах свыше 1350 м над уровнем моря не плодоносит (Шипчинский, 1937; Гроссгейм, 1950).

P. tenuifolia полиморфный вид, для которого характерна значительная вариабельность в ширине сегментов листовых пластинок, форме и окраске цветков (Миронова, 1996; Успенская, 1986).

Этот вид широко применяют в интродукции и селекции. В естественных условиях легко скрещивается с другими видами (Ефимов,

2008).

Занесен в Красную книгу РФ (2008) как вид сокращающий численность. Включен в Красные книги СССР (1984), РСФСР (1988), включен в региональные Красные книги или взят под охрану во всех субъектах федерации, где он произрастает.

Для описания многочисленных сортов травянистых и древовидных пионов создана специальная садовая классификация.

1.2. Биологические особенности и опыт интродукции представителей рода *Paeonia* L. в различных эколого-географических условиях

Как показал анализ литературных данных, дикорастущие пионы не являются классическими объектами морфолого-анатомических исследований. Наиболее известны работы по онтоморфогенезу пионов *P. lactiflora*, *P. tenuifolia*, *P. obovata*, *P. suffruticosa*, *P. lutea*, *P. delavayi*, выполненные Р. П. Барыкиной с соавторами (Барыкина, Гуланян, 1976, 1978; Барыкина, Гуланян, Клычкова, 1976а, 1976б) на кафедре высших растений биологического факультета МГУ. Представители рода *Paeonia* входили в число объектов, у которых А. Б. Бездеlevым и Т.А. Безделевой (2006) были описаны жизненные формы. Известны результаты онтогенетических исследований, в которых немногочисленные виды пионов изучались, в первую очередь, как ресурсные лекарственные растения (Нухимовский, Нухимовская, 1978, Нухимовский 1997; Барыкина, Чубатова, 2007а, 2007б).

Работы по изучению анатомического строения пионов касаются в основном вегетативных органов и относятся ко второй половине прошлого века (Solereider, 1899; Ozenda, 1949; Lemesle, 1956; Davesac, 1957; Ezelarab, Dormer, 1963; Куклина, 1961; Дадашева, 1972; Успенская, 1981). Имеются также немногочисленные анатомо-морфологические исследования цветков пионов, которые показали, что нектарный диск является производным

короткой цветочной трубки, образованной при срастании оснований тычиночных нитей с основанием околоцветника и вследствие рудиментоза внутренних тычинок. В результате недоразвития последних происходит накопление притекающих сюда пластических веществ, которые выделяются в виде нектара (Карташова, 1962).

Исследования особенностей цветения и опыления проводились в основном в селекционных целях (Горобец, 1976; Успенская, 1981; Верещагина, 2003; Ефимов, 2006; Разумова, 2006а, 2006б; Марко, Шевченко, 2008). В имеющихся работах по морфологии цветка и гибридизации пионов освещено нетипичное чередование органов цветка у представителей рода *Paeonia* (Логачева, Прудковский, Ефимов и др., 2007; Ефимов, 2008), обсуждается возможное эволюционное формирование цветка пионов (Wang, Zhang, 1991), полиплоидия и межвидовая гибридизация пионов в свете эволюции цветковых (Sang et al., 2004; Пунина, Мордак, Тимухин и др., 2011; Родионов, 2013), а также палиноморфология в целях таксономии (Kumazawa, 1935; Жгенти, 1969; Xi, 1984; Ефимов, Косенко, Зайцева, 2007).

Изучение проблемы затрудненного прорастания семян наиболее активно проводилось во второй половине прошлого столетия (Auten, 1949; Barton, Chandler, 1957; Цингер, 1951, 1958; Сосновец, Фомичева, 1962; Сосновец, 1965; Беляев, 1984; Иванова, 1967; Горобец, 1976). Затрудненное прорастание обусловлено как физиологическим покоем, так и морфологическим состоянием зародыша (Николаева, 1967), а также низким содержанием питательных веществ в эндосперме, что является общей чертой всех представителей рода (Соболевская, 1984). Зрелые семена пионов имеют небольшой по сравнению с эндоспермом базальный зародыш (Иванова, 1966, 1969). Е.А. Аутен (1949) указывает, что недозревшие семена прорастают лучше зрелых. Для семян пионов характерен простой морфофизиологический эпикотильный покой ($B-V^3$), отличие которого от физиологического или обычного морфофизиологического покоя, в котором физиологический механизм торможения (ФМТ) действует на гипокотиль и

корешок зародыша, состоит в том, что тормозится рост эпикотилия. Для преодоления этих причин требуется двухэтапная стратификация (Иванова, 1969; Македонская, 1984; Николаева, Разумова, Гладкова, 1985).

М.С. Яковлевым и М.Д. Иоффе (1957) был открыт своеобразный тип эмбриогенеза с возникновением ценоцитной структуры. Раеопiад-тип эмбриогенеза характеризуется своей незавершенностью. В развивающемся семени пиона можно наблюдать два типа последовательно образующихся, различающихся по происхождению зародышей: полового и соматического (Брюхин, 1993; Камелина, Коннова, 1994; Батыгина, 1997).

В связи с трудностями быстрого размножения представителей рода *Raeonia* появились работы по разработке технологий микрклонального размножения (Nosoki, Ando, Kubara и др., 1985; Зарипова, 2006; Криницына, Мурашев, Раппопорт и др., 2008; Ветчинкина, 2010).

Разработано достаточно много приемов интенсивного размножения и выращивания пионов (Гиль, 1959; Видасова, 1984; Салмина, 1999; Реут, Миронова, 2012). Наиболее известные: деление куста (Купалян, Туманов, 1953; Верещагина, 1966; Гараева, 1974; Разумова, 2006б), размножение зелеными черенками (Дубровицкая, Кренке, 1950; Македонская, 1988; Разумова, 2006б), размножение корневыми черенками (Харченко, Таран, 1963; Тавлинова, 1966; Разумова, 2006б), почками возобновления (Гиль, 1959; Верещагина, 1966), укоренение растущих побегов (Гараева, Третьяк, 1974), отводками (Тавлинова, Гладкий, 2003).

В литературе широко освещены лекарственные свойства пионов (Соколов, 1981), в том числе - *P. anomala*. Его ценность определяется содержанием эфирного масла, метилсалицилата, салицилата, бензойной и салициловой кислот, дубильных веществ, микроэлементов хрома и стронция (Минаева, 1970; Турова, 1974). В листьях и цветках *P. anomala* найдена аскорбиновая кислота, в плодах - жирные масла (Крылов, Козакова, Лагерь, 1989). *P. lactiflora*, *P. officinalis*, *P. suffruticosa* также известны не только своими декоративными качествами, но и лекарственными свойствами за счет

содержащихся в их коре и корнях веществ, обладающих фармакологической активностью. В подземных органах *P. lactiflora* и *P. suffruticosa* содержатся фенольные вещества и гликозиды, являющиеся характерными веществами рода *Paeonia* (Tamura, 2006).

Биологические особенности видов и сортов пионов описаны преимущественно в условиях интродукции.

В качестве декоративных растений, по данным О. М. Полетико и А. П. Мишенковой (1967), для территории бывшего СССР рекомендованы следующие виды: *P. anomala*, *P. delavayi*, *P. emodii*, *P. humilis*, *P. japonica*, *P. lactiflora*, *P. lutea*, *P. macrophylla*, *P. mascula*, *P. miokosewitschii*, *P. obovata*, *P. oreogeton*, *P. officinalis*, *P. peregrina*, *P. potanini*, *P. suffruticosa*, *P. steveniana*, *P. taurica*, *P. tenuifolia*, *P. tomentosa*, *P. triternata*, *P. veitchii*, *P. wittmanniana*.

В Международном регистре (APS) описано 4664 сорта травянистых пионов (Ипполитова, 2001) и более 500 древовидных (Успенская, 2002). Общее число сортов, с учетом отечественных – около 6000 (Реут, Миронова, 2012).

В настоящее время по происхождению все сорта пионов разделяют на две группы: сорта, произошедшие от *P. lactiflora*, объединяют в группу «*P. chinensis hort.*», а сорта, произошедшие от межвидовой гибридизации, в группу гибридных пионов «Hybrid Paeonies» (Ефимов, 2008).

Морфологические характеристики сортов травянистых пионов традиционно даются с учетом классификации, согласно которой пионы по форме цветка подразделяются на 5 садовых групп (Васильева, 1972):

Группа 1 – пионы с немахровым типом цветка. Венчик одно-двухрядный. В рамках этой садовой группы изучаются видовые пионы.

Группа 2 – пионы с японским типом цветка. Переходная форма от немахровых к полумахровым. Венчик одно-двухрядный. Тычинки превратились в узкие стаминодии, образующие центр цветка в виде полушара.

Группа 3 – пионы с анемоновидным типом цветка. Венчик одно-

двухрядный. Тычинки видоизменились в довольно крупные стаминодии, более широкие, чем в цветках японской формы, и более прочной текстуры.

Группа 4 – пионы с полумахровым типом цветка. Венчик трех-пятирядный. Тычинок много, большинство из них хорошо сформированы, но часть мелких недоразвиты.

Группа 5 – пионы с махровым типом цветка. Наиболее распространенная группа. Цветок состоит из более или менее плотно сидящих лепестков. Наружные лепестки – широкие, внутренние – длинные, узкие. Все или почти все тычинки и плодолистики превращены в лепестки. Сорта с махровыми цветками подразделяются в свою очередь на несколько подгрупп: розовидные, бомбовидные, корончатые и шаровидные (Методика проведения испытаний..., 2003; Карпинослова, Кабанов, Русинова и др., 2009).

Сорта древовидных пионов по форме цветка подразделяются на 3 садовые группы:

Группа 1 – пионы с махровым типом цветка. Это так называемые китайско-европейские древовидные пионы, по большей части интродуцированные в Европу из Китая.

Группа 2 – пионы с немахровым типом цветка. Так называемые японские, эти сорта больше схожи с исходными видами.

Группа 3 – пионы с полумахровым типом цветка, полученные в результате скрещивания *P. lutea*, *P. delavayi*, *P. potaninii*, и разных форм *P. suffruticosa* (Успенская, 2002).

Сорта каждой из садовых групп, в свою очередь, подразделяются по окраске на 3 основные подгруппы: белые, розовые, красные (Былов, Агаджанян, Вавилова и др., 1983).

По срокам цветения для средней полосы России (Успенская, 2002) сорта разделяются на 7 групп:

Группа 1 – очень ранние (РР) – 5.06-9.06;

Группа 2 – ранние (Р) – 10.06-14.06

Группа 3 – средние (СР) – 15.06-18.06

Группа 4 – среднеранние (СР) – 15.06-18.06

Группа 5 – средние (С) – 19.06-23.06

Группа 6 – поздние (П) – 29.06-2.07

Группа 7 – очень поздние (ПП) – 3.07-8.07

Кроме того, все сорта пионов делят в зависимости от характера их использования (назначения), размеров куста и прочности стеблей на парковые, срезочные и универсальные.

Парковые – предназначены для групповых и одиночных посадок в садах и парках, стебли прочные, не полегают, цветение обильное, чаще с простыми, немахровыми яркоокрашенными цветками.

Срезочные – пригодны для букетов, кусты раскидистые, стебли длинные и прочные, цветки объемные и часто тяжелые, что способствует полеганию стеблей. Цветки с приятным ароматом, чаще махровые, в срезанном виде долго стоят в воде.

Универсальные – можно использовать как в озеленении, так и на срезку, компактные кусты с прочными, не полегающими стеблями и не очень крупными, но интересной формы цветками (Миронова, 2006).

В ведущих ботанических садах европейской части России комплексные интродукционные работы с сортами и видами пионов известны со второй половины прошлого века.

Так, интродукцией и размножением сортовых пионов занимаются в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина с 1949 г. Здесь были выделены виды пионов, перспективные для озеленения в средней полосе России, такие как *P. tenuifolia*, *P. vernalis*, *P. japonica*, *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii*, *P. anomala*, *P. obovata*, *P. taurica* (Краснова, 1968). Проводились опыты ускоренного размножения пионов с японской формой цветка. Лучшие результаты показали сорта: *Madam de Verneville*, *Okinawa*, *Сюрприз* (Дьякова, 1988). К наиболее современным относятся работы по выявлению специфики культивирования семян и зародышей представителей рода *Paeonia*. Подобраны оптимальные условия для культивирования зародышей пионов *in*

vitro, однако в ходе экспериментов было выявлено, что для преодоления покоя и получения нормальных проростков культура *in vitro* малоэффективна (Ветчинкина, 2010).

Интродукционная и селекционная работа с пионами в ботаническом саду Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (МГУ) началась в 1951 г. Были проведены исследования по методу ускоренного проращивания семян (Сосновец, Фомичева, 1962). Позднее М.С. Успенская (1981, 1993) изучала изменчивость морфологических и анатомических признаков пионов, была проведена интересная работа с воздействием ионизирующей радиации на семена травянистых пионов, что дало положительный результат изменения окраски венчика у мутантов и использовалось в дальнейшей селекционной работе.

В настоящее время с целью ускорения воспроизводства качественного посадочного материала разработаны схемы микроклонального размножения древовидного пиона. В экспериментах были задействованы многие из отечественных сортов, выведенных М.С. Успенской. Выявлены наиболее перспективные для интродукции в урбанофитоценозы межвидовые гибриды (Успенская, Мурашев, 2013).

Также в Ботаническом саду МГУ проводится активная работа по интродукции, включая разработку методов оценки декоративных признаков пионов. Критический анализ видов рода *Paeonia* и созданных на их основе сортов позволил выделить три группы по их участию в интродукции и селекции (широко, ограниченно и неприменяемые). Из 10 видов, широко используемых в интродукции, 4 произрастают во флоре России – *P. anomala*, *P. lactiflora*, *P. tenuifolia*, *P. wittmanniana*. Предложена новая оригинальная классификация сортов пионов, основанная на комплексном изучении морфолого-биологических особенностей видов и сортов рода *Paeonia* (Ефимов, 2008).

В Санкт-Петербургском питомнике лекарственных растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН проводились исследования

по интродукции и изучению ритмов роста и развития видов пионов, выращенных из семенного материала. Виды пионов, имеющие в пределах России ограниченный ареал, поддавались интродукции в северо-западную зону с трудом, у них наблюдалось нерегулярное и скудное плодоношение (Малышева, 1975).

В суровых климатических условиях Полярного Севера, Урала и Сибири интродукция видовых и сортовых пионов имеет уже почти вековую историю.

В Научно-исследовательском институте садоводства Сибири имени М.А. Лисавенко многолетние исследования пионов проведены И.В. Верещагиной (1996, 2003). В ходе определения устойчивости различных декоративных многолетников к пониженным температурам было выяснено, что в условиях г. Барнаула виды пионов можно подразделить на хорошо зимующие в суровые зимы и хорошо зимующие только в умеренно холодные зимы. В эти группы входят: 1) виды, выдерживающие снижение температуры до $-8...-9^{\circ}\text{C}$ не более 10 дней (*P. wittmanniana*, *P. officinalis*, *P. macrophylla*, *P. tenuifolia*), и 2) виды выдерживающие снижение температуры до $-11 - 12^{\circ}\text{C}$ не более 20 дней (*P. lactiflora*, *P. anomala*, *P. hybrida*). Среди сортовых пионов различного географического происхождения наиболее устойчивы полученные от *P. lactiflora*. Значительно хуже зимуют сорта, происходящие от *P. anomala*, выведенные в Западной Европе. В зависимости от глубины расположения зимующих почек возобновления, в соответствии с классификацией жизненных форм (Raunkier, 1934), пионы относятся к корневищным геофитам, почки возобновления которых находятся в почве на некоторой глубине. Отмечено восстановление растений за счет более глубоко расположенных почек при вымерзании поверхностных - такое расположение почек на разной глубине служит приспособлением к перенесению неблагоприятных условий.

На Алтайской опытной станции садоводства много лет производилось изучение внутривидовой изменчивости декоративных растений Алтая, отобраны виды, перспективные для селекции, в том числе *P. hybrida* и

P. anomala (Лучник, 1972).

В Сибирском ботаническом саду Томского университета интродукцией травянистых пионов занимались с 1885 г. Создана коллекция 25 видов и около 100 садовых форм и сортов (Малышева, 1978). Изучен морфогенез генеративных побегов некоторых пионов, сезонный ритм развития интродуцируемых видов, разработаны рекомендации по приемам выращивания их в Томске (Малышева, 1975).

В Полярно-альпийском ботаническом саду, расположенном на Кольском полуострове, Г. Н. Андреевым и Б. Н. Головкиным (1962) изучались циклы развития представителей рода *Raeonia*. Наиболее полный цикл развития, включающий цветение и плодоношение, зафиксирован у *P. anomala*. Степной вид *P. tenuifolia*, демонстрируя довольно высокий декоративный эффект в период цветения, семян не образовывал. Интродуценты *P. obovata* и *P. wittmanniana* оказались недостаточно устойчивы в условиях Кольского полуострова.

Интродукцией дикорастущих видов пионов в Уфе занималась О.А. Кравченко (1978), а в последующем более глубоким изучением достаточно крупной коллекции видовых пионов, продолжила заниматься А.А. Реут (2009, 2010) в Ботаническом саде-институте республики Башкортостан.

На данный момент в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья проведено интродукционное изучение 14 видов и 120 сортов пионов. Выявлено, что высокой устойчивостью здесь обладают *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. banatica*, *P. broteri*, *P. mlokozewitschii*. Они регулярно и массово цветут, плодоносят, дают единичный и массовый (*P. tenuifolia*) самосев. Устойчивы *P. caucasica*, *P. daurica*, *P. hybrida*, *P. lactiflora*, *P. officinalis*, *P. veitchii*, *P. wittmanniana* и 116 сортов. Среднеустойчивы пионы из секции *Moutan* (*P. delavayi*, *P. suffruticosa*). Их общая численность в условиях интродукции со временем сокращается. Высокоустойчивые и устойчивые интродуценты рекомендованы для пополнения зонального

ассортимента культивируемых растений республики Башкортостан. По декоративным качествам выделено 18 сортов, которые являются перспективным исходным материалом для решения селекционных задач. Выявлено, что по комплексу биолого-хозяйственных признаков (продуктивность цветения, репродуктивная способность, продолжительность цветения, размер цветка, общая устойчивость) редкие пионы флоры республики Башкортостан *P. anomala*, *P. hybrida* перспективны для культуры в лесостепной зоне Башкирского Предуралья. Это дает возможность сохранять виды *ex situ*, получать посевной и посадочный материал для реинтродукции и использовать для создания декоративных композиций в ландшафтном озеленении (Реут, 2010; Реут, Миронова, 2012).

На Среднем Урале в Свердловской области интродукцией травянистых пионов занимались с 1965 г. За это время было изучено более 100 сортов. Все изученные сорта разделены по срокам цветения на пять групп, а также проведена оценка сортов по хозяйственно-биологическим признакам (Шишкин, 1980, 1981).

В Дальневосточном отделении ботанического сада-института (г. Владивосток) в условиях муссонного климата культивируют 7 видов и около 100 сортов травянистых пионов. Согласно многолетним данным, обильное цветение наблюдается у всех сортовых пионов. Полный цикл развития, включающий цветение и плодоношение, проходят местные виды *P. lactiflora*, *P. obovata*, *P. oreogeton* и интродуцируемый вид *P. tenuifolia*. Европейский вид *P. officinalis*, показывал высокий декоративный эффект в период цветения, однако семян не образовывал, также как *P. caucasica* и *P. hybrida* (Миронова, 2006).

Сортоизучением пионов зарубежной и отечественной селекции занимались в различных географических условиях (Клименко, 1972; Назарова, 1972; Фомичева, 1973; Кривошеева, 1983; Новикова, 1993).

В Центральном сибирском ботаническом саду г. Новосибирска с шестидесятых годов прошлого века ведется изучение в условиях культуры

декоративных особенностей пионов, их ритмов роста, устойчивости к неблагоприятным факторам среды, а также селекционная работа, направленная на обогащение ассортимента пионов. Интродукцией сортов и дальневосточных видов здесь занималась Е.Л. Кузьмина-Медова (1969). Л.П. Зубкус (1968) изучала вопросы адаптации пионов, ею было выявлено, что *P. lactiflora* и *P. hybrida* обладают широкой экологической амплитудой, а *P. anomala* предпочитает увлажненные участки. Изучением пионов японской группы для интродукции в условиях Сибири и дальнейшего их использования в озеленении занималась Л.И. Пятицкая (1993).

Последнее крупное обобщение итогов интродукции травянистых пионов в условиях юга Западной Сибири было сделано по материалам, полученным на Новосибирской зональной плодово-ягодной опытной станции им. И.В. Мичурина, где, начиная с 1947 г., была создана коллекция травянистых пионов, включающая 6 видов и 527 сортов. Исследовались особенности феноритмики и формирования почек возобновления, а также были разработаны способы и технологии ускоренного вегетативного размножения травянистых пионов (Разумова, 2006б).

Как показал анализ литературных данных, исследования видов и сортов пионов в условиях резко континентального климата до настоящего времени проводились преимущественно в интродукционно-селекционном направлении. Исходя из основных задач, связанных с изучением и сохранением биоразнообразия, и поставленных перед ботаническими садами, на данном этапе, весьма актуально создание коллекционных генофондов пионов за счет растений, собранных в естественных местообитаниях и дальнейшее углубленное изучение биологических особенностей видов и форм *Paeonia* с привлечением современных методов исследований.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ МЕСТА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Краткая характеристика района исследований

Наблюдения и эксперименты проводились в Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения РАН (г. Новосибирск) с 2007 по 2012 гг.

Согласно почвенно-климатическому районированию Новосибирской области ЦСБС находится в лесостепной зоне, западносибирской лесостепной провинции. Характерной особенностью рельефа здесь являются глубоко врезуемые речные долины, пересекающие коренные породы (гранит, сланцы, песок), многочисленные лога, а по крутым берегам рек – овраги. Территория ЦСБС расположена на приподнятой равнине – Приобском плато, имеет общий небольшой уклон к водохранилищу Новосибирской ГЭС. Коллекционный участок лаборатории интродукции декоративных растений расположен на правом берегу р. Оби близ г. Новосибирска. Географические координаты: 54°49'9.87"с.ш.; 83°6'6.95"в.д.; высота – 160 м над уровнем моря.

Климат резко континентальный, умеренно прохладный, умеренно засушливый, с продолжительной суровой зимой и коротким жарким летом. Устойчивый снежный покров сохраняется здесь в течение 157-162 дней, его средняя высота – 35 см, на защищенных участках – до 60-70 см. Абсолютный минимум температуры – 50°С. Почва промерзает на глубину 150-240 см. Первая половина лета обычно сухая и жаркая, вторая дождливая и прохладная. Годовая сумма осадков колеблется от 200 до 600 мм, их среднегодовое количество – 414 мм. Распределение осадков по месяцам следующее: ноябрь-март – 128 мм, апрель-октябрь – 286 мм. Последние весенние заморозки отмечаются в первой декаде июня, первые осенние – во второй половине сентября. Среднегодовое количество часов солнечного сияния – 2030 (Климат Новосибирска, 1979).

На территории, где расположен интродукционный участок (согласно данным ближайшей метеостанции и нашим расчетам), основные показатели в период проведения исследований с 2007 по 2012 гг. были следующие:

Продолжительность периода с температурой воздуха выше 5°C за год, в среднем, - 186 дней, продолжительность периода с температурой выше 10°C , в среднем 152 дня. Максимальная температура воздуха летом достигает $+35-37^{\circ}\text{C}$. Среднемесячная температура июля (самого жаркого месяца) $+22,2^{\circ}\text{C}$, января (самого холодного месяца) $-16,8^{\circ}\text{C}$.

Следует отметить, что июль лишь в четырех из шести лет наблюдений был жарче июня (средняя температура июня составляет $+19,8^{\circ}\text{C}$). За летний период в годы исследований выпадало 41% годового количества осадков, а в зимний период 59%. Все выпадающие в этой зоне осадки почти полностью испаряются. Поэтому постоянно нисходящего тока воды в почве не образуется.

Снежный покров устанавливается в первых числах ноября и сходит во второй половине апреля. Первые заморозки осенью наступают во второй половине сентября. Продолжительность периода с устойчивой частью снежного покрова, в среднем, составляет 160-165 дней (интродукционный участок расположен в естественном понижении, где снег лучше накапливается и позднее сходит). Продолжительность вегетационного периода с температурой воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ в годы исследований составила 147-158 дней. Поздние весенние заморозки отмечаются до середины июня, хотя непосредственно в годы исследований заморозков в июне не наблюдалось. Ранние осенние заморозки отмечались в первой пятидневке сентября.

В работе приводятся среднемесячные температуры воздуха и суммы осадков с мая по сентябрь по данным ГМС пос. Огурцово Новосибирской

области, любезно предоставленные сотрудниками кафедры агрометеорологии и ботаники Новосибирского государственного аграрного университета.

При подборе оптимальных микроэкологических условий для отдельных видов пионов на коллекционном участке лаборатории интродукции декоративных растений проводились измерения освещенности, температуры и влажности воздуха с помощью прибора ТКА-ПКМ.

Почвы на участке ЦСБС СО РАН, где выращиваются виды и сорта пионов, – серые лесные с объемным весом в слое 0-20 см $0,8-1,18 \text{ г/см}^3$, в иллювиальном горизонте – $1,38-1,68 \text{ г/см}^3$. Содержание гумуса в слое 0-20 см 2-4%, на глубине 50-60 см – не более 0,8%. Общие естественные запасы питательных веществ низкие, поэтому проводилось внесение органических (перегной, торф) и минеральных удобрений. Реакция среды слабо кислая, pH 6,3-6,9. Грунтовые воды залегают преимущественно на глубине 15-25 м, что связано с легким механическим составом и дренированностью почв (Алисов, 1969; Агроклиматические ресурсы..., 1976; Центральный сибирский..., 1981). Такие жёсткие климатические условия Сибири ставят инорайонные интродуцируемые виды пионов в особые рамки по сравнению с другими зонами России.

Ряд исследований проводился в защищенном грунте ЦСБС СО РАН, в стационарной стеллажной оранжерее с бетонными стеллажами высотой 50-60 см; глубина почвенного субстрата около 35 см, ниже находится 10-12-сантиметровый слой галечного или керамзитового дренажа.

2.2. Объекты и методы исследований

Материалом для исследования видов рода *Paeonia* послужили растения, привезенные из естественных мест произрастания, а также сорта пионов, посадочный материал которых был любезно предоставлен коллегами

из ботанических садов России. Собранный и изученный к настоящему времени коллекционный фонд пионов насчитывает 13 видов из 4 ботанических секций, а также 56 сортов из 5 садовых групп.

Наиболее подробно нами были исследованы *P. lactiflora*, *P. mlokozewitschii*, *P. oreogeton*, *P. wittmanniana* (секция *Flavonia*), *P. obovata* (секция *Paeon*), *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. hybrida* (секция *Sternia*).

Для сравнительной оценки ритма сезонного развития, особенностей органогенеза и репродуктивной биологии были изучены 26 сортов пионов из трёх садовых групп.

Ритмы роста и развития пионов изучали по методике фенологических наблюдений И.Н. Бейдеман (1974) с дополнениями (Карпишенова, 1979). Феноритмотипы определялись по И. В. Борисовой (1972).

Фенологические наблюдения в течение вегетационных периодов 2007-2012 гг. проводились два раза в неделю, в период цветения – три раза в неделю. Внутривидовые образцы разного эколого-географического происхождения описывали отдельно.

При описании биоморфологических особенностей пионов использовались методические подходы И.Г. Серебрякова (1952, 1962) и Р.П. Барыкиной с соавторами (1976а, 1979, 2007а).

Сравнительное изучение развития генеративных почек видов и сортов пионов проводилось с использованием традиционной методики Ф.М. Куперман (1984), а также методологических подходов В.Ф. Горобца (1976). Генеративные почки видов и сортов пионов фиксировались в начале вегетационного периода (III декада апреля, II декада мая, I декада июня) и перед уходом в зиму (III декада августа, III декада октября, I декада ноября) в копенгагенской смеси (Барыкина, Веселова, Девятов и др., 2004) – спирт (70%), глицерин (3%), вода (27%). Опыт проводился в пяти повторностях.

Отпрепарированные конусы нарастания с целью определения этапа органогенеза просматривали под стереомикроскопом Carl Zeiss Stereo Discovery V12 с цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5 (программное обеспечение AxioVision 4.8).

Качественные признаки онтогенетических состояний описывались с использованием шкалы периодизации онтогенеза (Уранов, 1967, 1975; Воронцова, Гатцук, Егорова и др., 1976, Заугольнова, Жукова, Комарова и др., 1988). Для определения морфологических особенностей растений каждого онтогенетического состояния проводили измерения биометрических показателей 5 особей каждого вида и сорта.

При выявлении особенностей репродуктивной биологии в период массового цветения определяли качество пыльцы двумя методами: ацетокарминовым и путем проращивания во влажных камерах на питательных средах: на 10%, 15%, 25%, 30%-ном растворе сахарозы при комнатной температуре (Паушева, 1970). Число проросших пыльцевых зерен и длина пыльцевых трубок определялись в 2-х повторностях в 5-ти полях зрения под электронным микроскопом Axio Cam MRC 5 Ziess. Цветки просматривали под микроскопом МСП-1. Фотографии сделаны с помощью камеры Canon Power Shot A650 IS.

Исследования были выполнены при поддержке гранта для молодых ученых компании ОПТЭК - эксклюзивного представителя фирмы «Carl Zeiss AG» (Германия).

При работе с видами пионов из разных секций проводилось изучение ультраскульптуры экзотесты семян для чего, совместно со с.н.с. А.А. Красниковым, была модифицирована методика удаления кутикулы с поверхности семян. Описание семян выполнено по З. Т. Артюшенко (1990) с дополнениями С.В. Ефимова (2008). Использовался сканирующий электронный микроскоп фирмы Hitachi TM-1000 при увеличении x500. Препараты изучались в вакууме. Данные работы проводились в Центре

коллективного пользования ЦСБС СО РАН.

Семенную продуктивность и посевные качества семян определяли в соответствии с Международными правилами определения качества семян (1969) и Методическими указаниями по семеноведению интродуцентов (1980). Типы покоя семян определялись по классификации М.Г. Николаевой, М. В. Разумовой, В. Н. Гладковой (1985).

Оценка перспективности интродукции видов пионов местной и инорайонной флоры дана по методике Р.А. Карписоновой (1985), а также по шкале, разработанной в Донецком ботаническом саду (Баканова, 1984).

При изучении сортов пионов использовались следующие методики: Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (1968), Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Пион (2003). При подборе видов пионов и составлении рекомендаций для ландшафтного дизайна руководствовались методическими подходами Л.Н. Чиндяевой (Чиндяева, Васильева, Пятницкая и др., 2006).

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена с использованием стандартных методик (Зайцев, 1984; Доспехов, 1985; Лакин, 1990).

ГЛАВА 3. РИТМЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ МЕСТНЫХ И ИНОРАЙОННЫХ ВИДОВ РОДА *PAEONIA* L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

3.1. Сезонное развитие видов рода *Paeonia* L.

Интродукционные исследования направлены на определение возможностей приспособления растений к новым экологическим условиям и выявление способов этого приспособления. В различных условиях сезонного климата это отражается в ритмике биологических процессов, смене фенологических фаз (Карписонова, 1979). Анализ многолетних фенологических наблюдений позволяет установить приуроченность начала и конца вегетации, цветения и плодоношения интродуцируемых видов к новым условиям произрастания и обосновать комплекс приемов возделывания вводимых в культуру растений.

При изучении адаптационных возможностей вида в культуре перспективно сравнение феноритмов интродуцента в новых условиях произрастания с феноритмикой местных видов, входящих в изучаемый родовой комплекс, а также сравнение с уже успешно интродуцированными представителями рода, близкими по биологическим особенностям и хозяйственным характеристикам.

Подобный анализ позволяет сделать заключение о том, насколько феноритмы интродуцентов близки к феноритмам аборигенных видов, а также насколько новые условия произрастания препятствуют или благоприятствуют формированию хозяйственно-ценных органов и признаков растения.

Многолетние фенологические наблюдения за сезонным развитием растений позволяют также сделать заключение об их принадлежности к определенному феноритмотипу (Борисова, 1972).

При введении растений в культуру интродуктор, используя классические методики фенонаблюдений (Бейдеман, 1974), особое внимание

уделяет фиксации тех фаз развития, которые имеют особое значение для познания биологии конкретного интродуцента (Карписонова, 1979) и связаны с его дальнейшим хозяйственным использованием.

В наших исследованиях видов пионов как декоративных растений, которые в дальнейшем могут быть вовлечены в селекцию, отмечались следующие фенологические фазы: отрастание, активная вегетация, бутонизация, цветение, завязывание плодов, созревание плодов, окончание вегетации. Особый акцент на периоды активной вегетации и окончания вегетации был сделан в связи с тем, что в современном ландшафтном дизайне пионы, особенно видовые, используются не только в качестве красивоцветущих растений. В период весеннего отрастания, а также в течение длительного времени по окончании цветения они создают декоративно лиственный эффект и позволяют использовать прием «контраст» при размещении в цветочных экспозициях на близком расстоянии видов с различной формой листовой пластинки.

За весеннее **отрастание** мы принимаем период выхода ростков на поверхность почвы, т.к. травянистые пионы являются геофитами – почки возобновления зимуют ниже поверхности почвы (Карписонова, 1979).

Под **активной вегетацией** в наших исследованиях мы понимаем период после отрастания побегов, включающий развертывание листьев, рост побегов, полное облиствление до момента появления первых изменивших окраску листьев. Дальнейший период со сменой окраски листьев, их засыханием и полным отмиранием относится к окончанию вегетации.

Бутонизация. Эта фенофаза связана с переходом зачатков генеративных органов от относительного покоя к их росту и развитию. Время появления бутона на отрастающем весной генеративном побеге пиона зависит, в первую очередь, от срока закладки зачатков соцветий в предзимье.

Цветение. Длительность цветения вычисляли от начала цветения (у 5-10% растений зацветают единичные цветки) до полной потери декоративности (отцветают 75-80% растений).

Завязывание плодов. Началом плодоношения считается опадение венчика и набухание завязи.

Созревание плодов. Время, когда семена начинают отделяться в массовом количестве от материнской особи (обсеменение), принято считать началом созревания. В этот период оценивается семенная продуктивность растений.

Окончание вегетации. Когда растение закончило плодоношение, и плоды осыпались, оно начинает постепенно подсыхать. Засыхание растений происходит не сразу, а постепенно и может начаться еще тогда, когда не все плоды осыпались.

Для того чтобы оценить адаптационные возможности пионов-интродуцентов, проводилось:

1) сравнение их феноритмики в условиях пункта интродукции с феноритмикой видов в пределах естественного ареала на основании литературных данных (Горобец, 1976; Македонская, 1980; Луконина, 2005; Миронова, Воронцова, Шипаева, 2006; Реут, 2009);

2) сравнение их феноритмики с сезонным развитием местного вида *P. anomala* L., представленного образцами, привезенными из природных местообитаний.

Как заметил в свое время еще А. Гумбольт, уделявший особое внимание сумме положительных температур выше 0°C, а также А. Приам и А. Декандоль, считавшие наиболее важными положительные температуры выше +5°C или +10°C, наступление фенологических фаз во многом зависит от накопления количеств тепла (Куприянов, 2004). Понятие «эффективные» температуры в ряде работ трактуется по-разному. Мы воспользовались методическими подходами З.И. Лучник (1982) и

устанавливали суммы положительных температур выше 0°C, суммы эффективных температур выше +5°C, а также суммы активных температур выше +10°C, необходимых для наступления конкретных фаз наших объектов.

Все изученные виды пионов интродуцировали с 2007 по 2009 г. живыми растениями из природных популяций. Ритм сезонного развития изучали в течение вегетационных периодов 2007-2012 гг.

Для выявления общих тенденций феноритмики в рамках фрагмента родового комплекса *Raemonia* мы проанализировали феноспектры (рис.17) на фоне соответствующих климатограмм (графики среднедекадных температур и количества осадков, рис. 18-23). Было выявлено следующее.

У всех видов различного генетического и эколого-географического происхождения в 2010 г. отмечалось наиболее позднее или одно из самых поздних наступлений фазы цветения. На климатограммах видно, что I декада апреля в 2010 г. была отмечена самой низкой отрицательной среднедекадной температурой. Небольшой набор тепла произошел в течение III декады апреля при еще недостаточно оттаявшей почве, затем снова наступило похолодание и во II декаде мая в 2010 г. среднедекадная температура составила лишь около 5° С, что отрицательно сказалось на генеративном развитии.

Обращают на себя внимание особенности периода цветения *P. tenuifolia*, особенно в 2007 и 2011 гг. По нашему мнению, этот вид, экологически приуроченный к степным местообитаниям, реагирует не только на накопление тепла, но и на условия увлажнения. Так, раннее цветение *P. tenuifolia* в 2007 г. прошло на фоне стабильно увеличивающегося количества осадков в течение всех трех декад мая. Напротив, в 2011 г., когда у данного вида отмечено позднее цветение, первая и, особенно, вторая декада мая были засушливыми и прохладными.

У *P. wittmanniana*, который был интродуцирован из ставропольского Предкавказья и находился в изучении лишь с 2009 г., отмечался ритм цветения, охарактеризованный многими интродукторами, как «мечущийся». Так, например, у этого вида в 2011 г. (начало вегетационного периода которого охарактеризовано выше как прохладное и засушливое), зафиксировано самое раннее цветение. Однако, в 2011 г. это же отмечено и для *P. oreogeton* (п. горного), само видовое название которого говорит о возможном сходстве реакций *P. wittmanniana* и *P. oreogeton* на гидротермические режимы, напоминающие условия горных участков или склонов сопок.

По срокам окончания вегетации выделяются виды пионов, природные местообитания которых связаны с необходимостью более ранней подготовки к периодам покоя в условиях засухи (*P. tenuifolia*) или зимовки (*P. anomala*, *P. hybrida*) по сравнению с видами, произрастающими в условиях более длительных вегетационных периодов на Кавказе и в Приморье. В условиях интродукции в Новосибирске они также значительно раньше полностью теряют декоративность, что необходимо учитывать при использовании их в ландшафтном дизайне.

Наиболее сложными в интродукции в качестве декоративных растений оказались виды *P. wittmanniana* и *P. mlokosewitschii* (последний зацвел только в 2013 г.). Однако, как показывает опыт интродукции в местных условиях представителей других неродственных таксонов, в случае, если интродуценты успешно зимуют, но нерегулярно цветут, следует начать поиск оптимальных микроэкологических условий, связанных с уровнем накопления снега, ранним или поздним оттаиванием почвы, оптимальным прогреванием в течение дня. Подобная практика была успешно применена нами для вида *P. oreogeton*.

Далее приводятся подробные описания особенностей феноритмики интродуцированных видов пионов.

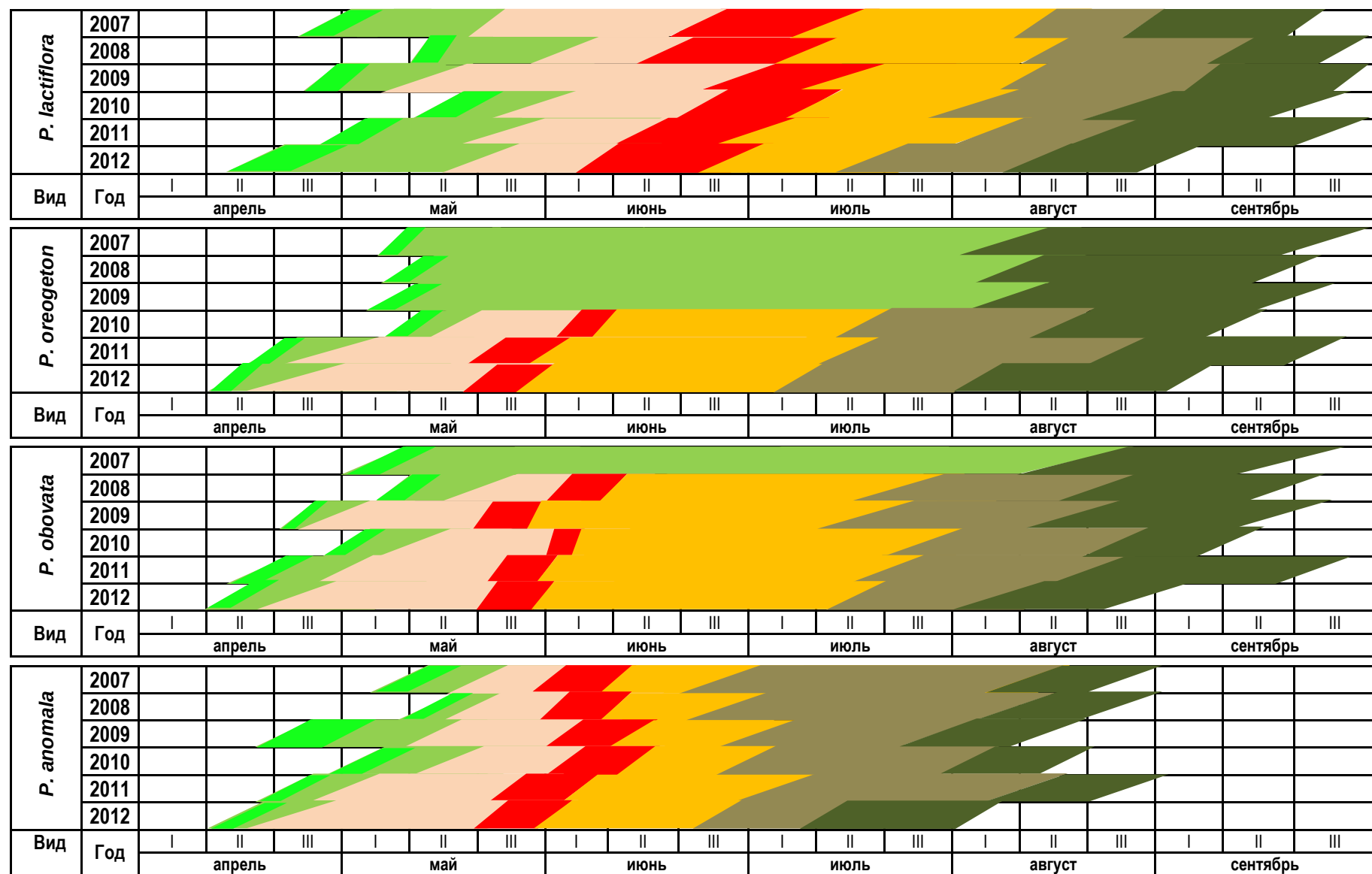


Рис. 17. Фенологические спектры 2007-2012 годы.

■ - отрастание; ■ - вегетация; ■ - бутонизация; ■ - цветение; ■ - завязывание плодов;
■ - созревание плодов; ■ - окончание вегетации.

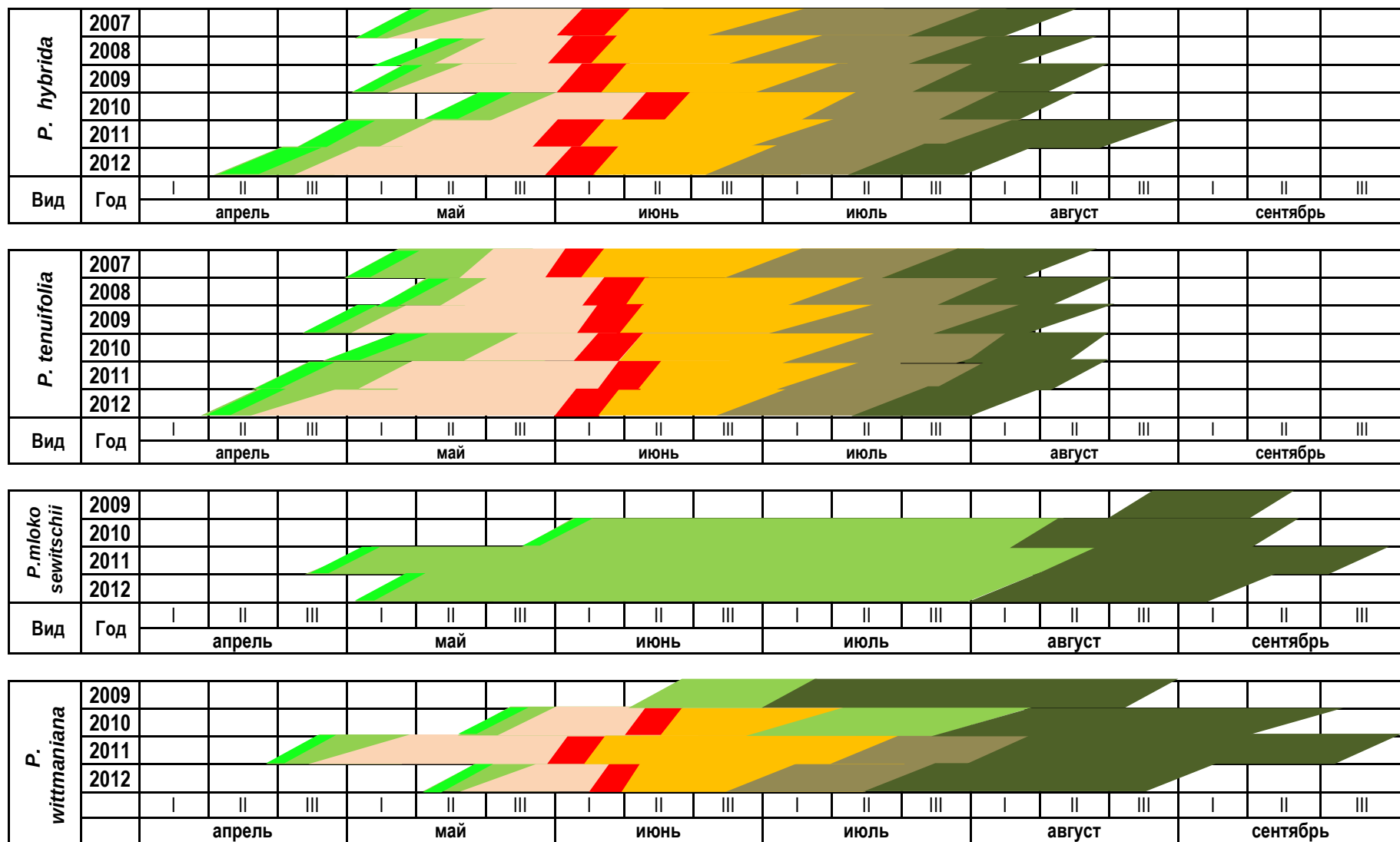


Рис. 17. Фенологические спектры 2007-2012 годы (продолжение).

■ - отрастание; ■ - вегетация; ■ - бутонизация; ■ - цветение; ■ - завязывание плодов; ■ - созревание плодов; ■ - окончание вегетации.

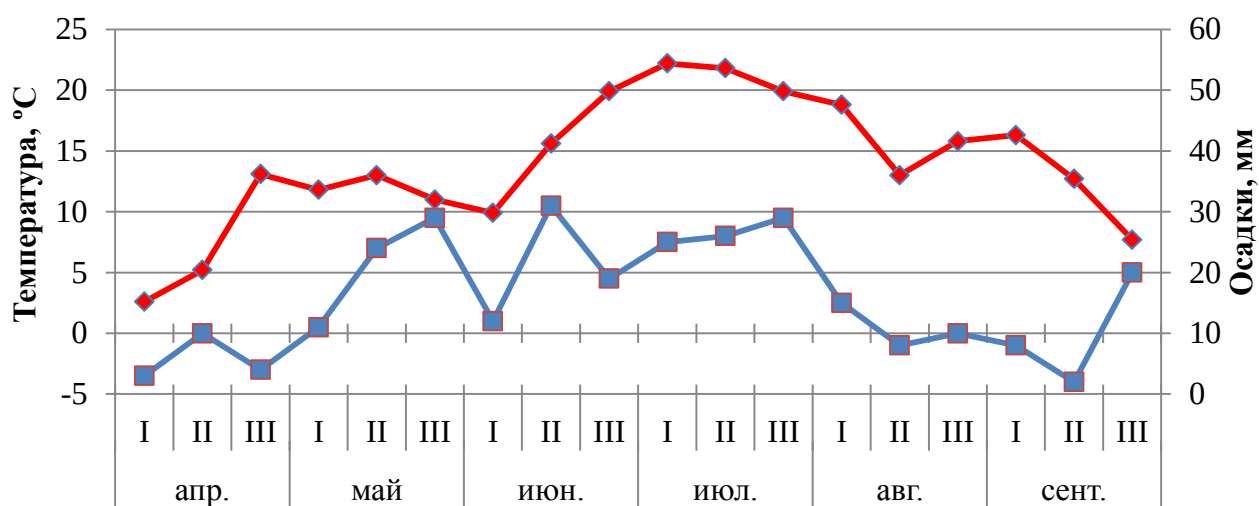


Рис. 18. Климатограмма 2007 г. ♦♦♦ - температура, °C; ♦♦♦ - осадки, мм.

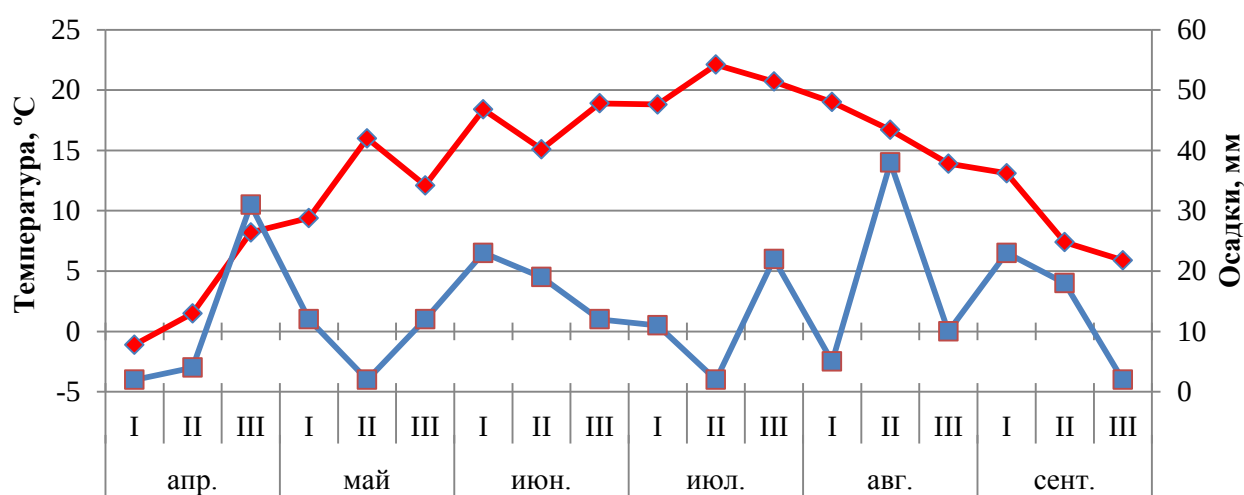


Рис. 19. Климатограмма 2008 г. ♦♦♦ - температура, °C; ♦♦♦ - осадки, мм.

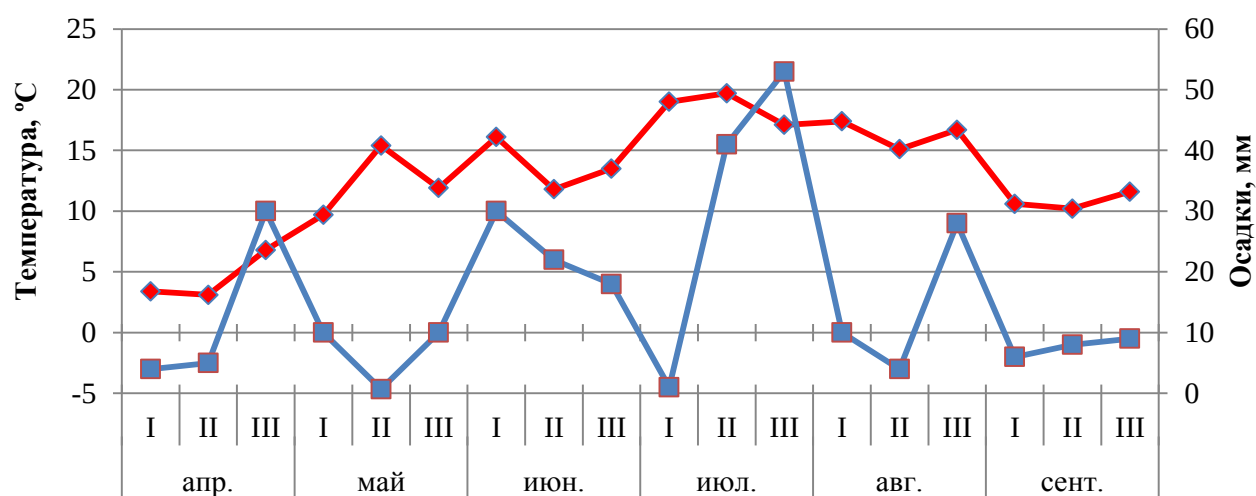


Рис. 20. Климатограмма 2009 г. ♦♦♦ - температура, °C; ♦♦♦ - осадки, мм.

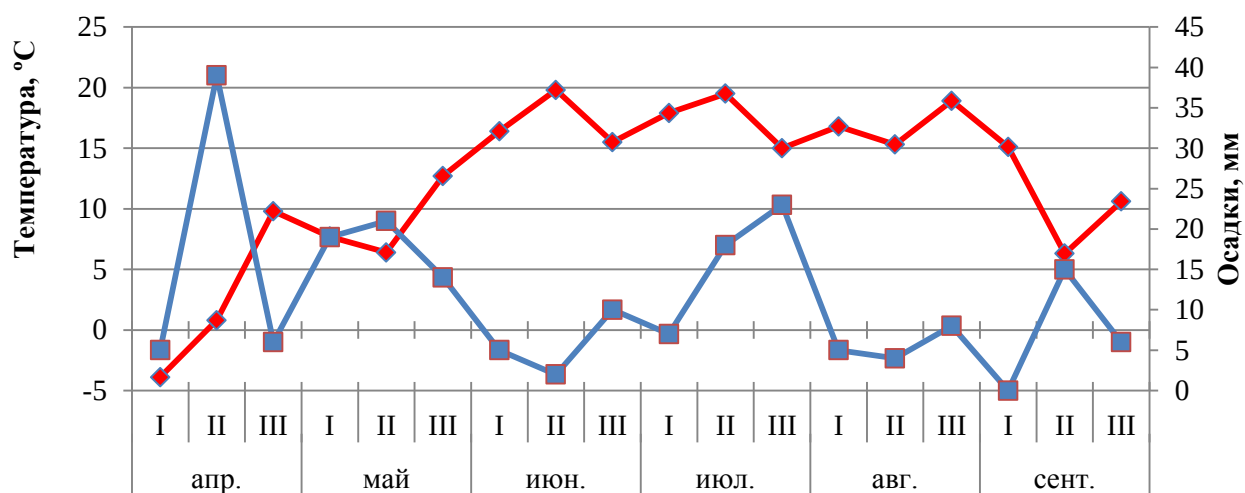


Рис. 21. Климатограмма 2010 г. ◆—◆ - температура, °C; ■—■ - осадки, мм.

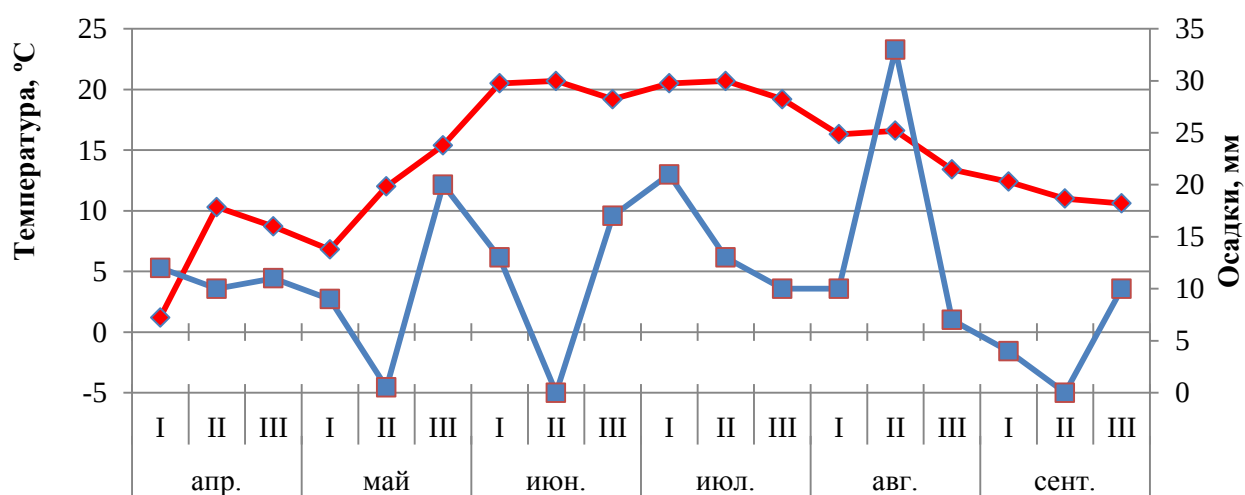


Рис. 22. Климатограмма 2011 г. ◆—◆ - температура, °C; ■—■ - осадки, мм.

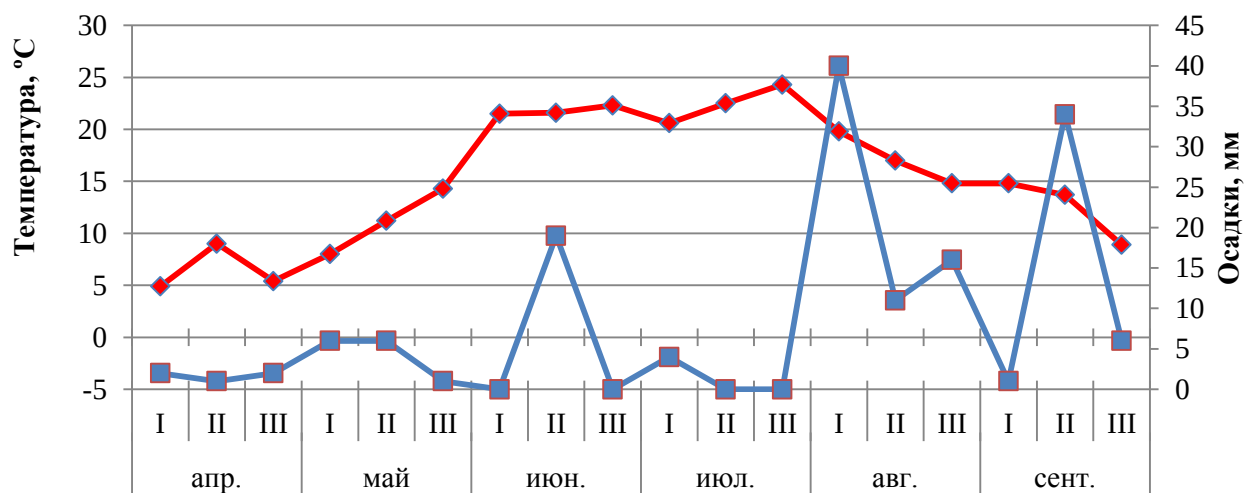


Рис. 23. Климатограмма 2012 г. ◆—◆ - температура, °C; ■—■ - осадки, мм.

P. lactiflora

По результатам изучения феноритмики *P. lactiflora*, интродуцированного из Приморья, начало вегетации данного вида обычно происходит в III декаде апреля (25-27 апреля), как в 2007, 2009 и 2011 гг. Наиболее раннее весеннее отрастание было отмечено во II декаде апреля (20 апреля) в 2012 г., при этом вегетационный период 2012 г. оказалась самым жарким за все исследуемые годы. Наиболее позднее начало вегетации за годы исследований было в 2008 и 2010 гг. во II декаде мая (23-30 мая), при позднем сходе снежного покрова (рис. 17).

Наблюдения, проведенные нами с 2007 по 2012 гг., показали, что у большинства особей *P. lactiflora* вегетация начиналась с середины апреля до середины мая при накоплении сумм положительных температур ($> 0^{\circ}\text{C}$) 141-448°, эффективных ($> 5^{\circ}\text{C}$) 70-186° и суммы активных температур ($> 10^{\circ}\text{C}$) 25-133° (здесь и далее при описании феноритмики видов - приложение 1). При этом на начало вегетации в 2012 г. приходится 225° сумм положительных температур, 130° эффективных температур и 54° активных температур. Как видно из вышеуказанных данных, суммы положительных, эффективных и активных температур в 2012 г. в начале вегетации не самые высокие, хотя дальнейший период оказался достаточно жаркий (рис. 23). Учитывая заглубленное (до 5 см) расположение почек возобновления пионов относительно поверхности почвы, сроки их отрастания связаны, в том числе, и с уровнем накопления снега в течение зимовки и интенсивностью его таяния.

Бутонизация *P. lactiflora* в 2012 г. началась в средние (15 мая) сроки, вероятно, по причине прохладной погоды на фоне минимальных осадков в этот месяц за исследуемые годы (рис. 23). В 2007 и 2011 гг. бутонизация также наступила во II декаде мая (19-20 мая), но периоды от начала вегетации до наступления бутонизации были короче.

В 2009 г. отмечена наиболее ранняя бутонизация в I декаде мая (4-8

мая), а в 2008, 2011 гг. бутонизация наступила с опозданием в III декаде мая (23-30 мая). Достаточно близкая продолжительность периодов от отрастания до начала бутонизации у данного вида прослеживается во все годы исследований, кроме аномального 2012 г., когда после отрастания период активной вегетации был самым длительным, а период бутонизации самым коротким. Появление бутонов у *P. lactiflora* происходило при накоплении сумм положительных температур 241-791°, эффективных температур 120-434°, активных температур 37-291° всегда в мае.

Цветение *P. lactiflora* начинается позже в сравнении с остальными видами и варьирует по годам с 5-10 до 13-23 июня, но строго при накоплении значительных сумм положительных температур 717-1086°, эффективных температур 405-713°, активных 188-435° в I-II декадах июня, за исключением 2009 г., когда распускание бутонов началось в III декаде июня (23 июня). Самое раннее цветение отмечалось при наступлении среднесуточных температур выше +12°C 5-10 июня в 2011 и 2012 гг. (в 2011 г. начало июня было жарким, а 2012 г. является самым жарким и засушливым за весь шестилетний период исследований). Самое позднее цветение отмечено с 20-23 июня в 2007 г. (первый год интродукции) и в 2009 г. (за 6 лет наблюдений июнь 2009 г. самый холодный). За годы наблюдений 2007-2012 гг. окончание цветения отмечено с 23 июня по 18 июля. Период цветения *P. lactiflora* продолжительный, в разные годы от 16 до 21 дня, что морфологически обусловлено строением соцветий с осями до четвертого порядка включительно.

У данного вида в условиях ЦСБС после первых двух лет интродукции наблюдался перелом в оси симметрии феноспектров и закономерное смещение цветения на все более ранние сроки – «последовательно опережающее цветение». Такое явление, по мнению Н.А. Аврорина (1953), чаще характерно для поздно цветущих «осенних» видов, однако в нашем случае было зафиксировано у *P. lactiflora*, цветущего

в июне, хотя и являющегося более поздноцветущим, в сравнении с остальными видами.

Семена осыпаются из растрескавшихся многолистовок, в течение следующего года не прорастают, зато после двух зимовок образуют обильные дружные всходы. В аномально жаркий и засушливый 2012 г. созревание плодов началось гораздо раньше – II декаде июля (14 июля), в сравнении с остальными годами, тогда как в среднем эта фенофаза приходится на I-II декады августа (1-11 августа). Но, несмотря на разницу дат, созревание плодов происходило при наборе сумм положительных температур 1422-2448°, эффективных температур 855-1726° и 387-1218° активных температур.

Самое раннее и быстрое окончание вегетации (с конца I декады августа) зафиксировано в аномально жарком 2012 г. В 2007, 2010 и 2011 гг. окончание вегетации началось во II-III декадах августа и продлилось до III декады сентября. В 2008 и 2009 гг. данная фенофаза была так же скоротечна, как и в 2012 г, но началась (I декада) и закончилась (III декада) в сентябре.

При сравнении феноритмики *P. lactiflora* в условиях пункта интродукции (ЦСБС) с феноритмикой данного вида в пределах естественного ареала (Приморье) можно заметить, что различия не столь значительны, но все же есть. По данным Н.В. Македонской (1980), фаза отрастания *P. lactiflora* в условиях Приморья начинается в середине апреля, тогда как в наших условиях интродукции начало вегетации данного вида, как правило, происходило в III декаде апреля, за исключением аномально засушливых лет и при позднем сходе снежного покрова. От начала вегетации до цветения в условиях Приморья проходит 45-55 дней, в условиях интродукции этот период был менее стабильным – 34-58 дней. Мы связываем это с более интенсивным набором тепла в начале вегетации в условиях лесостепи Западной Сибири.

Цветение *P. lactiflora* в условиях интродукции начиналось в основном

во второй декаде июня, также как и в Приморье. Продолжительность цветения в условиях Приморья – 15-23 дня, почти как в условиях интродукции ЦСБС – 16-21 день. Продолжительность цветения отдельного цветка в Приморье у *P. lactiflora* такая же, как в условиях интродукции, в среднем пять-восемь, иногда десять дней. Созревание плодов в условиях естественного ареала отмечалось в конце августа (Македонская, 1980), в наших условиях резко континентального климата, в среднем, фаза плодоношения приходится на I-II декады августа, что обусловлено коротким, но жарким сибирским летом.

Учитывая, что *P. lactiflora* по степени выраженности ксерофильных черт и зависимости от местообитания, по данным Н.В. Македонской (1977), относится к мезоксерофильной (полустепной) группе, становится понятным, почему этот вид из трех дальневосточных видов наиболее успешно показал себя при интродукции в условиях лесостепи Приобья.

Следует отметить, что феноритмы первой половины вегетации у сортовых пионов близки к *P. lactiflora*. Что же касается периода плодоношения, то большинство махровых сортов, вследствие метаморфоза генеративных органов, семена не образует.

Следующий вид – собственно модельный, контрольный в наших исследованиях – единственный из рода *Paeonia* представитель флоры Новосибирской области *P. anomala*.

P. anomala

Согласно результатам фенонаблюдений, начало весеннего отрастания местного вида *P. anomala* обычно происходит во II декаде апреля (18-20 апреля) при раннем сходе снежного покрова, как в 2009, 2011 гг., и в III декаде апреля – I декаде мая (30 апреля-10 мая) при позднем прогревании почвы, как в 2007, 2008, 2010 гг. Самое раннее отрастание *P. anomala* отмечено 12 апреля в аномально жаркий и засушливый 2012 г., самое позднее – 10 мая в 2008 г., вероятно, из-за небольшого количества осадков и низких

температур в начале апреля. Наблюдения, проведенные с 2007 по 2012 гг., показали, что для начала вегетации в первые два года интродукции *P. anomala* требовалось набрать 430-435° сумм положительных температур, 178-282° эффективных и 130-159° активных температур; в последующие годы, когда растения уже, видимо, прошли стадию адаптации, развили мощную систему подземных органов с почками возобновления на оптимальной глубине, для прорастания им требовалось уже 68-193° сумм положительных температур, 27-123° эффективных и 4-70° активных температур.

До фазы бутонизации прирост растений в сутки не превышал 1 см. Первые бутоны образуются через 7-21 день, т.е. во II-III декадах апреля (18-27 апреля) при ранней бутонизации, и в I-II декадах мая (5-16 мая) при поздней бутонизации. Самое раннее образование бутонов произошло в 2011 г. – 27 апреля при благоприятных условиях самой теплой III декады апреля за шесть лет исследований, а в аномально жарком 2012 г. – уже 18 апреля. Для начала бутонизации, так же, как и для начала вегетации, в первые два года интродукции потребовалось набрать больше сумм положительных температур, чем в последующие годы исследований – 576-584°, эффективных 292-302° и 209-212° активных температур. В последующие годы для бутонизации растениям требовалось 191-315° сумм положительных температур, 106-174° эффективных и 40-88° активных температур, когда они уже, видимо, прошли стадию адаптации, выраженную в формировании побеговой системы. Следует отметить, что пионы из красивоцветущих декоративных многолетников – самая требовательная культура к размещению почек возобновления на оптимальном уровне от поверхности почвы (Чиндяева, Васильева, Пятницкая и др., 2006; Цветоводство открытого грунта, 2014).

До фазы цветения наблюдается наиболее интенсивный рост растений (прирост в сутки составляет 3,0-3,5 см). Цветение обычно начинается в III

декаде мая (2007, 2008, 2011, 2012 гг.) – I декаде июня (2009, 2010 гг.) и продолжается в течение 9-13 дней. Самое раннее начало цветения за исследуемые годы наблюдалось 21 мая особо жаркого 2012 г., а самое позднее отмечено 1-3 июня 2010 г., чему предшествовал достаточно прохладный май. Оно наступало у большинства особей *P. anomala* при накоплении сумм положительных температур 439-791°, эффективных 222-490°, активных 91-291°. Первые четыре года наблюдалась устойчивость сроков цветения, однако на пятый-шестой годы проявилась некоторая тенденция к последовательно опережающему смещению его сроков.

Созревание плодов происходило неодновременно, начиная с III декады июня, и длилось до I-II декады августа, тем не менее, для этого растениям требовалось накопить 1039-1410° сумм положительных температур, 626-998° эффективных, 310-630° активных температур. Осыпание семян из многолистовок происходит быстро, в течение 2-4 дней после раскрытия, однако листовки остаются на кустах в течение всего сезона. Семена осыпаются, и лишь по прошествии двух зимовок образуются сеянцы (самосев).

Самое раннее окончание вегетации началось в I декаде июля в засушливом и жарком сезоне 2012 г. и завершилось уже в I декаде августа. Средние даты (III декада июля - II декада августа) окончания вегетации были зафиксированы в 2009 и 2010 гг. Позже эта фенофаза наступала в 2007, 2008 и 2011 гг. – с I декады августа до начала I декады сентября.

Ареал *P. anomala* достаточно широк, он включает, например, многие районы республики Башкортостан. Там вид отрастает в середине апреля, цветет в мае в течение 2 недель. Созревание семян отмечается в июле (Реут, 2009). Поскольку первая половина лета в условиях Новосибирска бывает жаркой, такая важная фаза, как созревание семян, у *P. anomala* отмечалась в наших исследованиях практически в те же сроки, что и в Башкирии (июль). Весной в Новосибирске, как и в Башкирии (Миронова,

Воронцова, Шипаева, 2006), у данного вида отмечалось обильное прорастание самосева. Сравнение феноритмики *P. anomala* в двух различных частях естественного ареала показало, что отрастание этого вида зависит от суммы положительных и эффективных температур выше 5⁰С и это обуславливает практически одинаковые сроки отрастания *P. anomala* в условиях Башкирии и при ранней весне в условиях Новосибирска. Для дальнейшего развития генеративных побегов *P. anomala* требуется накопление значительной суммы эффективных температур выше 5⁰С, а также активных, т.е. выше 10⁰С температур (по: З. И. Лучник, 1982).

P. hybrida

Фенологические наблюдения за интродуцированным из Горного Алтая и Алтайского края *P. hybrida* (чей ареал достаточно близок к местам естественного произрастания *P. anomala*) показали, что у этого морфологически близкого к *P. anomala* вида, начало весеннего отрастания происходит в III декаде апреля – I декаде мая (24 апреля-6 мая). Наиболее раннее отрастание было во II декаде апреля (12 апреля) жаркого 2012 г., самое позднее отрастание наблюдалось в 2010 г. – во II декаде мая (12 мая), вероятно из-за низких температур в апреле. Вегетация у данного вида начиналась при наборе сумм положительных температур 112-382°, эффективных 57-249°, активных 20-141° вне зависимости от календарных дат. В процессе обработки данных фенонаблюдений за видами пионов мы столкнулись со следующей проблемой: при переводе дат наступления конкретной фенофазы в непрерывный ряд средняя дата наступления фенофазы после проведенных вычислений не совсем четко отражала реальные, наиболее часто наступающие сроки, например, бутонизации. Это происходило за счет того, что в период проведения экспериментов два из шести лет отличались аномальными показателями именно в период надземного развития генеративных побегов пионов. Поскольку прикладным аспектом наших исследований является обоснование использования видов

пионов в ландшафтном дизайне, мы определяли близкие средние сроки наступления важнейших фенофаз, присущие нескольким (как правило, трем) годам исследований.

Фаза бутонизации наступает довольно рано и приходится на I декаду мая (5-8 мая), как в 2007, 2009, 2011 гг., но в жарком 2012 г. бутонизация опередила средние сроки и была отмечена уже в III декаде апреля (24 апреля). Более позднее образование бутонов происходит во II – начале III декадах мая (13-21 мая) в 2008, 2010 гг. из-за запоздалого отрастания (рис.17). Так же, как и при отрастании, бутонизация у данного вида начиналась при наборе сумм положительных температур 241-488°, эффективных 120-302°, активных 37-169° вне зависимости от календарных дат.

Период цветения короче, в сравнении с *P. anomala* – 6-8 дней. Наиболее раннее цветение начиналось в III декаде мая (28-31 мая) в 2008, 2011 и 2012 гг., поскольку II-III декады мая в эти годы оказались теплее других лет наблюдений. Позже наступало цветение *P. hybrida* в 2007, 2009 гг. – I декада июня (1 июня), в эти годы май был чуть прохладней. Самое позднее зацветание наблюдалось во II декаде июня (11 июня) в холодном вегетационном сезоне 2010 г. Цветение было отмечено при наборе этим видом 494-823° сумм положительных температур, 247-530° эффективных, 95-313° активных температур.

Созревание плодов начиналось в III декаде июня (23-30 июня) во все годы интродукции, кроме холодного 2010 г., когда растения в эту фенофазу вступили к I декаде июля (5 июля). В сравнении с *P. anomala*, плодоношение вида происходило в более сжатые сроки. Во время созревания плодов начинается видимый рост и развитие почек возобновления. Во все годы интродукции для начала созревания плодов *P. hybrida* требовалось накопление сумм положительных температур 1039-1410°, эффективных 627-998°, активных 310-727°.

Окончание вегетации у *P. hybrida* происходило с III декады июля по II декаду августа, кроме 2011 г., когда эта фенофаза продлилась до III декады августа. Но разительно отличается 2012 г., даты окончания вегетации сдвинулись на более ранние сроки – началась фенофаза со II декады июля и закончилась в I декаде августа.

P. hybrida проявляет тенденции к устойчивому типу сроков цветения (рис.17), что вполне объясняется тем, что его природные местообитания находятся относительно недалеко от пункта интродукции.

P. tenuifolia

В первые два года интродукции (2007-2008 гг.), когда *P. tenuifolia*, вероятно, проходил стадию акклиматизации, весеннее отрастание наблюдалось в I декаде мая (1-6 мая). Для начала вегетации этому степному виду потребовалось накопить 335-344° сумм положительных температур, 98-221° эффективных, 70-123° активных температур. В последующие годы (2009-2011 гг.) вегетация начиналась во II-III декадах апреля (18-28 апреля) при накоплении сумм положительных температур – 134-165°, эффективных – 68-102°, активных – 25-56°. Однако самое раннее отрастание наблюдалось в аномально жарком 2012 г. – к концу I декады апреля (10 апреля), и для этого *P. tenuifolia* потребовалось накопление лишь 85° сумм положительных температур, 40° эффективных, 8° активных температур.

Обращает особое внимание тот факт, что, в отличие от других изученных нами видов пионов, диапазон сумм положительных температур, необходимых для отрастания *P. tenuifolia*, чрезвычайно узок. Это позволяет с уверенностью считать, что именно данный показатель играет важную роль при наступлении фенофазы отрастания.

Бутионизация в 2012 г. также наступила намного раньше в сравнении с другими годами исследований – во II декаде апреля (17 апреля). Обычно же бутоны у *P. tenuifolia* образуются в I декаде мая (1-3 мая), как в 2009 и 2011 гг. Поздняя бутонизация для данного вида отмечена в первые годы

интродукции (2007, 2008 гг.), а также в холодном 2010 г. – II декада мая (14-18 мая), вероятно, из-за весенних заморозков в этот год. Для начала бутонизации в первые два года интродукции этому виду потребовалось набрать сумму положительных температур 511-576°, эффективных 234-378°, активных 166-212°, в последующие годы *P. tenuifolia* бутонизировал при наборе сумм положительных температур 181-386°, эффективных 101-233°, активных 40-114°.

Основное формирование вегетативной сферы происходило до фазы цветения. В первый год интродукции (2007 г.) *P. tenuifolia* было зафиксировано самое раннее цветение в III декаде мая (29 мая), а во все последующие годы бутоны распускались в I декаде июня (1-7 июня). Это может быть связано с тем, что в первый год цветение обеспечили хорошо развитые почки, сформировавшиеся еще в оптимальных условиях естественных местообитаний, аналогичное явление было отмечено Н.А. Аврориным (1953) для других видов растений, интродуцируемых в более суровые условия произрастания.

Продолжительность цветения растений *P. tenuifolia* короткая, 6-9 дней, (одного цветка 3-4 дня). На каждом побеге формируется только один цветок. Зацветание *P. tenuifolia* происходило вне зависимости от календарных дат при наборе сумм положительных температур 623-900°, эффективных 364-526°, активных 162-360°. В начале июня высота генеративных побегов составляла около 45-50 см.

Благодаря жаркой погоде в 2012 г., начало плодоношения ускорилось и было зафиксировано уже в III декаде июня (24 июня), также, как и в первый год интродукции (25 июня). Обычно созревание плодов наступает в I декаде июля (2-4 июля). При созревании семян происходит быстрое засыхание вегетативной части растения. Для начала плодоношения *P. tenuifolia* требовалось накопление сумм положительных температур 1082-1541°, эффективных 650-1022°, активных 315-691°.

Самое раннее окончание вегетации, в связи с жаркими и засушливыми погодными условиями, произошло во II декаде июля (14 июля) 2012 г. В эту же декаду (17 июля) начало фенофазы зафиксировали в первый год интродукции (2007 г.). Во все остальные годы исследований вегетация начинала завершаться в III декаде июля (24-28 июля). Окончание вегетации происходило при наборе растениями этого вида 1354-2088° сумм положительных температур, 817-1441° эффективных, 379-1008° активных температур. Заканчивалась фенофаза во II декаде августа, (в 2012 г. в первых числах II декады августа, а во все остальные годы к концу II декады августа).

Столь раннюю потерю декоративности надземной части надо учитывать при использовании данного вида в ландшафтном дизайне, стараясь не размещать его вблизи от основных линий и точек просмотра цветочных экспозиций.

В естественных местообитаниях (например, в условиях Волгоградской области) *P. tenuifolia* по сезонному ритму развития является коротковегетирующим (весенне-летнезеленым) гемизфемероидом (Луконина, 2005). Цикл сезонного развития проходит у него в наиболее благоприятный по гидротермическим условиям период с начала весны до середины лета. С наступлением летней засухи *P. tenuifolia* уходит в покой, во время которого в подземной части происходит формирование побегов будущего года.

По мнению А. В. Лукониной (2005), коротковегетирующие гемизфемероиды, включая *P. tenuifolia*, перспективнее для интродукции в более северные районы. Это подтверждается и нашими исследованиями, однако, суровые климатические условия нашего региона сказываются в том, что у *P. tenuifolia*, несмотря на благоприятный (в условиях Новосибирска) гидротермический режим первой половины вегетационного периода, не наблюдается обильного самосева, как, например, при интродукции в условиях Башкирии (Реут, 2010). Это также может

быть обусловлено еще одной особенностью данного вида, описанной Р.П. Барыкиной, Т.А. Гуланян, Т.В. Клычковой (1976б) – прорастание *P. tenuifolia*, в отличие от многих других представителей рода, надземное.

Два вида, интродуцированных из Приморья – *P. obovata* и *P. oreogeton*, в интродукции вели себя по-разному.

P. obovata

Как видно на рис. 17, реакция на гидротермические условия начала вегетационных периодов 2007-12 гг. у *P. obovata* была очень близкой к таковой у местного вида *P. anomala*. С 2010 по 2012 гг. такая же тенденция наблюдалась и в фазы бутонизации и цветения. Соответствие феноритмов интродуцента феноритмике представителя местной флоры, особенно периодов, связанных с отрастанием и цветением, считается одним из наиболее веских доказательств успешности интродукции (наряду с зимостойкостью и способностью к самовозобновлению).

Детальный анализ сезонного развития *P. obovata* по годам показал, что начало весеннего отрастания происходит в разные сроки: 11-28 апреля (2009, 2010, 2011, 2012 гг.), 1-6 мая (2007, 2008 гг.). В первые два года отрастание интродуцентов начиналось в I декаде мая при накоплении сумм положительных температур 335-344°, эффективных 98-221°, активных 70-123°. В последующие годы, когда растения уже полноценно развивались и цвели, начало вегетации наблюдалось во II-III декадах апреля (11 - 28 апреля) при накоплении сумм положительных температур 93-162°, эффективных 36-102°, активных 3-56°.

Бутонизация *P. obovata* началась на второй год интродукции во II декаде мая (15-17 мая) при накоплении положительных температур 537°, эффективных 255°, активных 182°. В последующие годы исследований растения бутонизировали преимущественно в III декаде апреля - I декаде мая (Кузнецова, 2012а). Самое позднее наступление бутонизации отмечалось,

как и у большинства исследуемых видов, в 2010 г., так как апрель этого года характеризовался самой низкой температурой за годы наблюдений. Напротив, в аномально жаркий и засушливый 2012 г. бутонизация произошла во II декаде апреля (18 апреля). Фаза бутонизация начиналась при накоплении суммы положительных температур 163-291°, эффективных 82-169°, активных 27-78°. Наиболее интенсивный рост растений происходит до фазы цветения. В сравнении с *P. oreogeton*, бутонизация и цветение начались на два года раньше, хотя оба приморских вида были высажены одновременно. Как оказалось, процесс акклиматизации, связанным, по нашему мнению, с формированием побеговой системы, у *P. obovata* прошел быстрее (рис. 17).

Раннее цветение при благоприятных погодных условиях наблюдалось в конце II – начале III декады мая (20-23 мая) в 2009, 2011 и 2012 гг. и продолжалось 5-9 дней. Наиболее позднее зацветание было зафиксировано в I декаде июня (1 июня) 2008 г., когда растения впервые вступили в генеративный период, а также в 2010 г. (2 июня), что явно связано с поздним отрастанием. Цветение *P. obovata* в исследуемые годы начиналось при накоплении сумм положительных температур 445-849°, эффективных 223-482°, активных 91-329°. Цветки одиночные, что обуславливает непродолжительное цветение. Отцветание начиналось в III декаде мая – I декаде июня.

Созревание плодов отмечалось во II декаде июля (11-20 июля) при накоплении сумм положительных температур 1226-1928°, активных 739-1416°, эффективных 350-834°. Наблюдался единичный самосев.

Первые три года интродукции (2007-2009 гг.) у *P. obovata* окончание вегетации наступало со II декады августа и заканчивалось в III декаде сентября. С 2010 г. по 2012 г. эта фенофаза показывала крайнюю нестабильность. В 2010 г. окончание вегетации было коротким (с III декады августа по II декаду сентября), в 2011 г., как и в первые годы вегетации, – со

II декады августа по III декаду сентября, а в жарком 2012 г. её сроки сдвинулись на более раннее время – с I декады августа по I декаду сентября.

Более продолжительный, по сравнению с *P. anomala*, период, предшествующий малодекоративному окончанию вегетации, ценен для ландшафтного дизайна.

Весеннее отрастание *P. obovata* в условиях Приморья, по данным Н. В. Македонской (1980), происходит в середине апреля, в то время как в условиях интродукции (ЦСБС) в эти сроки отрастание отмечено только при ранней весне в двух последних годах наблюдений. Во всех четырех предшествующих годах вегетация начиналась несколько позже (в III декаде апреля - I декаде мая). Период от начала вегетации до цветения в условиях Приморья у данного вида 35-48 дней, при интродукции (ЦСБС) 28-40 дней, что обусловлено характерным для юга Сибири быстрым набором тепла в начале вегетационного периода. Цветет *P. obovata* у себя на родине в III декаде мая, так же, как и в условиях интродукции в ЦСБС, за исключением 2008 г., когда растения впервые вступили в генеративный период, а также 2010 г., когда из-за позднего отрастания цветение наступило только в I декаде июня.

В условиях Новосибирска у *P. obovata* продолжительность цветения 5-8 дней, что меньше периода цветения в условиях Владивостока – 10-14 дней. Во время цветения данного вида во Владивостоке погода теплая, но не жаркая (в отличие от Новосибирска), а влажность воздуха значительно выше.

Период от начала цветения до созревания первых семян у *P. obovata* (около 90 дней) был более длительным, чем в условиях Владивостока (65-80 дней). Плодоношение в условиях Приморья отмечалось значительно раньше (в конце августа), чем в условиях интродукции (ЦСБС), когда созревание плодов в среднем приходилось на II декаду июля. По нашему мнению, это происходило из-за недостаточного накопления сумм активных температур после отцветания и, возможно, вследствие характерных для

второй половины сибирского лета значительных перепадов дневных и ночных температур.

Таким образом, в условиях интродукции на юге Сибири период вегетации *P. obovata* гораздо короче (так же, как и у второго дальневосточного вида *P. oreogeton*, о чем будет сказано ниже), чем при естественном произрастания в более мягком муссонном климате.

P. oreogeton

В первые три года интродукции (2007-2009 гг.) вегетация у растений начиналась в I декаде мая (6-8 мая), при этом отмечалось, что наступление заморозков приостанавливало развитие отрастающих побегов, которое возобновлялось лишь к середине II декады мая. Бутонизация на протяжении первых трех лет наблюдений не наступала, предположительно, из-за сухости климата г. Новосибирска, в сравнении с климатом Приморья, поэтому растения были перенесены на более подходящий участок с некоторым притенением и большим снегозадержанием. После чего в 2010 г. вегетация, как и в предыдущие годы, началась в I декаде мая (8 мая), однако в этот год впервые отмечена бутонизация (11-13 мая) у 50% особей данного вида. Весной 2011 и 2012 гг. было зафиксировано самое раннее отрастание, во II декаде апреля (12-18 апреля), вероятно, благодаря хорошо сформированным в предшествующие вегетационные периоды почкам. Отрастание *P. oreogeton* начиналось при накоплении сумм положительных температур 112-446°, эффективных 57-293°, активных 20-165°.

В 2011 и 2012 гг. бутонизация наступила в конце II – начале III декады апреля (18-22 апреля). В эти годы растениям потребовалось накопление меньших сумм температур (положительных - 191-199°, эффективных – 106-112° и активных - 40-49°). Для сравнения в первый год бутонизации этому виду потребовалось накопление значительно большего количества тепла (суммы температур: 319° положительных, 188° эффективных, 89° активных).

В первый же год, когда была отмечена бутонизация, формирование генеративной части растений продолжилось, и цветение *P. oreogeton* началось в I декаде июня (2-3 июня), однако период цветения в этот год длился всего 2-3 дня. В последующие годы продолжительность цветения увеличилась до 5-6 дней. В 2011 и 2012 гг. цветение наступило раньше, примечательно, что это произошло в одни и те же даты II декады мая – 19 мая. Распускание бутонов с 2010 по 2012 гг. начиналось при накоплении сумм температур в следующем диапазоне: 405-601° положительных, 209-378° эффективных и 87-200° активных температур.

Созревание плодов в среднем приходится на II декаду июля (11-14 июля). В 2012 г. созревание плодов началось раньше – в I декаде июля (4 июля) благодаря жаркой и засушливой погоде. В целом, созревание плодов происходило при накоплении сумм положительных температур 1172-1705°, эффективных температур 705-1238°, активных 336-815°.

Первые три года, когда растения развивались только вегетативно, окончание вегетации наблюдалось с I декады августа по III декаду сентября, после вступления растений в генеративный период (в 2010 г.), эта фенофаза стала короче и наступила немного позже (со II декады августа по II декаду сентября); в 2011 г. сдвинулась на еще более поздние сроки (с III декады августа по III декаду сентября); а во время засушливого 2012 г. окончание вегетации началось уже в I декаде августа и закончилось в I декаде сентября.

При сравнении феноритмики *P. oreogeton* в условиях пункта интродукции (ЦСБС) с феноритмикой данного вида в пределах естественного ареала (Приморье) выявлено, что различия не слишком значительны.

По данным Н.В. Македонской (1980), в условиях муссонного климата Приморья фаза отрастания у *P. oreogeton* отмечалась в начале апреля, тогда как в условиях лесостепи Сибири (при интродукции в ЦСБС) во время первых четырех лет выращивания вегетация данного вида

начиналась только в I декаде мая. После пересадки на более влажный участок этот вид начал вегетировать уже во II декаде апреля и в даже начал цвести, что указывает на мезофильность *P. oreogeton* (по степени выраженности ксерофильных черт и зависимости от местообитания, по данным Н.В. Македонской (1977), данный вид относится к мезофильной лесной группе). В условиях Приморья период от начала вегетации до вступления в фазу цветения составил у *P. oreogeton* 24-35 дней. В условиях интродукции (ЦСБС) цветение началось только на четвертый год. Период от начала вегетации до цветения в первый год составил 27 дней, а в последующие два года 32 и 38 дней, т.е. практически укладывался во временные рамки, присущие растениям, произрастающим в пределах естественного ареала. Что же касается продолжительности наиболее декоративно значимого периода цветения, то здесь различия были велики в полном соответствии с особенностями недостаточно увлажненных вегетационных периодов лесостепи Западной Сибири и влажного муссонного климата Приморья. Во Владивостоке продолжительность цветения варьировала в пределах 15-23 дней, в то время как в условиях интродукции в ЦСБС в первый год у *P. oreogeton* продолжительность цветения была всего 2-3 дня, а в последующие годы цветение незначительно увеличилось до 5-6 дней.

Плодоношение в условиях Приморья отмечалось в середине августа, а в условиях интродукции (ЦСБС) созревание плодов в среднем приходилось на II декаду июля. Таким образом, в лесостепном Приобье период вегетации *P. oreogeton* гораздо короче, что объясняется контрастными, более жаркими и сухими погодными условиями летнего периода, свойственного резко континентальному климату, в отличие от естественных для данного вида условий более мягкого муссонного климата.

Наши наблюдения за ростом и развитием *P. oreogeton* в искусственно созданных Г. П. Гороховой (1981) на территории ЦСБС СО РАН

фитоценозах и материалы, полученные при изучении коллекции видовых пионов лаборатории интродукции декоративных растений, позволили сделать следующее заключение: *P. oreogeton* – лесной вид, обитающий под пологом широколиственных лесов Приморья, успешно растет и развивается только в подобных искусственных фитоценозах, которые могут быть созданы далеко за границей его естественного ареала. Это является еще одним примером реализации методических подходов интродукции растений, обоснованных К. А. Соболевской (1977, 1978). На практике этот принцип может осуществляться при формировании особых многоярусных (с обязательным участием дендрологических объектов) цветочных экспозиций, создающихся в пейзажном стиле.

Можно отметить, что *P. obovata* и *P. oreogeton* имеют много общего в феноритмике, но отличаются от *P. lactiflora*, который произрастает в Даурии и на Дальнем Востоке. *P. obovata* и *P. oreogeton* объединяет их мезофильность - по степени выраженности ксерофильных черт и зависимости от местообитания, по данным Н.В. Македонской (1977), эти виды относятся к мезофильной лесной группе, в отличие от *P. lactiflora*, который она относит к мезоксерофильной (полустепной) группе. Таким образом, наши наблюдения за вышеназванными тремя видами в условиях резко континентального климата юга Западной Сибири могут быть еще одним подтверждением исследований Н.В. Македонской, сделанных в Приморье в 1974-1976 гг. о делении дальневосточных видов по степени выраженности ксерофильных черт и зависимости от местообитания.

P. wittmanniana

P. wittmanniana, привезенный из ставропольского Предкавказья, изучался нами в интродукции с 2009 г. Посадка была проведена в III декаде июня, что благоприятно сказалось на формировании почек возобновления перед уходом в зиму. На следующий год уже во II декаде мая (18 мая)

наблюдалось отрастание, а затем вегетативное развитие.

В 2011 г. вегетация началась рано, во II декаде апреля (20 апреля), а в 2012 г. отрастание *P. wittmanniana* наблюдалось почти также поздно (13 мая), как и в 2010 г. Вегетация за исследуемые годы у данного вида наступала при накоплении сумм положительных температур 199-478°, эффективных 112-271°, активных 49-144°.

Соответственно отрастанию, бутонизация, как в 2010 (23 мая), так и 2012 гг. (18 мая) началась с опозданием. В 2011 г. погодные условия (самая теплая II декада апреля среди лет исследований) и сформированность почек возобновления оказали благоприятное влияние на процесс бутонизации, которая была отмечена уже 25 апреля. Начало бутонизации происходило при накоплении сумм положительных температур 274-563°, эффективных температур 162-331°, активных 77-141°.

Самое раннее цветение этого вида было отмечено в 2011 г. (30 мая), что объясняется наиболее высокими температурами в III декаде этого месяца за все годы фенонаблюдений. В 2012 г. начало цветения ускорила установившаяся жаркая погода (6 июня), что достаточно рано, учитывая позднее отрастание вида. Наиболее позднее зацветание отмечено в первый год вегетации – в 2010 г. (11 июня) из-за запоздалого начала вегетации. За исследуемые годы цветение начиналось при накоплении сумм положительных температур 525-976°, эффективных температур 268-649°, активных 106-366°.

Хотя завязывание плодов наблюдалось во все годы исследований *P. wittmanniana* (2010-2012 гг.), однако созревание плодов впервые отмечено во II декаде июля (11 июля) 2011 г. На следующий год (2012 г.) созревание плодов началось намного раньше и пришлось на III декаду июня (25 июня), вероятно, из-за жаркой погоды и минимальных осадков этого месяца. Созревание плодов в эти годы происходило при накоплении сумм положительных температур 1172-1467°, эффективных температур 705-1045°.

активных 336-667°.

Окончание вегетации у данного вида в 2010 г. началось в III декаде июля и закончилось к началу III декады сентября. В 2011 г. данная фенофаза сдвинулась и началась в I декаде августа, а закончилась к концу III декады сентября. В засушливом 2012 г. даты окончания вегетации сдвинулись на более ранние сроки (II декада июля – I декада сентября).

В отличие от В.Ф. Горобца (1976), изучавшего *P. tenuifolia*, *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii*, а также ряд сортов пионов в условиях Киева, мы не выявили прямую зависимость между среднесуточной температурой воздуха и длительностью периода от начала вегетации до начала цветения. Скорее всего, это объясняется разной степенью промерзания и скоростью оттаивания почвы, с учетом того, что почки возобновления пионов находятся на глубине около 5 см от поверхности почвы.

P. mlokosewitschii

Кавказский вид *P. mlokosewitschii* впервые был высажен на интродукционный участок ЦСБС в 2009 г. поздней осенью под снег. Весной 2010 г. он показал соответственно позднее отрастание. Лишь набрав 513° суммы положительных температур, 315° эффективных и 162° активных температур, 28 мая показали первые темно-антоциановые ростки, которые 1 июня уже достигли 13 см в высоту. В течение вегетационного периода наблюдался в основном рост растений в ширину, (при укороченных побегах удлинение листовых черешков втрое), что является видовым признаком.

К составляющим декоративного эффекта данного вида относится то, что матовая листва *P. mlokosewitschii* меняет с течением вегетации интенсивную антоциановую окраску на зеленую. На открытом же интродукционном участке под интенсивным солнечным излучением в условиях резко континентального климата г. Новосибирска листва

этого лесного вида выгорает и становится более светлой. Для отрастания в 2011 и 2012 гг. *P. mlokosewitschii* уже потребовалось набрать лишь 260-358° положительных температур, 153-201° эффективных и 73-78° активных температур, когда почки возобновления успели хорошо сформироваться. В 2011 году данный вид показал более раннее и дружное отрастание – 24 апреля, и 11 мая растения достигли около 22 см высотой, а к 23 мая уже наблюдалось увеличение площади листьев. Средняя по срокам дата отрастания (3 мая) *P. mlokosewitschii* была отмечена в 2012 году, хотя именно в начале этого вегетационного периода практически у всех видов было отмечено самое раннее отрастание.

Бутонизации и цветения в течение 2009-2012 гг. (годы наблюдений, по которым проводится обобщение результатов) не наступало. В 2013 г. этот вид цвел, но семена не завязывал.

Начало окончания вегетации, знаменуемое пожелтением и фрагментарным некрозом листовых пластинок, происходило в одно время (I декада августа) в 2010, 2011 и 2012 гг., несмотря на различия в фазах отрастания в эти годы. Это отмечалось при накоплении сумм положительных температур 2053-2952°, эффективных 1311-2242°, активных 668-1579°. Заканчивалась фенофаза во II декаде сентября в 2009, 2010 и 2012 гг., кроме 2011г., когда фаза окончания вегетации завершилась в III декаде сентября.

Большие различия в сезонном развитии, в сравнении с вышеописанным кавказским же видом *P. wittmanniana*, высаженным практически в те же сроки, показывают, что *P. mlokosewitschii* (эндем Восточного Закавказья, где благодаря влиянию Каспия и хребтов Талыша в первую половину лета климат близок к влажным субтропикам) в процессе интродукции в условия резко континентального климата требуется особый подбор микроклиматических условий.

Как показали наши исследования, природно-климатические условия

интродукции позволяют большинству изученных видов пионов проходить полный цикл сезонного развития (Кузнецова, 2013), у отдельных видов это касается только вегетативного развития (табл. 1), для достижения декоративного эффекта цветения им необходима особая экологическая ниша. Эти обстоятельства, равно как и характеристику феноритмотипов (рис. 24), следует учитывать при использовании видов пионов в ландшафтном дизайне в условиях лесостепи Приобья.

Таблица 1

Сезонное развитие видов пионов 2007-2012 гг.

Вид	Характер фенодат	Отрастание	Бутонизация	Цветение	Завязывание плодов	Созревание плодов	Окончание вегетации
<i>P. lactiflora</i>	ранн.	20.04.	06.05.	05.06.	03.06.	14.07.	21.08.
	средн.	01.05.	19.05.	16.06.	02.07.	04.08.	16.08.
	поздн.	12.05.	30.05.	23.06.	25.06.	11.08.	07.09.
<i>P. oreogeton</i>	ранн.	12.04.	18.04.	19.05.	27.05.	04.07.	02.08.
	средн.	30.04.	27.04.	24.05.	01.06.	10.07.	10.08.
	поздн.	08.05.	13.05.	02.06.	07.06.	14.07.	21.08.
<i>P. obovata</i>	ранн.	11.04.	18.04.	20.05.	27.05.	11.07.	08.08.
	средн.	24.04.	01.05.	26.05.	01.06.	15.07.	14.08.
	поздн.	06.05.	15.05.	02.06.	08.06.	20.07.	21.08.
<i>P. anomala</i>	ранн.	12.04.	18.04.	21.04.	29.05.	21.06.	23.07.
	средн.	27.04.	07.05.	28.05.	08.06.	25.06.	03.08.
	поздн.	10.05.	17.05.	01.06.	13.06.	30.06.	07.08.
<i>P. hybrida</i>	ранн.	12.04.	24.04.	28.05.	04.06.	23.06.	22.07.
	средн.	30.04.	08.05.	02.06.	08.06.	28.06.	28.07.
	поздн.	12.05.	21.05.	11.06.	16.06.	05.07.	05.08.
<i>P. tenuifolia</i>	ранн.	10.04.	17.04.	29.05.	03.06.	24.06.	14.07.
	средн.	25.04.	07.05.	03.06.	10.06.	01.07.	23.07.
	поздн.	06.05.	18.05.	07.06.	13.06.	04.07.	28.07.
<i>P. mlokosewitschii</i>	ранн.	24.04.	-	-	-	-	01.08.
	средн.	09.05.	-	-	-	-	10.08.
	поздн.	28.05.	-	-	-	-	21.08.
<i>P. wittmanniana</i>	ранн.	20.04.	25.04.	30.05.	04.06.	25.06.	01.07.
	средн.	07.05.	12.05.	06.06.	10.06.	18.07.	19.07.
	поздн.	18.05.	23.05.	11.06.	16.06.	11.07.	01.08.

Вычисленные диапазоны температур, необходимых для наступления основных фаз генеративного развития (табл. 2), позволяют по набору тепла в начале вегетационного периода прогнозировать наступление цветения, а по дальнейшей динамике накопления тепла — возможность образования выполненных семян.

Таблица 2

Диапазоны сумм температур, необходимых для наступления основных фаз генеративного развития видов пионов (2007-2012 гг.)

Вид	Эффективные и активные температуры*	Бутонизация	Цветение	Созревание плодов
		Диапазоны температур		
<i>P. lactiflora</i>	T > 5 °C	120 - 434	405 - 713	855 - 1726
	T > 10 °C	37 - 291	188 - 435	387 - 1218
<i>P. oreogeton</i>	T > 5 °C	106 - 188	209 - 378	705 - 1238
	T > 10 °C	40 - 89	87 - 200	336 - 815
<i>P. obovata</i>	T > 5 °C	82 - 255	223 - 482	739 - 1416
	T > 10 °C	27 - 182	91 - 329	350 - 948
<i>P. anomala</i>	T > 5 °C	106 - 378	222 - 490	627 - 998
	T > 10 °C	40 - 212	91 - 291	310 - 630
<i>P. hybrida</i>	T > 5 °C	120 - 302	247 - 511	627 - 998
	T > 10 °C	37 - 169	95 - 313	310 - 727
<i>P. tenuifolia</i>	T > 5 °C	100 - 378	364 - 526	650 - 1022
	T > 10 °C	32 - 212	162 - 360	315 - 691
<i>P. mlokosewitschii</i>	T > 5 °C	—	—	—
	T > 10 °C	—	—	—
<i>P. wittmanniana</i>	T > 5 °C	162 - 331	268 - 649	705 - 1045
	T > 10 °C	77 - 141	106 - 366	336 - 667

Примечание: * – по З.И. Лучник (1982)

Согласно многолетним фенологическим наблюдениям в условиях Новосибирска у пионов выделено два феноритмотипа:

- весенне-летне-осеннезеленый феноритмотип, к нему относятся дальневосточные пионы (*P. lactiflora*, *P. oreogeton*, *P. obovata*) и пионы Кавказа (*P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii*).

- весенне-летнезеленый феноритмотип, к нему относятся сибирские виды пионов (*P. anomala*, *P. hybrida*) и вид степных районов Поволжья и Предкавказья (*P. tenuifolia*).

Семь из восьми изученных видов проходят за вегетационный сезон все фенофазы и являются перспективными, поэтому могут быть рекомендованы для выращивания в условиях лесостепи Приобья.

P. mlokosewitschii требует дополнительного исследования, но по предварительным данным его можно отнести к весенне-летне-осеннезеленому феноритмотипу.

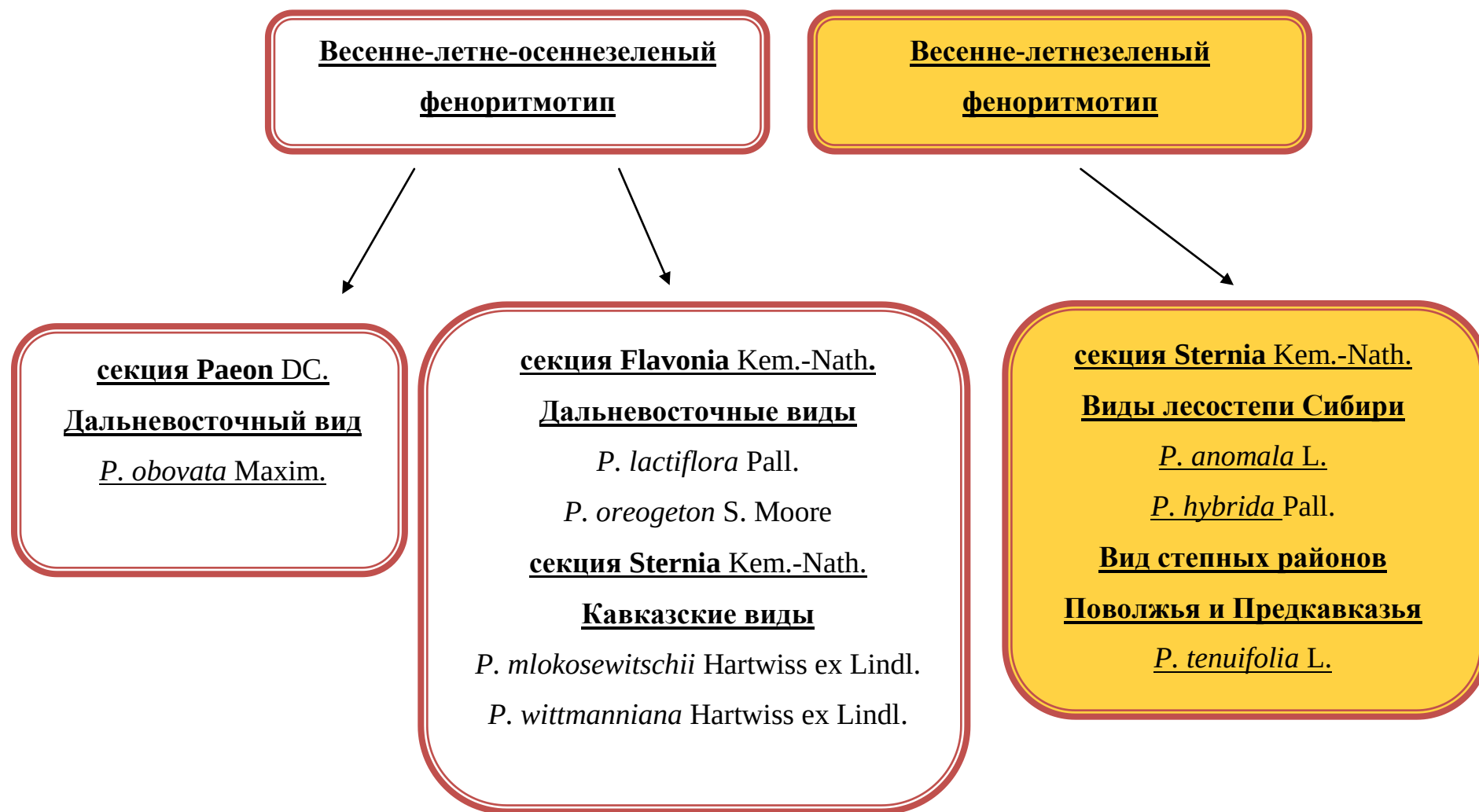


Рис. 24. Распределение видов по феноритмотипам

3.2. Органогенез видов и сортов рода *Paeonia* L.

Реализация множества программ морфогенеза, закономерно сменяющих друг друга в ходе развития, представляет собой онтогенез особи. Изменчивость онтогенеза в различных условиях внешней среды генотипически обусловлена.

Важным направлением естественного отбора у растений является отбор на увеличение скорости роста. Результатом морфогенеза у высших растений является появление завершившего развитие органа (например, побега) или его части (метамера, серии метамеров).

К настоящему времени развиты представления об апексах, как о главных координирующих (доминирующих) центрах, влияющих на морфогенетические процессы в целом растении. Установлена роль апексов в синтезе и перераспределении гормонов, показано, что гормональное взаимодействие доминирующих центров побега и корня служит важнейшим эндогенным механизмом регуляции роста морфогенеза (Кефели, 1984; Уоринг, Филлипс, 1984; Полевой, 1989).

Почка является крупной ростовой единицей, которая объединяет рост собственно конуса нарастания и молодых фитомеров и является высшей ступенью формообразования. От строения почки и хода её формирования во многом зависит будущий облик взрослых побегов (Schuerp, 1938). Внутри почки протекает заложение фитомеров, развитие листовых примордиев, первоначальные этапы роста листовых пластинок, влагалищ и междоузлий, заложение пазушных почек (Серебрякова, 1971).

Изучение биологии развития генеративных почек растений, их органогенеза имеет важное теоретическое и прикладное значение, особенно в том случае, когда объектами исследований являются хозяйственно ценные виды, формы и сорта.

В цветоводстве существует подразделение многолетних цветочных

растений по срокам закладки цветковых почек на 4 группы, согласно которому пионы относятся к декоративным многолетникам, у которых зачаточные органы цветка закладываются осенью, а цветение, в условиях юга Сибири, происходит весной или в начале лета следующего года. К этой же группе относятся такие популярные многолетники, как *Primula* L., *Iris* L. Исходя из сроков формирования цветковых почек, эти культуры рекомендуется пересаживать сразу после цветения (*Primula*, *Iris*) или в августе (*Paeonia*) (Соколова, Бочкова, 2010). Цветочная продуктивность и декоративный эффект растений из этой группы во многом зависят от степени сформированности зачаточных органов цветка в подземных почках, уходящих в зимовку.

Изучение состояния зимующих почек преимущественно сортов и некоторых видов пионов в условиях Новосибирска ранее проводилось Т. М. Назаровой (1983), Г. А. Разумовой (2006а), в условиях Ленинграда М. Ю. Васильевой (1975), в условиях Киева В. Ф. Горобцом (1974, 1976) и послужило методической основой для проведения наших исследований органогенеза представителей родового комплекса *Paeonia*.

Как виды, так сорта пионов относятся к растениям с очень длительным периодом внутрипочечного (эмбрионального) развития побега (Горобец, 1976). По данным М.Ю. Васильевой (1975), у взрослого растения от заложения почки в пазухе чешуи материнской почки до образования в ней зачатка цветущего побега будущего года проходит не менее 2 лет, а иногда и более.

На одном и том же растении пиона всегда находятся разновозрастные почки, обеспечивающие возобновление побегов:

1. Спящие почки – мелкие почки, располагающиеся в пазухах нижних покровных чешуй в базальной части побегов. Эти почки пробуждаются только при поранении корневища, делении растения, удалении активных почек;

2. Резервные почки – формируются в пазухах самых верхних

покровных чешуй, при прорастании побега весной впоследствии они отмирают, также если не будут повреждены отрастающие побеги.

3. Почки возобновления - закладываются в пазухах срединных покровных чешуй, из которых в дальнейшем разовьются побеги (Горобец, 1976; Разумова, 2006б). Именно этот тип почек был взят нами для исследований.

Морфофизиологические исследования генеративных почек растений могут дать ценную информацию об адаптационных возможностях вводимых в культуру растений, а также охарактеризовать их ритмы роста и развития. В задачи наших исследований, в первую очередь, входило изучение состояния генеративных почек пионов перед уходом в зиму, определение их морфометрических параметров, а также наблюдения за дальнейшим развитием монокарпических побегов.

Наиболее подробно были изучены состояния зимующих почек непосредственно перед уходом в зиму и в начале вегетационного периода у 8 видов (*P. lactiflora*, *P. mlokozewitschii*, *P. oreogeton*, *P. wittmanniana*, *P. obovata*, *P. anomala*, *P. hybrida*, *P. tenuifolia*) из секций *Flavonia*, *Paeon*, *Sternia* и 6 сортов (Clemenseau, Laura Dessert, Lillian Gumm, Mahogany, Neon, Solange) травянистых пионов. Описание проводили по методике Ф. М. Куперман (1984), выделяющей в цикле развития генеративной почки 12 этапов органогенеза. Основными объектами наших исследований являлись молодые (g1) и средневозрастные (g2) генеративные растения.

Как показали наши исследования (Кузнецова, 2012б), осенью в конце вегетации зачаточный побег будущего года в почке видов и сортов пионов сформирован уже полностью, включая цветок, который характеризуется разной степенью дифференциации конуса нарастания – преимущественно в пределах V этапа органогенеза (рис. 25-39). Морфометрические показатели зачаточных побегов будущего года представлены в табл. 3.

Таблица 3

Морфометрические показатели генеративных почек пионов
перед уходом в зиму

Вид, сорт	Высота почки	Диаметр почки	Диаметр отпрепарированной почки	Число боковых побегов (паракладии)	Высота оси зачаточного побега	Высота боковых побегов (паракладии)	Диаметр боковых отпрепарированных почек
	мм	мм	мм	мм	мм	мм	мм
<i>P. anomala</i>	8,6±1,9*	5,1±1,2	1,3±0,2	3,6±0,5	14,7±3,1	3,4±0,7	0,5±0,1
<i>P. hybrida</i>	4,5±0,01	2,9±0,01	1,4 ±0,001	1±0,01	8,5±0,01	1,0±0,02	0,2 ±0,002
<i>P. lactiflora</i>	8,2±1,0	4,5±0,5	2,1±0,4	5,0±0,7	22,9±3,5	3,3±0,4	0,7±0,1
<i>P. obovata</i>	7,0±1,7	6,3±1,7	2,6±0,6	2,5±0,7	12,6±3,4	2,9±0,95	0,8±0,3
<i>P. oreogeton</i>	5,2±0,02	3,2±0,03	1,9±0,01	3,0±0,02	20,8±0,01	3,0±0,03	0,6±0,01
<i>P. tenuifolia</i>	7,2±1,3	5,5±0,9	1,7±0,1	3,8±0,6	17,5±3,7	1,9±0,4	0,3±0,1
<i>P. wittmanniana</i>	6,2±0,01	3,2±0,07	1,2±0,01	3,0±0,02	12,2±0,01	2,4±0,01	0,8±0,01
<i>P. cv. Clemenseau</i>	1,1±0,4	0,6±0,2	0,4±0,2	5,0±0,001	2,4±0,3	0,6±0,2	0,2±0,1
<i>P. cv. Laura Dessert</i>	1,4±0,1	0,5±0,1	0,3±0,04	3,7±0,3	2,9±0,1	0,7±0,04	0,2±0,02
<i>P. cv. Lillian Gumm</i>	1,5±0,4	1,0±0,4	0,5±0,1	4,7±0,5	4,1±1,3	0,8±0,2	0,2±0,04
<i>P. cv. Mahogany</i>	5,1±1,2	2,6±0,7	0,8±0,1	2,3±0,2	13,1±4,3	1,9±0,3	0,4±0,1
<i>P. cv. Neon</i>	4,5±0,7	2,3±0,1	0,8±0,1	4,3±0,8	12,6±2,3	1,6±0,3	0,3±0,03
<i>P. cv. Solange</i>	3,3±0,4	2,1±0,4	0,4±0,2	5,0±0,001	4,9±0,6	1,4±0,1	0,4±0,02

Примечание: * – среднее значение; ± ошибка среднего значения.

Согласно Ф. М. Куперман (1984), в почках растений на V этапе органогенеза происходит процесс образования и дифференциации цветков: закладка тычинок, пестика и покровных органов цветка. Отмечается начало дифференциации тычиночного бугорка на тычиночную нить и пыльник. В конце возникают спорогенные ткани, состоящие из археспориальных клеток.

С начала вегетационного периода следующего года в развитии генеративных почек проявляется видоспецифичность, выраженная в скорости ростовых процессов и изменении морфометрических показателей (табл. 3,4), а также зависимость от погодных условий, в первую очередь, как было указано в разделе 3.1., от накопления сумм эффективных и активных температур.

Таблица 4

**Биометрические показатели генеративных почек в начале
вегетационного периода**

Вид, сорт	Высота почки	Диаметр почки	Диаметр отпрепар ированно й почки	Число боковых побегов (параклад ии)	Высота оси зачаточно го побега	Высота боковых побегов (паракла дии)	Диаметр боковых почек (отпрепар.)
	мм	мм	мм	шт	мм	мм	мм
<i>P. anomala</i>	13,7±1,9*	6,3±0,5	3,1±0,7	6,7±1,1	28,4±2,6	6,3±1,3	1,8±0,4
<i>P. hybrida</i>	13,3±0,9	6,4±0,5	3,7±0,9	3,8±0,2	45,3±11,4	6,0±0,8	1,5±0,3
<i>P. lactiflora</i>	11,0±0,7	6,0±0,3	2,8±0,4	11,0±2,3	60,1±5,2	6,5±0,8	1,3±0,2
<i>P. obovata</i>	17,2±1,0	7,6±1,7	5,2±0,6	3,5±0,7	31,6±1,4	7,2±0,95	2,32±0,3
<i>P. oreogeton</i>	8,8±1,9	5,8±1,2	2,0±0,1	3,8±0,3	18,9±3,8	3,5±0,8	0,7±0,2
<i>P. tenuifolia</i>	9,8±0,4	5,3±0,8	2,6±0,7	4,5±0,6	36,9±2,5	4,9±0,6	0,8±0,2
<i>P. mlokosewitschii</i>	5,9±0,01	2,3±0,07	0,5±0,01	7,0±0,02	41,2±0,01	3,4±0,01	0,5±0,01
<i>P. cv. Clemenseau</i>	9,2±1,3	5,0±0,6	1,1±0,3	4,3±1,1	25,4±7,3	2,4±0,4	0,4±0,1
<i>P. cv. Laura Dessert</i>	8,2±1,0	4,5±0,2	0,8±0,1	5,3±0,7	26,9±2,2	2,6±0,2	0,5±0,1
<i>P. cv. Lillian Gumm</i>	7,6±0,5	6,3±2,1	3,0±1,6	4,7±0,7	27,3±2,8	3,3±0,7	0,6±0,1
<i>P. cv. Mahogany</i>	8,3±1,2	3,9±0,7	1,3±0,3	4,3±0,3	16,5±2,7	2,5±0,9	0,6±0,2
<i>P. cv. Neon</i>	5,9±0,03	2,5±0,02	0,5±0,03	6,0±0,03	61,7±0,04	5,8±0,01	0,6±0,01
<i>P. cv. Solange</i>	11,1±1,7	4,1±0,6	1,5±0,4	7,5±2,1	39,3±3,2	6,2±2,5	0,9±0,1

Примечание: * – среднее значение; ± ошибка среднего значения.

Как показали наши исследования, наиболее отчетливые качественные различия в дифференциации конусов нарастания можно проследить именно в предзимье (Кузнецова, 2010). На рис. 25 это показано на примере *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. lactiflora* и сорта Neon.

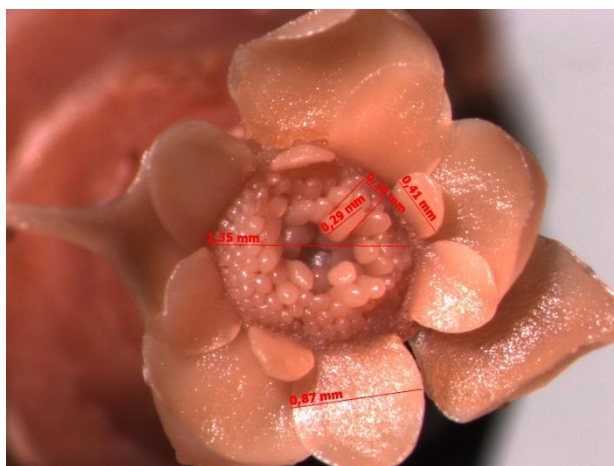
P. tenuifolia осенью характеризуется наиболее выраженной дифференциацией пестиков. Центробежное развитие тычинок также отчетливо заметно (V этап). Наиболее крупные пыльники имеют размеры 0,29×0,18 мм.

P. anomala, один из наиболее раннецветущих видов, перед уходом в

зиму находится в стадии завершения V этапа органогенеза. Произошла дифференциация тычинок на пыльник и тычиночную нить, в развитии тычинок видна центробежная тенденция – на периферии тычинки наименее развиты. В центре просматриваются немногочисленные зачатки пестиков.

У *P. lactiflora*, зацветающего, как правило, во II-III декадах июня, развитие зачаточных органов цветка в осенний период ближе к середине V этапа – лишь у единичных тычинок, расположенных в самом центре цветка, произошла выраженная дифференциация на пыльник и тычиночную нить.

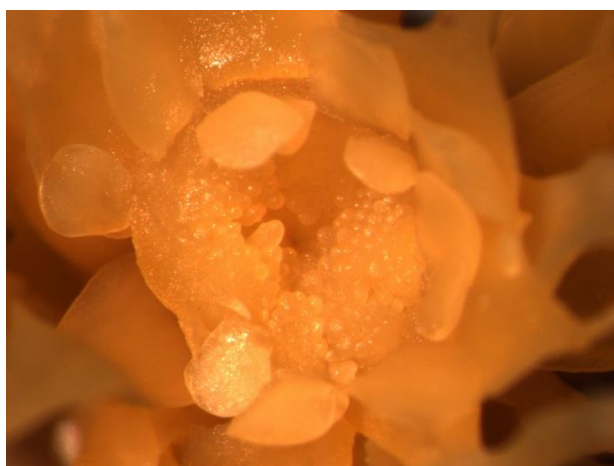
Пион японской группы Neon перед уходом в зиму характеризуется завершением IV этапа - начальной стадией V этапа, т.к. по периферии отчетливо видны зачатки лепестков, а в центре цветка – тычиночные бугорки.



P. tenuifolia L.



P. anomala L.



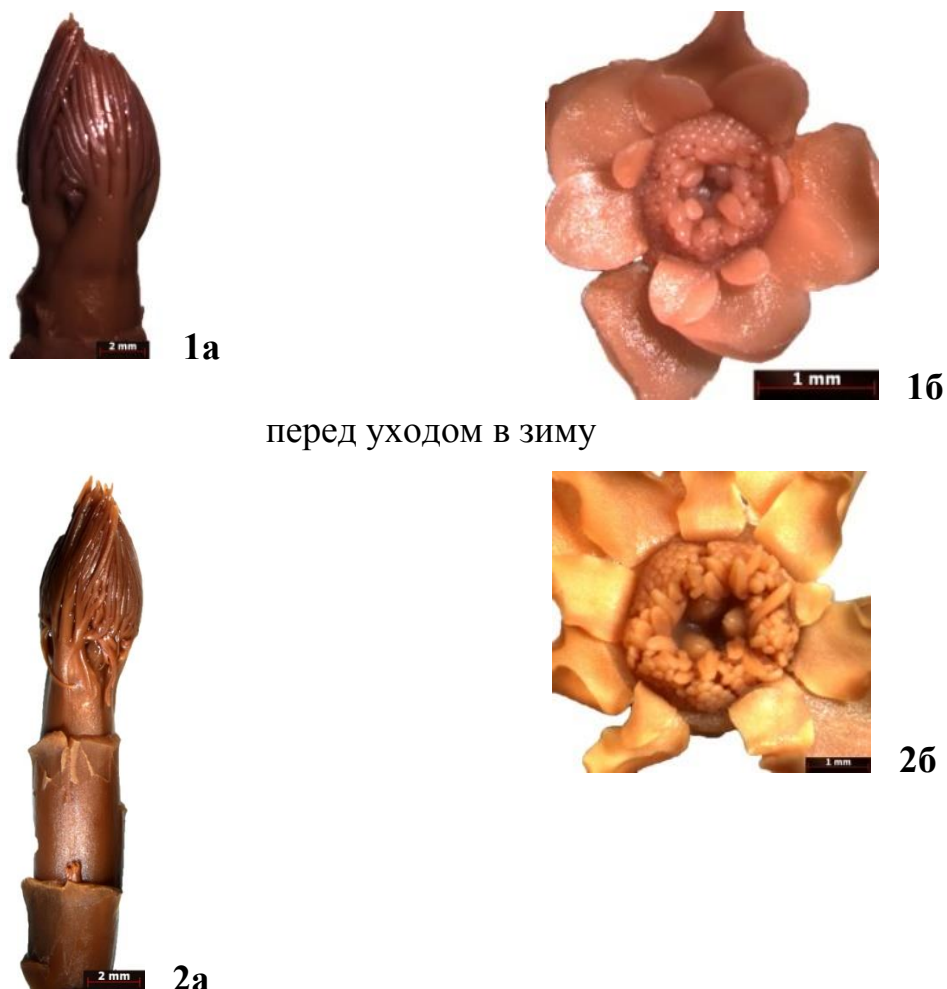
P. lactiflora Pall.



P. cv. Neon

Рис. 25. Различия в степени дифференциации генеративных почек пионов перед зимовкой

Наиболее интересные морфогенетические особенности удается выявить при сравнении дифференциации почек в предзимье и в начале вегетационного периода следующего года в том случае, когда в сравнительные исследования вовлекаются не только виды пионов из различных секций, но и сорта из различных садовых групп.



перед уходом в зиму

в начале вегетационного периода следующего года

Рис. 26. Генеративные почки *P. tenuifolia*: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

Так, у *P. tenuifolia* зимующие почки относительно мелкие и имеют средние размеры $7,2 \times 2,5$ мм. (длина почек здесь и далее дается от верхушки до основания черешков листьев). Зачаточные органы цветка перед уходом в зиму находятся на V этапе органогенеза. Ранней весной выделяется развитие пестичных органов (рис. 26, 2б). Происходит увеличение средних размеров почки до $9,8 \times 5,3$ мм, внутрпочечный побег вытягивается в высоту в 3 раза

(рис. 26, 2а), зачаточные органы цветка приближаются к VI этапу органогенеза.

У местного вида *P. anomala* средние размеры почек в предзимье составляют 8,6×5,1 мм (V этап органогенеза). В начале вегетационного периода их размеры увеличиваются до 13,7×6,3 мм. Прослеживаются тычиночные нити, пестик слабо дифференцирован, развитие V этапа продолжается (рис. 27).

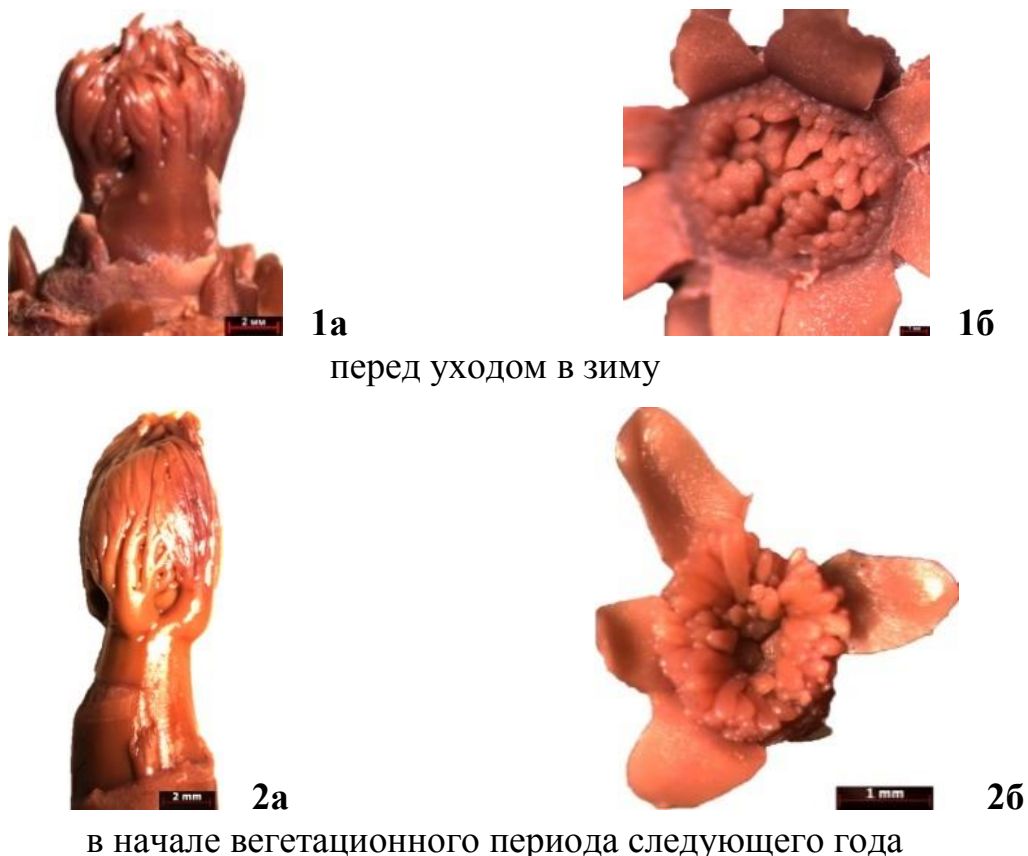


Рис. 27. Генеративные почки *P. anomala*: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

Возможно, именно такая, достаточно высокая, но еще не завершенная для внутрипочечной стадии дифференциация апекса позволяет этому представителю местной флоры не реагировать весной на резкие преждевременные потепления, грозящие при возврате холодов гибелью для молодых генеративных побегов, ткани которых обильно насыщены водой.

Самые маленькие размеры генеративных почек перед уходом в зиму отмечены у *P. hybrida* (4,5×2,9 мм). В этот период дифференциация почки

находится в переходной стадии от IV к V этапу (рис. 28 1а-1б). В весенний период в центре просматриваются зачатки пестиков, относительно крупные, по сравнению с другими изученными видами, пыльники хорошо выражены (ближе к концу V этапа). Средние размеры почек увеличиваются и составляют 13,3×6,4 мм, длина внутрипочечного побега увеличивается в 2,5 раза.



Рис. 28. Генеративные почки *P. hybrida*: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

У *P. obovata* зачаточные органы цветка перед уходом в зиму находятся на V этапе органогенеза, хотя еще слабо выражено развитие пыльников и тычиночных нитей, но пестичные органы уже явно заметны (рис. 29 1а-1б). Средние размеры почек составляют 7,0×6,3 мм. Однако характерная «луковицевидная» форма бутона формируется уже в это время. В весенний период пестики более сформированы, пыльники хорошо выражены, (ближе к VI этапу). Средние размеры почек увеличиваются и составляют 17,2×7,6 мм,

длина внутрипочечного побега увеличивается более чем в 3 раза (рис. 29 2а-2б).

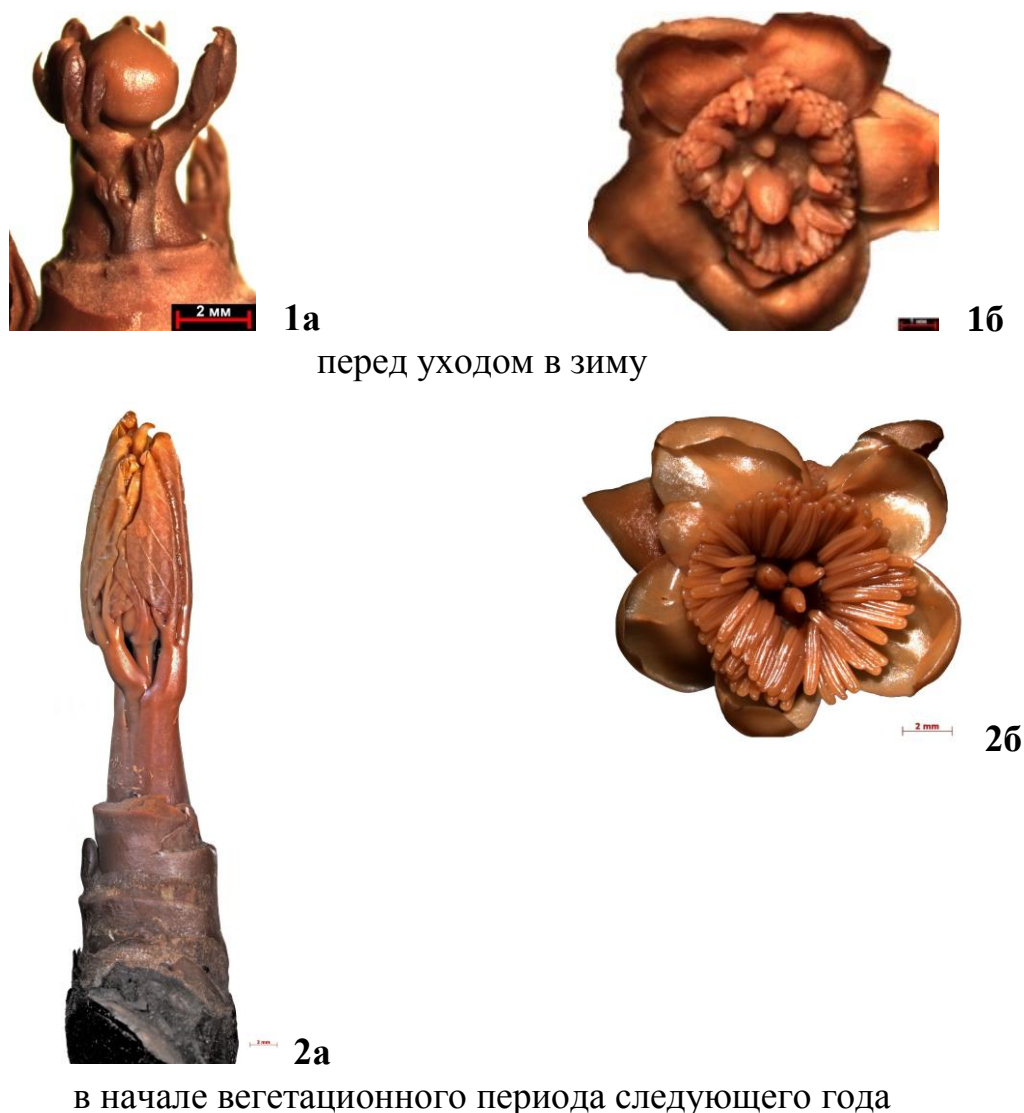


Рис. 29. Генеративные почки *P. obovata*: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

P. oreogeton с 2007 по 2009 гг. пребывал в вегетативном состоянии и начал цвести лишь с 2010 г. Перед уходом в зиму у этого вида в почках хорошо просматривается развитие пестичных органов (V этап органогенеза). Средний размер почек составляет 5,2×3,2 мм (рис. 30 1а-1б). В ранневесенний период зачатки пестика и тычиночные нити хорошо выражены (переход от V к VI этапу органогенеза). Средние размеры почек увеличиваются и составляют 8,8×5,8 мм.



1a

перед уходом в зиму



1б



2a

в начале вегетационного периода следующего года



2б

Рис. 30. Генеративные почки *P. oreogeton*: 1a-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2a- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

У *P. wittmanniana* перед уходом в зиму в почках просматривается развитие пестичных органов, пыльники хорошо выражены (V этап органогенеза). Средний размер почек составляет 6,2×3,2 мм (рис. 31).



1a

перед уходом в зиму



1б

Рис. 31. Генеративные почки *P. wittmanniana*: 1a-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху.

Среди изученных видов *P. mlokozewitschii* в местных условиях не переходил к цветению до 2013 г.



в начале вегетационного периода

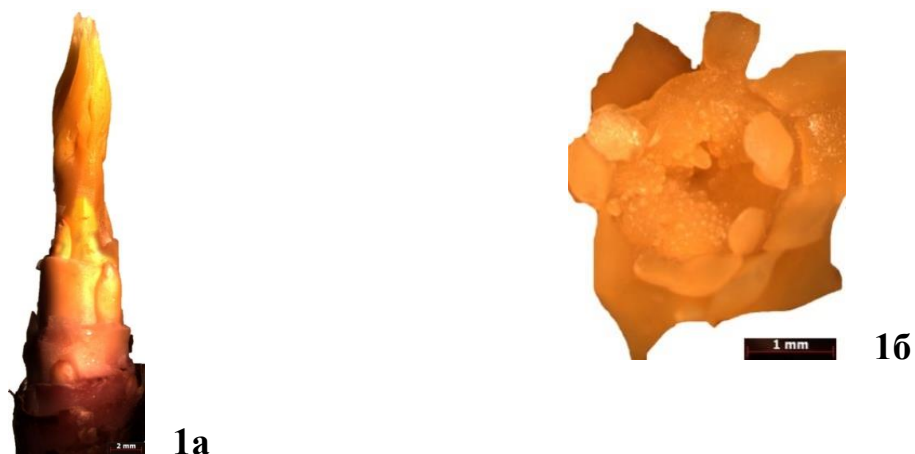
Рис. 32. Генеративные почки *P. mlokozewitschii*: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху.

Развитие зачаточных органов цветка в начале вегетационного периода у *P. mlokozewitschii* ближе к IV этапу – зачатки чашелистиков и лепестков, а также тычиночные бугорки слабо выражены. Средние размеры почек составляют 5,9×2,3 мм (рис. 32).

У *P. lactiflora* средние размеры зимующих почек 8,2×4,5 мм, почки находятся ближе к началу V этапа органогенеза. Интенсивное внутривершинное «доразвитие» апекса происходит в начале вегетационного периода (рис.33 2а-2б).

Ранней весной у *P. lactiflora* происходит увеличение размеров почек практически в полтора раза (11,0×6,0 мм), высота зачаточного побега увеличивается в 3 раза. Тычинки и пестик ярко выражены. Почки развиваются еще в пределах V этапа органогенеза. Данный вид являлся модельным для сравнения особенностей органогенеза

сортовых травянистых пионов, поскольку большинство сортов получено с его участием.



перед уходом в зиму



в начале вегетационного периода следующего года

Рис. 33. Генеративные почки *P. lactiflora*: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

У сортов пионов представляет интерес изучение органогенеза образцов разных сроков цветения, с резко различными типами цветка — немахровым, японским и махровым.



перед уходом в зиму

в начале вегетационного периода следующего года

Рис. 34. Генеративные почки пиона японской группы сорта Mahogany: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а-вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

У сорта пиона Mahogany с простым немахровым цветком и имеющего более ранние сроки цветения среди исследуемых сортов (18-23 июня), почки возобновления с более дифференцированными генеративными органами (рис. 34), поскольку во взрослых цветках этого сорта, в отличие от большинства махровых сортов, имеются полноценные пестики и тычинки. Перед уходом в зиму дифференцированы чашелистики и тычинки, но пестиков пока не наблюдается (начало – середина V этапа). Почки этого сорта наиболее крупные (5,1×2,6 мм). Весной следующего года дифференцированные чашелистики, лепестки и пестики выделяются на фоне плотной массы тычинок (конец V этапа), размеры почек увеличиваются до 8,3×3,9 мм (рис. 34 2а-2б).

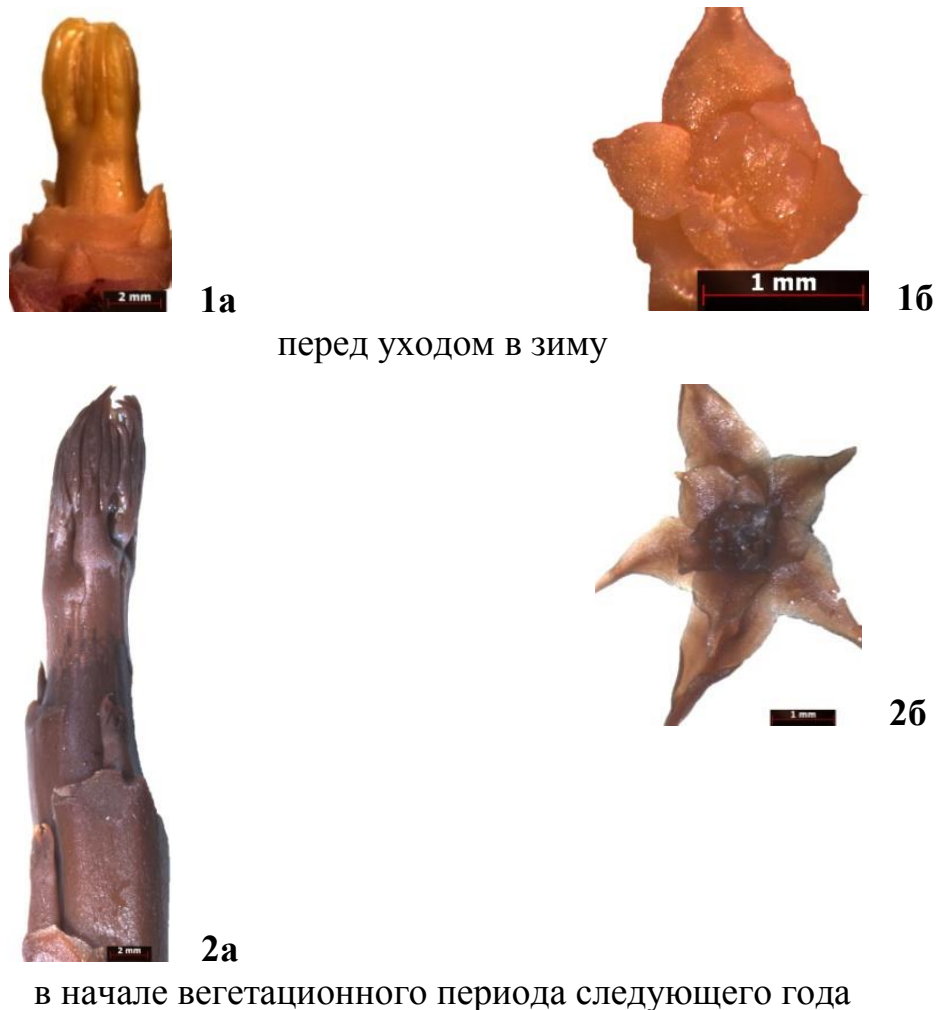


Рис. 35. Генеративные почки немахрового пиона японской группы сорта Неон: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

У пиона японской группы сорта Неон, зацветающего 23-25 июня, средние размеры зимующих почек составляют 4,5×2,3 мм, дифференциация соответствует завершению IV этапа - начальной стадии V этапа органогенеза (рис. 35 1а-1б). К началу вегетационного периода средние размеры почек незначительно увеличиваются – 5,9×2,5 мм, дифференциация конуса нарастания продолжается, зачаточный побег вытягивается более чем в 4 раза, но почки находится все еще в начале V этапа онтогенеза (рис. 35 2а-2б). Для данного сорта, как и для большинства других, в начале вегетационного периода характерен продолжительный рост генеративного побега в высоту и лишь затем появление бутона.



1a

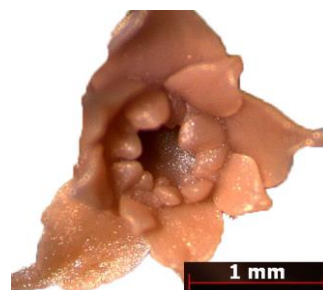


1б

перед уходом в зиму



1a



1б

в начале вегетационного периода следующего года

Рис. 36. Генеративные почки махрового полушаровидного сорта Laura Dessert: 1a-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху.

Сорт Laura Dessert, зацветающий в среднем 25 июня, можно считать переходным между собственно японскими и махровыми, что видно на микрофотографиях (рис. 36) и в цветении. Цветок этого сорта, согласно нашим наблюдениям и литературным данным (Разумова, 2006б), меняет форму в процессе цветения. В начале цветения – анемоновидный, затем корончатый, к концу цветения становится шаровидным. У этого сорта зачаточные органы цветка перед уходом в зиму находятся ближе к III этапу – сформирован лишь конус нарастания с зачаточными листьями (рис. 36). Средние размеры почек составляют $1,4 \times 0,5$ мм. В начале вегетационного периода генеративные почки этого сорта находятся уже в начале V этапа органогенеза, их размеры значительно увеличиваются до $8,2 \times 4,5$ мм, зачаточный побег сорта весной вытягивается более чем в 7 раз.

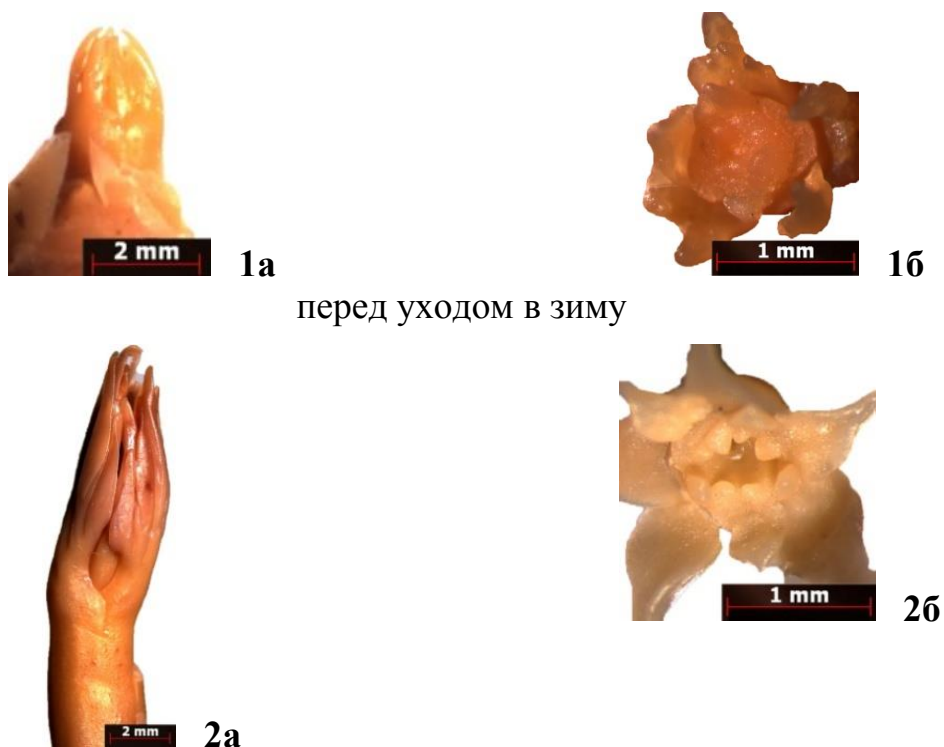


перед уходом в зиму

в начале вегетационного периода следующего года

Рис. 37. Генеративные почки пиона японской группы сорта Clemenceau: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а- вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

У сорта Clemenceau с махровым цветком и средними сроками цветения (конец III декады июня) перед уходом в зиму прослеживаются только слабо дифференцированные чашелистики (начало – середина IV этапа). Почки этого сорта в предзимье оказались наиболее мелкие ($1,1 \times 0,6$ мм). В начале вегетационного периода генеративные почки сорта Clemenceau находятся в конце IV этапа органогенеза, их размеры увеличиваются до $9,2 \times 5,0$ мм, высота зачаточного побега также значительно увеличилась (рис. 37).



перед уходом в зиму

в начале вегетационного периода следующего года

Рис. 38. Генеративные почки махрового розовидного сорта Lillian Gumm: 1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а-вид сбоку; 2б-конус нарастания, вид сверху.

Сорт Lillian Gumm имеет махровый тип цветка, цветение среднепозднее (I декада июля). В предзимье слабо дифференцированы зачатки чашелистиков и лепестков, что больше соответствует окончанию IV этапа органогенеза. Зимующие почки этого сорта довольно мелкие из изученных и их средние размеры составляют 1,5×1,0 мм. В начале вегетационного периода средние размеры почек значительно увеличиваются до 7,6×6,3 мм, просматриваются многочисленные зачатки лепестков, дифференциация тычинок и пестиков слабо выражена – начало V этапа (рис. 38).

Сорт Solange с махровыми очень плотными цветками и поздним сроком цветения (II декада июля). Генеративные почки сорта Solange перед уходом в зиму слабо дифференцированы на зачатки чашелистиков и лепестков, что больше соответствует окончанию IV этапа органогенеза (рис. 39 1а-1б). Средние размеры составляют 3,3×2,1 мм. В начале вегетационного периода дифференцированные чашелистики и лепестки уже четко выделяются

(начало V этапа). Средние размеры увеличиваются до 11,1×4,1 мм.



Рис. 39. Генеративные почки пиона японской группы сорта Solange :
1а-вид сбоку; 1б-конус нарастания, вид сверху; 2а - вид сбоку;
2б-конус нарастания, вид сверху.

Учитывая способность видов пионов, как рано отрастающих и рано зацветающих растений, развиваться при невысоких и относительно невысоких положительных температурах, дифференциация конуса нарастания может продолжаться до момента промерзания почвы на глубину, на которой находятся почки возобновления, а затем продолжаться весной, задолго до отрастания побегов на поверхность.

Наиболее дифференцированными в предзимье и в самом начале вегетационного периода оказались генеративные почки сорта Mahogany с простыми не махровыми цветками (имеющие полноценные пестики и тычинки) и зацветающего в более ранние сроки.

Наименее дифференцированными оказываются генеративные почки сортов с махровыми цветками, относящиеся к розовидным или полушаровидным (Clemenceau, Lillian Gumm, Solange) и имеющие средние, среднепоздние и поздние сроки цветения. Свойственное многим махровым

сортам отсутствие в раскрытых цветках явной генеративной сферы (пестики, тычинки) объясняет малую степень их дифференциации в почках. Однако следует отметить, что у махровых пионов, как у большинства декоративных культур с подобными цветками, махровость достигается за счет превращения в лепестки значительной, иногда всей массы тычинок. Поэтому только отсутствие явно выраженной массы тычиночных бугорков (в отличие от апексов большинства видовых пионов) в данном случае не должно свидетельствовать о слабой дифференциации.

Среднее положение занимают сорта, цветущие чуть позже раннего Mahogany, это сорт японской группы Neon и сорт Laura Dessert, цветок которых меняет форму в процессе цветения (в начале цветения – анемовидный, затем корончатый, к концу цветения становится шаровидным).

Таким образом, дифференциация зимующих почек возобновления и их состояние в ранневесенний период у изученных видов и сортов пионов достаточно четко отражают дальнейшие ритмы цветения и позволяют прогнозировать последовательность зацветания.

На рис. 40 на примере трех видов пионов разного географического происхождения и экологической приуроченности показано, как внутрипочечное развитие генеративных побегов пионов преобладает по продолжительности над внепочечным и продолжается в условиях Новосибирска 21-22 месяца, а также как некоторые визуально фиксируемые феноритмы соотносятся с этапами органогенеза.

Все изученные виды пионов в процессе исследований показали высокую зимостойкость. Экстремальные зимовки 2007-08 гг. и 2008-09 гг. не оказали отрицательного воздействия на зимующие почки пионов. Дальнейшее развитие генеративных побегов в течение вегетационного периода 2008 г. проходило в последовательности, соответствующей предзимней дифференциации конусов нарастания. Весна и первая половина лета 2009 г. по своим гидротермическим характеристикам существенно

отличались от предыдущих лет. Аномально ранняя весна стимулировала очень раннее зацветание *P. tenuifolia*, сортовым же пионам не хватило набора тепла, генеративные побеги долго находились в состоянии бутонизации и их зацветание отмечено в среднем на 10 дней позже, чем обычно.

Темпы развития видов сохраняются в последующем вегетационном периоде: более развитые в предзимнем состоянии почки на следующий год зацветают раньше. Размер почек не связан с этапом органогенеза, на котором находится почка возобновления в предзимье. При отрастании весной *P. tenuifolia* с наиболее мелкими почками опережает вид местной флоры с самыми крупными зимующими почками *P. anomala*. Погодные условия жаркого и сухого лета оказались близки к естественным местообитаниям для *P. tenuifolia*, произрастающего в степных районах Юго-Восточной Европы. Самое позднее отрастание наблюдается у *P. lactiflora*, размеры зимующих почек которого, занимают среднее положение среди изучаемых видов.

У сортовых пионов состояние почек в предзимье и весенний период отражает принадлежность сорта к одной из садовых групп, связанных со строением цветка, а также указывает на принадлежность сорта к определенной группе по срокам цветения.

Самые крупные зимующие почки у сорта Clemenceau, самые мелкие – у Lillian Gumm. Размеры почек сортов Neon и Solange занимают среднее положение. Зависимости размеров почек от типа цветка (немахровый – махровый) не наблюдается. Наиболее крупные почки закладываются у сортов, имеющих крупные размеры цветка, например у сорта Clemenceau средний диаметр цветка составляет 20 см, а у сорта Lillian Gumm – 15 см.

Таким образом, изученные виды и сорта пионов разного эколого-географического происхождения можно использовать в сравнительных исследованиях феноритмики впервые вводимых в культуру в условиях лесостепи Приобья представителей данного рода.

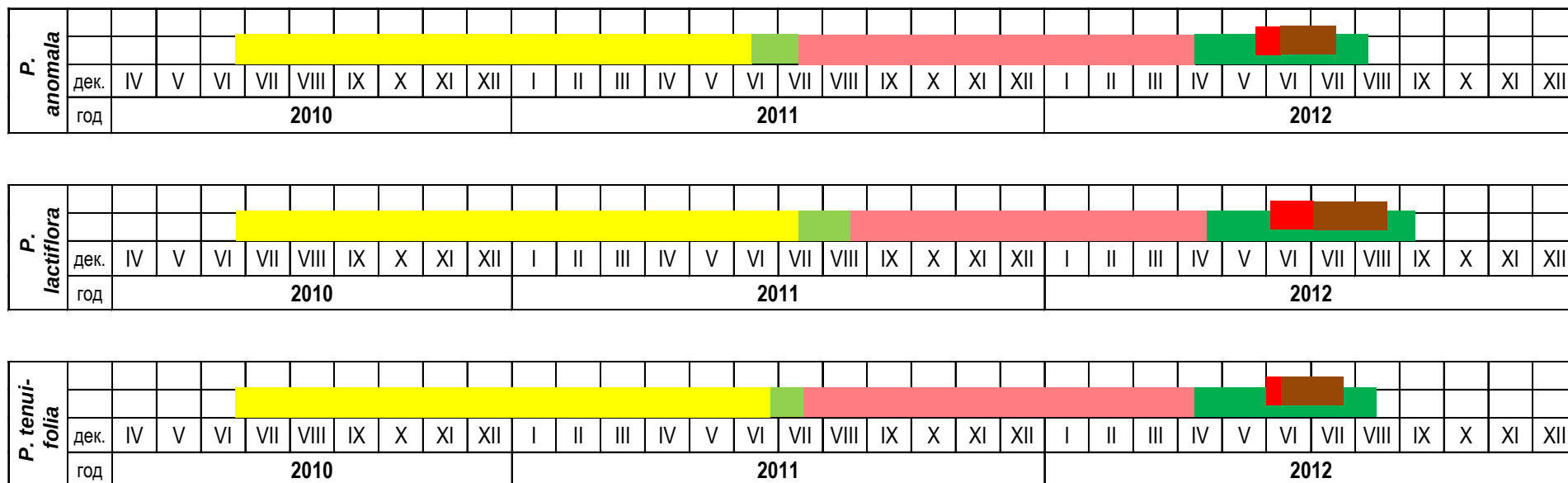


Рис. 40. Соотнесение фенологических спектров с этапами органогенеза генеративных побегов (2010-2012 гг.)

- (I – II этапы) – начало дифференциации конуса нарастания, формирование покровных чешуй;
- (III - IV этап) – формирование зачаточных листьев и дальнейший рост оси побега;
- (V –VIII этапы) – формирование цветка;
- (VI - XII этап) – вегетация (надземное, внепочечное развитие генеративного побега);
- (IX этап) – цветение;
- (X – XI) – плодоношение.

3.3. Особенности онтогенеза видов рода *Paeonia* L.

Под полным онтогенезом в настоящее время понимают генетически обусловленную последовательность всех этапов развития одной особи от семенной диаспоры до естественной смерти вследствие старения (Жукова, 1983; Смирнова, 1987) т. е. полное развитие генет (включая вегетативное потомство). Под генетой понимается все, что развивается после однократного полового процесса (Harper, 1977). Таким образом, онтогенез – это последовательный процесс перехода особи из одного онтогенетического состояния в последующее. В случае раннего отмирания особи или вегетативно возникшей диаспоры, предполагающий раннее отмирание особи, реализуется только часть генетической программы, и онтогенез будет неполным. Сокращенный онтогенез – такое развитие особей, когда реализуется только часть генетической программы. Он подразумевает пропуск отдельных состояний или периодов у особи. Продолжительность неполного и сокращённого онтогенеза определяется как суммарное биологическое время, измеряемое совокупностью только тех онтогенетических состояний, которые пройдены данной особью (Уранов, 1975; Жукова, 1995).

Онтогенетическое состояние в понимании А. А. Уранова (1967) – это этап онтогенеза особи, на котором она характеризуется рядом морфологических и физиологических признаков.

В XX веке, как в отечественной (Работнов, 1945), так и в зарубежной литературе (Harper, 1977; Silvertown, 1982 и др.) были предприняты попытки выделения стадий и классификация онтогенеза.

Т. А. Работновым (1950) сформулирована концепция дискретного описания онтогенеза растений. Им были выделены следующие онтогенетические состояния: 1. семя; 2. всходы; 3. ювенильные растения (молодые растения с листьями, отличающимися по размерам и форме от взрослых); 4. прематурные растения (переходное от ювенильных к взрослым); 5. растения с вегетативными органами взрослого типа, не

достигшие еще половозрелого состояния; 6. растения в генеративном состоянии; 7. вегетативные растения, утратившие в силу старости способность цвести и плодоносить.

В результате дальнейших исследований (Уранов, 1975; Воронцова, Гатцук, Егорова и др., 1976, Заугольнова, Жукова, Комарова и др., 1988) периодизация онтогенеза была детализирована и дополнена. Введено подразделение генеративного периода на молодое, средневозрастное и старое генеративное состояния, а в постгенеративном периоде выделены отмирающие особи. Также было описано еще одно состояние – скрытогенеративное (Шестакова, 1991).

Полный онтогенез многолетних растений включает 12 онтогенетических состояний. Для монокарпиков, включая однолетники, полный онтогенез завершается генеративным периодом, постгенеративный отсутствует. Поэтому число онтогенетических состояний у малолетников от 6 до 9.

Отнесение растений к тому или иному онтогенетическому состоянию производится на основе комплекса качественных признаков (Уранов, 1967, 1975). Наиболее существенными из них являются следующие: способ питания (связь с семенем), наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и способность особей к семенному или вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания, степень сформированности у особей основных признаков биоморфы. Жизненная форма растений, согласно определению И. Г. Серебрякова (1962, стр. 86), «это своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений, сложившийся в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям». Жизненные формы складываются под воздействием как благоприятных, так и неблагоприятных условий среды. Б. М. Козо-Полянский (1945) ввёл термин «биоморфа», употребляемый в настоящее время многими исследователями (Черемушкина,

2004; Денисова, 2006 и др.) как синоним «жизненной формы». Говоря о биоморфе, или жизненной форме того или иного растения, имеют в виду нормально развитую особь средневозрастного генеративного состояния.

Для характеристики онтогенетических состояний, выделенных на основании качественных морфологических признаков, в онтогенетических исследованиях используют ряд дополнительных количественных (биометрических) признаков. В отличие от качественных признаков биометрические показатели на протяжении онтогенеза изменяются непрерывно. Изменения большинства из них описываются одновершинной кривой, максимум которой довольно часто приходится на средневозрастные генеративные растения. Таким образом, использование качественных и количественных признаков в периодизации полного онтогенеза растений позволяет рассматривать онтогенетическое состояние как узловой момент развития особи.

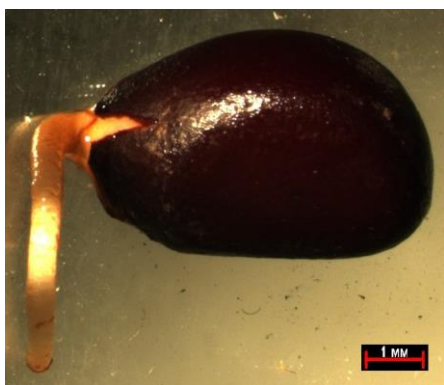
На основании вышеизложенных методических подходов, онтогенез изучаемых нами видов пионов был описан следующим образом:

Онтогенез растений семенного происхождения (за период исследований растения прошли в своем развитии латентный, прегенеративный период и вступили генеративный период).

Онтогенез *P. lactiflora*

Латентный период

Семена (se). Плод многолистовка, состоящая из 3-7 листовок, в листовке содержится от 6 до 12 семян. Семена овальной, почти шаровидной формы с плотно блестящей оболочкой. Цвет – тёмно-коричневый. Длина – 6,5 мм, ширина – 4,3 мм.



Пионы относятся к группе растений с замедленным прорастанием семян, для их семян характерен простой морфофизиологический эпикотильный покой (Б-В³) (Николаева,

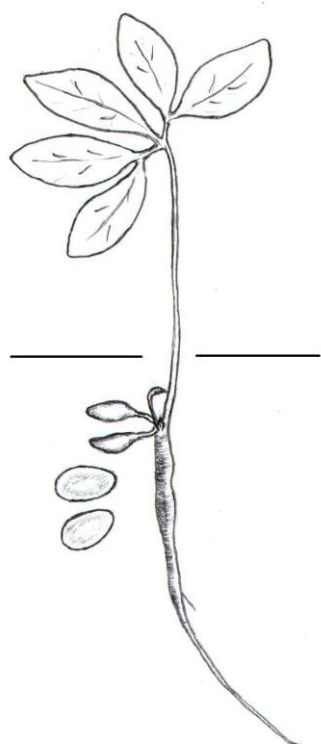
Рис. 41. Прорастание семени *P. lactiflora*

Разумова, Гладкова, 1985). После посева семян весной, прорастание начинается чаще всего только на следующий год, поэтому при проращивании в лабораторных условиях проводят двухэтапную стратификацию. В лабораторных условиях семена *P. lactiflora* прорастают через 4-4,5 месяца. Семена включают сравнительно крупный зародыш, довольно хорошо дифференцированный на осевую часть и постоянно скрытые кожурой мясистые семядоли. Однако, несмотря на крупность зародыша, объясняемое размерами самого объекта, по отношению к размерам семени – он достаточно мал, (1,30 x 0,60 мм), и, соответственно, семена нуждаются в дополнительном времени для доразвития зародыша, что можно проследить, наблюдая за посевами свежесобранных семян, которые давали всходы только через год в конце мая.

В прегенеративном периоде выделено 4 онтогенетических состояния:

Проростки (р). В лабораторных условиях прорастание семени начинается с появлением зародышевого корешка после 2-3-х недельного заложения опыта (рис. 41). Более подробно прорастание семян описано в разделе 4.5. Прорастание семян – подземное, что видно на рисунке 42, (также

на этом рисунке показана разрезанная пополам семенная кожура).



Проросток представляет собой моноподиально нарастающее розеточное растение с двумя сохраняющимися в семенной кожуре мясистыми семядолями, одним редуцированным и одним длинночерешковым дважды тройчатым ассимилирующим листьями и главным корнем. Редуцированный лист, как правило, не выходит из семенной кожуры (6-7 мм длиной), в отличие от прямостоячего длинночерешкового ассимилирующего листа (в среднем черешок 5 см длины). Длина листовой пластинки 2 см, ширина 4 см.

Рис. 42. Проросток
P. lactiflora

От четырех месяцев до одного года, нарастая верхушечной почкой, которая находится в субстрате, растения остаются в фазе проростка – связь с семенем сохраняется (рис.42). Терминальная (верхушечная) почка за счет контрактильной деятельности главного корня углубляется в почву, о чем свидетельствуют поперечные складки на главном корне.

Со второго года жизни растения на укороченной оси побега, как правило, формируется 1-2 ассимилирующих длинночерешковых листа, один из которых может быть недоразвитым. Главный корень утолщается и начинает ветвиться (рис. 43), связь растения с семядолями теряется, семядоли засыхают, семенная кожура опадает. Растения переходят в ювенильный период.



Рис. 43. Различия формы и размеров листа *P. lactiflora* у ювенильных растений и проростков (слева), а также средневозрастного генеративного растения (справа)

Ювенильное состояние (j). Ювенильное растение представляет собой моно- или симподиально нарастающее однопобеговое розеточное растение. Верхняя почка находится под землей. В ювенильном состоянии у растения увеличивается число листьев. На побеге поочередно разворачиваются один-четыре чешуевидных и один-два длинночерешковых дважды или трижды тройчатых ассимилирующих листа, один из которых может быть недоразвитым (0,2-2,7 см длиной). При моноподиальном нарастании с каждым годом верхушечная почка приближается все ближе к поверхности почвы и в конечном итоге может повредиться в зимний период морозом. При этом происходит смена нарастания с моноподиального на симподиальное. Далее растение может перевершиниваться ежегодно или неежегодно. Нами были замечены растения, у которых за 7 лет нарастание сохранялось моноподиальным, но, как правило, первое перевершинивание случается раньше. О возможной смене нарастания особи в прегенеративном периоде писали Р. П. Барыкина, Т. А. Гуланян, Т. В. Крычкова (1976а). По их данным, в четырехлетнем возрасте моноподиальное нарастание особи *P. lactiflora* часто сменяется симподиальным.

В пазухах всех листьев розеточного побега закладываются боковые почки. Почками возобновления оказываются те, которые сформировались в последних чешуевидных листьях (верхние более крупные чешуевидные листья). Нижележащие почки становятся спящими.

У более мощных ювенильных растений развивается второй наземный ассимилирующий лист, но намного меньше первого (0,2-2,7 см длиной).

В этом состоянии начинает формироваться каудекс. Он образован осью первичного побега и базальными частями побегов предыдущих приростов (при симподиальном нарастании).

На годичных приростах трогаются в рост придаточные корни, которые, также, как и главный корень могут ветвиться.

С годами как надземные, так и подземные структуры растения увеличиваются в размерах: ассимилирующие листья ювенильного растения становятся трижды тройчатыми и могут быть в среднем от 5 до 16 см шириной, от 2,5 до 8 см длиной, а черешок увеличивается в длину от 7 до 13 см. Главный корень может быть в среднем от 0,4 см до 1,2 см толщиной и 5-15 см длиной. Число боковых и придаточных корней увеличивается, корни веретеновидно утолщаются. Длительность состояния в среднем до 7 лет.

Имматурное состояние (im). Имматурное растение представляют собой симподиально нарастающее растение с одним (рис. 44), реже двумя, верхнерозеточными побегами. Побег базальный подземный укороченный, с 4-5 чешуевидными листьями. На оси надземной розеточной части разворачиваются два длинночерешковых листа. Редко у имматурного растения можно встретить третий лист, который если развивается, то не превышает 3 см длины. Верхнерозеточная часть формируется в результате резкого снижения деятельности терминальной почки. В результате снятия апикального доминирования побег дальше не разворачивается, что приводит к развитию боковой почки.

Побег невысокий – в среднем от 3,5 до 11 см высотой. Находящиеся на его оси ассимилирующие длинночерешковые трижды тройчатые листья возвышаются над верхушечной почкой в среднем на 18-20 см. Листовая пластинка в среднем 9-17 см шириной и 5-11 см длиной, черешок 6-9 см высотой.

Каудекс и корни утолщаются. На каудексе формируются придаточные корни. Боковые и придаточные корни веретеновидные (0,4 см толщиной) и разрастаются в длину до 9,8 см. Главный корень в среднем 9-15 см. длиной и 0,7-1,5 см. толщиной. Длительность состояния от 2-3 лет до 8-10 лет.

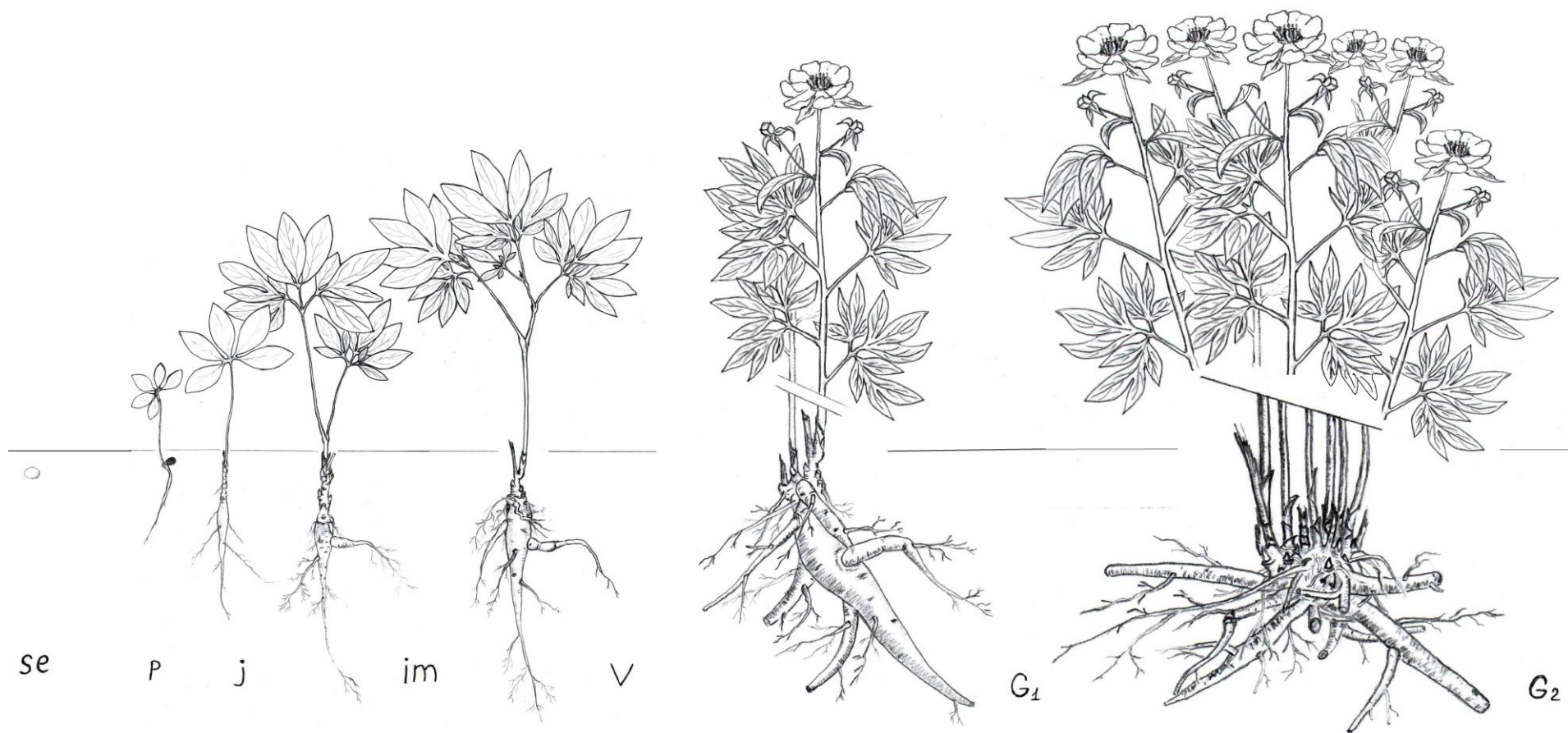


Рис. 44. Онтогенез *P. lactiflora*

Виргинильное состояние (v).

В виргинильном состоянии у растений формируется удлинённый побег, либо побег ветвится, и образуется куст. В первые 2-3 года растение формирует один, а затем 2-3 побега (в среднем 15-30 см. высотой), несущие по 3-5 чешуевидных (в среднем 0,5-3 см. длиной) и 4-6 мощных зелёных дважды или трижды тройчатых листа (листовая пластинка в среднем до 15-17 см длиной и 23-28 см шириной, черешок в среднем – 12 см). Форма и размеры листовой пластинки становятся характерными для взрослых растений.

В подземной сфере происходят изменения. Многолетние части каудекса разрастаются, расширяются и увеличиваются в размерах. На их поверхностях формируется большое число придаточных корней. Главный корень утолщается до 1,7 см в диаметре и достигает длины 25,4-30,2 см. В ряде случаев главный корень плохо различим среди придаточных и боковых корней. Корневая система разрастается в горизонтальном и косоортотропном направлениях.

В виргинильном состоянии растение может оставаться в среднем 5-6 лет.

В генеративном периоде описаны два онтогенетических состояния:

Молодые генеративные растения (g1). Особи этого состояния также представлены кустом. Из заложенных с осени генеративных почек в конце мая – начале апреля нового года, появляются, в среднем, до трёх удлинённых моноциклических генеративных побегов с очередным листорасположением. В мае появляются бутоны, а к июню растения зацветают.

Куст состоит из генеративных и вегетативных побегов.

У основания побега располагаются 6-8 чешуевидных листа в диапазоне 0,8-3,5 см. длиной. На генеративном побеге располагается в среднем 6-9 длинночерешковых ассимилирующих дважды или трижды тройчатых листа. Листовая пластинка нижних и срединных листьев более крупная (в диапазоне 16-20 см длиной и 26-32 см шириной, черешок в диапазоне – 10-12 см).

На цветущем побеге располагается от 1 до 5 бутонов, однако не все бутоны впоследствии могут перейти к цветению. Высота генеративных побегов в среднем 48-65 см, вегетативных в среднем 37-53 см. С образованием цветка прекращается рост побегов. Цветки обоеполые с белыми, иногда чуть розоватыми лепестками. Более подробно цветки описаны в разделе 4.3.

В сентябре побеги текущего года отмирают, а на их базальной части сохраняются почки возобновления (обычно по одной-две шт. на побег). У *P. lactiflora* почки крупные в среднем 8,2 см высотой и 4,5 см диаметром. В течение вегетации в пазухах зачаточных чешуевидных листьев основной почки закладываются почечки генераций последующих лет.

Главный корень веретеновидный, сильно утолщенный он очень плохо различим среди большого числа боковых и придаточных корней. К концу молодого генеративного состояния у некоторых особей на главном корне можно заметить появление признаков разрушения тканей. Длительность молодого генеративного состояния составляет от 4 до 10 лет.

Средневозрастное генеративное состояние (g2). В кусте увеличивается число генеративных побегов (около 10 шт.). На них формируются от 1 до 7 цветков. Соцветие *P. lactiflora* – закрытый фрондулезный щиток. Венчик 12-17 см в диаметре, состоит из 9-13 лепестков. Период цветения продолжительный.

Побеги и листья становятся более мощными и крупными (рис. 45). На побеге располагается чешуевидные листья с почками возобновления (до 5 на побег) и около 10 срединных зеленых дважды или трижды тройчатых листа. К осени почки возобновления, как правило, уже сформированы до генеративной сферы. Листовая пластинка зеленых листьев в среднем до 23-25 см длиной и 34-38 см шириной, черешок в среднем до 13-15 см.



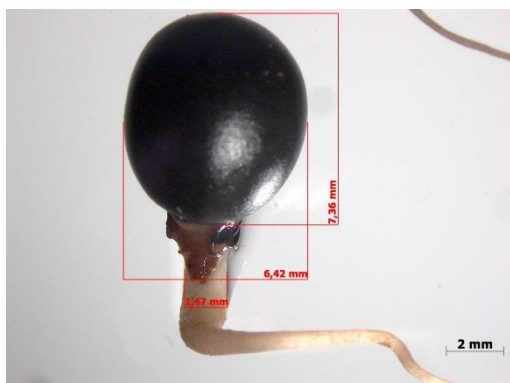
Рис. 45. *P. lactiflora* в средневозрастном генеративном состоянии и самосев

Главный корень, как правило, сохраняется, однако у некоторых растений он не различим среди других корней и начинает разрушаться. Растение с таким главным корнем продолжает полноценное развитие, т.к. поступление питательных веществ осуществляется за счёт боковых и придаточных корней.

Онтогенез *P. anomala*

Онтогенез *P. anomala* очень схож с онтогенезом *P. lactiflora*.

Семена (se). Латентный период представлен покоящимися семенами.



Многолистовка состоит из 3-5 листовок. Семена *P. anomala* овальные, почти круглые, блестяще-чёрные, глянцевые, гладкие, с коричневым заметным овальным рубчиком. Длина семян в среднем составляет 6,71 мм, ширина – 4,91мм. Для

Рис. 46. Прорастание семени *P. anomala*

P. anomala также как и *P. lactiflora* характерен простой морфофизиологический эпикотильный покой ($B-B_3$) (Николаева и др., 1985).

Зародыш в семенах сравнительно крупный, но по отношению к размерам семени – он достаточно мал (1,30 x 0,50 мм). При посеве свежесобранных семян, всходы появлялись только через год в начале мая. В лабораторных условиях прорастание семян длилось до 4-5 месяцев.

В прегенеративном периоде выделено 4 онтогенетических состояния:

Проростки (р). Прорастание также подземное, начинается с прорывания семенной кожуры зародышевым корешком и его удлинения (рис. 46). Проросток представляет собой моноподиально нарастающее розеточное растение с двумя сохраняющимися в семенной кожуре мясистыми семядолями (рис. 47), одним редуцированным и одним длинночерешковым ассимилирующим листом и главным корнем.

На поверхности почвы появляется только один длинночерешковый с надрезанными заостренными долями ассимилирующий лист (в среднем длина листа 2,5 см, ширина 4,5, черешок 5-7,5 см), второй лист редуцирован (7-8 мм длиной), он вместе с семядолями остается в семенной кожуре, также как у *P. lactiflora*.

От полутора года до двух лет, нарастая верхушечной почкой, растения находятся в фазе проростка. Наблюдая за проростками *P. anomala* в естественных местообитаниях, Р.М. Малышева (1975) также заметила, что на второй год жизни они могут сохранять связь с семенем.

На 1-2 год жизни происходит потеря связи с семенем (семядоли засыхают), и растения переходят в **ювенильное онтогенетическое состояние (j)** (рис. 48).

Ежегодно на поверхность почвы выходит только один ассимилирующий лист. С началом фотосинтеза происходит увеличение подземной части растения, формируются корни третьего порядка, главный корень уже достигает 3-4 см длиной.



Рис. 47. Онтогенез *P. anomala*

Ювенильная особь *P. anomala* – это моноподиально или симподиально нарастающее розеточное растение. Розеточный побег несет один – четыре чешуевидных листа, один длинночерешковый ассимилирующий. Корневая система смешанная, придаточные корни образуются на укороченной подземной части побега. На главном корне развиваются боковые корни.

Ювенильные растения могут различаться по сложности рассечения листа и его размерам, длине черешка, размеру почек, по способу нарастания, сформированности подземной части растения, длине и толщине основного корня, ветвлению главного корня, календарному возрасту (рис. 48).

У *P. anomala*, также как и у *P. lactiflora*, на первых укороченных метамерах побега находятся чешуевидные листья, в пазухе которых формируются почки возобновления. Ассимилирующий лист имеет следующие размеры: ширина от 4,5 до 13 см, длина от 2,5 до 8,5 см, черешок от 4,5 до 8 см.

В этом состоянии начинается формироваться каудекс в результате утолщения базальной части побега. Процесс формирования каудекса схож с процессом, описанным у особей *P. lactiflora*.

Переход от моноподиального нарастания к симподиальному, также как у особей *P. lactiflora*, зависит от повреждения верхушечной почки в зимний период. Далее растение может перевершиниваться ежегодно или не ежегодно.

В ювенильном состоянии как надземная, так и подземная части растений увеличиваются в размерах. Главный корень достигает 5-15 см длиной и 0,4-1,2 см в диаметре, с каждым годом его диаметр увеличивается. Число боковых и придаточных корней увеличивается, корни веретеновидные.

Длительность состояния в среднем до 7 лет, но по данным Е.Л. Нухимовского (1997), может длиться до 16 лет.



Рис. 48. Ювенильные растения *P. anomala*

Имматурное состояние (im). Имматурное растение *P. anomala*, также как и *P. lactiflora*, представляет собой симподиально нарастающее верхнерозеточное растение с четырьмя-пятью чешуевидными листьями и двумя длинночерешковыми ассимилирующими листьями. Иногда у имматурного растения разворачивается третий ассимилирующий мелкий лист (около 1,5-3 см длиной). Высота побегов достигает 7-13 см.

В подземной сфере корневая система (главный, боковые и придаточные корни) увеличивается и разрастается. На невысоком выходящем на поверхность почвы побеге формируются под землей придаточные корни. На формирование надземной розетки в имматурном состоянии *P. anomala* также указывают Р.П. Барыкина, Н.В. Чубатова (2007а). Зеленые листья возвышаются над материнским побегом на 8-15 см. Листовая пластинка колеблется от 8 до 20 см шириной и 7-12 см длиной,

черешок 6-9 см высотой, при этом рассеченность листа уже более сложная, чем в ювенильном состоянии (рис. 49). Каудекс образован, как и в случае с *P. lactiflora*, базальными частями прошлогодних побегов.

Главный утолщенный веретеновидный корень в среднем 9-20 см. длиной и 0,5-1,3 см. в диаметре, боковые и придаточные корни также веретеновидные, утолщаются до 0,4 см в диаметре и разрастаются, достигая в длину в среднем 9,8 см. Нередко они могут достигать размеров главного корня. В таком состоянии растения могут сохраняться на протяжении 5-8 лет, по данным Е.Л. Нухимовского (1997), до 25 лет.



Рис. 49. Имматурное растение *P. anomala*

В **виргинильном состоянии (v)** растение *P. anomala* представляет собой стержнекорневую каудексовую кустистую биоморфу с запасующими веретеновидными корнями (рис. 47). Побегообразование и формирование биоморфы подобны особям *P. lactiflora* с некоторыми метрическими различиями.

В первые 2-3 года растение формирует один удлиненный побег (15-30 см высотой), в последующие годы 2 и даже 3 побега (третий укороченный с плохо сегментированными листьями) несущие на своих осях 3-5 чешуевидных листа (1-3 см длиной) и 4-6 мощных длинночерешковых ассимилирующих трижды тройчатых перисторассеченных листа (листовая пластинка около 13 см длиной и 22 см шириной, черешок – 11 см).

В подземной сфере главный корень 15-20 см длиной и также в ряде случаев плохо заметен в разветвленной корневой системе.

В виргинильном состоянии растение может оставаться 5-6 лет, по данным Р.П. Барыкиной и Н.В. Чубатовой (2007а), в природных условиях это состояние затягивается до 12-15 лет.

Генеративный период

У **молодых генеративных растений (g1)** на поверхность почвы выходят 1-3 удлинённых побега (в среднем 50-60 см высотой), несущие 5-6 чешуевидных (в среднем 0,7-4 см длиной) и 6-8 ассимилирующих длинночерешковых листьев. Листья, развивающиеся на высоте 25-30 см, имеют трижды тройчатые перисторассечённые листовые пластинки (в среднем 20 см длиной и 31 см шириной, черешок в среднем – 12 см длиной), листья в области соцветия меньшим размером они тройчато перисторассечённые (в среднем 12 см длиной, 17 см шириной, черешок 2,5-4 см). Верховые листья при бутонах, как правило, менее рассечённые, без черешков.

Побег заканчивается одним бутоном, который не всегда развивается в цветок. Цветки обоеполые с пурпурно-розовыми лепестками. Более подробно цветки описаны в разделе 4.3.

Главный корень увеличивается в длине (в среднем 25-35 см) Придаточные корни, за счёт накопления питательных веществ, утолщаются.

У *P. anomala* почки возобновления крупные, в среднем 8,6 см высотой и 5,1 см диаметром.

Длительность молодого генеративного состояния составляет от 4 до 10 лет, по данным Е.Л. Нухимовского (1997), до 30 лет.

В **средневозрастном генеративном состоянии (g2)** растение *P. anomala* представляет собой хорошо развитый куст – около 10 генеративных побегов. Побеги в среднем 55-70 см высотой, несут один цветок. На побеге разворачиваются в среднем 5-6 чешуевидных листьев и 7-9 ассимилирующих зелёных листьев с трижды тройчатой перисторассечённой пластинкой (в среднем 22 см длиной и 35 см шириной, черешок в среднем – 12 см длиной).

В подземной сфере каудекс толстый с большим числом придаточных корней. Главный корень на данном этапе, у различных экземпляров, может сохраняться.

Длительность средневозрастного генеративного состояния составляет,

по данным Е.Л. Нухимовского (1997), до 30-60 лет, а онтогенез *P. anomala* в природных местообитаниях продолжается до 150-160 лет.

Как показали наши многолетние исследования, у всех изученных видов пионов до настоящего времени (средневозрастное генеративное состояние) отсутствовала способность к естественному вегетативному размножению.

Особенности покоя и прорастания семян пионов, которые более подробно будут рассмотрены в главе 4.2, и последующий длительный прегенеративный период не позволяют широко рекомендовать семенной способ размножения. Поэтому для ускоренного размножения видов пионов с целью их сохранения *ex situ* нами проводилось искусственное вегетативное размножение посредством деления куста.

У растений вегетативного происхождения были отмечены следующие особенности онтогенетического развития.

Раметы отделяли от растений, находящихся в завершающей стадии молодого или в начальной стадии средневозрастного генеративного состояния. Деление куста проводилось с третьей декады августа по вторую декаду сентября. Около трети запасяющих корней, имеющих горизонтальное или косоортотропное расположение, травмировалось или утрачивалось при выкопке и делении. По числу побегов и сформированных в их основании почек возобновления, раметы имели сходство с растениями семенного происхождения на разных стадиях виргинильного состояния.

Дальнейшие наблюдения за онтогенезом вегетативно размноженных растений показали, что если рамета имела 1-2 почки возобновления, то растение находилось в прегенеративном периоде последующие два сезона вегетации, если 3-5 почек – прегенеративный период продолжался только один сезон. Особенности развития рамет в первой половине вегетационного периода (на следующий после деления материнского куста год) показаны на рис. 50-51.



Рис. 50. Рамета *P. tenuifolia* с 1-ой почкой возобновления



Рис. 51. Рамета *P. tenuifolia* с 4-мя почками возобновления

У видов *P. anomala* и *P. obovata* отмечены единичные случаи зацветания крупных посадочных единиц (не менее пяти почек возобновления) непосредственно на следующий (после осенней посадки) вегетационный период.

На молодых генеративных растениях в первый год цветения образовывалось 1-2 цветка (*P. anomala*, *P. obovata*, *P. tenuifolia*, *P. oreogeton*), а у *P. lactiflora* не более 3-х.

Следует отметить, что при естественном семенном размножении подземная часть с почками возобновления формируется на оптимальной глубине – при искусственной посадке расположение почек относительно поверхности почвы может быть не соблюдено, и растениям потребуется дополнительное время на формирование подземной структуры куста.

ГЛАВА 4. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *PAEONIA* L.

4.1. Методические подходы к изучению репродуктивной биологии растений

Изучение биологии цветения и плодоношения, а также биологии опыления и оплодотворения представляет большой теоретический и практический интерес в исследовании растений-интродуцентов.

При изучении репродуктивной биологии хозяйственно ценных растений существенное внимание уделяется особенностям, которые могут использоваться при составлении селекционных программ, в первую очередь, – процессам цветения и опыления. Эти исследования подразумевают также описание строения цветка и соцветия изучаемого объекта (Серафимов, 1970; Петрова, 1977; Петров, Погорелов, 1987; Григорьева, 1990 и др.), в том числе и пионов (Kumazawa, 1935; Федоров, Артюшенко, 1975; Xi, 1984; Wang, Zhang, 1991; Шамров, 1997; Sang et al., 2004; Tamura, 2006).

Процессы цветения и опыления достаточно подробно изучены у некоторых представителей семейств *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Roaceae*, *Violaceae* (Пономарев, 1960, 1970; Пономарев, Русакова 1968; Тюрина, 1978; Верещагина, Новоселова, 1997; Старшова, Баранникова, 1998; Елисафенко, 1999). Из вышеназванных работ, методика изучения цветения и опыления растений А.Н. Пономарева (1960) применяется довольно часто.

В исследованиях репродуктивной биологии конкретных объектов зачастую требуются уточнения терминологии. Например, цветением зачастую называют этап развития цветка от раскрытия венчика до его увядания (Левина, 1981). Впрочем, нередко цветки, лишенные околоцветника; также известно клейстогамное цветение (закрытое); кроме того, в цветках с хазмогамным цветением пыльники могут раскрываться еще в бутоне (протерандрия), как у пионов (Немирович-Данченко, 1979, 1981).

И хотя визуальным показателем цветения удобно считать раскрытие венчика и его увядание, пыльники могут раскрываться еще в бутоне, а рыльце может остаться жизнеспособным после опадания венчика. Поэтому,

согласно Р.Е. Левиной (1981), самым надежным – биологическим и визуальным – показателем окончания цветения является засыхание пыльников и рылец, даже при сохранении не увядшего венчика.

Под опылением обычно понимают перенос пыльцевых зерен на рыльце пестика (Лотова, 2010). Некоторые исследователи (Фегри, Пэйл, 1982) в процессе опыления выделяют три этапа: 1) освобождение пыльцы из «мужской» сферы цветка, 2) перенос ее в женскую сферу, 3) успешное помещение пыльцы на воспринимающую поверхность рыльца и прорастание пыльцевого зерна. За опылением следует оплодотворение.

Зачастую из-за отсутствия разделения типов и способов опыления происходит некоторая путаница в понятиях и терминах, связанных с опылением. Например, автогамия в разных источниках может означать – опыление в пределах одного цветка; – перенос пыльцы без посредников, – и самооплодотворение. В классических работах по экологии опыления различают два типа опыления – самоопыление, или автогамия и перекрестное опыление (ксеногамия) и несколько способов опыления. Если пыльца переносится в пределах цветка или одной особи, то в этом случае происходит самоопыление.

Различают разные формы самоопыления: автогамию, когда рыльце опыляется пыльцой того же цветка, гейтоногамию, когда рыльце опыляется пыльцой других цветков той же особи, и, наконец, клейстогамию, когда самоопыление происходит в закрытых, нераскрывшихся цветках.

Если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то в этом случае происходит перекрестное опыление, которое свойственно большинству цветковых растений, в том числе и пионам, что подтверждает Е.Н. Немирович-Данченко (1979). Однако, есть данные, что у пионов также присутствует и самоопыление (Первухина, 1970).

Перекрестное опыление возможно следующими способами:

- с помощью насекомых (энтомофилия) – что присуще пионам. На всех видах и сортах пионов мы наблюдали работу насекомых (пчел, жуков, шмелей, муравьев) по сбору пыльцы. Благодаря тычиночной природе (Карташова, 1962) стаминодиальный диск пионов выделяет нектар, который

также привлекает насекомых;

- птиц (орнитофилия); летучих мышей (хироптерофилия). Есть мнение, что на родине древовидные пионы опыляются птицами и летучими мышами, с этим связывают причину возникновения стаминодиального диска, выполняющего защитную функцию для предохранения семязачатков от поедания (Немирович-Данченко, 1981);

- агентов неживой природы – ветра (анемофилия) и воды (гидрофилия).

Существуют и более детальные подразделения, например, внутри энтомофилии: мелитофилия – опыление пчелами, миофилия – опыление мухами и др. Энтомофилия и анемофилия зачастую сочетается. У пионов пыльца может попадать на рыльца также и при колебании цветков ветром (Немирович-Данченко, 1979).

В отечественной литературе известны работы по вопросам биологии цветка, экологии цветения и опыления растений, а также об эволюционном формировании цветка (Пономарев, 1960; Тюрина, 1978; Храмова, 1986; Шамров, 2008 и др.), в том числе связанные с исследованиями пионов (Жгенти, 1969; Горобец, 1976; Немирович-Данченко, 1979, 1981; Успенская, 1981; Верещагина, 2003; Разумова, 2006а, 2006б; Логачева, Прудковский, Ефимов, 2007; Ефимов, Косенко, Зайцева, 2007; Ефимов, 2008; Марко, Шевченко, 2008; Пунина, Мордак, Тимухин, 2011). Изучение эмбриологии пионов привело к открытию особого среди всех покрытосеменных эмбриогенеза (Яковлев, Иоффе, 1957).

В конце прошлого века в исследованиях по репродуктивной биологии выделилось направление «антэкология». Это экология цветения и опыления, рассматривающая воздействие на процесс опыления всей совокупности экологических факторов, включая их взаимодействие (Пономарев, 1970; Левина, 1981; Елисафенко, 1999 и др.; Годин, 2000, 2004).

Как уже отмечалось ранее, подавляющее большинство растений приспособлено к перекрестному опылению. Для этого у них возникли различные приспособления, а именно самое разнообразное распределение полов, функциональная однополовость, протандрия и протогиния.

Еще одним способом размножения растений, вызывающим большой интерес исследователей, является апомиксис. Отмечено, что очень многие виды способны размножаться бесполосеменным путем, причем многие апомиктичные виды и роды чрезвычайно полиморфны (Хохлов, 1958; Поддубная-Арнольди, 1964).

Склонность к апомиксису у растений-интродуцентов позволяет надеяться на получение выровненного потомства у наиболее ценных форм.

Одним из критериев успешности интродукции является способность к семенному размножению в новых условиях произрастания. Поэтому особое внимание уделяется изучению плодоношения и семенной продуктивности интродуцентов.

Существует несколько определений плода. По Н.Н. Кадену (1947), плод есть то, что возникает из гинецея одного цветка вследствие оплодотворения или партенокарпии. Но известно, что не все типы плодов образуются только из гинецея, в его формировании часто принимают участие и другие части цветка (существует, например, такое понятие как «ложный плод»). А.Л. Тахтаджян (1948) является сторонником широкого понимания плода, трактуя плод как результат видоизмененного цветка, а не только гинецея. Чаще всего используют определение Р.Е. Левиной (1987): «Плод – это видоизмененный вследствие оплодотворения (или апомиксиса) гинецей одного цветка с прирастающими или сохраняющимися при гинецее другими частями цветка и соцветия».

В вопросах классификации плодов большее предпочтение отдается генетической классификации плодов, изложенной в работах Н.Н. Кадена (1947; 1961), А.Л. Тахтаджяна (1948) и Р.Е. Левиной (1961), согласно которым плоды делятся по признаку взаимного срастания плодолистиков и характера плацентации, классификации по морфологическим характеристикам (Артюшенко, Федоров, 1986; Дымина, Черемушкина, 2003).

К основным типам плодов относятся апокарпии (образовавшиеся из нескольких свободных или одного плодолистика) и ценокарпии (образовавшиеся из сросшихся плодолистиков). Кроме основного

карпологического понятия «плод», используют такие понятия, как плодик, мерикарпий и членик плода. Под плодиком понимают часть апокарпного плода, которая образуется из одного пестика.

У семейства *Raeoniaceae* апокарпные плоды, относящиеся к листовковым плодам – многолистовки. Данный плод представляет собой совокупность несросшихся между собой листовок, каждая из которых возникает из отдельного плодолистика. Отдельную листовку ряд авторов (Гоби, 1921; Каден, 1965; Левина, 1987) называют плодиком. При редукции числа плодолистиков до одного многолистовка превращается в листовку (или однолистовку). У разных видов пионов может быть различное число листовок в многолистовке – от одной до восьми. Листовка вскрывается по брюшному шву – сутуроцидно.

Визуальными критериями завязывания плодов можно считать увеличение размеров завязи или засыхание венчика. Полное созревание плода сопровождается утратой метаболической связи его с материнским растением. Для фазы начала созревания характерны начало раскрытия или распада плода, легкость опадения при прикосновении, а также окраска и консистенция (Левина, 1981).

Под процессом плодоношения понимают этап репродуктивного цикла от завязывания плодов до их полного созревания (поспевания). Следует сразу отметить, что по отношению к семенам термины «созревание» и «поспевание» неравнозначны, хотя многие их считают синонимами. Спелыми следует называть сформированные неповрежденные семена, утратившие метаболическую связь с материнским растением. Зрелые семена – это спелые семена, вышедшие из покоя. Такое уточнение необходимо, так как известно, что неспелые семена способны прорасти и неверно относить эти семена к зрелым (Артюшенко, Федоров, 1986).

Плодоношение – гораздо более длительный этап развития в сравнении с цветением. В процессе созревания плода выделяются несколько фаз, соответствующих фазам спелости семян. Сроки наступления отдельных фаз и их продолжительность определяют ритм плодоношения, свойственный

тому или иному виду.

В раскрывающихся многолистках пионов, которые часто к моменту созревания окрашены в бордовые цвета, находятся черные, темно-синие или коричневые семена. Внутри листовка может быть также окрашена ярко-малиновым цветом, как например у *P. obovata*, что в сочетании с не развившимися ярко-красными семенами создает контраст для темно-синих спелых семян, которые в процессе хранения становятся почти черными. Существует мнение (Малышева, 1975; Немирович-Данченко, 1981), что такое выделение цветом семян в плодах служит для привлечения птиц – этим обеспечивается распространение семян и расселение растений.

В процессе интродукции важно определить оптимальную фазу сбора плодов для получения в дальнейшем семян с высокой всхожестью и, возможно, с более коротким периодом покоя. Для этого также необходимо выделить четкие визуальные критерии. Способность к прорастанию семени во многом определяется его строением и свойствами покровов. В литературе имеются данные, что недозревшие семена пионов прорастают лучше зрелых, вероятно, оболочка семян к моменту дозревания становится более плотной и является дополнительным барьером для прорастания (Auten, 1949; Иванова, 1969).

Особое место в семеноведении интродуцированных растений занимают изучение семенной продуктивности, биологии прорастания, а также посевных и продуктивных качеств семян.

При изучении семенной продуктивности по методике И.В. Вайнагий (1974) различают потенциальную (ПСП) семенную продуктивность (число семязачатков на один генеративный побег) и реальную (РСП) семенную продуктивность (число зрелых полноценных семян на один побег). У некоторых видов с крупными семенами и относительно небольшим их количеством на растении продуктивность рассчитывается на особь. В ряде случаев полезно выделять условно-реальную (УРСП) семенную продуктивность (число завязавшихся семян на один побег), чтобы выявить, насколько влияют в дальнейшем абиотические и биотические (например, насекомые-вредители) факторы на показатели реальной семенной

продуктивности (Ходачек, 1970, 1978). На основании данных ПСП и РСП рассчитывается коэффициент семинификации.

Таким образом, на современном этапе при изучении репродуктивной биологии вводимых в культуру (или сохраняемых *ex situ*) видов и форм растений необходимы исследования в области антропологии, цитоэмбриологии, сравнительной морфологии, а также физиологии покоя и прорастания семян.

4.2. Биология цветения и плодоношения пионов

Цветение видов и сортов пионов обычно характеризуется как раннелетнее. В зависимости от метеорологических условий начала вегетационного периода в условиях ЦСБС период цветения у всех изученных видов (за исключением *P. lactiflora*) происходил в пределах II декады мая – II декады июня. У *P. lactiflora* и сортов травянистых пионов цветение наблюдалось в пределах I декады июня - II декады июля (гл. 3.1.).

В процессе интродукции видов и сортов пионов в течение 2007-2012 гг. были выявлены следующие особенности:

На бутонах за 3-4 дня до наступления фазы цветения появляются капли сладкой жидкости различного размера; они выделяются гидатодами чашелистиков и привлекают множество муравьев.

В теплые солнечные дни наблюдается обильное нектаровыделение; пионам в основном свойственна мелитофилия – шмели и пчелы, собирая пыльцу и нектар, осуществляют перекрестное опыление, но также цветки пионов посещаются жуками и муравьями.

Продолжительность цветения одного цветка *P. anomala* и *P. tenuifolia* 3-4 дня, *P. obovata* 5-6, *P. lactiflora* 6-8 дней. Как показывает анализ литературных данных (Разумова, 2006а, 2006б) и наши исследования, в условиях Новосибирска сохраняется тенденция, согласно которой продолжительность жизни одного цветка степного вида *P. tenuifolia*

существенно короче, чем у *P. lactiflora* – вида, обладающего широким ареалом, произрастающего в более гумидных областях.

У *P. anomala* в пасмурную или дождливую погоду раскрытие цветков задерживается. При ясной и сухой погоде в дневное время суток происходит быстрое высыпание пыльцы, и уже на второй день цветения пыльцевые мешки засыхают и скручиваются. Стаминодийный диск, выделяющий ароматный нектар при теплой погоде, является дополнительным приспособлением к перекрестному опылению – привлекает насекомых-опылителей. Пыльца однородная, ежегодно показывает высокую фертильность (более 80%), имеет хорошую жизнеспособность. Пыльцевые зерна эллипсоидные, трехбороздные.

Для изучения фертильности и жизнеспособности пыльцы пионов нами использовалась методика З.П. Паушевой (1970), согласно которой фертильность определяется ацетокарминовым окрашиванием. Жизнеспособность пыльцы связана со способностью мужского гаметофита к росту на соответствующих тканях пестика или питательных средах. Соответственно, показатели фертильности (собственно зиготический потенциал пыльцевого зерна) оказываются выше, чем показатели жизнеспособности (в лабораторных условиях на этот показатель значительно влияют составы искусственных питательных сред).

Согласно нашим исследованиям (табл. 5, 6), наибольшее количество фертильной (99,9%) и жизнеспособной (96,7%) пыльцы образуется у вида, интродуцированного из местной флоры (*P. anomala*). Наименьшая фертильность (70,0%) и жизнеспособность (6,7%) свежесобранной пыльцы среди исследованных видов выявлена у *P. tenuifolia*. Возможно, это связано с ранними сроками зацветания данного вида – в этот период в большинстве лет дневные температуры достаточно высоки, однако ночные температуры с учетом недостаточно глубоко оттаявшей почвы гораздо ниже, нередки заморозки.

Таблица 5

Фертильность пыльцы видов и сортов травянистых пионов

Вид, сорт	Фертильность, %		
	Мин.	Среднее	Макс.
<i>P. anomala</i>	85,7*	92,9	99,9
<i>P. lactiflora</i>	87,5	91,3	95,0
<i>P. tenuifolia</i>	70,0	79,1	88,1
<i>P. obovata</i>	66,7	76,2	85,7
<i>P. cv. Bonanza</i>	88,0	91,2	94,3
<i>P. cv. Marechal Mac Mahon</i>	66,7	76,8	86,8
<i>P. cv. Laura Dessert</i>	48,3	65,4	82,5
<i>P. cv. Elsa Sass</i>	41,9	51,0	60,0

Примечание: * – процент выполненных, интенсивно окрашенных пыльцевых зерен.

Среди сортов высокая фертильность (94,3%) пыльцы наблюдается у сорта Bonanza. Наименьшая фертильность у сорта Elsa Sass (41,9%), что может быть связано, в том числе, и с разной степенью махровости данных сортов. У более махрового сорта Elsa Sass может быть сильнее выражена редукция мужского гаметофита.

Особенности ацетокарминового окрашивания пыльцевых зерен видов и сортов представлены на рис. 52-53, а также в приложении 2.

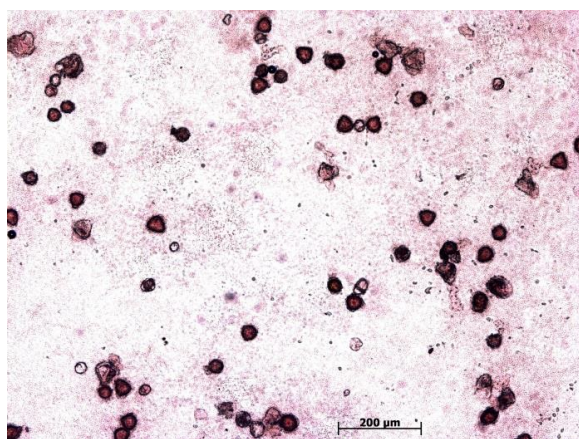


Рис. 52. Фертильность пыльцы *P. obovata*

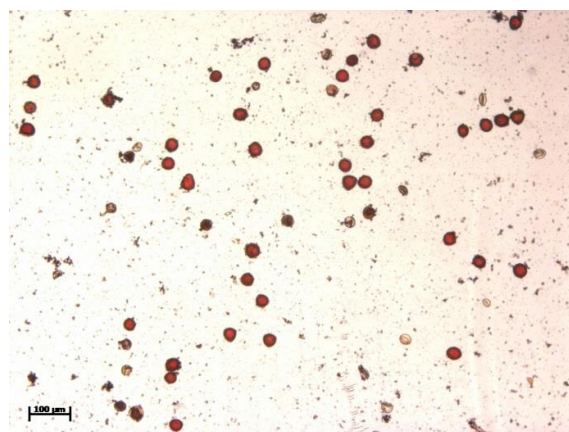


Рис. 53. Фертильность пыльцы *P. cv. Bonanza*

Исследования показали, что наиболее активно пыльца видов пионов прорастает на питательной среде с 30% содержанием сахарозы. При сборе пыльцы и хранении в эксикаторе с хлористым кальцием в течение месяца, сохраняется высокая жизнеспособность (у некоторых видов в лабораторных условиях прорастает до 95,4 % пыльцевых зерен).

Таблица 6

Жизнеспособность пыльцы видов пионов в зависимости от сроков хранения

Вид	Содержание сахарозы в питательной среде, %											
	Свежесобранная пыльца				Пыльца после месяца хранения				Пыльца после года хранения			
	10	15	25	30	10	15	25	30	10	15	25	30
<i>P. anomala</i>	87,2*	63,0	73,8	96,7	84,5	61,7	72,1	95,4	8,2	9,6	12,1	28,3
<i>P. lactiflora</i>	57,5	60,0	66,7	93,3	55,0	58,6	65,6	92,8	7,1	8,3	10,2	26,3
<i>P. tenuifolia</i>	6,7	15,0	13,6	25,0	4,6	13,0	11,3	22,8	1,2	3,3	2,1	6,9
<i>P. obovata</i>	23,8	15,0	26,7	28,6	20,3	14,5	23,8	25,7	5,2	5,1	7,4	8,6

Примечание: * – процент проросших пыльцевых зерен.

При хранении пыльцы в данных условиях в течение года ее фертильность остается приблизительно на том же уровне, что и после месяца хранения (91,4%), но при этом жизнеспособность пыльцы снижается более чем на 75 % - на питательной среде прорастает лишь около 20% пыльцевых зерен (Кузнецова, 2009).

У интродуцируемых видов жизнеспособность и фертильность пыльцы значительно ниже в сравнении с видом местной флоры *P. anomala*, что может свидетельствовать о том, что эколого-климатические условия района интродукции снижают развитие мужского гаметофита. Тем не менее, сохранение высокой жизнеспособности пыльцы большинством видов в течение месяца во многом перекрывает несовпадения в периодах цветения и, следовательно, видовые пионы могут использоваться в селекции в качестве

отцовских форм (зацветающие позднее сортовые пионы перспективны, как материнские формы).

Примечательно, что у сортовых пионов пыльца хорошо прорастает на средах с меньшим содержанием сахарозы (рис. 54-55). Так, у сортов *Laura Dessert* и *Marechal Mac Mahon* свежесобранная пыльца наиболее активно прорастала на среде с 25% содержанием сахарозы - 70,0% и 15,8%, соответственно.

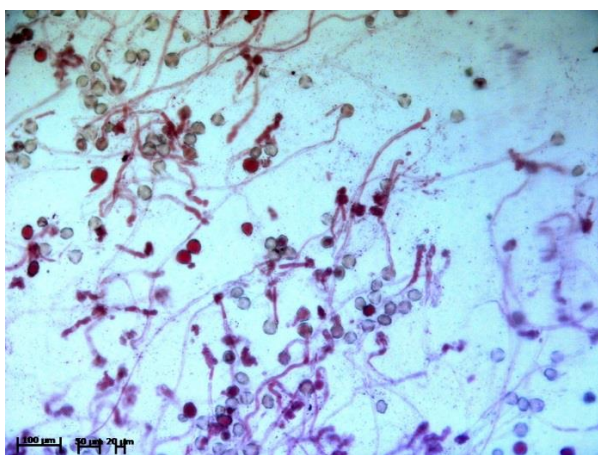


Рис. 54. Жизнеспособность пыльцы *P. lactiflora* (содержание сахарозы 30%)



Рис. 55. Жизнеспособность пыльцы *P. cv. Laura Dessert* (содержание сахарозы 30%)

Рыльце у видов пионов созревает в полураскрывшемся бутоне и способно воспринимать пыльцу спустя 2 дня после раскрытия околоцветника.

По некоторым данным (Немирович-Данченко, 1981) пионы проявляют способность к автогамии, несмотря на хорошо выраженные качества энтомофила. Этому отчасти способствуют муравьи и мелкие жуки.

Нами исследовались особенности плодов и семян пионов, образующихся в результате ксеногамии.

Получение выполненных семян в условиях культуры с 2007 по 2012 г. отмечено у *P. anomala*, *P. hybrida*, *P. obovata* и *P. lactiflora* – ежегодно, у *P. tenuifolia* и *P. oreogeton* – в большинстве лет изучения, (с 2013 г. – у *P. mlokozewitschii*).

Семена пионов без ариллуса и придатков (Артюшенко, 1990). Семена *P. lactiflora* овальные, неправильной формы, коричневые, матовые, гладкие, средних размеров, со светло-коричневым заметным прямоугольным рубчиком, кожура толстая с большим липидным слоем кутикулы, эндосперм бело-желтоватый.

Семена *P. obovata* округлые, темно-синие, гладкие, блестящие, при хранении становятся угольно-черными, матовыми, шероховатыми, со светло-коричневым или розовым мелким овальным рубчиком, поверхность кожуры тонкая, эндосперм желтоватый.

Семена *P. oreogeton* округлые, темно-синие, блестящие, с маленьким розовым рубчиком, поверхность кожуры тонкая, гладкая, эндосперм малиново-красный.

Семена *P. anomala* округлые или овальные, черные, блестящие, гладкие, голые, со светло-коричневым небольшим рубчиком, эндосперм белый.

Семена *P. hybrida* очень похожи на семена *P. anomala*, но более округлые.

Семена *P. tenuifolia* вытянутые, прямые, черные или коричневые, блестящие, с длинным узким выпуклым светло-коричневым рубчиком, эндосперм желтоватый.

Семена *P. mlokosewitschii* округлые, сине-черные, блестящие, гладкие, несколько не ровные, с маленьким светло-коричневым рубчиком, эндосперм белый.

Для семян были характерны следующие параметры (табл. 7). Максимальная масса 1000 семян отмечена у *P. mlokosewitschii* и *P. lactiflora*, минимальная – у *P. hybrida*. Максимальные размеры семян выявлены у *P. lactiflora*, минимальные – у *P. anomala*.

Таблица 7

Биометрические показатели семян пионов

Вид	Показатель	Мин.	Макс.	Среднее ± ошибка среднего
<i>P. mlokosewitschii</i>	масса 1000 семян, г	100,0	150,0	124,2±5,3
	длина семени, мм	6,2	7,9	7,4±0,1
	ширина семени, мм	4,1	6,3	5,5±0,1
<i>P. lactiflora</i>	масса 1000 семян, г	106,0	118,7	112,7±1,3
	длина семени, мм	6,0	8,1	7,1±0,1
	ширина семени, мм	4,8	7,1	5,8±0,1
<i>P. obovata</i>	масса 1000 семян, г	65,3	72,7	68,3±0,8
	длина семени, мм	5,4	7,8	6,4±0,1
	ширина семени, мм	3,9	5,8	4,7±0,1
<i>P. oreogeton</i>	масса 1000 семян, г	57,3	70,7	65,1±1,5
	длина семени, мм	40,3	60,9	50,3±0,8
	ширина семени, мм	30,8	53,2	40,4±0,1
<i>P. anomala</i>	масса 1000 семян, г	75,3	88,0	83,0±1,5
	длина семени, мм	0,7	8,0	6,7±0,2
	ширина семени, мм	0,5	6,2	4,9±0,2
<i>P. hybrida</i>	масса 1000 семян, г	57,3	66,0	61,7±0,9
	длина семени, мм	4,6	7,4	6,6±0,1
	ширина семени, мм	3,9	5,5	4,7±0,1
<i>P. tenuifolia</i>	масса 1000 семян, г	65,3	94,0	88,9±2,5
	длина семени, мм	4,8	7,8	6,8±0,2
	ширина семени, мм	3,2	6,2	4,3±0,2

При изучении индивидуальной изменчивости установлено, что масса 1000 семян и ширина семени *P. mlokosewitschii*, длина семени – у *P. anomala* и ширина семени у *P. tenuifolia* обладают средней степенью изменчивости, т.к. коэффициент вариации колеблется от 10,1 до 19,5 %, ширина семени у *P. anomala* обладает значительной изменчивостью ($C_v=24,7\%$).

Самые высокие показатели реальной семенной продуктивности (210-585 шт./особь) и коэффициент семинафикации (43-65%) имеет местный вид

P. anomala. У *P. obovata* подсчет семенной продуктивности облегчают осенью ярко-красные неоплодотворенные семязачатки, неосыпающиеся, остающиеся на растениях.

Возможности сохранения видов *Raeonia* в культуре ограничиваются низкой всхожестью семян (Николаева, 1982). Для представителей данного рода одной из причин, препятствующих быстрому прорастанию семян, являются малые размеры слабо дифференцированного зародыша (Цингер, 1951).

В наших исследованиях даже в самых крупных семенах, присущих виду *P. lactiflora*, зародыши чрезвычайно малы (рис. 56).

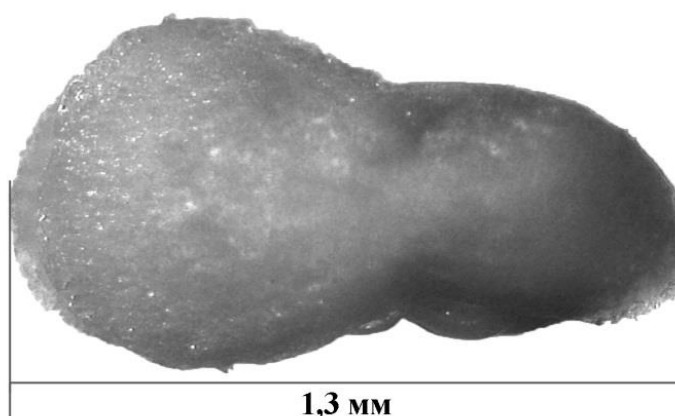


Рис. 56. Извлеченный из семени зародыш *P. lactiflora*.

Для видов с недоразвитым зародышем ранее было установлено, что характер прорастания семян зависит от размера зародыша: «чем больше отношение длины зародыша к длине эндосперма, тем выше при данных условиях всхожесть» (Валишина, Цингер, 1952). Для прорастания таких семян установлена необходимость либо прерывистой двухэтапной стратификации не менее двух месяцев, либо посев осенью незрелыми (Иванова, 1969; Македонская, 1984; Николаева, Разумова, Гладкова, 1985).

Завершающим этапом наших исследований репродуктивной биологии

видов рода *Raeonia* было изучение особенностей покоя и прорастания семян.

Литературные данные по срокам прорастания для отдельных видов пионов неполны и часто противоречивы. По классификации типов покоя, разработанной М.Г. Николаевой с коллективом авторов (Николаева, Разумова, Гладкова, 1985), для семян пионов характерен простой морфофизиологический эпикотильный покой (Б-В³₃). Отличие данного типа от физиологического или обычного морфофизиологического покоя, в котором физиологический механизм торможения действует на гипокотиль и корешок зародыша, состоит в том, что тормозится рост эпикотиля. Для преодоления этих причин требуется двухэтапная стратификация. На первом этапе, при комнатной или несколько более высокой температуре в семенах происходит доразвитие, и образуется корешок. Второй этап должен проходить при пониженной температуре, так как только после этого возможно прорастание побега.

В пределах рода обнаружены существенные различия по типам покоя семян, как у отдельных видов, так и в пределах одного вида. В зависимости от эколого-географического происхождения пионов, особенности покоя и прорастания могут значительно различаться:

У *P. lactiflora* и *P. witmanniana* семена нуждаются в двухэтапной стратификации: I – при 18-30°C в течение 1-2,5 месяцев для созревания зародыша и прорастания, II – при 5-7°C в течение 2-7°C в течение 2-3,5 месяцев для устранения покоя эпикотиля (Иванова, 1967, 1969; Македонская, 1984).

Условия прорастания *P. anomala* такие же, как у *P. lactiflora*. Имеются сведения, что семена прорастают после стратификации только при 2°C. Характеризуются высокой грунтовой всхожестью при посеве осенью незрелыми или после 1 года сухого хранения (Иванова, 1967, 1969; Лубягина, 1980; Беляев, 1984).

Семена *P. hybrida* нуждаются в двухэтапной стратификации: I – при 12°C в течение 5-6 месяцев для созревания зародыша и прорастания, II – при 5°C для устранения покоя эпикотиля (Иванова, 1967, 1969).

Семена *P. obovata* и *P. oreogeton* рекомендуется собирать через 60-75 суток после отцветания и высевать в 1-2-ю декаду августа или подвергать двухэтапной стратификации: I – при 18/23°C в течение 3-4 месяцев для созревания зародыша и прорастания, II – при 5-7°C в течение 2-7°C в течение 2-3 месяцев для устранения покоя эпикотиля (Македонская, 1984).

Семена *P. tenuifolia* нуждаются в двухэтапной стратификации: I – при 18-20°C или лучше при 12/30°C в течение 5 месяцев для созревания зародыша и прорастания, II – при 5°C для устранения покоя эпикотиля (Иванова, 1967, 1969).

Подобные данные не приведены для изучаемого нами кавказского вида – *P. mlokozewitschii*, однако, как и для *P. witmanniana* также произрастающего на Кавказе, относящегося к той же секции *Flavonia*, по всей видимости требуется двухэтапная тепло-холодная стратификация.

Нами были проведены исследования лабораторной и полевой всхожести свежесобранных семян некоторых изученных видов пионов.

Как оказалось, лабораторная всхожесть у *P. anomala* – 33%, у *P. lactiflora* – 42%. Семена прорастали, в среднем, через 7 недель, но дальнейшее прорастание происходило замедленно, когда проросток достигал длины 4 мм, его рост прекращался. Таким образом, при проращивании без второго этапа (холодной стратификации), устраняющего покой эпикотиля, процесс прорастания затормаживался на длительный срок. Эту интересную особенность – торможение прорастания семян при 20°C наблюдали и другие исследователи (Иванова, 1978).

Полевая всхожесть, при условии естественной стратификации в зимний период, была намного выше лабораторной (без двухэтапной стратификации):

у *P. anomala* – 49%, у *P. lactiflora* – 75%. Массовое прорастание семян происходит весной на второй (а не на следующий) год после посева. Данные других исследователей совпадают с нашими – при осеннем посеве семян пионов полевая всхожесть составляет 50-80% (Цингер, 1951).

Учитывая такие достаточно высокие показатели полевой всхожести, для сохранения генофонда пионов в культуре мы рекомендуем, в первую очередь, подзимний посев. Параллельно необходимо проведение многофакторных лабораторных опытов по подбору режимов стратификации.

В целом, проблемы, связанные с семенным размножением пионов, не лимитируют возможности их интродукции, в том числе в условия резко континентального климата. Для таких растений, которым присущ длительный прегенеративный период онтогенеза, вегетативное размножение оказывается предпочтительнее. Еще одной ценнейшей биологической особенностью пионов является их долговечность, способность длительное время произрастать на одном месте без признаков старения и партикуляции. Эта способность, наряду с эффектным цветением, и делает пионы столь популярными, в отличие от тех видов декоративных растений, которым необходимо постоянное омоложение за счет выращивания сеянцев в питомниках. Тем не менее, углубленные исследования репродуктивной биологии пионов были необходимы в связи с обоснованием перспектив использования их в селекции.

Современная селекционная работа с дикорастущим видовым и гибридным сортовым генофондом пионов проводится в трех основных направлениях:

- 1) Выведение пионов с более ранними (среди изучаемых нами объектов к их числу относится *P. tenuifolia*) и более поздними сроками цветения, чем у существующих сортов.

- 2) Выведение травянистых пионов с желтой окраской цветка (в нашей

коллекции – *P. witmanniana* и *P. mlokozewitschii*).

3) Создание новой группы гибридных пионов путем скрещивания древовидных (кустарниковых) форм (среди изучаемых нами объектов – *P. suffruticosa*) с травянистыми пионами (достаточно хорошо представленными в коллекции ЦСБС).

Как уже было сказано выше, ежегодно завязывающие в условиях культуры семена *P. anomala*, *P. hybrida*, *P. obovata* и *P. lactiflora* могут использоваться в гибридизации при соблюдении приемов хранения пыльцы раннецветущих представителей до начала цветения сортов травянистых пионов. Следует учесть тот факт, что цветение *P. lactiflora* происходит практически одновременно с цветением ранних и средних сортов травянистых пионов.

Основной проблемой при селекционной работе с травянистыми пионами, как и при работе с другими культурами с махровыми и густомахровыми цветками, у которых часть репродуктивных органов значительно метаморфизировалась или утратилась, является пониженная способность к образованию полноценных семян. Выделение сортов, способных образовывать полноценные семена благодаря сохранившимся в махровых цветках нормально развитым пестикам и тычинкам имеет, в связи с этим, большое значение.

При изучении коллекции гибридных пионов проводился отбор сортов с высоким завязыванием полноценных семян от свободного опыления, перспективных для использования в качестве материнских форм. Было отмечено, что в местных условиях у сортов пионов формируются крупные семена, масса одного семени, в зависимости от сортовой принадлежности, колеблется в пределах 0,14-0,22 г.

Как показали наши исследования, сортовые пионы по способности образовывать полноценные семена разделились на три группы:

Akron, Bonanza, Bu-Te, Inspectoure Lavergne, Carrara, Clemenseau, Cora Stubbs, Laura Dessert, Laura Calsy, Marechal Mac Mahon, Mahogany, Monblan, Neon, Nigricans, Rea China, Fairy, Elisabeth B. Browning, Сюрприз, Эльбрус завязывают плоды и формируют полноценные качественные семена.

Lillian Gumm, Solange плоды завязывали, но полноценные семена формировались не всегда, что связано с более высокой махровостью цветков.

У сортов Westerner, Вулкан, Mons. Jules Elie и Памяти Гагарина плоды завязываются, но полноценных семян не образуется.

Наиболее высокие показатели семенной продуктивности были у сортов японской группы (Akron, Bu-Te, Neon), что обусловлено строением цветка – наличием пестиков, в отличие от многих сортов махровых пионов. На молодых генеративных растениях данных сортов завязалось от 52 до 134 полноценных семян. Это свидетельствует о возможности проведения селекционной работы с сортами, относящимися к разным садовым группам. Среди остальных особо выделяются сорт Bonanza – около 150 семян с одного растения и сорта Mahogeny и Monblan (около 50-60 семян). У некоторых сортов (Westerner и др.) завязывание семян было единичным.

4.3. Морфологические особенности репродуктивных органов представителей рода *Paeonia* L.

К репродуктивным органам растений относятся цветки, плоды и семена. В наших исследованиях мы придавали большое значение морфологическим описаниям цветков и семян пионов, поскольку первично интродуцируемый материал был получен из естественных местообитаний. Планируется, что эти характеристики помогут в дальнейшем распознавать спонтанные гибриды. Кроме того, знание особенностей строения репродуктивных органов вводимых в культуру растений имеет большое значение для дальнейших работ в области селекции.

У видов, представленных наибольшим числом образцов и находящихся в интродукционном эксперименте наиболее продолжительное время, были выявлены следующие морфологические особенности цветков:

У *P. lactiflora* образуется от 1 до 7 цветков на побеге, включая верхушечный цветок и цветки на паракладиях. Венчик *P. lactiflora* 12-17 см в диаметре, состоит из 9-13 лепестков. Период цветения продолжительный, что морфологически обусловлено строением соцветий с осями до четвертого порядка включительно.

У *P. tenuifolia* цветки одиночные, редко 2 цветка на побеге. Венчик *P. tenuifolia* 18-20 см в диаметре, состоит из 8-10 лепестков. Начало цветения проходит одновременно или несколько раньше, чем у местного вида *P. anomala*, и всегда менее продолжительное.

У *P. anomala* цветки одиночные. Венчик 9-11 см в диаметре, состоит из 5-12 лепестков. Чашечка *P. lactiflora* и *P. anomala* содержит 4-6 кожистых чашелистиков, не равных, разной формы и величины. У *P. tenuifolia* чашечка состоит из 4-5 чашелистиков.

Цветки у представителей рода *Paeonia* спиральные или спироциклические, состоящие из чашелистиков, лепестков, плодолистиков и тычинок, расположенных в строго определенном порядке, имеющих различную степень варьирования (Ефимов, 2008). Соответственно, нами были проведены измерения таких параметров, как длина и ширина верховых листьев, чашелистиков, лепестков, пыльников, рылец и др. Следует отметить, что уровень изменчивости биометрических показателей цветка значительно различается:

Очень высоким уровнем изменчивости у *P. tenuifolia* обладает длина верховых листьев ($C_v=40,9\%$), их размер изменяется от 0,5 до 1,6 см.

Высокая изменчивость ($C_v=30,6-35,8\%$) отмечена: для ширины

верховых листьев у *P. lactiflora* и *P. anomala*; у *P. anomala* – длина верховых листьев, число лепестков; у *P. tenuifolia* – ширина пыльника.

Повышенный уровень изменчивости ($C_v=22,5-28,4\%$) выявлен: у *P. lactiflora* для ширины лепестка, длины верховых листьев и длины тычиночных нитей на периферии; у *P. tenuifolia* – ширины верховых листьев.

Средний уровень изменчивости ($C_v=12,8-20,1\%$) установлен для: длины тычиночных нитей в центре у *P. lactiflora*, *P. tenuifolia* и *P. anomala*; у *P. lactiflora* – для длины лепестка, длины чашелистиков в центре, ширины чашелистиков в центре, длины пыльника, длины рыльца, длины завязи; числа тычинок, числа лепестков; ширины лепестка у *P. tenuifolia* и *P. anomala*; – ширины чашелистиков в центре, длины пыльника, длины тычиночных нитей на периферии; длины рыльца; числа завязей – у *P. anomala*.

Остальные биометрические показатели цветка (ширина завязи, общее число чашелистиков, диаметр венчика, диаметр чашечки, ширина рыльца) обладают **очень низким и низким уровнями изменчивости** ($C_v=1,8-3,6\%$) что указывает на их особую значимость при работе с гибридами.

Более детально варьирование биометрических показателей цветков *P. lactiflora*, *P. tenuifolia* и *P. anomala* представлено в приложении 3,4.

Андроцей и гинецей изученных видов характеризуется следующими морфологическими особенностями:

Андроцей в протандричных цветках полимерный, тычинки многочисленные, их число: 175-274 штук – у *P. lactiflora*, 183-194 штук – у *P. anomala*, а *P. tenuifolia* насчитывает 310-320 тычинок. Пыльники желтого цвета, продолговатые, разделены узким связником, экстрозные, при вскрытии закручиваются по спирали (рис. 57), средняя длина пыльников *P. lactiflora* – 0,7 см.; *P. anomala* – 0,4 см.; *P. tenuifolia* – 0,5 см. Гинецей циклический, апокарпный, включает 3-5 мясистых плодолистиков, покрытых опушением (*P. tenuifolia*, *P. anomala*) или голых

(*P. lactiflora*). Рыльце практически сидит на плодолистике. Железистые волоски на поверхности рыльца выделяют слизь, которая прочно удерживает пыльцу.

В основании гинецей окружен мясистым стаминодиальным диском тычиночной природы выделяющим нектар, который источает приятный аромат. Стаминодиальный диск относится к характерным признакам семейства.

По строению плодолистиков и пыльников своими размерами несколько выделяется *P. tenuifolia* (рис. 57, 58).

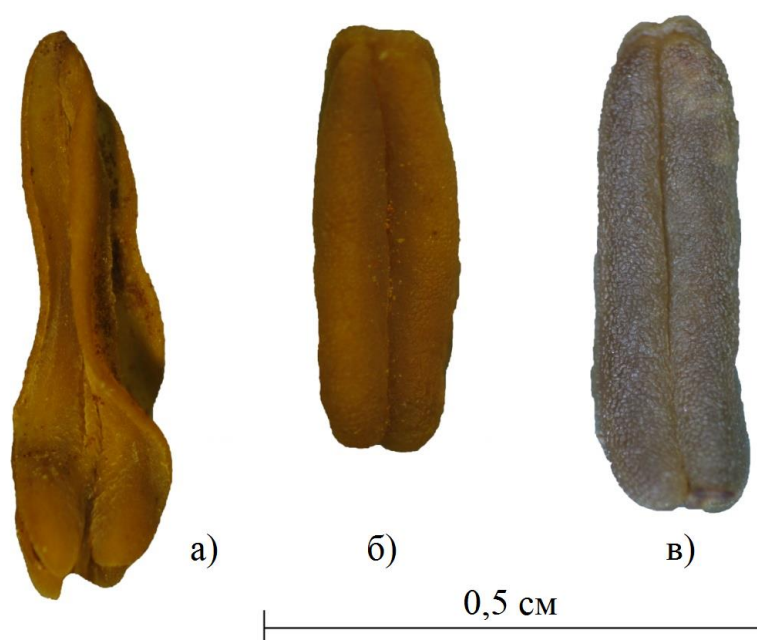


Рис. 57. Внешнее строение пыльников:
а). *P. lactiflora*, б). *P. tenuifolia*, в). *P. anomala*.

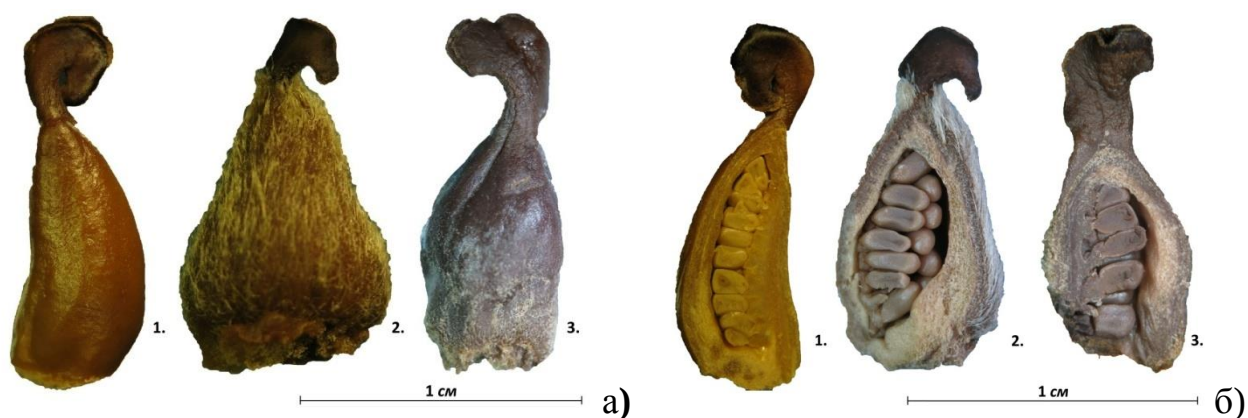


Рис. 58. Внешнее (а) и внутреннее строение плодолистиков (б):
1. *P. lactiflora*, 2. *P. tenuifolia*, 3. *P. anomala*.

Возможно, более компактные пыльники, и напротив, более мощные покровы плодолистиков *P. tenuifolia* важны при формировании зародышевых структур семян и имеют приспособительное значение, учитывая резкую смену условий увлажнения в периоды цветения и завязывания плодов в естественных степных местообитаниях вида. У видов, произрастающих в более гумидных условиях (*P. lactiflora*, *P. anomala*), таких мощных покровов не наблюдается (рис. 57, 58).

При идентификации растений ботаники всегда использовали данные по морфологии плодов и семян, так как многие признаки этих органов служат достоверным критерием. Исследования в этом направлении актуальны до настоящего времени. Поэтому, наряду со строением цветка, нами также была изучена ультраскульптура семян.

Как оказалось, для пионов характерно наличие настолько мощного слоя кутикулы, что очертания клеток экзотесты полностью скрыты. После проведенной нами модификации методики удаления кутикулы с поверхности семян (с целью растворения верхнего липидного слоя) было выявлено, что для изучаемых видов характерна только изодиаметрическая полигональная форма экзотестальных клеток, что совпадает с литературными данными (Stebbins, 1939). Также по определению Т.А. Федотовой (1988), у пионов клетки экзотесты упорядочены и образуют характерный для каждого вида рисунок поверхности семян, что является константным признаком.

У изученных нами видов пионов тип поверхности кутикулы также различался, и были выявлены следующие различия в строении экзотесты в зависимости от секционной принадлежности (рис. 59-61).

В секции *Flavonia* у *P. lactiflora* «ямчатый» тип поверхности кутикулы. Диаметр ямчатых углублений составляет 9,5-19,1 мкм, расстояние между ними составляет 40,3-60,2 мкм.

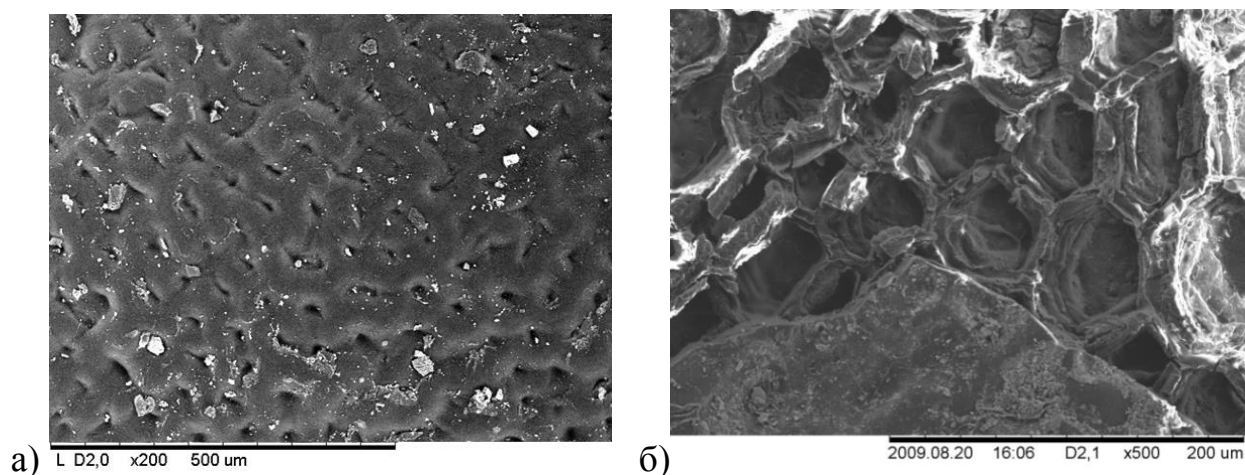


Рис. 59. Поверхность кутикулы (а) и экзотестальные клетки (б) *P. lactiflora*.

У представителя секции *Raeon* (*P. obovata*) поверхность кутикулы «морщинистая», углубления составляют 20,3-59,7 и более мкм.

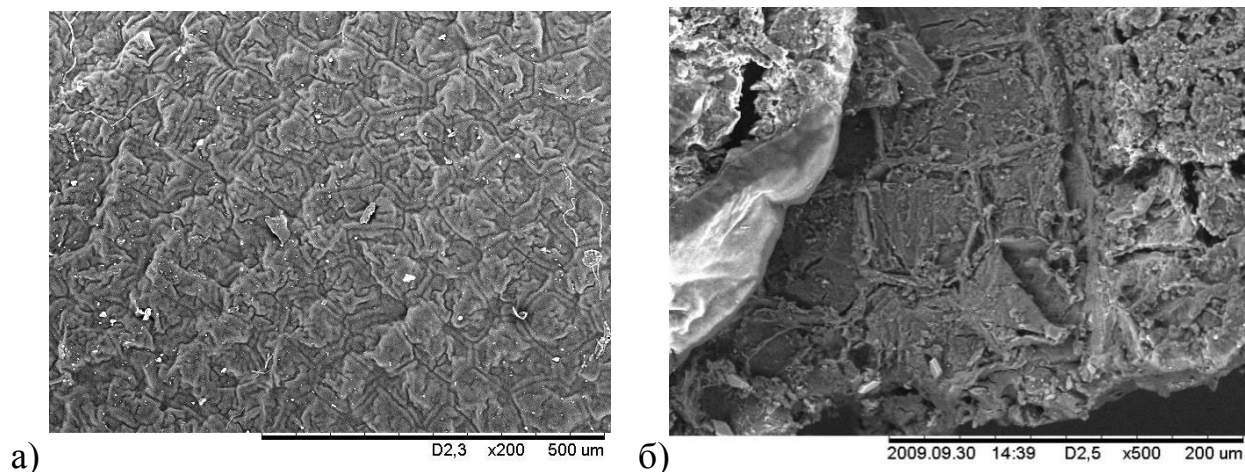


Рис. 60. Поверхность кутикулы (а) и экзотестальные клетки (б) *P. obovata*.

У изученных видов (*P. anomala*, *P. hybrida* и *P. tenuifolia*) из секции *Sternia* поверхность кутикулы «сетчатая», размер «ячеек» составляет 21,3-27,7 мкм.

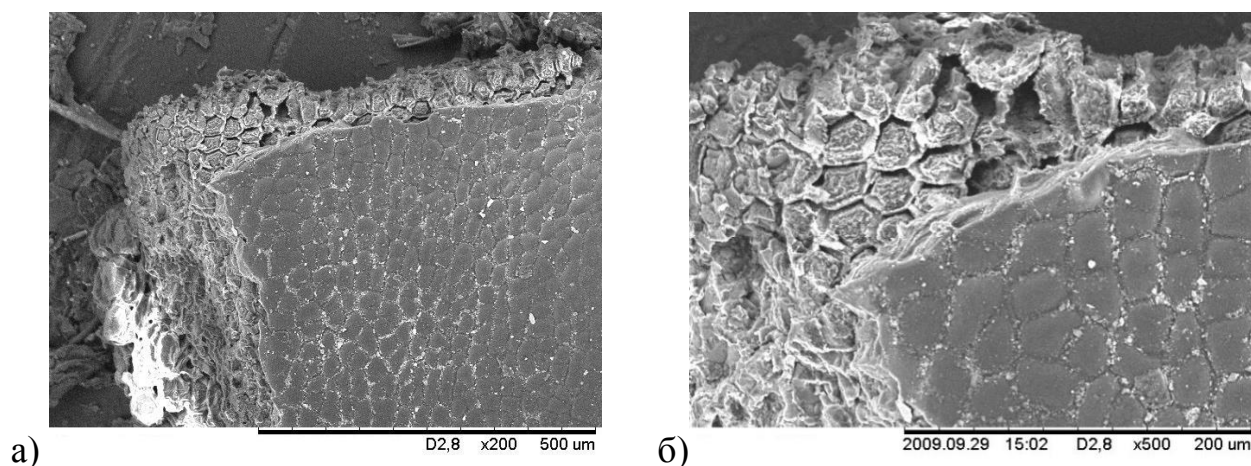


Рис. 61. Поверхность кутикулы (а) и экзотестальные клетки (б) *P. anomala*.

Разнообразие строения поверхности кутикулы и экзотестальных клеток семян, может служить дополнительным признаком идентификации видов рода *Raeonia* из различных секций. В интродукции эти данные будут иметь важное значение при выявлении спонтанных гибридов, аналогично – и в селекционной работе при целенаправленном получении различных межвидовых гибридов, а также гибридов между видами и сортами.

Многие виды рода *Raeonia* являются редкими. Массовые заготовки и систематический сбор таких растений в их естественных местообитаниях наносят значительный ущерб природным популяциям. Хранение генетического материала представителей природной флоры в виде семян является одним из самых распространенных, практичных и эффективных способов охраны *ex situ* (Hawkes, 1990). Семена являются удобным средством рационального хранения разнообразия растений, и создание генных банков имеет свои преимущества: образцы семян занимают незначительный объем, требуют небольшого ухода и, при современных методах, остаются жизнеспособными в течение долгого времени.

Однако следует учесть, что для семян рода *Raeonia* характерен очень маленький зародыш (рис.62), окруженный мощным эндоспермом .

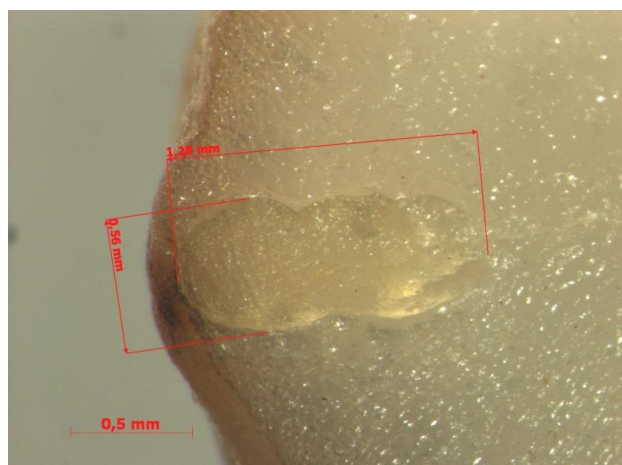


Рис. 62. Срез семени и выделенные семядоли зародыша *P. anomala*.

Семенная кожура плотная (рис. 63). При препарировании семян пионов нами было обнаружено (Буглова, Кузнецова, Некрашевич, 2011), что относительная длина зародыша (отношение длины зародыша к длине семени) у них небольшая (табл. 8).



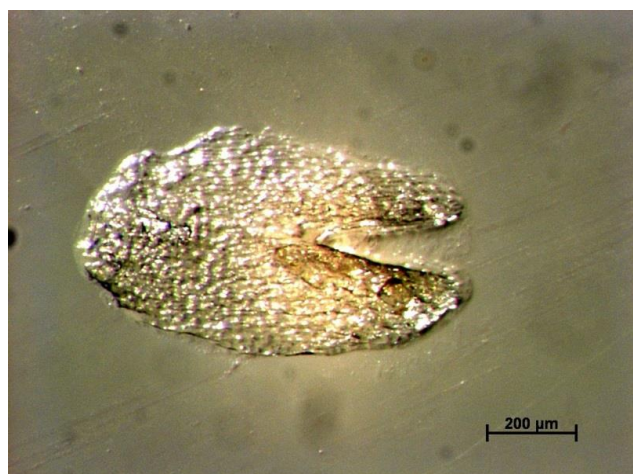
Семя *P. anomala*.



Зародыш *P. anomala*.



Семя *P. lactiflora*



Зародыш *P. lactiflora*



Семя *P. obovata*



Зародыш *P. obovata*

Рис. 63. Семена и зародыши видов пионов из секции *Flavonia* (*P. lactiflora*), секции *Paeon* (*P. obovata*) и секции *Sternia* (*P. anomala*).

Мы сравнили полученные нами микроморфометрические показатели длины, ширины (табл. 8) и относительных размеров зародыша с данными, приведенными для 14 видов пионов (Сапырцева, 1972).

Таблица 8

Морфометрические показатели семян и зародышей.

Вид	Семена		Зародыши		Отношение длины зародыша к длине семени
	Длина, мм.	Ширина, мм.	Длина среднее, мм.	Ширина среднее, мм.	
<i>P. anomala</i>	6,71 ± 0,23	4,91 ± 0,24	1,30	0,50	0,19
<i>P. lactiflora</i>	7,12 ± 0,11	5,80 ± 1,13	1,30	0,60	0,18
<i>P. tenuifolia</i>	7,51 ± 0,14	2,90 ± 0,35	1,21	0,44	0,16
<i>P. obovata</i>	6,67 ± 0,29	5,18 ± 0,41	1,40	0,62	0,21
<i>P. oreogeton</i>	5,25 ± 0,96	3,86 ± 0,13	1,39	0,61	0,26

Оказалось, что в условиях лесостепи Западной Сибири относительная длина зародыша не только у интродуцентов, но и у местного вида *P. anomala* заметно меньше, чем указанная в литературе, где представлены также средние относительные размеры зародыша для рода пион – 0,27. Вероятно, это связано с менее благоприятными гидротермическими режимами в период формирования плодов и семян.

Есть мнение (Попцов, Некрасов, Иванова, 1981), что не только видовая принадлежность, но и различное происхождение сказывается на величине зародыша в семенах. В наших исследованиях самые мелкие относительные размеры зародышей (0,16) имеет степной вид *P. tenuifolia* с узкими вытянутыми семенами. Чуть более крупные относительные размеры зародышей (0,18) у вида *P. lactiflora*, произрастающего на юге Восточной

Сибири и в Приморье, ежегодно дающего в условиях Новосибирска самосев, а также у местного вида *P. anomala* (0,19). Возможно, столь малые относительные размеры зародышей имеют приспособительный характер к условиям резко-континентального климата. Более крупные относительные размеры зародышей оказались у приморских видов *P. obovata* (0,21) и *P. oreogeton* (0,26), произрастающих в более гумидных областях.

Таким образом, при работе с родовым комплексом, представленным растениями, собранными в естественных местообитаниях из различных частей ареала, важна оценка внутривидовой изменчивости, которую можно выполнить на выравненном эколого-климатическом фоне, включая морфометрические характеристики, варьирующие в новых условиях произрастания или, напротив, достаточно константные.

ГЛАВА 5. ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВИДОВ И СОРТОВ ПИОНОВ В ЛАНДШАФТНОМ ДИЗАЙНЕ

5.1. Основные критерии отбора видов и сортов рода *Paeonia* L. в суровых климатических условиях Западной Сибири

Критерии отбора полезных растений при интродукции всегда связаны с доказательством возможности выращивания и размножения в новых условиях произрастания, что, в свою очередь, обусловлено способностью адаптации интродуцентов к иным климатическим условиям, а также устойчивостью к различным патогенам. При работе с декоративными растениями критериями отбора сортов является не только оригинальная окраска, изысканная форма и крупные размеры цветка и соцветия, но и такие хозяйственно ценные качества, как скорость разрастания, обилие и продолжительность цветения, декоративный габитус.

Грамотное создание биологически и хозяйственно представительных коллекционных фондов декоративных, пищевых, лекарственных растений – в равной мере сочетает в себе и теоретические исследования, и практические разработки. П. М. Жуковский (1956), говоря о значении мировых коллекций Всесоюзного института растениеводства, ставил следующие задачи: «Искать в природе и в растениеводстве исходный материал в разных странах и у разных народов, собирать его, открывать новые и новые ресурсы, новые признаки, свойства и закономерности, мастерски и творчески использовать их в селекции...».

При интродукции хозяйственно ценных растений в условия резко континентального климата основным критерием отбора является зимостойкость, под которой понимается способность интродуцентов противостоять комплексному воздействию факторов внешней среды на протяжении зимнего и ранневесеннего периодов.

Как уже было сказано в предыдущих главах, виды и сорта травянистых пионов относятся к геофитам, их почки возобновления находятся на глубине

около 5 см от поверхности почвы, что создает благоприятные условия для перезимовки. Изучение условий перезимовки с использованием электротермометра, проведенное в предыдущие годы на коллекционных участках лаборатории интродукции декоративных растений показало, что, благодаря хорошему снегонакоплению, температура в зоне размещения почек геофитов понижается в среднем до -7°C , а под укрытием лиственным опадом слоем 25-30 см - лишь до $-3 - 5^{\circ}\text{C}$.

Все виды и сорта травянистых пионов на протяжении наших многолетних исследований успешно зимовали без дополнительного укрытия.

Основные проблемы возникали при попытках интродукции древовидных пионов, у которых для полноценного цветения в следующем году необходимо сохранить в течение зимовки надземную побеговую систему.

Видовые и сортовые травянистые пионы – вегетативно неподвижные растения. Согласно производственной классификации Г.К. Тавлиновой (1966), применяемой непосредственно в озеленении, пионы - «сидячие» декоративные многолетники. Эта биологическая особенность в сочетании с прямой, компактной или слабо раскидистой формой куста во многом определила их использование в цветниках различного назначения. Пионы прекрасно смотрятся в клумбах, рабатках и бордюрах, создаваемых в регулярном стиле. Согласно оценке озеленителей - прекрасно держат форму и создают линию.

При подборе материала видовых и сортовых пионов для интродукции в ЦСБС, мы руководствовались следующими, обоснованными в лаборатории (Кузнецова, Васильева, Шауло, 2011; Фомина, 2012; Васильева, Кузнецова, Черемисина, 2013), принципами создания коллекций декоративных растений природной и культурной флоры:

При создании коллекций декоративных растений природной флоры в рамках родовых комплексов или их фрагментов необходимо возможно более

полно представить виды, относящиеся к различным феноритмотипам, жизненным формам и экологическим группам.

При формировании коллекций декоративных растений культурной флоры желательно для конкретной цветочной культуры наиболее полно представить присущую ей цветовую палитру, а также подобрать сорта с различными габитуальными, морфологическими особенностями (высота и форма куста, форма цветков и соцветий). Максимально продолжительно представить период декоративности от раннецветущих до позднецветущих сортов, а при наличии садовой классификации - показать сорта из разных садовых групп, классов и разделов.

И если критерии подбора сортов травянистых пионов для регулярного стиля, используемого в городском озеленении, достаточно традиционны, то задачи, которые ставят перед интродукторами ландшафтные дизайнеры, работающие преимущественно в пейзажном стиле, имеют свою специфику.

Именно под решение практических задач ландшафтного дизайна и проводилась у видовых пионов на завершающем этапе исследований оценка декоративных качеств и биологических особенностей, эти качества обуславливающих.

После длительного зимнего сезона и последующей значительной части весеннего периода, в течение которой постепенно тает снеговой покров, зрительное восприятие человека настроено на поиск первых ранневесенних цветов и отрастающих побегов. Пионы относятся к числу не просто рано отрастающих декоративных многолетников. Большинство видов пионов, в отличие от сортов, практически через несколько дней после отрастания разворачивает листовые пластинки оригинальной формы и расцветки. В «Методике фенологических наблюдений в ботанических сада СССР» (Карписонова, 1979) подобная фаза характеризуется как «листья имеют свойственную им форму, но не достигли размеров зрелых».

Именно в коллекции видовых пионов ЦСБС в этот период

привлекают внимание посетителей желтовато зеленые, тусклые молодые листья *P. obovata*, ярко-зеленые практически нитевидные сегменты сложных листьев *P. tenuifolia*, темно-зеленые, промежуточные, по сравнению с двумя предыдущими видами, по степени рассеченности листья *P. hybrida* (Кузнецова, Васильева, 2011).

При подборе видов пионов и составлении рекомендаций для ландшафтного дизайна мы руководствовались методическими подходами Л.Н. Чиндяевой, изложенными в серии монографий и учебных пособий для подготовки соответствующих специалистов высшей школы (Колпакова, Гончар, Чиндяева, 2004; Чиндяева, Васильева, Пятницкая и др., 2006).

Согласно современным представлениям, под ландшафтным дизайном понимается современное проектно-художественное направление, возникшее на стыке ландшафтной архитектуры и дизайна. Один из основных объектов ландшафтного дизайна - плотно застроенная урбанизированная среда с дефицитом открытых пространств и естественных природных форм. Творческая деятельность ландшафтных дизайнеров направлена на формирование полноценного окружения человека на основе использования элементов природного ландшафта – рельефа, воды и, конечно же, растительности.

Сортовые декоративные растения при формировании подобных ландшафтов зачастую воспринимаются явным диссонансом.

Ландшафтные дизайнеры оперируют цветом и формой в пространственно-временном континууме, соответственно, наряду с окраской цветков, такие биологические особенности, как феноритмотип и различные морфологические признаки дикорастущих декоративных растений могут использоваться в оригинальных приемах и средствах композиции, например, ритм, контраст и нюанс.

Под «ритмом» в ландшафтном дизайне понимается чередование элементов ландшафтной композиции через равные интервалы, включая

ритмические ряды из растений в цветнике или миксбордере. Таким оригинальным, немонотонным элементом могут быть повторяющиеся через равное расстояние небольшие группы видовых пионов (рис. 64-67), близкие по срокам цветения (*P. tenuifolia*, *P. hybrida*, *P. anomala*, *P. obovata*).



Рис. 64. *P. tenuifolia*



Рис. 65. *P. hybrida*



Рис. 66. *P. anomala*



Рис. 67. *P. obovata*

Прием «контраст» подразумевает противопоставление признаков, чаще всего, характеризующих цвет и форму. Например, растения высокие – низкие, листья цельные – ажурные, темные – светлые. Такой контраст по форме сложного листа представляют *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. oreogeton* (рис. 68).

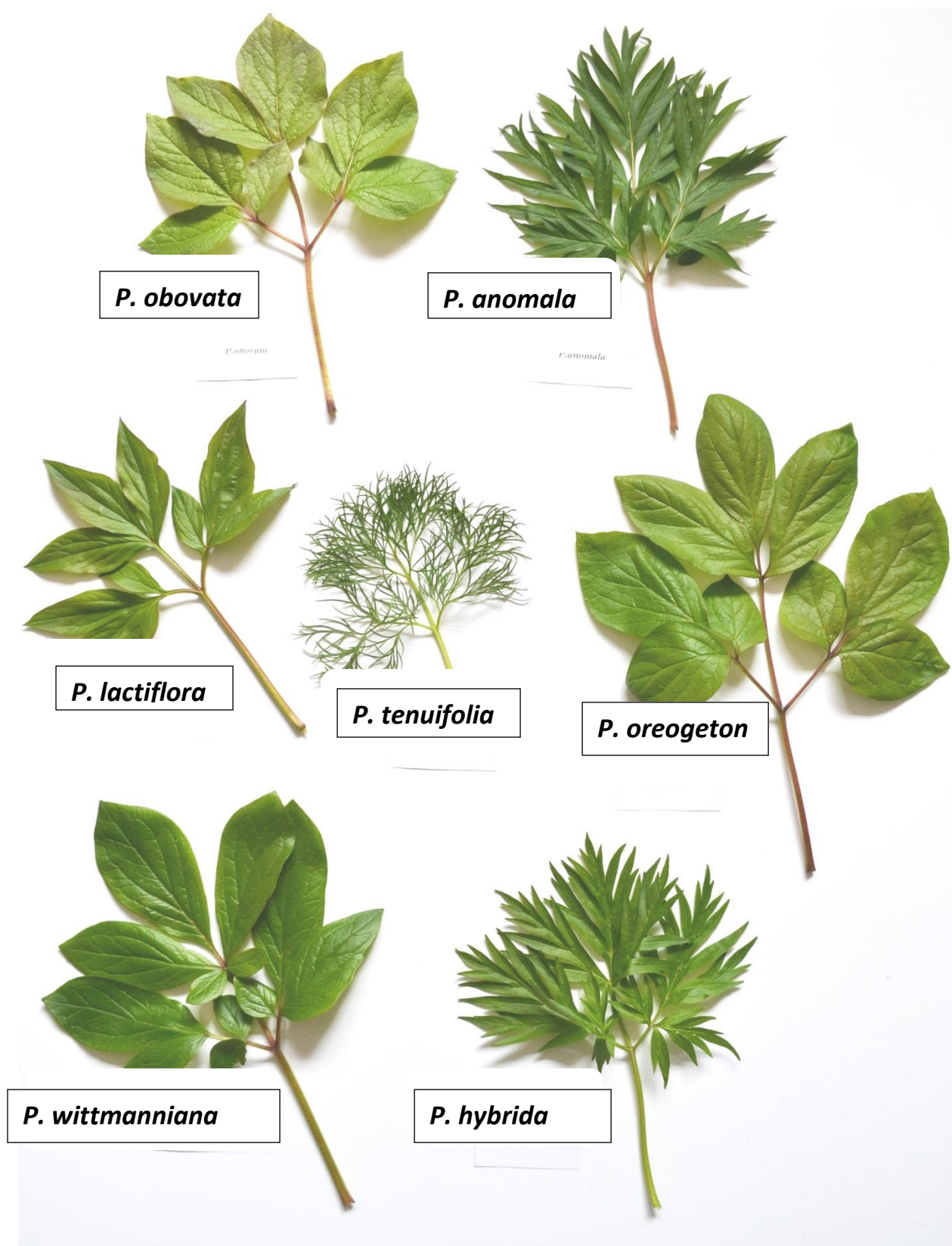


Рис. 68 Форма листа видов пионов

«Нюанс» направлен на то, чтобы сходство частей композиции выразить сильнее, чем различие. В нюансные сочетания привлекают

растения с близкими морфологическими признаками и декоративными качествами, изменяющимися плавно и постепенно. Для подобного сочетания можно предложить близкое размещение видов *P. tenuifolia*, *P. hybrida* и *P. anomala* с плавно изменяющейся рассеченностью листа (рис.68) и близкой колористикой цветков.

Этот же прием будет характерен для небольшой группы, в которую войдут вид *P. lactiflora* и сорта травянистых пионов из садовых групп немахровые и японские, близкие по срокам цветения (рис. 69-71).



Рис. 69. *P. lactiflora*

Рис. 70. *P. cv. Сюрприз*

Рис. 71. *P. cv. Ву-Те*

Анализ литературных данных показал, что, в оценке успешности интродукции видовых пионов, биологическая, ботаническая компонента превалирует над декоративной. Соответственно, это затрудняет использование подобных материалов специалистами в области традиционного озеленения и современного ландшафтного дизайна. Тем не менее, при разработке биологических основ интродукции такая оценка необходима.

Подведение итогов интродукции включает два этапа (первичную и сравнительную оценку). Окончательный успех интродукции оценивается по комплексу признаков, важнейшие из которых - полнота прохождения растениями большого (онтогенетического) и малого жизненного цикла, сохранение растением присущего ему габитуса.

Нами при первичной оценке видов пионов местной и инорайонной флоры использовалась методика Р.А. Карпионовой (1985), в которой

каждый признак оценивался по трехбалльной шкале.

I. Генеративное развитие, определяющее семенное размножение:

1 – семяношение отсутствует (растения не цветут; цветут, но семян не завязывают; семена не вызревают) - *P. mlokosewitschii*, *P. wittmanniana*, а также *P. lutea* (относится к древовидным пионам, подробно в тексте не рассматривался).

2 – семяношение неежегодное, семян мало - *P. tenuifolia*, *P. obovata*, *P. oreogeton*.

3 – семяношение обильное и ежегодное - *P. lactiflora*, *P. anomala*.

II. Вегетативное размножение:

1 – отсутствует - *P. lactiflora*, *P. mlokosewitschii*, *P. oreogeton*, *P. wittmanniana*, *P. obovata*, *P. anomala*, *P. hybrida*, *P. tenuifolia*, *P. lutea* (партикуляция не наблюдается).

III. Сохранение габитуса и жизненной формы в культуре:

1 – растение маломощное, не достигающее присущих ему в природе размеров - *P. lutea*.

2 – сохраняет природные размеры - *P. tenuifolia*, *P. obovata*, *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii*.

3 – превосходит - *P. lactiflora*, *P. anomala*.

IV. Выживаемость растений в неблагоприятное время года (определяется путем пересчета):

1 – ежегодное значительное отмирание побегов и особей;

2 – побеги и особи отмирают лишь в особо тяжелые зимы - *P. mlokosewitschii*, *P. wittmanniana*, *P. lutea*.

3 – растения не выпадают - *P. lactiflora*, *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. oreogeton*, *P. obovata*.

Для сравнительной оценки мы использовали 7-балльной шкалу (табл. 9), по которой оценивалась успешность интродукции видовых пионов в Донецком ботаническом саду (Баканова, 1984).

Как видно из таблицы 9, *P. tenuifolia*, не образующий самосева (который, кстати, и не является положительным для парадных цветников), уступает видам, не создающим столь же высокий, хотя и более продолжительный эффект цветения. Высокая засухоустойчивость, отмеченная у всех изученных видов, не отражает отрицательные особенности феноритмики некоторых из них, связанные с относительно ранним завершением вегетации, снижающим декоративный эффект.

Таблица 9.

Оценка успешности интродукции видов пионов по 7-бальной шкале

Название вида	Развитие вегетативных органов	Наличие регулярного		Зимостойкость	Засухоустойчивость	Способность интродуцентов к саморасселению		Баллы успешности интродукции
		цветения	плодоношения			единично	массово	
<i>P. lactiflora</i>	+	+	+	+	+	+	+	7
<i>P. oreogeton</i>	+	-	-	+	+	-	-	3
<i>P. obovata</i>	+	+	+	+	+	+	-	6
<i>P. anomala</i>	+	+	+	+	+	+	+	7
<i>P. hybrida</i>	+	+	+	+	+	+	-	6
<i>P. tenuifolia</i>	+	+	+	+	+	-	-	5
<i>P. mlokosewitschii</i>	+	-	-	+	+	-	-	2
<i>P. wittmanniana</i>	+	+	-	+	+	-	-	4

Таким образом, мы считаем, что методика Р.А. Карпионовой (1985), а также шкала, разработанная в Донецком ботаническом саду (Баканова, 1984) для видовых пионов, важны при проведении исследований в области сохранения растительного биоразнообразия *ex situ*. При оценке же перспективности видов пионов в качестве декоративных растений, необходимо, дополнительно, наряду с описанием эффекта цветения, уделять внимание таким декоративным элементам, как форма и окраска листа, форма

и окраска плода.

Для видов пионов, выделенных в качестве перспективных, полезно рекомендовать наиболее эффектные сочетания с другими малораспространенными декоративными растениями. Так, например, яркими фрагментами миксбордера будут небольшие группы из *P. tenuifolia*, *Trollius asiaticus* L. и *T. europaeus* L.; *P. obovata*, *Primula juliae* Kusn. и *Primula pallasii* Lehm.; *P. lactiflora* и *T. ledebourii* Reichb.

5.2. Декоративные качества и устойчивость видов и сортов рода *Paeonia* L.

Как уже было сказано выше, собранный и в разной степени изученный к настоящему времени коллекционный фонд пионов в ЦСБС насчитывает 13 видов из 4 секций, а также 56 сортов из 5 садовых групп. (Виды *P. biebersteiniana*, *P. mollis*, *P. suffruticosa* находятся на этапе первичной интродукции).

Согласно данным, полученным в ходе многолетнего изучения биологических особенностей, декоративных качеств и устойчивости видов и сортов пионов, было выявлено следующее.

Большинство сортов травянистых пионов, созданных на основе *P. lactiflora* и сам этот вид, а также *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. oreogeton*, *P. obovata*, оказались высоко зимостойки (100%); *P. lutea*, *P. mlokosewitschii*, *P. wittmanniana* достаточно зимостойки (отмечались единичные выпадения). В целом, виды и сорта пионов можно было отнести к достаточно зимостойким объектам, дающим высокий декоративный эффект не только в период цветения, но также за счет мощного, достаточно компактного габитуса куста и красивой листвы.

Однако в местных условиях декоративный эффект может снижаться из-за повреждения болезнями и вредителями. Ниже приводятся описания этих патогенов, а также характер повреждений и нехимические меры борьбы в

рамках комплекса приемов возделывания.

Одним из основных вредителей пионов является дерновый муравей (*Tetramorium caespitum* L.). Насекомые питаются сладкими выделениями бутона (рис.72), иногда объедают лепестки цветков и даже бутоны (Щербакова, 2008).



Рис. 72. Дерновый муравей на бутоне *P. anomala*

Во второй половине лета на некоторых видах (*P. lactiflora*, *P. tenuifolia*) и сортах (Solange, Lillian Gumm, Clemansau) пионов обнаруживаются пятнистости различной этиологии (рис. 73). Возможно образование на листьях бурых или темно-пурпурных сначала мелких, позднее распространяющихся на всю поверхность пятен.

С нижней стороны листьев темно-серый налет образуют спороношения гриба *Cladosporium paeoniae* Pass. Поражаются также стебли и бутоны.

Виды *Septoria* образуют крупные серые или желто-коричневые с более светлой серединой и черными пикнидами пятна на листьях и стеблях.

Ramularia paeoniae Vogl. образует сероватые или буроватые различной формы пятна с легким беловатым налетом на нижней стороне листа.

Пятнистости вызывают преждевременное отмирание листьев и побегов. Развиваются обычно при высокой влажности и температуре. Инфекция сохраняется на растительных остатках повсеместно.

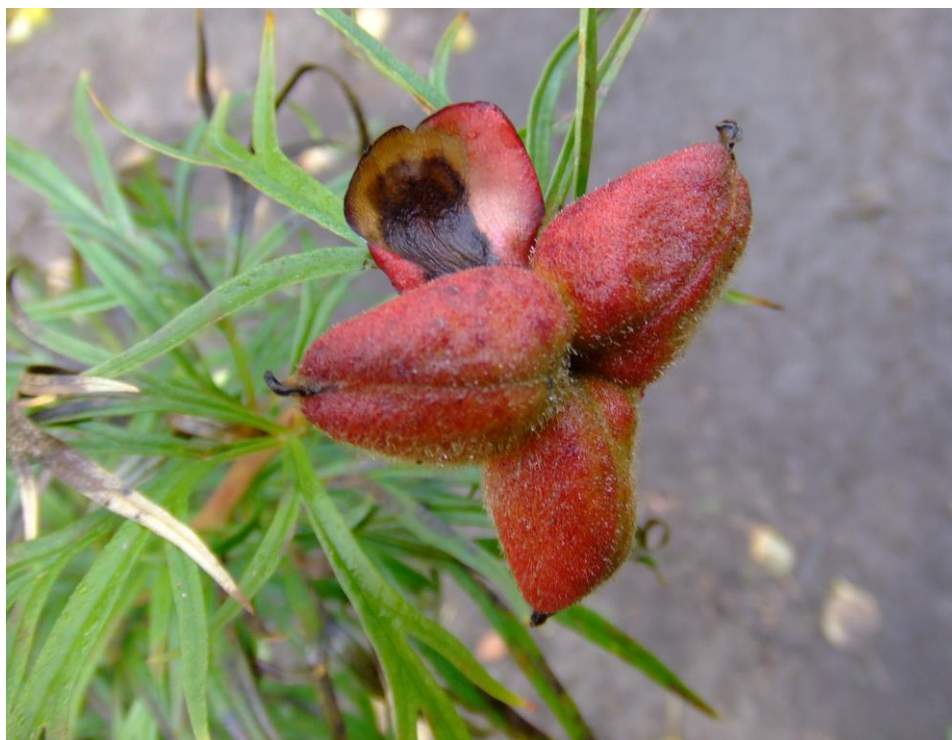


Рис. 73. Пятнистость листьев *P. tenuifolia*

Серой гнилью, вызванной *Botrytis paeoniae* Out. поражаются все органы растения (рис.74). Весной сразу после отрастания пионов отдельные побеги увядают вследствие загнивания основания. Пораженные побеги падают, на гниющих тканях и в почве обнаруживаются мелкие черные склероции. В дальнейшем гниль бутонов, чашелистиков, лепестков, коричневые крупные пятна на листьях, часто с серым налетом. Инфекция сохраняется на поврежденных растительных остатках и в корневищах, распространяется дождевой водой, муравьями. Развитию болезни благоприятствует высокая влажность, избыток азота в почве, затенение растений. Это одно из самых вредоносных и повсеместно распространенных заболеваний пиона. Рекомендуется выращивание пионов на хорошо освещенных, дренированных, плодородных почвах без избыточного или одностороннего

внесения азота. Удалять и уничтожать пораженные части растений, осенью низко срезать стебли.



Рис. 74. Серая гниль листьев *P. tenuifolia*

Ржавчина проявляется на следующих видах и сортах: *P. lactiflora*, *P. tenuifolia*, *P. obovata*, *P. anomala*, *P. intermedia*, Clemansau, Mons. Jules Elie, Neon, Mahogeny, Laura Dessert, Lady Kate.

Возбудитель болезни – *Cronartium flaccidum* (Alb. Et Schw.) Wint. На верхней стороне листьев образуются коричневые с каймой пятна (рис.75), на нижней – оранжевые уредопустулы, позднее замещающиеся на более темные телейтокучки. Пораженные листья скручиваются, засыхают.

Второй хозяин возбудителя – сосна обыкновенная, которая является многолетним источником инфекции. Телейтоспоры зимуют на опавших листьях пиона. Эта болезнь широко распространена в северной и средней полосе России, и на Украине. Рекомендуется пространственная изоляция между посадками пиона и сосны. Уничтожение пораженных листьев пиона и ветвей сосны.



Рис. 75. Ржавчина листьев *P. obovata*

В целом, как показали наши многолетние наблюдения, наиболее часто виды и сорта пионов поражались различными пятнистостями. Предпосылкой для проявления и развития пятнистостей служили, прежде всего, метеоусловия второй половины вегетационного периода, особенно перепады дневных и ночных температур в августе, приводящие к длительному застаиванию росы на листьях.

Учитывая, что в условиях парадных городских цветников обработки ядохимикатами, особенно сильнодействующими, нежелательны, а чаще всего невозможны, основное внимание должно быть уделено отбору сортов, видов и форм, устойчивых к данным патогенам.

Ниже приводятся описания сортов с немахровым и японским типом цветка, рекомендуемые для совместного размещения в пейзажных группах с видовыми пионами, (следует учитывать, что сортовые пионы зацветут несколько позже), а также описания сортов с махровыми цветками, задействованными в сравнительных исследованиях.

Описания построены в соответствии с каталогами сортов пионов и

Методикой государственного сортоиспытания..., 1968. Группировка сортов по срокам цветения дана (для условий лесостепи Приобья) по Г.А. Разумовой (20066):

Очень ранние сорта зацветают 6-10 июня, ранние – 15-18 июня, средние – 20-24 июня, среднепоздние – 27-30 июня и поздние – зацветают в начале июля.

Mahogany (Глассгок, 1937, США). Тип цветка – не махровый, простой. Цветок очень эффектный, темно-красный, до 12-14 см в диаметре, с ярко желтой контрастной серединой. Пестики свето-желтоватые. Куст до 60-65 см высотой. Стебли зеленые, средней толщины и средней прочности, с заостренными зелеными листьями. Ароматный. Раннесредний срок цветения. Зацветает с 19-22 июня. Парковый.

Akron (Креклер, 1962, США). Тип цветка – японский. Венчик двухрядный с удлинёнными широко открытыми лепестками свекольно-малиновой окраски и компактным центром. Хорошо сохраняет полусферическую форму. Стаминодии со сборчатым кремовым краем. Куст компактный, высотой до 90 см. Красноватые стебли средней толщины и средней прочности, с заостренными зелеными сборчатыми листьями. Всходы с антоциановым отливом. Терпкий пионовый аромат. Срок цветения средний – среднепоздний. Зацветает с 25 - 27 июня, цветет в течение 10 дней. Парковый.

Bu-Te (Вассенбергер, 1954, США). Тип цветка – японский. Крупный двухрядный цветок до 20 см в диаметре. Венчик широко открытый, при роспуске может быть розоватым, позднее становится белым, середина цветка рыхловатая (рис. 71). Стаминодии желтоватые. Куст компактный, высотой 90 см. Цветоносы прямые, прочные, тонкие, слегка с антоциановой окраской. Листья темно-зеленые с глянцем. Ароматный. Срок цветения средний – среднепоздний. Цветет с 25-27 июня, в течение 10 дней. Парковый.

Westener (Биггер, 1942, США). Тип цветка – японский. Венчик

двухрядный с удлиненными широко открытыми лепестками розово - сиреневый окраски и рыхлым желтым центром. Диаметр цветка до 16 см. В центре цветка пестики с малиновыми рыльцами. Куст раскидистый, до 85-90 см высотой. Стебли прочные, но тонкие. Листья мелкозубчатые, темно-зеленые, заостренные. Запах слабый. Срок цветения средний – среднепоздний. Универсальный.

Carrara (Биггер, 1952, США). Тип цветка – японский. Венчик двухрядный с компактным центром, диаметром до 15 см, в начале цветения лепестки нежно-розовые, затем белые. Стаминодии белые, с желтыми основаниями и кончиками, короткие, в центре светло-желтые рыльца. Куст высотой до 45-50 см. Стебли многочисленные, прочные. Листья темно-зеленые, блестящие, свернуты лодочкой. Ароматный. Срок цветения средний. Цветет с 22-25 июня. Универсальный.

Cora Stubbs (Креклер, 1985, США). Тип цветка – японский. Цветок до 15 см диаметром, венчик двухрядный с крупным плотным центром, лепестки лилово-розовые, широкие, по краю становятся светлее, петалодии кремово-розовые с изрезанными краями, пестики бордовые. Куст густооблиственный, многостебельный, компактный, высотой 75-80 см. Стебли прямые, прочные. Листья светло-зеленые, широкие. Запах слабый. Средний срок цветения. Универсальный.

Neon (Никольз, 1941, США). Тип цветка – японский. Цветок до 15 см в диаметре, с очень оригинальной розово-сиреневой окраской, центр плотный. Венчик двухрядный, стаминодии загнуты внутрь, ярко-розовые с желтыми краями, пестики зеленые с красными рыльцами, лепестки широкие ярко-карминово-розовые. Отрастающие побеги имеют слабую антоциановую окраску. Куст компактный, многостебельный, высокий – 85-90 см. Стебли тонкие, но прочные, антоциановые. Листья крупные, темно-зеленые, блестящие. Ароматный. Срок цветения средний – среднепоздний. Цветет с 25-27 июня. Продолжительность цветения – 10 дней. Универсальный.

Сюрприз (Краснова, 1957, СССР). Тип цветка – японский. Цветок плоский, ярко-розовый, центр ярко-желтый, компактный, выгорает до светло-желтого, диаметром до 15 см. Куст компактный, малостебельный, высотой до 80 см. Стебли прочные, прямые. Листья светло-зеленые. Ароматный. Раннесредний. Универсальный.

Bonanza (Франклин, 1947, США). Тип цветка – махровый, в начале розовидный, затем шаровидный. Цветок рыхловатый, растрепанный, темно-вишневый, диаметром до 15 см, края верхних лепестков рассечены. Густооблиственный компактный куст до 70-75 см высотой. Стебли прямые, толстые, прочные. Листья с широкими долями, темно-зеленые, блестящие. Ранний. Парковый.

Gladys Hodson (Креклер, 1961, США). Тип цветка – махровый, розовидный. Цветок нежно-кремово-белый, при роспуске имеет переливающимися розоватый оттенок, плотный, до 18 см в диаметре. Куст полураскидистый – требуют опоры, высокий, до 95-100 см. Стебли толстые, прочные. Листья крупные, зеленые, блестящие. Ароматный. Поздний – зацветает в начале июля. Срезочный.

Inspecteur Lavergne (Дориа, 1924, Франция). Тип цветка – махровый, при роспуске корончатый, затем розовидный. Цветок карминово-красный, блестящий, диаметром до 12 см, внутренние лепестки узкие, немного гофрированные, пестики с белыми рыльцами. Куст компактный, малостебельный, до 80-83 см высотой. Стебли тонкие, крепкие, с красноватым оттенком. Листья небольшие, узкодольчатые. Аромат слабый. Среднепоздний. Цветет с 27-30 июня. Универсальный.

Laura Dessert (Дессер, 1913, Франция). Тип цветка – махровый, корончатый. Цветок меняет форму в процессе цветения. В начале цветения – анемоновидный, затем корончатый, в конце цветения шаровидный, диаметром 13 см. Наружные лепестки широкие, белые, внутренние – более узкие, кремово-желтые, могут выгорать до бело-кремового. Куст

компактный, высотой до 95 см. Стебли прочные. Листья темно-зеленые. Средний – среднепоздние. Цветет с 25-27 июня. Очень ароматный. Универсальный.

Lillian Gumm (Гамм, 1921, США). Тип цветка – махровый, розовидный. Цветок ярко - розовый, до 15 см в диаметре, в короне кремовый тон, очень плотный. Куст компактный, до 70 см высотой. Стебли прочные, с антоциановой окраской, слегка поникают. Листья ярко-зеленые, блестящие. Ароматный. Среднепоздний.

Lady Kate (Ворис, 1924, США). Тип цветка – махровый, розовидный. Цветок светло-розовый, блестящий, изящный, до 13 см в диаметре. Куст полураскидистый, до 85 см высотой. Стебли прочные, прямые, зеленые. Листья темно-зеленые, мощные грубые, матовые. Аромат слабый. Поздний – зацветают в начале июля. Универсальный.

M-me de Verneville (Крусс, 1885, Франция). Тип цветка – махровый, шаровидный. Цветок среднеплотного сложения бело-розовый, с карминовыми мазками, на центральных лепестках, так называемый "глазок", без тычинок, пестики светло-зеленые с красными рыльцами, диаметром 15 см. Куст компактный, высотой до 75 см. Стебли прямые, тонкие, прочные. Листья темно-зеленые, с продолговатыми заостренными долями. Среднепоздний. Зацветает 27-30 июня, цветет в течение 8-9 дней. Аромат очень сильный, приятный – напоминающий запах розы. Универсальный.

Mont Blanc (Лемуан, 1899, Франция). Тип цветка – махровый, шаровидный. Лепестки белые, у основания с кремово-розовым оттенком. Цветок до 14 см в диаметре. Куст компактный, до 80 см высотой. Стебли прямые, прочные. Листья зеленые, блестящие. Ароматный. Средний. Универсальный.

Mons. Jules Elie (Крусс, 1888, Франция). Тип цветка – махровый, корончатый. Цветки светло-розовые с небольшим сиреневым оттенком, 15 см в диаметре. Нижние лепестки широкие, центральные загнуты внутрь. Куст до

75 см. Побеги прочные, с блестящими светло-зелеными листьями. Аромат легкий. Средний – среднепоздний. Цветет с 24-30 июня. Срезочный.

Marechal Mac Mahon (Кало, 1867, Франция). Тип цветка – махровый, полушаровидный. Цветки ярко-красно-малиновые, до 14 см в диаметре. Нижние лепестки широкие, центральные узкие. Кусты средней высоты, во время цветения требует опоры. Листья зеленые, блестящие. Среднепоздний. Цветет с 25-30 июня. Срезочный.

Nansy Nicholls (Никольс, 1941, США). Тип цветка – махровый, розовидный. Цветок нежно-розовый, лепестки крупные с выемкой в центре, до 14 см в диаметре. Куст полураскидистый, до 85-90 см высотой. Изгибающиеся прочные стебли. Листья узкие, светло-зеленые. Аромат слабый. Среднепоздний. Универсальный.

Памяти Гагарина (Краснова, 1957, СССР). Тип цветка – махровый, шаровидный. Цветок диаметром 17 см, нежно-кремово-розоватый, с насыщением к центру, центральные петалодии с желтоватым основанием, на некоторых видна карминовая окантовка. Куст компактный до 70 см высотой. Стебли прочные. Листья темно-зеленые, блестящие. Аромат слабый, но приятный. Средний. Универсальный.

Solange (Лемуан, 1907, Франция). Тип цветка – махровый, розовидный. Цветок плотного сложения, кремовый с телесно-розовым очень приятным оттенком, диаметром до 15 см. Куст до 70-75 см, раскидистый, требующий опоры. Стебли толстые, но изгибаются. При раскрытии бутоны зеленоватые, раскрываются медленно. Ароматный. Поздний, зацветают в начале июля. Срезочный.

В целом, анализ фонда сортовых пионов показал, что в коллекции достаточно сортов универсального назначения, особенно с нежно розовой и красной окраской цветков, а также выявил необходимость расширения представительства сортов с интенсивной розовой окраской и махровых сортов с оригинальным корончатым типом цветка.

ВЫВОДЫ

1. Изученные виды пионов в условиях лесостепи Западной Сибири проходят полное сезонное развитие, за исключением *P. wittmanniana*. По длительности вегетации *P. lactiflora*, *P. oreogeton*, *P. obovata*, *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii* относятся к весенне-летне-осеннезеленому, а *P. anomala*, *P. hybrida*, *P. tenuifolia* - к весенне-летнезеленому феноритмотипам.

2. Основное влияние на генеративное развитие пионов оказывают гидротермические условия начала вегетационного периода - недобор сумм температур выше 5°C во II – III декаде апреля и сумм температур выше 10°C в течение мая сдвигают начало цветения на более поздние (до трех недель) сроки; большее количество осадков в течение мая увеличивает на 3-7 дней продолжительность цветения видов степных и предгорных местообитаний.

3. У пионов внутрипочечное развитие генеративных побегов преобладает по продолжительности над внепочечным и продолжается в местных условиях 21-22 месяца. Установлено, что зачаточный побег будущего года в почке возобновления видовых пионов осенью находится на V этапе органогенеза: происходит дифференциация тычинок на пыльник и тычиночную нить, у рано цветущих видов образуются зачатки пестиков. У сортовых пионов на конусе нарастания образуются зачатки лепестков, а у некоторых сортов в центре цветка и тычиночные бугорки, что соответствует IV или начальной стадии V этапа органогенеза.

4. В условиях лесостепи Западной Сибири виды пионов характеризуются продолжительным онтогенетическим развитием, находясь в прегенеративном периоде 5-6 лет, в генеративном - более 8 лет. В течение онтогенеза у особей меняется способ нарастания:

моноподиальный → симподиальный и тип побега:

розеточный → верхнерозеточный → удлиненный.

При искусственном вегетативном размножении онтогенез начинается с виргинильного онтогенетического состояния. В зависимости от числа почек

возобновления на рамете, растение будет пребывать в прегенеративном периоде в последующие два сезона вегетации (1-2 почки) или лишь один сезон (3-5 почек).

5. Цветение видов и сортов пионов характеризуется как раннелетнее. Продолжительность цветения одного цветка *P. anomala* и *P. tenuifolia* 3-4 дня, *P. obovata* 5-6, *P. lactiflora* 6-8 дней. Продолжительность жизни одного цветка степного вида *P. tenuifolia* существенно короче, чем у *P. lactiflora* – вида, произрастающего в более гумидных областях.

6. Наибольшее количество фертильной (99,9%) и жизнеспособной (96,7%) пыльцы образуется у вида, интродуцированного из местной флоры, *P. anomala*, наименьшее – у *P. tenuifolia* (6,7%). Наиболее активно пыльца прорастает на питательной среде с 30% содержанием сахарозы. Сохранение высокой жизнеспособности пыльцы большинством видов при хранении в эксикаторе с хлористым кальцием в течение месяца перекрывает несовпадения в периодах цветения и может использоваться в селекции.

7. Для семян изученных видов пионов характерны очень малые относительные размеры зародыша (0,16-0,26) и простой морфофизиологический эпикотильный покой (Б-В³). При посеве свежесобранных семян в лабораторных условиях, по достижении проростком длины 4 мм, процесс прорастания затормаживается до прохождения второго (холодного) этапа стратификации. При подзимнем посеве полевая всхожесть у *P. anomala* составляет 49%, у *P. lactiflora* – 75%. Массовое прорастание семян происходит весной на второй год после посева.

8. При определении перспективности интродукции наиболее высокие оценки получили *P. lactiflora*, *P. tenuifolia*, *P. anomala*, *P. oreogeton*, *P. obovata*. Ни у одного из 8 изученных видов не было отмечено ежегодного значительного отмирания особей. Виды *P. tenuifolia*, *P. obovata*, *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii* при интродукции в более суровые климатические условия сохраняли природные размеры, а *P. lactiflora*, *P. anomala* в условиях культуры их даже превосходили.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврорин, Н. А. Акклиматизация и фенология / Н. А. Аврорин // Бюл. Гл. ботан. сада Акад. наук СССР. – 1953. – Вып. 16. – С. 20-25.

Агроклиматические ресурсы Новосибирской области / подгот. В. Л. Кухарская [и др.]. – Л. : Гидрометеиздат, 1976. – 155 с.

Алисов, Б. П. Климат СССР / Б. П. Алисов. – М. : Высш. шк., 1969. – 288 с.

Андреев, Г. Н. Новые декоративные многолетники для Мурманской области / Г. Н. Андреев, Б. Н. Головкин // Декоративные растения и озеленение Крайнего Севера. – М. ; Л., 1962. – С. 79-86.

Артюшенко, З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя / З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1990. – 203 с.

Артюшенко, З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод / З. Т. Артюшенко, А. А. Федоров. – Л. : Наука, 1986. – 392 с.

Баканова, В. В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта / В. В. Баканова. – Киев : Наук. думка, 1984. – 154 с.

Барыкина, Р. П. Жизненные формы пионов и возможные пути их структурной эволюции / Р. П. Барыкина // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 1979. – № 2. – С. 14-26.

Барыкина, Р. П. Онтогенез пиона уклоняющегося (*Paeonia anomala* L.) / Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2007а. – Т. 5. – С. 191-196.

Барыкина, Р. П. Онтогенез пиона кустарникового (*Paeonia suffruticosa*) / Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007б. – Т. 5. – С. 64-68.

Барыкина, Р. П. Онтоморфогенез кустарниковых представителей рода *Paeonia* L. 2. *P. lutea* Franch. и *P. delavayi* Franch / Р. П. Барыкина, Т. А. Гуланян // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 1978. – Т. 16,

№ 2. – С. 64-76.

Барыкина, Р. П. Онторморфогенез некоторых кустарниковых представителей рода *Paeonia* L. 1. *P. suffruticosa* Andr. / Р. П. Барыкина, Т. А. Гуланян // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 1976. – № 6. – С. 45-55.

Барыкина, Р. П. Онторморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L., *P. lactiflora* Pall. и *P. obovata* Maxim. / Р. П. Барыкина, Т. А. Гуланян, Т. В. Крычкова // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 1976а. – № 3. – С. 39-47.

Барыкина, Р. П. Онторморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L., *P. tenuifolia* / Р. П. Барыкина, Т. А. Гуланян, Т. В. Крычкова // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 1976б. – № 6. – С. 32-39.

Барыкина, Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, А. Г. Веселова, А. Г. Девятков [и др.]. – М. : Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.

Батыгина, Т. Б. *Paeoniad* – тип эмбриогенеза / Т. Б. Батыгина // Эмбриология цветковых растений, терминология и концепции. – СПб., 1997. – Т. 2 : Семя. – С. 526-528.

Безделев, А. Б. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока / А. Б. Безделев, Т. А. Безделева. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 296 с.

Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск : Наука, 1974. – 156 с.

Беляев, А. Ю. О всхожести семян пиона уклоняющегося / А. Ю. Беляев // Экологические проблемы семеноведения интродуцентов : тез. докл. VII Всесоюз. совещ. – Рига, 1984. – С. 10.

Борисова, И. В. Сезонная динамика растительного сообщества /

И. В. Борисова // Полевая геоботаника. – Л., 1972. – Т. 4. – С. 5–94.

Брюхин, В. Б. Развитие зародыша пиона *in vitro* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Брюхин Владимир Борисович. – Л., 1993. – 21 с.

Буглова, Л. В. Биологические особенности семян некоторых видов *Trollius* L. и *Paeonia* L. / Л. В. Буглова, О. В. Кузнецова, Я. Г. Некрашевич // Учен. зап. Забайкал. гос. гуманитар. пед. ун-та им. Н. Г. Чернышевского. Сер. Естествен. науки. – 2011. – № 1. – С. 151-157.

Былов, В. Н. Цветочно-декоративные травянистые растения: краткие итоги интродукции / В. Н. Былов, И. В. Агаджанян, Л. И. Вавилова [и др.]; отв. ред. В.Н. Былов. – М. : Наука, 1983. – 272 с.

Вайнагий, И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И. В. Вайнагий // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826-831.

Валишина, В. П. Зависимость прорастания семени аконитов от размера зародыша / В. П. Валишина, Н. В. Цингер // Бюл. Гл. ботан. сада Акад. наук СССР. – 1952. – Вып. 13. – С. 45-47.

Васильева, М. Ю. Методические указания по первичному сортоизучению травянистого пиона / М. Ю. Васильева. – Л. : Изд-во ВИР, 1972. – 26 с.

Васильева, М. Ю. Формирование органов возобновления у травянистых пионов / М. Ю. Васильева // Вопросы интенсификации декоративного садоводства : материалы симп. (26 февр. - 1 марта 1974 г.). – М., 1975. – С. 65-69.

Васильева, О. Ю. Метод родовых комплексов в интродукции декоративных растений / О. Ю. Васильева, О. В. Кузнецова, А. В. Черемисина // Растения в муссонном климате – VI : тез. докл. конф. с междунар. участием (Владивосток, 16-19 окт. 2013 г.). – Владивосток, 2013. – С. 78.

Верещагина, В. А. Репродуктивная биология *Medicago lupulina* (*Fabactae*) / В. А. Верещагина, Л. В. Новоселова // Ботан. журн. – 1997. – Т. 82, № 3. – С. 30-39.

Верещагина, И. В. Агрометеорологические условия и перезимовка декоративных многолетников в Алтайском крае / И. В. Верещагина // Научные основы садоводства Сибири. – Новосибирск, 1996. – С. 159-164.

Верещагина, И. В. Дикорастущие пионы Алтая / И. В. Верещагина. – Барнаул : Изд-во АГУ, 2003. – 230 с.

Верещагина, И. В. Изучение способов размножения пионов / И. В. Верещагина // Бюл. Гл. ботан. сад Акад. наук СССР. – 1966. – Вып. 61. – С. 37-42.

Ветчинкина, Е. М. Биологические особенности культивирования *in vitro* семян и зародышей редких видов растений : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Ветчинкина Екатерина Михайловна. – М., 2010. – 20 с.

Видасова, Е. Т. Применение регуляторов роста при размножении пиона травянистого зелеными стеблевыми черенками / Е. Т. Видасова // Технология выращивания цветочных культур в условиях Урала. – Пермь, 1984. – С. 78-82

Воронцова, Л. И. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, В. Н. Егорова [и др.] ; отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1976. – 217 с.

Ворошилов, В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока / В. Н. Ворошилов. – М. : Наука, 1982. – 672 с.

Гараева, М. Д. Пионы / М. Д. Гараева, Р. П. Третьяк. – Л. : Лениздат, 1974. – 36 с.

Гиль, Л. С. Опыт ускоренного размножения пионов / Л. С. Гиль // Цветоводство. – 1959. – № 4. – С. 23.

Гоби, Х. Я. Генетическая классификация плодов семенных растений

/ Х. Я. Гоби // Зап. Лаб. по семеноведению Гл. ботан. сада РСФСР. – 1921. – Т. 4, вып. 4. – С. 5-30.

Годин, В. Н. Биологические особенности пыльцы *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией в условиях культуры / В. П. Годин // Ботан. журн. – 2004. – Т. 89, № 3. – С. 123-130.

Годин, В. Н. Половая дифференциация *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Годин Владимир Николаевич. – Новосибирск, 2000. – 15 с.

Горобец, В. Ф. Морфогенез и биологические особенности травянистых пионов : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Горобец Василий Федорович. – Киев, 1976. – 19 с.

Горобец, В. Ф. Строение и формирование почек возобновления у пионов / В. Ф. Горобец // Интродукция и акклиматизация растений на Украине и в Молдавии. – Киев, 1974. – С. 49-51.

Горохова, Г. И. Биологические особенности некоторых представителей флоры смешанных лесов Приморья при интродукции их в лесостепную зону Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Горохова Галина Ивановна. – М., 1981. – 17 с.

Григорьева, В. В. Морфология пыльцевых зерен представителей семейства *Linaceae* / В. В. Григорьева // Ботан. журн. – 1990. – № 10. – С. 1345-51.

Гроссгейм, А. А. Флора Кавказа. Т. 4 : Polypodiaceae-Gramineae / А. А. Гроссгейм. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – 513 с.

Дадашева, Ш. Г. Анатомическая характеристика пионов Азербайджана / Ш. Г. Дадашева // Изв. Акад. наук. АзССР. Сер. биол. – 1972. – № 3. – С. 24-25.

Денисова, Г. Р. Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracoscephalum* L. : автореф. дис. ... канд.

биол. наук : 03.00.05 / Денисова Гульнара Робеховна. – Новосибирск, 2006 – 16 с.

Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 351 с.

Дубровицкая, Н. И. Размножение пиона стеблевыми черенками / Н. И. Дубровицкая, А.Н. Кренке // Бюл. Гл. ботан. сада Акад. наук СССР. – 1950. – Вып. 5. – С. 56-62.

Дудик, Н. М. Пионы : каталог-справочник / Н. М. Дудик, Е. Д. Харченко. – Киев : Наук. думка, 1987. – 128 с.

Дымина, Г. Д. Практикум по анатомии и морфологии высших растений : учеб.-метод. пособие / Г. Д. Дымина, В. А. Черемушкина – Новосибирск : Изд-во НГПУ, 2003. – 130 с.

Дьякова, Г. М. Культура пиона в ГБС АН СССР и перспектива ее развития / Г. М. Дьякова // Интродукционное изучение и основы селекции декоративных растений. – М., 1988. – С. 86-91.

Елисафенко, Т. В. Биология редких сибирских видов рода *Viola* L. в культуре : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Елисафенко Татьяна Валерьевна – Новосибирск, 1999. – 15 с.

Ефимов, С. В. Жизнеспособность пыльцы некоторых видов и культиваров пионов / С. В. Ефимов // Сборник научных статей докторантов и аспирантов Московского государственного университета леса. – М., 2006. – Вып. 334. – С. 151-154.

Ефимов, С. В. Изменчивость морфологии пыльцевых зерен у видов и гибридных форм в роде *Paeonia* L. / С. В. Ефимов, Я. В. Косенко, Е. С. Зайцева // Материалы международной конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 16-19 мая 2007 г.). – М., 2007. – С. 227-228.

Ефимов, С. В. Род *Paeonia* L. Современные направления интродукции и методы оценки декоративных признаков : автореф. дис. ...

канд. биол. наук : 03.00.05 / Ефимов Сергей Владимирович. – М., 2008. – 24 с.

Жгенти, Л. П. Морфология пыльцы некоторых кавказских видов *Raeonia* L. / Л. П. Жгенти // Ботан. журн. – 1969. – Т. 54, № 8. – С. 1291-1297.

Жукова, Л. А. Онтогенезы и цикл воспроизводства растений / Л. А. Жукова // Журн. общей биологии. – 1983. – Т. 44, № 3. – С. 361-374.

Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Ланар, 1995. – 223 с.

Жуковский, П. М. Значение мировых коллекций Всесоюзного института растениеводства в общих и частных проблемах селекции / П. М. Жуковский // Ботан. журн. – 1956. – Т. 41, № 2. – С. 161-171.

Зайко, Л. Н. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Л. Н. Зайко, В. Б. Куваев. – М. : Картография, 1980. – 338 с.

Зайцев, Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1984. – 424 с.

Зарипова, А. А. Разработка технологии микрклонального размножения пиона уклоняющегося (*Raeonia anomala* L.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12, 03.00.23 / Зарипова Альфия Ануровна. – Уфа, 2006. – 22 с.

Заугольнова, Л. Б. Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии / Л. Б. Заугольнова, А. А. Жукова, А. С. Комарова, О. В. Смирнова ; отв ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. – М. : Наука, 1988. – 182 с.

Зубкус, Л. П. Обогащение ассортимента растений для создания цветников / Л. П. Зубкус // Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. – Новосибирск, 1968. – С. 3-10.

Иванова, И. А. О биологии прорастания семян пионов / И. А. Иванова // Бюл. Гл. ботан. сада Акад. наук СССР. – 1969. – Вып. 74. – С. 35-40.

Иванова, И. А. О внутреннем строении семян лютиковых. / И. А. Иванова // Бюл. Гл. ботан. сада Акад. наук СССР. – 1966. – Вып. 61. – С. 72-78

Иванова, И. А. Биология прорастания семян с недоразвитым зародышем : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Иванова Ирина Александровна. – М., 1967. – 20 с.

Иванова, И. А. Особенности прорастания и сравнительно-гистохимическое изучение семян некоторых цветочно-декоративных растений // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. – М., 1978. – С. 131-153

Ипполитова, Н. Я. Пионы / Н. Я. Ипполитова. – М. : Олма-Пресс, 2001. – 62 с.

Каден, Н. Н. К вопросу о ложных плодах / Н. Н. Каден // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, почвоведения, геологии, географии. – 1947. – № 12. – С. 21-30.

Каден, Н. Н. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов / Н. Н. Каден // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 4. – С. 498-504.

Каден, Н. Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР / Н. Н. Каден // Ботан. журн. – 1965. – Т. 50, № 6. – С. 775-787.

Камелина, О. П. *Paeonia* – тип / О. П. Камелина, В. Коннова // Эмбриология цветковых растений, терминология и концепции. – СПб., 1994. – Т. 1. – С. 229-230.

Карпиусова, Р. А. Травянистые декоративные многолетники ГБС им. Н. В. Цицина РАН: 60 лет интродукции / Р. А. Карпиусова,

А. В. Кабанов, Т. С. Русинова, М. Б. Щербаков ; отв. ред. А. С. Демидов. – М. : Наука, 2009. – 396 с.

Карписонова, Р. А. Методика фенологических наблюдений за травянистыми многолетниками в Отделе флоры ГБС АН СССР / Р. А. Карписонова // Методика фенологических наблюдений в Ботанических садах СССР. – М., 1979. – С. 47-52.

Карписонова, Р. А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика / Р. А. Карписонова. – М. : Наука, 1985. – 205 с.

Карташова, Н. Н. К вопросу о природе нектарников цветка *Raemonia* / Н. Н. Карташова // Труды Ботанического института Академии наук СССР им. В. Л. Комарова. Сер. 7. – Ленинград, 1962. – Вып. 3 : Морфология и анатомия растений. – С. 77-85.

Кемудария-Натадзе, Л. М. Кавказские представители рода *Raemonia* L. / Л. М. Кемудария-Натадзе // Труды Тбилисского ботанического института. – Тбилиси, 1961а. – Т. 21. – С. 3-51.

Кемудария-Натадзе, Л. М. К вопросу номенклатуры и таксономии *Raemonia Rudolphi* / Л. М. Кемудария-Натадзе // Изв. Акад. наук ГССР. – 1961б. – Вып. 14. – С. 57-66.

Кемудария-Натадзе, Л. М. К вопросу о положении семейства *Raemoniaceae* в системе покрытосеменных растений / Л. М. Кемудария-Натадзе // Заметки по систематике и географии растений. – Тбилиси, 1958. – Вып. 20. – С. 19-28.

Кефели, В. И. Рост растений / В. И. Кефели ; под ред. М. Х. Чайлахяна. – М. : Колос, 1984. – 175 с.

Кильдюшевский, И. Д. К флоре верховьев Вилуя / И. Д. Кильдюшевский // Леса Южной Якутии. – М., 1964. – С. 174-177.

Климат Новосибирска / под ред. С. Д. Кошинского, К. Ш. Хайруллина, Ц. А. Швер. – Л. : Гидрометеиздат, 1979. – 223 с. –

(Климат города).

Клименко, К. Т. Пионы в Никитском ботаническом саду / К. Т. Клименко // Труды Никитского ботанического сада. – Ялта, 1972. – Т. 59. – С. 97-105.

Козо-Полянский, Б. М. Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение / Б. М. Козо-Полянский // Тр. Воронеж. гос. ун-та. – 1945. – Т. 13, № 1. – С. 46-50.

Колпакова, М. Р. Ландшафтная архитектура Сибири : учеб. пособие / М. Р. Колпакова, А. А. Гончар, Л. Н. Чиндяева. – 2-е изд. – Новосибирск : НГАХА, 2004. – 163 с.

Комаров, В. Л. Пион – *Paeonia* L. / В. Л. Комаров // Флора СССР. – М. ; Л., 1937. – Т. 7. – С. 24-35.

Кравченко, О. А. Селекция пионов в ботаническом саду Башкирского филиала АН СССР / О. А. Кравченко // Интродукция и селекция декоративных растений в Башкирии. – Уфа, 1978. – С. 36-52.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул : Изд-во Алтай. гос. ун-та., 1998. – 306 с.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул : Изд-во Алтай. гос. ун-та., 2006. – 262 с.

Красная книга Еврейской автономной области : в 2 ч. Ч. 1 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды сосудистых растений. – Владивосток : Дальнаука, 1997. – 387 с.

Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Новосибирск : АРТА, 2006. – 248 с.

Красная книга Карачаево-Черкесской республики. Редкие и исчезающие виды фауны и флоры. – Ставрополь : Ставропол. кн. из-во,

1988. – 158 с.

Красная книга. Редкие, исчезающие растения и животные Белгородского района Кемеровской области, нуждающиеся в охране.

Вып. 2. – Кемерово : КРЭОО Ирбис, 2011. – С. 67-68 с.

Красная книга Краснодарского края. – Краснодар : Дизайн Бюро № 1, 2007. – 640 с.

Красная книга Краснодарского края. – Краснодар : Краснодар. кн. изд-во, 1994. – 285 с.

Красная книга Республики Алтай. Растения. – Горно-Алтайск : ОАО Горно-Алтайская типография, 2007. – С. 130-131.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М. : КМК, 2008. – 854 с.

Красная книга РСФСР: растения. – М. : Росагропромиздат, 1988. – 590 с.

Красная книга Сахалинской области: растения. – Южно-Сахалинск : Сахалин. кн. изд-во, 2005. – 347 с.

Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 1. – М. : Лесн. пром-сть, 1978. – 459 с.

Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. – М. : Лесн. пром-сть, 1984. – 478 с.

Красная книга Хабаровского края: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Хабаровск : Риотип, 2000. – 453 с.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа: растения. – Чита : Стиль, 2002. – 280 с.

Красноборов, И. М. Определитель растений Новосибирской области / И. М. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло, Е. И. Вибе ; под

ред. И. М Красноборова. – Новосибирск : Наука, 2000. – 491 с.

Краснова, Н. С. Дикорастущие пионы для озеленения / Н. С. Краснова // Цветоводство. – 1968. – № 6. – С. 8, 79.

Краснова, Н. С. Пионы / Н. С. Краснова. – М. : Колос, 1971. – 103 с.

Кривошеева, Л. С. Культура пионов в Киргизии / Л. С. Кривошеева. – Фрунзе : Илим, 1983. – 22 с.

Криницына, А. А. Микроклональное размножение декоративных культур. Пион древовидный (*Paeonia suffruticosa*) : учеб.-метод. пособие / А. А. Криницына, В. В. Мурашов, А. В. Раппопорт [и др.]. – М. : Изд-во МГУ, 2008. – 40 с.

Крылов, Г. В. Растения здоровья / Г. В. Крылов, Н. Ф. Козакова, А. А. Лагерь. – Новосибирск : Новосиб. кн. изд-во, 1989. – 304 с.

Крылов, П. Н. *Paeonia* L. – пион / П. Н. Крылов // Флора Западной Сибири. – Томск, 1931. – Вып. 5. – С. 1116-1118.

Кузнецова, О. В. Видовые пионы в Сибири / О. В. Кузнецова, О. Ю. Васильева // Цветоводство. – 2011. – Вып. 4. – С. 13-15.

Кузнецова, О. В. Интродукция декоративных растений разных жизненных форм в условиях резко континентального климата Западной Сибири / О. В. Кузнецова, О. Ю. Васильева, Н. Д. Шауло // Вестн. ИрГСХА. – 2011. – Вып. 44. – С. 89-96.

Кузнецова, О. В. Органогенез зимующих почек видов и сортов пионов в условиях лесостепи Приобья / О. В. Кузнецова // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2010. – № 5. – С. 40-45.

Кузнецова, О. В. Интродукция *Paeonia obovata* Maxim. в условиях Приобья / О. В. Кузнецова // Эколого-ботанические исследования в Азиатской части России и сопредельных территориях : материалы Междунар. науч.-практ. конф. (Новосибирск, 17-19 мая 2012 г.). – Новосибирск, 2012а. – С. 74-79.

Кузнецова, О. В. Особенности органогенеза некоторых видов рода

Raeonia L. при интродукции в Западной Сибири / О. В. Кузнецова // тез. докладов II (X) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 11-16 ноября 2012 г.). – СПб., 2012б. – С. 49.

Кузнецова, О. В. Фенологическое развитие местных и инорайонных видов рода *Raeonia* L. при интродукции / О. В. Кузнецова // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна : тр. XIII съезда Рус. ботан. о-ва и конф. (Тольятти, 16-21 сент. 2013 г.). – Тольятти, 2013. – С. 139-141.

Кузнецова, О. В. Фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен некоторых видов рода *Raeonia* L. / О. В. Кузнецова // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан, 2009. – Вып. 13, Т. 1. – С. 30-31.

Кузьмина-Медова, Е. А. Пионы для озеленения сибирских городов / Е. А. Кузьмина-Медова // Достижения науки передовой практики – производству. – Новосибирск, 1969. – С. 83-84.

Куклина, Л. А. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых / Л. А. Куклина // Бюл. Гл. ботан. сада Акад. наук СССР. – 1961. – Вып. 42. – С. 66-77.

Купалян, С. Пеоны / С. Купалян, Н. Туманов. – М. : Моск. рабочий, 1953. – 52 с.

Куперман, Ф. М. Морфофизиология растений / Ф. М. Куперман. – М. : Изд-во МГУ, 1984. – 240 с.

Куприянов, А. Н. Интродукция растений : учеб. пособие / А. Н. Куприянов. – Кемерово : Кузбассвуиздат, 2004. – 96 с.

Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк, 1990. – 352 с.

Левина, Р. Е. Морфология и экология плодов / Р. Е. Левина. – Л. : Наука, 1987. – 160 с.

- Левина, Р. Е. О классификации и номенклатуре плодов. / Р. Е. Левина // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 4. – С. 917–933.
- Левина, Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М. : Наука, 1981. – 96 с.
- Ледебур, К. Ф. Путешествие по Алтайским горам и Джунгарской Киргизской степи / К. Ф. Ледебур, А. А. Бунге, К. А. Мейер. – Новосибирск : Наука, 1993. – 415 с.
- Липский, В. И. Исторический очерк Императорского С.-Петербургского ботанического сада // Императорский Санкт-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования (1713-1913) / В. И. Липский. – СПб, 1913. – Ч. 1. – С. 2-380.
- Логачева, М. Д. Нетипичные чередования органов цветка у *Raeonia*: структура и возможный механизм формирования / М. Д. Логачева, П. А. Прудковский, С. В. Ефимов, А. А. Ленин // Онтогенез. – 2007. – Т. 38, № 6. – С. 463-470.
- Лотова, Л. И. Ботаника: морфология и анатомия высших растений / Л. И. Лотова. – М. : Либриком, 2010. – 512 с.
- Лубягина, Н. П. Интродукция неморальных реликтов черневой тайги в искусственно создаваемый фитоценоз, как один из путей их сохранения : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Лубягина Надежда Павловна. – Новосибирск, 1980. – 18 с.
- Луконина, А. В. Растительный покров Волгоградской области как источник растений для интродукции : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Луконина Анна Владимировна. – М., 2005. – 301 с.
- Лучник, З. И. Гибриды сибирских пионов / З. И. Лучник // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. – Новосибирск, 1972. – С. 256-264.
- Лучник, З. И. Фенологические фазы деревьев и кустарников в Алтайской лесостепи / З. И. Лучник. – Барнаул : Алт. кн. изд-во, 1982. –

128 с.

Македонская, Н. В. Использование некоторых новых признаков для систематики дальневосточных пионов / Н. В. Македонская // Природная флора Дальнего Востока. – Владивосток, 1977. – С.118-125.

Македонская, Н. В. Пионы / Н. В. Македонская. – Минск : Полымя, 1988. – 192 с.

Македонская, Н. В. Ритмы сезонного развития и особенности биологии дальневосточных пионов в условиях культуры / Н. В. Македонская // Ритмы сезонного развития растений в Приморье. – Владивосток, 1980. – С. 49-57.

Македонская, Н. В. Ускоренное семенное размножение дальневосточных пионов / Н. В. Македонская // Экологические проблемы семеноведения интродуцентов : тез. докл. VII Всесоюз. совещ. – Рига, 1984. – С.73.

Малышева, Р. М. Особенности роста и развития интродуцированных видов пиона в Томске / Р. М. Малышева // Бюллетень Сибирского ботанического сада – Томск, 1978. – Вып. 11. – С. 3-17.

Малышева, Р. М. Пионы Томской области / Р. М. Малышева. – Томск : Изд-во ТГУ, 1975. – 120 с.

Марко, Н. В. Особенности мужской генеративной сферы у *P. tenuifolia* L. (*Raeoniaceae*) / Н. В. Марко, С. В. Шевченко // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т. 65, № 2. – С. 252-262.

Международные правила определения качества семян : пер. с англ. / под ред. И. Г. Леурды. – М. : Колос, 1969. – 182 с.

Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур: декоративные культуры. Вып. 6. – М. : Колос, 1968. – 223 с.

Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Пион. – М. : Ботан. сад МГУ, 2003. – 15 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М. : Наука, 1980. – 64 с.

Минаева, В. Г. Лекарственные растения Сибири / В. Г. Минаева. – Новосибирск : Наука, 1970. – 272 с.

Миронова, Л. Н. Интродукция 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.

Миронова, Л. Н. Итоги интродукции и селекции декоративных травянистых растений в Республике Башкортостан : в 2 ч. Ч. 1 : Класс двудольные / Л. Н. Миронова, А. А. Воронцова, Г. В. Шипаева. – М. : Наука, 2006. – 211 с.

Миронова, Л. Н. Эти роскошные пионы / Л. Н. Миронова. – Владивосток : Изд-во БСИ ДВО РАН, 2006. – 56 с.

Назарова, Т. М. Пионы в Новосибирской области / Т. М. Назарова // Научно-практическая конференция по декоративному садоводству и озеленению населенных пунктов области : тез. докл. – Новосибирск, 1972. – С. 15-17.

Назарова, Т. М. Формирование почек возобновления у травянистых пионов в условиях Новосибирской области / Т. М. Назарова // Интродукция растений в Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1983. – С. 148-152.

Некратова, Н. А. К изучению биологических особенностей *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Paeonia anomala* L. / Н. А. Некратова // Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири. – Томск, 1987. – С.133-145.

Немирович-Данченко, Е. Н. Порядок пионовые (*Paeoniales*) / Е. Н. Немирович-Данченко // Жизнь растений. – М., 1981. – Т. 5, ч. 2 :

Цветковые растения. – С. 16-18.

Немирович-Данченко, Е. Н. Цветение и опыление пионов при интродукции в условиях Ленинграда / Е. Н. Немирович-Данченко // Ботан. журн. – 1979. – Т. 64, № 8. – С. 1139-1146.

Николаева, М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова. – М. : Наука, 1985. – 346 с.

Николаева, М. Г. Физиология глубокого покоя семян / М. Г. Николаева. – Л. : Наука, 1967. – 206 с.

Николаева, М. Г. Покой семян: / М. Г. Николаева // Физиология семян. – М., 1982, – С. 125-183.

Новикова, Л. С. Интродукция новых декоративных многолетних растений / Л. С. Новикова // Генетика, селекция и биотехнология лесных древесных и травянистых растений. – Уфа, 1993. – С. 123-129.

Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений : в 2 Т. 1 : Теория организации биоморф / Е. Л. Нухимовский. – М. : Недра, 1997. – 630 с.

Нухимовский, Е. Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания. Сообщ. 5. *Рaeonia anomala* L. / Е. Л. Нухимовский, Ю. Д. Нухимовская // Растит. ресурсы. – 1978. – Т. 14, вып. 3. – С. 347-355.

Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Колос, 1970. – 255 с.

Первухина, Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка / Н. В. Первухина. – Л. : Наука, 1970. – 169 с.

Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. – Владивосток : Апостроф, 2002. – 48 с.

Петров, А. П. К методике окрашивания зрелой пыльцы

галлоцианином / А. П. Петров, С. В. Погорелов // Ботан. журн. – 1987. – Т. 72, № 9. – С. 1269-1270.

Петрова, Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных: подсемейство *Lilioideae* / Т. Ф. Петрова. – М. : Наука, 1977. – 213 с.

Поддубная-Арнольди, В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди. – М. : Наука, 1964. – 482 с.

Полевой, В. В. Физиология растений : учебник / В. В. Полевой. – М. : Высш. шк., 1989. – 464 с.

Полетико, О. М. Декоративные травянистые растения открытого грунта / О. М. Полетико, А. Л. Мишенкова. – М. : Наука, 1967. – 207 с.

Пономарев, А. Н. Изучение цветения и опыления растений / А. Н. Пономарев // Полевая геоботаника. – М. ; Л., 1960. – Т. 2. – С. 9-19.

Пономарев, А. Н. О постановке и направлениях антропоэкологических исследований / А. Н. Пономарев // Ученые записки Пермского государственного университета. – Пермь, 1970. – Т. 260 : Биология. – С. 3-10.

Пономарев, А. Н. Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков / А. Н. Пономарев, М. Б. Русакова // Ботан. журн. – 1968. – Т. 53, № 10. – С. 1371-1383.

Попцов, А. В. Очерки по семеноведению / А. В. Попцов, В. И. Некрасов, И. А. Иванова. – М. : Наука, 1981. – 112 с.

Пунина, Е. О. Коспект нотовидов рода *Raeonia* L. (*Raeoniaceae*) Кавказа и Крыма / Е. О. Пунина, Е. В. Мордак, И. М. Тимухин, С. А. Литвинская // Новости систематики высших растений. – М. ; СПб., 2011. – Т. 42. – С. 120-131.

Пунина, Е. О. Род *Raeonia* (*Raeoniaceae*) в России и на сопредельных территориях: ревизия с использованием методов кариосистематики и молекулярной систематики / Е. О. Пунина, Э. М. Мачс, Е. В. Мордак [и др.] // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI

века : материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22-27 сент. 2002 г.). – Петрозаводск, 2008. – С. 68-71.

Пятицкая, Л. И. Пионы японской группы для озеленения Новосибирска : информ. листок № 114 / Л. И. Пятицкая. – Новосибирск, 1993. – 4 с.

Работнов, Т. А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа / Т. А. Работнов // Ботан. журн. – 1945. – Т. 30, № 4. – С. 167-177.

Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Ботан. ин-та Акад. наук СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 179-196.

Разумова, Г. А. Агроэкологические основы культивирования сортов травянистых пионов в лесостепи Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 06.01.09, 03.00.16 / Разумова Галина Александровна. – Новосибирск, 2006а. – 16 с.

Разумова, Г. А. Агроэкологические основы культивирования сортов травянистых пионов в лесостепи Приобья / Г. А. Разумова. – Новосибирск : РАХСН, Сиб. отд-ние, 2006б. – 184 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – Л. : Наука, Ленинград. отд-ние, 1981. – 264 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири / ред. Л. И. Малышева, К. А. Соболевская. – Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1980. – 223 с.

Реут, А. А. Биология и размножение представителей рода *Paeonia* L. при интродукции в лесостепной зоне Башкирского Предуралья : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Реут Антонина Анатольевна. – Уфа, 2010. – 16 с.

Реут, А. А. Опыт интродукции *Paeonia anomala* L. / А. А. Реут, Л. Н. Миронова // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. – 2009. – № 6. – С. 310-313.

Реут, А. А. Пионы. Биология и размножение. / А. А. Реут,

Л. Н. Миронова. – Saarbrücken : LAMBER Acad. Publ., 2012. – 190 с.

Родионов, А. В. Полиплоидия и межвидовая гибридизация в эволюции цветковых растений / А. В. Родионов // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2013. – Т. 17, № 4/2. – С. 916-929.

Рябова, Т. И. Пион средний / Т. И. Рябова // Цветоводство в городах и поселках Таджикистана. – Душанбе, 1965. – С. 68-69.

Салмина, А. Н. Совершенствование сортимента пиона травянистого и методов его ускоренного размножения : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 06.01.07 / Салмина Александра Николаевна. – М., 1999. – 24 с.

Сапырцева, И. Ф. Биологические особенности семян лютиковых / И. Ф. Сапырцева // Биологи и химия растений – источников фенольных соединений и алкалоидов. – Л., 1972. – С. 136-147.

Семенова, Г. П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г. П. Семенова. – Новосибирск : Гео, 2007. – 408 с.

Серафимов, С. С. О строении цветков миндаля / С. С. Серафимов // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 8. – С. 1157-1164.

Серебряков, И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М. : Совет. наука, 1952. – 391 с.

Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. – М. : Высш. шк., 1962. – 378 с.

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

Смирнова, О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – М. : Наука, 1987. – 206 с.

Соболевская, К. А. Исчезающие растения Сибири в интродукции / К. А. Соболевская. – Новосибирск : Наука, 1984. – 214 с.

Соболевская, К. А. Пути и методы интродукции растений природной флоры Сибири / К. А. Соболевская // Интродукция растений Сибири. – Новосибирск, 1977. – С. 3-28.

Соболевская, К. А. Эколого-генетические предпосылки интродукции полезных видов природной флоры Южной Сибири / К. А. Соболевская // Новые культуры в народном хозяйстве и медицине. – Киев, 1978. – Ч. 1. – С. 12-15.

Соколов, П. Д. Рациональное использование растительных ресурсов и их охрана / П. Д. Соколов // Растит. ресурсы. – 1981. – Т. 17, вып. 1. – С. 3-14.

Соколова, Т. А., Декоративное растениеводство, цветоводство : учебник / Т. А. Соколова, И. Ю. Бочкова. – 4-е изд. – М. : Академия, 2010. – 432 с.

Сосновец, А. А. Ускоренное выращивание пионов из семян / А. А. Сосновец, В. Ф. Фомичева // Цветоводство. – 1962. – № 6. – С. 9.

Сосновец, А. А. Ускоренное размножение сеянцев пионов из семян / А. А. Сосновец // Вопросы озеленения. – М., 1965. – С. 92-109.

Старшова, Н. П. Половая дифференциация ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (*Caryophyllaceae*), как составная часть системы семенного размножения / Н. П. Старшова, Н. Н. Баранникова // Ботан. журн. – 1998. – Т. 83, № 3. – С. 79-90.

Тавлинова, Г. К. Пионы / Г. К. Тавлинова, В. Н. Гладкий. – М. : Эксимо, 2003. – 64 с.

Тавлинова, Г. К. Размножение многолетников черенкованием в открытом грунте / Г. К. Тавлинова. – Л. : Стройиздат, 1966. – 76 с.

Тахтаджян, А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М. : Наука, 1948. – 301 с.

Тахтаджян, А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – М. ; Л. : Наука, 1966. – 611 с.

Тахтаджян, А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.

Турова, А. Д. Лекарственные растения СССР и их применение.

/ А. Д. Турова. – М. : Медицина, 1974. – 424 с.

Тюрина, Е. В. Интродукция зонтичных в Сибири / Е. В. Тюрина. – Новосибирск : Наука, 1978. – 240 с.

Уоринг, Ф. Рост растений и дифференцировка / Ф. Уоринг, И. Филлипс. – М. : Мир, 1984. – 512 с.

Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.

Уранов, А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций / А. А. Уранов // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М., 1967. – С. 3-8.

Успенская, М. С. Семейство Пионовые – *Raeoniaceae* Rudolphi / М. С. Успенская // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – Л., 1987а. – Т. 2. – С. 81-84.

Успенская, М. С. Дополнение к системе рода *Raeonia* L. / М. С. Успенская // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1987б. – Т. 92, вып. 3. – С. 79-85.

Успенская, М. С. О влиянии ионизирующей радиации на дикорастущие пионы / М. С. Успенская // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 1993. – № 3. – С. 42-47.

Успенская, М. С. Определение видов рода *Raeonia* L. флоры СССР в фазе плодоношения / М. С. Успенская // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1986. – Т. 91, вып. 3. – С. 102-107.

Успенская, М. С. Пионы (Род *Raeonia*) флоры СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Успенская Марианна Сергеевна. – М., 1981. – 20 с.

Успенская, М. С. Пионы / М. С. Успенская. – М. : Фитон +, 2002. – 208 с.

Успенская, М. С. Селекция, размножение и перспективы

интродукции древовидных пионов в России и СНГ / М. С. Успенская, В. В. Мурашев // Цветоводство: традиции и современность : материалы VI междунар. науч. конф. (Волгоград, 15-18 мая 2013 г.). – Белгород, 2013. – С. 198-201.

Фегри, К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. Ван дер Пэйл. – М. : Мир, 1982. – 382 с.

Федоров, А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / А. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1975. – 352 с.

Федотова, Т. А. Порядок 21. *Raeoniales*. Семейство *Raeoniaceae* / Т. А. Федотова // Сравнительная анатомия семян. – Л., 1988. – Т. 2 : Двудольные: *Magnoliidae, Ranunculidae*. – С. 195-207.

Фомина, Т. И. Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири / Т. И. Фомина. – Новосибирск : Гео, 2012. – 179 с.

Фомичева, В. Н. Гибридизация пионов / В. Н. Фомичева // Прикладная ботаника и интродукция растений. – М., 1973. – С. 94.

Фризен, Н. В. *Raeonia* L. – пион / Н. В. Фризен // Флора Сибири. – Новосибирск, 1993. – Т. 6. – С. 98.

Харкевич, С. С. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана / Н. Н. Качура. – М. : Наука, 1981. – 234 с.

Харченко, Е. Д. Пионы из корневых черенков / Е. Д. Харченко, И. А. Тыран // Цветоводство. – 1963. – № 8. – С. 8.

Ходачек Е. А. Семенная продуктивность растений Западного Таймыра / Е. А. Ходачек // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. – Л., 1978. – С. 20-40.

Ходачек, Е. А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра / Е. А. Ходачек // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 7. – С. 995-1010.

Хохлов, С. С. Классификация апомиксиса у покрытосеменных / С. С. Хохлов // Докл. Акад. наук СССР. – 1958. – № 4. – С. 812-815.

Храмова, Е. Л. Морфология пыльцевых зерен *Coptis trifolia* (*Ranunculaceae*) / Е. Л. Храмова // Ботан. журн. – 1986. – Т. 71, № 6. – С. 765-768.

Цветоводство открытого грунта : учеб. пособие / сост.: О. Ю. Васильева, С. Х. Вышегуров, Н. В. Пономаренко, Г. А. Зуева. – Новосибирск : Агро-Сибирь, 2014. – 283 с.

Центральный сибирский ботанический сад. – Новосибирск : Наука, 1981. – 76 с.

Цингер, Н. В. О причинах медленного прорастания семян пионов / Н. В. Цингер // Труды Главного ботанического сада. – М., 1951. – Т. 11. – С. 101-145.

Цингер, Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства / Н. В. Цингер. – М. : Изд-во АН СССР, 1958. – 285 с.

Черемушкина, В. А. Биология луков Евразии / В. А. Черемушкина ; отв. ред. О. В. Смирнова. – Новосибирск : Наука. Сиб. изд. фирма, 2004. – 280 с.

Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1995. – С. 632-633.

Чиндяева, Л. Н. Ландшафтный дизайн : учеб. пособие / Л. Н. Чиндяева, О. Ю. Васильева, Л. И. Пятницкая [и др.]. – Новосибирск : Изд-во НГТУ, 2006. – 192 с.

Шамров, И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) / В. А. Черемушкина // Ботан. журн. – 1997. – Т. 82, № 6. – С. 24-46.

Шамров, И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И. И. Шамров; под ред. Т. Б. Батыгиной. – 2008. – 350 с.

Шестакова, Э. В. Тмин обыкновенный: изучение проблем популяционной экологии растений / Э. В. Шестакова // Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга : отчет о НИР № ГР 01910056055. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 13-15.

Шипчинский, Н. В. Род пион – *Paeonia* L. / Н. В. Шипчинский // Флора СССР. – М. : Л., 1937. – Т. 7. – С. 24-35.

Шишкин, О. К. Ассортимент и плотность посадки пиона травянистого при выращивании посадочного материала в условиях Среднего Урала / О. К. Шишкин // Труды / Свердлов. с.-х. ин-т. – Пермь, 1981. – Т. 62 : Ассортимент и технология производства посадочного материала цветочных культур для Среднего Урала – С. 3-13.

Шишкин, О. К. Размножение пионов на Урале / О. К. Шишкин // Цветоводство. – 1980. – № 6. – С. 9.

Щербакова, Л. Н. Защита растений : учеб. пособие / Л. Н. Щербакова, Н. Н. Карпун. – М. : Издательский центр Академия, 2008. – 272 с.

Яковлев, М. С. Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* L. / М. С. Яковлев, М. Д. Иоффе // Ботан. журн. – 1957. – Т. 42, № 10. – С. 1491-1502.

Anderson, G. A monograph of the genus *Paeonia* / G. Anderson // Trans. of Linnean Soc. of London. – 1818. – Vol. 12, № 1. – P. 248-290.

Auten, E. (Jr.) Raising peonies from seed / E. Auten (Jr.) // Amer. Peony Soc. Bull. – 1949. – № 114. – P. 25-27.

Barton, L. Physiological and morphological effects of gibberellic acid on epicotyl dormancy of tree peony / L. Barton, G. Chandler // Contributions from Boyce Thompson Inst. for Plant Research. – 1957. – Vol. 19, № 2. – P. 201-214.

Chase, M. W. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III / M. W. Chase, J. L. Reveal // Bot. J. of Linnean Soc. –

2009. – Vol. 161, № 2. – P. 122-127.

Davesac, T. La place systematique du genre *Paeonia* et forme de jeunesse de *P. susitanica* Mill. / T. Davesac // Bull. de la Soc. d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1957. – Vol. 92, № 3/4. – P. 197-201.

De Candolle, A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta. Vol. 1. – [S.l.] : Treuttel et Würtz, 1824. – 747 p.

Ezelarab, G. E. The organization of the primary vascular system in *Ranunculaceae* / G. E. Ezelarab, K. J. Dormer // Annals of Botany. – 1963. – Vol. 27, № 1. – P. 23-38.

Halda, J. J. The Genus *Paeonia* / J. J. Halda, J. W. Waddick. – Portland : Timber Press, 2004. – 226 p.

Harper, J. L. Population biology of plants / J. L. Harper. – London : Acad. Press, 1977. – 892 p.

Hawkes, J. G. Germplasm banks: a method for endangered plant conservation / J. G. Hawkes // Conservation techniques in botanic gardens. – Königstein, 1990. – P. 49-56.

Hong, D. Taxonomy of the *Paeonia delavayi* Complex (*Paeoniaceae*) / D. Hong, K. Pan, Y. Hong // Annals of Missouri Bot. Garden. – 1998. – Vol. 85, № 4. – P. 554-564.

Hong, D. Y. *Paeonia* (*Paeoniaceae*) in the Caucasus / D. Y. Hong, Sh.-L. Zhou // Bot. J. of Linnean Soc. – 2003. – Vol. 143, № 2. – P. 135-150.

Hong, D. Y. *Paeoniaceae* / D. Y. Hong // Flora of China. – Beijing, 2001. – Vol. 6. – P. 127-132.

Hong, D. Y. Peonies of the world. Pt. 1 : Taxonomy and phytogeography / D. Y. Hong. – London : Kew Publ., 2010. – 312 p.

Hong, D. Y. Peonies of the world. Pt. 2 : Polymorphism and diversity / D. Y. Hong. – London : Kew Publ., 2011. – 112 p.

Hong, T. Study on the Chinese Wild Woody *Peonies*. II. New Taxa of *Paeonia* L. Sect. Moutan DC. / T. Hong, J. X. Zhang, J. J. Li [et al.] // Bull. of Bot. Research. – 1992. – Vol. 12, № 3. – P. 223-234.

Hosoki, T. In vitro pagation of herbaceous paeony (*Paeonia lactiflora* Pall.) by a longitudinal shoot - split method / T. Hosoki, M. Ando, T. Kubara [et al.] // Plant Cell Rep. – 1985. – Vol. 8, № 4. – P. 243-246.

Kumazava, M. The structure and affinities of *Paeonia* (in Japanese) / M. Kumazava // Bot. Mag. (Tokyo). – 1935. – Vol. 49, № 581. – P. 306-315.

Lemesle, R. Les elements du xyleme dans les Angiospermes a'characteres primitives / R. Lemesle // Bull. de la Soc. Bot. de France. – 1956. – Vol. 103, № 9/10. – P. 609-677.

Lindley, J. *Paeonia brownii* / J. Lindley // Edwards's Bot. Register. – 1839. – Vol. 25. – P. 30.

Lindley, J. *Paeonia wittmanniana* / J. Lindley // Edwards's Bot. Register. – 1846. – Vol. 32. – P. 9-10.

Lynch, R. A new classification of the genus *Paeonia* / R. Lynch // J. of Roy. Horticultur. Soc. – 1890. – Vol. 12. – P. 428-445.

Ozenda, P. Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques: contribution a l'étude des Angiospermes dites primitives / P. Ozenda. – Paris : Masson, 1949. – 183 p.

Raunkiaer, C. The life forms of plants and statistical plant geography. / C. Raunkiaer. – Oxford : Clarendon Press, 1934. – 632 p.

Sang, T. Origins of polyploids an example from peonies (*Paeonia*) and a model for angiosperms / T. Sang, J. Pan, D. M. Zhang [et al.] // Bot. J. of Linnean Soc. – 2004. – Vol. 82, № 4. – P. 561-571.

Sang, T. Phylogeny and Biogeography of *Paeonia* (*Paeoniaceae*) / T. Sang, T. F. Stuessy. – [S.l.] : Ohio State Univ., 1995. – 290 p.

Schuepp, O. Uber periodische Formbildung bei Pflanzen / O. Schuepp // Biol. Rev. – 1938. – Vol. 13, № 1. – P. 52-92.

Seringe, N. C. Flore des jardins et des grandes cultures ou: description des plantes, de jardins, d'orangeries et de grandes cultures, leur multiplication, l'époque de leur floraison et de leur fructification, et leur employ : in 3 vol. / N. C. Seringe. – Lyon ; Paris : Libr. Agr. de la Maison Rustique, 1845-1849. – 605 ; 588 ; 635 p.

Shulkina, T. Ornamental plants from Russia and adjacent states of the former Soviet Union: a botanical guide for travelers and gardeners / T. Shulkina. – London : Kew Publ., 2004. – 175 p.

Silvertown, J. W. Introduction to plant population ecology / J. W. Silvertown. – London : Longman, 1982. – 209 p.

Solereder, H. Systematische anatomie der Dicotyledonen / H. Solereder: ein Handbuch für Laboratorien der wissenschaftlichen und angewandten Botanik. – Stuttgart : Verlag von Ferdinand Enke, 1899. – 984 p.

Stebbins, L. G. (Jr.) Notes on some systematic relationships in the genus *Paeonia* / L. G. Stebbins (Jr.) // Univ. of California Publ. in Botany. – 1939. – Vol. 19, №7. – P. 245-266.

Stern, F. C. A study of the genus *Paeonia* / F. C. Stern. – London : Roy. Horticultur. Soc., 1946. – 155 p.

Tamura, M. N. *Paeoniaceae* // The families and genera of vascular plants / M. N. Tamura. – Berlin, 2006. – Vol. 9 : Flowering plants. – P. 265–269.

Wang, Z. A discussion on the formation and evolution of flower type of tree Peony and herb Peony by observing flower bud differentiation of herb Peony / Z. Wang, Y. Zhang // Acta Horticulturae Sinica. – 1991. – Vol. 18, № 2. – P. 12-13.

Xi, Y.-Z. The pollen morphology and exine ultrastructure of *Paeonia* in China (in Chinese) / Y.-Z. Xi // Acta Botanica Sinica. – 1984. – Vol. 26. – P. 241–246.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Феноритмы видов пионов в зависимости от сумм температур 2007-2012 гг.

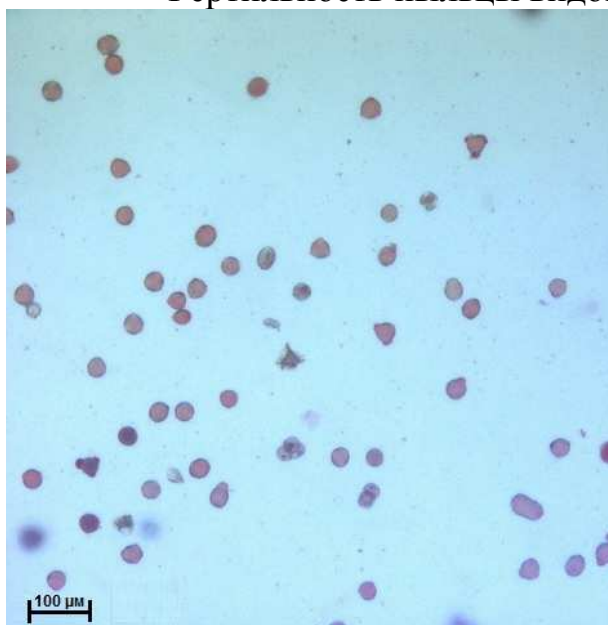
Вид	Отрастание				Бутонизация				Цветение			
	дата	сумма температур			дата	сумма температур			дата	сумма температур		
		> 0 °C	> 5 °C	> 10 °C		> 0 °C	> 5 °C	> 10 °C		> 0 °C	> 5 °C	> 10 °C
2007 г.												
<i>P. lactiflora</i>	25 апр	263	165	88	20 май	636	418	232	20 июн	1086	713	386
<i>P. oreogeton</i>	7 май	446	293	165	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. obovata</i>	1 май	344	221	123	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. anomala</i>	6 май	430	282	159	16 май	576	378	212	29 май	753	490	266
<i>P. hybrida</i>	3 май	382	249	141	8 май	460	302	169	1 июн	789	511	273
<i>P. tenuifolia</i>	1 май	344	221	123	16 май	576	378	212	29 май	753	490	266
2008 г.												
<i>P. lactiflora</i>	11 май	448	186	133	30 май	791	434	291	13 июн	1075	648	435
<i>P. oreogeton</i>	8 май	378	131	93	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. obovata</i>	6 май	335	98	70	15 май	537	255	182	1 июн	849	482	329
<i>P. anomala</i>	10 май	435	178	130	17 май	584	292	209	30 май	791	434	291
<i>P. hybrida</i>	6 май	335	98	70	13 май	488	216	153	31 май	823	461	313
<i>P. tenuifolia</i>	6 май	335	98	70	14 май	511	234	166	3 июн	900	523	360
2009 г.												
<i>P. lactiflora</i>	26 апр	141	70	25	6 май	241	120	37	23 июн	1067	707	397
<i>P. mlokosewitschii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. oreogeton</i>	6 май	241	120	37	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. wittmanniana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. obovata</i>	23 апр	110	54	17	28 апр	163	82	27	20 май	511	320	167
<i>P. anomala</i>	20 апр	68	27	4	10 май	315	174	71	1 июн	687	437	237
<i>P. hybrida</i>	2 май	201	100	32	6 май	241	120	37	1 июн	687	437	237
<i>P. tenuifolia</i>	25 апр	134	68	25	2 май	201	100	32	3 июн	719	459	249
2010 г.												
<i>P. lactiflora</i>	12 май	308	134	76	23 май	421	248	120	20 июн	1010	697	429
<i>P. mlokosewitschii</i>	28 май	513	315	162	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. oreogeton</i>	8 май	286	176	88	13 май	319	188	89	2 июн	601	378	200
<i>P. wittmanniana</i>	18 май	386	233	114	23 май	421	248	120	11 июн	798	530	307
<i>P. obovata</i>	28 апр	162	102	56	5 май	253	158	82	2 июн	601	378	200
<i>P. anomala</i>	30 апр	193	123	70	12 май	308	182	88	1 июн	582	364	191
<i>P. hybrida</i>	12 май	308	182	88	21 май	396	233	114	11 июн	798	530	307
<i>P. tenuifolia</i>	28 апр	162	102	56	18 май	386	233	114	3 июн	623	395	212
2011 г.												
<i>P. lactiflora</i>	27 апр	291	169	78	19 май	405	209	87	10 июн	717	405	188
<i>P. mlokosewitschii</i>	24 апр	260	153	73	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. oreogeton</i>	18 апр	165	88	35	20 апр	199	112	49	19 май	405	209	87
<i>P. wittmanniana</i>	20 апр	199	112	49	25 апр	274	162	77	30 май	525	268	106
<i>P. obovata</i>	14 апр	93	36	3	27 апр	291	169	78	23 май	445	223	91
<i>P. anomala</i>	20 апр	199	112	49	27 апр	291	169	78	22 май	439	222	91
<i>P. hybrida</i>	24 апр	260	153	73	5 май	328	184	84	28 май	494	247	95
<i>P. tenuifolia</i>	18 апр	165	88	35	3 май	324	184	84	7 июн	661	364	162
2012 г.												
<i>P. lactiflora</i>	20 апр	225	130	54	15 май	526	309	134	5 июн	946	624	346
<i>P. mlokosewitschii</i>	3 май	358	201	78	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. oreogeton</i>	12 апр	112	57	20	18 апр	191	106	40	19 май	573	336	141
<i>P. wittmanniana</i>	13 май	478	271	106	18 май	563	331	141	6 июн	976	649	366
<i>P. obovata</i>	11 апр	107	57	20	18 апр	191	106	40	21 май	600	353	148
<i>P. anomala</i>	12 апр	112	57	20	18 апр	191	106	40	21 май	600	353	148
<i>P. hybrida</i>	12 апр	112	57	20	24 апр	255	143	58	30 май	771	479	231
<i>P. tenuifolia</i>	10 апр	85	40	8	17 апр	181	101	40	1 июн	828	526	268

Продолжение приложения 1

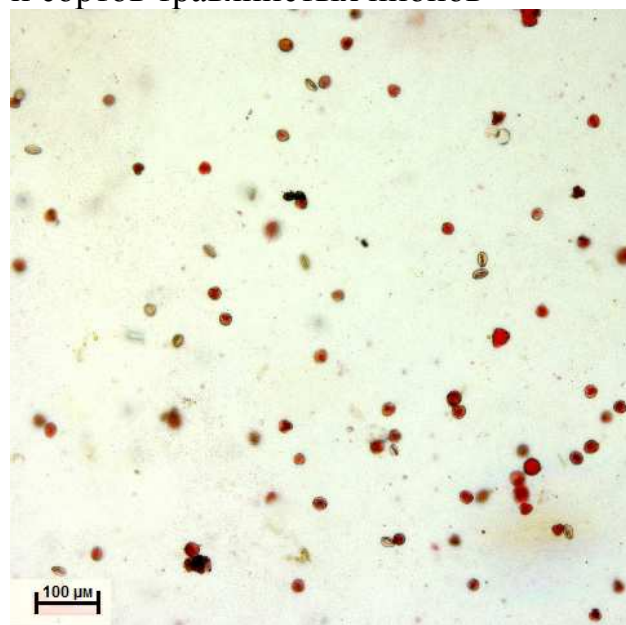
Феноритмы видов пионов в зависимости от сумм температур 2007-2012 гг.

Вид	Завязывание плодов				Созревание плодов				Окончание вегетации			
	дата	сумма температур			дата	сумма температур			дата	сумма температур		
		> 0 °C	> 5 °C	> 10 °C		> 0 °C	> 5 °C	> 10 °C		> 0 °C	> 5 °C	> 10 °C
2007 г.												
<i>P. lactiflora</i>	6 июл	1423	975	573	11 авг	2285	1657	1075	25 авг	2495	1802	1155
<i>P. oreogeton</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2 авг	2099	1516	979
<i>P. obovata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	10 авг	2268	1645	1068
<i>P. anomala</i>	10 июн	903	580	303	21 июн	1111	733	401	5 авг	2169	1571	1019
<i>P. hybrida</i>	7 июн	850	542	280	23 июн	1152	767	727	23 июл	1877	1344	857
<i>P. tenuifolia</i>	3 июн	808	520	273	25 июн	1183	790	443	17 июл	1715	1212	755
2008 г.												
<i>P. lactiflora</i>	3 июл	1522	995	682	11 авг	2448	1726	1218	7 сен	2952	2095	1452
<i>P. oreogeton</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	4 авг	2289	1602	1129
<i>P. obovata</i>	8 июн	998	596	408	15 июл	1794	1207	834	16 авг	2330	1633	1150
<i>P. anomala</i>	10 июн	1032	620	422	22 июн	1261	789	531	4 авг	2289	1602	1129
<i>P. hybrida</i>	5 июн	943	556	383	25 июн	1322	835	562	24 июл	2011	1379	961
<i>P. tenuifolia</i>	10 июн	1032	620	422	4 июл	1541	1009	691	27 июл	2088	1441	1008
2009 г.												
<i>P. lactiflora</i>	8 июл	1356	921	536	7 авг	1994	1409	874	6 сен	2566	1831	1147
<i>P. mlokozewitschii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	21 авг	2279	1624	1019
<i>P. oreogeton</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	4 авг	1938	1441	848
<i>P. wittmanniana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1 июл	1188	788	438
<i>P. obovata</i>	27 май	582	357	182	11 июл	1434	984	584	8 авг	2019	1429	889
<i>P. anomala</i>	11 июн	896	596	346	27 июн	1128	748	418	6 авг	1972	1392	862
<i>P. hybrida</i>	6 июн	768	493	268	29 июн	1154	764	424	1 авг	1870	1315	810
<i>P. tenuifolia</i>	11 июн	896	596	346	2 июл	1204	799	444	24 июл	1704	1189	724
2010 г.												
<i>P. lactiflora</i>	5 июл	1302	914	571	7 авг	1969	1416	908	6 сен	2607	1904	1246
<i>P. mlokozewitschii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	6 авг	1944	1396	893
<i>P. oreogeton</i>	7 июн	707	459	256	14 июл	1478	1045	657	13 авг	2082	1499	961
<i>P. wittmanniana</i>	16 июн	909	616	368	—	—	—	—	25 июл	1721	1233	790
<i>P. obovata</i>	6 июн	680	437	239	20 июл	1620	1157	739	21 авг	2245	1622	1044
<i>P. anomala</i>	13 июн	834	556	323	26 июн	1105	762	464	30 июл	1811	1298	830
<i>P. hybrida</i>	16 июн	909	616	368	5 июл	1302	914	571	5 авг	1924	1381	883
<i>P. tenuifolia</i>	11 июн	798	530	307	4 июл	1274	891	553	28 июл	1774	1271	813
2011 г.												
<i>P. lactiflora</i>	25 июн	955	568	276	1 авг	1422	855	387	5 сен	2053	1311	668
<i>P. mlokozewitschii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	10 авг	1590	978	465
<i>P. oreogeton</i>	29 май	508	256	99	11 июл	1172	705	336	21 авг	1812	1145	577
<i>P. wittmanniana</i>	4 июн	609	327	140	11 июл	1172	705	336	1 авг	1422	855	387
<i>P. obovata</i>	29 май	508	256	99	15 июл	1226	739	350	15 авг	1708	1071	533
<i>P. anomala</i>	3 июн	592	315	133	30 июн	1039	627	310	7 авг	1529	932	434
<i>P. hybrida</i>	4 июн	609	327	140	30 июн	1039	627	310	26 июл	1367	825	382
<i>P. tenuifolia</i>	13 июн	773	446	214	4 июл	1082	650	315	25 июл	1354	817	379
2012 г.												
<i>P. lactiflora</i>	23 июн	1410	998	630	14 июл	1957	1440	967	21 авг	2949	2242	1579
<i>P. mlokozewitschii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1 авг	2490	1883	1320
<i>P. oreogeton</i>	27 май	703	426	193	4 июл	1705	1238	815	11 авг	2729	2072	1459
<i>P. wittmanniana</i>	9 июн	1044	702	404	25 июн	1467	1045	667	15 июл	1985	1463	985
<i>P. obovata</i>	27 май	703	426	193	13 июл	1928	1416	948	12 авг	2760	2098	1480
<i>P. anomala</i>	29 май	745	458	215	23 июн	1410	998	630	23 июл	2229	1667	1149
<i>P. hybrida</i>	6 июн	976	649	366	23 июн	1410	998	630	22 июл	2197	1640	1127
<i>P. tenuifolia</i>	7 июн	996	664	376	24 июн	1439	1022	649	14 июл	1957	1440	967

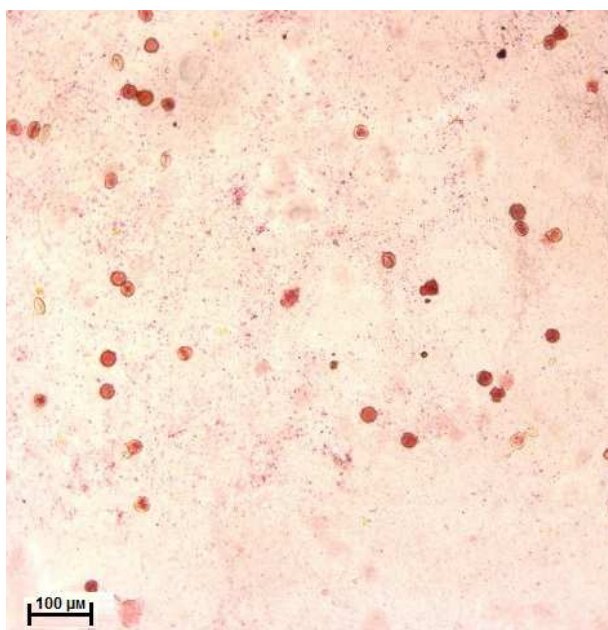
Фертильность пыльцы видов и сортов травянистых пионов



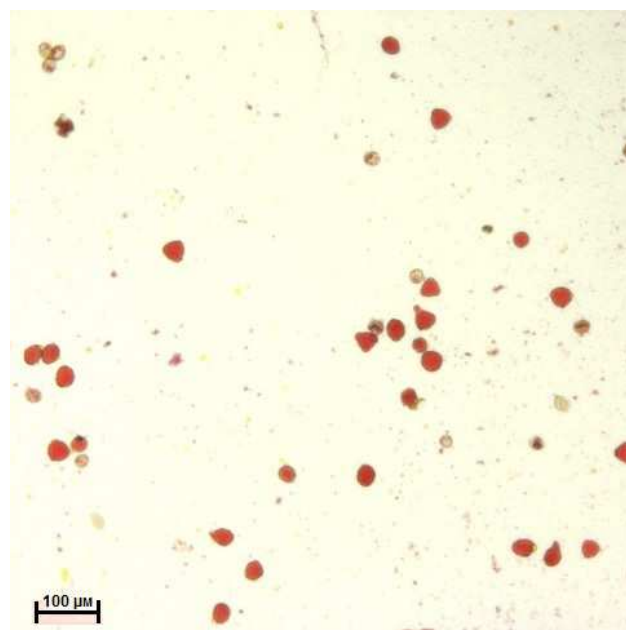
Фертильность пыльцы
P. lactiflora



Фертильность пыльцы
P. tenuifolia



Фертильность пыльцы
P. cv. Elsa Sass

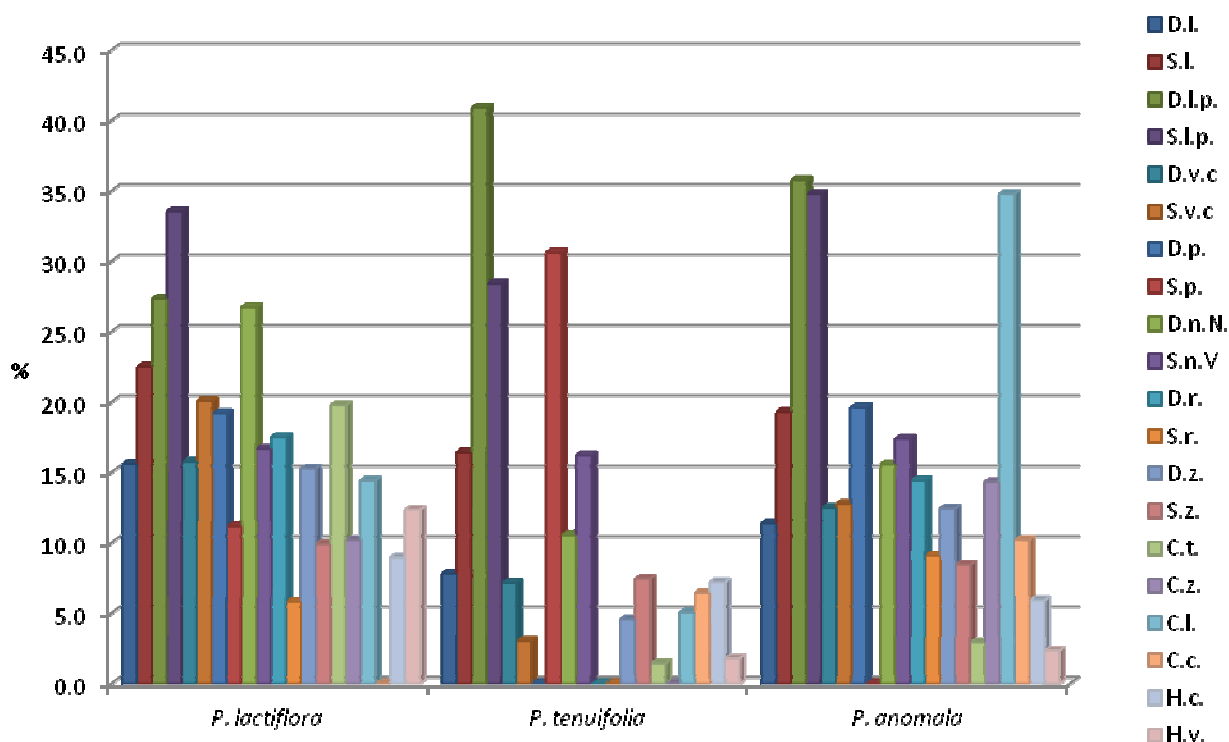


Фертильность пыльцы
P. cv. Marechal Mac Mahon

Биометрические некоторые показатели цветков

Признак	<i>P. lactiflora</i>			<i>P. tenuifolia</i>			<i>P. anomala</i>		
	Мин.	Макс.	Ср.	Мин.	Макс.	Ср.	Мин.	Макс.	Ср.
Длина лепестков, см	3,9	7,9	6,2±0,22	4,1	5,5	4,8±0,08	3,1	5,4	4,6±0,10
Ширина лепестков, см	2,0	4,9	3,7±0,19	1,8	4,2	3,2±0,11	1,7	3,7	2,7±0,11
Длина верховых листьев, см	0,4	1,5	1,0±0,19	0,5	1,6	0,9±0,17	0,4	1,3	0,7±0,07
Ширина верховых листьев, см	0,2	1,8	1,2±0,09	0,6	1,3	1,0±0,12	0,3	1,1	0,6±0,06
Длина чашелистиков в центре, см	1,7	2,8	2,4±0,11	1,3	1,5	1,4±0,07	1,5	2,1	1,8±0,07
Ширина чашелистиков в центре, см	0,8	2,5	1,9±0,11	1,6	1,7	1,7±0,04	1,3	1,9	1,6±0,08
Длина пыльников, см	0,4	0,9	0,7±0,03	0,4	0,4	0,4±0,002	0,3	0,6	0,5±0,02
Ширина пыльников, см	0,1	0,2	0,2±0,00	0,1	0,2	0,2±0,02	0,2	0,2	0,2±0,01
Длина тычиночных нитей на периферии, см	0,5	1,4	0,9±0,05	0,5	0,7	0,6±0,03	0,6	1,0	0,8±0,03
Длина тычиночных нитей в центре, см	0,6	1,4	1,1±0,04	0,6	0,9	0,7±0,05	0,4	0,9	0,8±0,03
Длина рылец, см	0,3	0,6	0,5±0,02	0,4	0,4	0,4±0,001	0,3	0,4	0,3±0,02
Ширина рылец, см	0,4	0,5	0,4±0,01	0,4	0,4	0,4±0,002	0,3	0,4	0,4±0,01
Длина завязей, см	0,7	1,4	1,1±0,04	1,0	1,1	1,0±0,03	0,4	0,6	0,5±0,02
Ширина завязей, см	0,5	0,7	0,6±0,01	0,6	0,7	0,6±0,03	0,4	0,5	0,4±0,01
Число тычинок, шт.	175,0	274,0	204,0±21,0	310,0	321,0	316,0±3,0	183,0	194,0	188,0±4,0
Число завязей шт.	4,0	5,0	4,0±1,0	3,0	3,0	3,0±0,0	3,0	4,0	3,0±1,0
Число лепестков шт.	9,0	13,0	11,0±1,0	9,0	10,0	9,0±1,0	5,0	12,0	7,0±2,0
Общее число чашелистиков и верховых листьев	3,0	3,0	3,0±0,00	7,0	8,0	7,3±0,27	7,0	9,0	8,0±0,47
Диаметр чашечек, см	5,3	6,8	6,2±0,27	3,1	3,7	3,4±0,14	4,2	4,8	4,4±0,15
Диаметр венчиков, см	11,7	16,3	13,7±0,84	18,6	19,4	19,0±0,20	9,9	10,4	10,1±0,14

Вариабельность биометрических признаков цветков



D.l. – Длина лепестка, S.l. – Ширина лепестка, D.l.p. – Длина верхового листа, S.l.p. – Ширина верхового листа, D.v.c – Длина чашелистиков в центре, S.v.c – Ширина чашелистиков в центре, D.p. – Длина пыльника, S.p. – Ширина пыльника, D.n.N. – Длина тычиночных нитей на периферии, S.n.V – Длина тычиночных нитей в центре, D.r. – Дина рыльца, S.r. – Ширина рыльца, D.z. – Длина завязи, S.z. – Ширина завязи, C.t. – Число тычинок, C.z. – Число завязей, C.l. – Число лепестков, C.c. – Общее число чашелистиков, H.c. – Диаметр чашечки, H.v. – Диаметр венчика.