



УДК 582.675.1:581.135.5

## МОРФОЛОГИЯ СТАМИНОДИАЛЬНОГО ДИСКА ЦВЕТКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *РАЕОНИАСЕАЕ* И ЕГО ВОЗМОЖНАЯ СВЯЗЬ С ЗАПАХОМ (АРОМАТОМ)

**С.В. Ефимов**

Ботанический сад биологического факультета  
МГУ имени М.В. Ломоносова,  
119991, г. Москва,  
Ленинские горы, 1, стр. 12  
e-mail:  
efimov-msu@yandex.ru

Анализ структуры (адаксиальной и абаксиальной) поверхности зубцов стаминодиального диска у *Paeonia delavayi* и сорта 'Garden Treasure', позволяет предположить их секреторную роль (обнаружены устьица, характерные для нектарников и складчатая поверхность, присущая осмофорам, кутикулярные вздутия, под которыми возможно нахождение секрета и который может определять запах, а также волоски – осмофоры). Прослеживается определенная связь между наличием стаминодиального диска и запахом. По выраженности диска в цветке пиона, выделены 4 границы этого параметра. Интенсивность аромата не коррелирует с размерами цветка (количество секреторной ткани не влияет на силу аромата). Анализ строения стаминодиального диска и выраженности аромата представителей рода *Paeonia* позволил выделить три группы корреляции.

Ключевые слова: *Paeonia*, стаминодиальный диск, запах (аромат)

### Введение

Монотипное семейство *Paeoniaceae* Rudolphi представлено родом *Paeonia* L., насчитывающим 25 видов, 33 подвида и 14 разновидностей [1]. Большой интерес к декоративным качествам видов пионов позволил селекционерам на их основе вывести и зарегистрировать, по данным Международного регистра американского общества пионоводов (APS), более 4664 сортов травянистых [2] и около 500 сортов древесных пионов [3].

По данным Н.Я. Ипполитовой [2] сорта пионов не имеют своего специфически выраженного аромата. Гамма ароматов представлена очень широко, от неприятного, резкого – до нежнейшего, всего около 16-ти разных ароматов. Запах (аромат) наряду с нектаром играет большую роль в жизни растений, привлекая опылителей. Запах выделяют специализированные ткани – осмофоры, а также разнообразные железистые волоски и желёзки [4]. Запах более древний аттрактант, нежели окраска. Изучение этой секреторной ткани впервые было проведено С. Фогелем (S. Vogel) в 1949 году [5]. Основные химические вещества, определяющие основу запаха составляют различные терпены – монотерпены, сесквитерпены, летучие ароматические вещества, простые алифатические спирты, кетоны и эфиры [6].

Гинецей у представителей рода *Paeonia* L. при основании окружен нектарным диском разной степени выраженности, представляющий собой обширное кольцо, состоящее из валика и межтычиночной ткани [7], который отличается по форме и положению в цветке, и относится к секреторным структурам. Мысль о том, что выступающая часть нектарника образовалась из зачатков тычинок, принадлежит Гебелю (Goebel) [8], а данные васкулярной анатомии, изученные Н.Н. Карташовой [9], подтвердили это предположение. Таким образом, наиболее высокая часть нектарника (стаминодиальный диск), окружающая плодолистик, обособилась из примордиев внутренних тычинок, не развившихся в репродуктивные части цветка. Недоразвитие тычинок привело к тому, что пластические вещества, идущие по проводящей ткани, оказались не израсходованными, и именно эти неизрасходованные вещества выделяются наружу в виде нектара [9]. Наибольшее количество нектара в цветках *Paeonia lactiflora*, наименьшее у *P. peregrina*, *P. mascula*, *P. officinalis*. Нектар транспортируется по проводящим пучкам [10], которые первоначально закладывались для снабжения отдельных тычинок, но вследствие подавления и сжатия при сильном разрастании тканей основания диска, они (пучки) сохранили свою функцию.



Цель данного исследования – изучение морфологических особенностей стаминодиального диска у видов и сортов пиона, а также выявление связи между наличием/отсутствием запаха (аромата) и выраженностью стаминодиального диска.

### Материалы и методы

Объектом исследования послужили цветки 13 видов пионов: *P. officinalis* L., *P. peregrina* Miller, *P. mascula* (L.) Miller, *P. daurica* Andrews, *P. anomala* L., *P. veitchii* Lynch, *P. tenuifolia* L., *P. mlokosewitschii* Lomakin, *P. wittmanniana* Hartwiss, *P. lactiflora* Pallas, *P. suffruticosa* Andrews, *P. delavayi* Franchet, *P. lutea* Delavay ex Franchet, 5 подвидов и 53-х сортов отечественной и иностранной селекции, собранных в условиях интродукции Ботанического сада МГУ. Были исследованы следующие параметры цветка: диаметр цветоложа и цветка, высота стаминодиального диска, его выраженность и цвет, наличие/отсутствие запаха (аромата).

Была изучена адаксиальная и абаксиальная поверхность зубцов стаминодиального диска у *P. delavayi* и сорта 'Garden Treasure' с помощью сканирующих электронных микроскопов Hitachi S-405 A и Camscan S-2 при увеличениях 300x – 950x в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Фиксацию и подготовку стаминодиальных дисков пионов для исследования их поверхности методом СЭМ проводили согласно методике Б. Уикли [11] и А.А. Миронов и др. [12]. Для этого столики с образцами напыляли сплавом платины и палладия (Pt-Pd) в ионно-распылительной установке (Eiko IB-3 ION COATER) слоем 15 нм.

Морфологические описания проводили при помощи бинокля МБС-9.

Для локализации тканей осмофора свежесрезанные цветки и их части (лепестки, нетипичные лепестки, стаминодии) в разной стадии роспуска помещали в раствор рутениевого красного и нейтрального красного [5, 13].

### Результаты и обсуждение

Исследования показали, что высота стаминодиального диска у разных видов варьирует: наибольшая она у представителей секции *Moutan* и *Delavayanae*, наименьшая (почти не выражен) у секций *Obovatae*, *Tenuifolia* и в подсекции *Masculae* у *P. daurica*. В пределах подродов *Paeonia* и *Albiflora* стаминодиальный диск по морфологии не различается (образован высокими лопастями), тогда как представители подрода и секции *Moutan* имеют высокий, пленчато-кожистый вырост с тонкими ребристыми лопастями. Под выраженностью стаминодиального диска, мы понимаем его высоту, выраженную в миллиметрах, а также соотношение с плодолистиками в цветке. По выраженности диска в цветке пиона, предлагаем выделить следующие границы параметра: не выражен (< 0.1 мм), слабо выражен (от 0.1 до 2.0 мм), средне выражен (2.0 – 4.0 мм), хорошо выражен (> 4 мм). Анализ результатов исследований показал, что сорта наследуют стаминодиальный диск видов, от которых они произошли, но его выраженность и цвет носят индивидуальный характер [14].

Проведенный анализ структуры адаксиальной и абаксиальной поверхности зубцов стаминодиального диска у *P. delavayi* и сорта 'Garden Treasure', позволяет предположить секреторную роль диска, а именно: обнаружены устьица (рис. 1), характерные для нектарников и складчатая поверхность (рис. 2) с обеих сторон, которая присуща осмофорам. Помимо этого были обнаружены кутикулярные вздутия (рис. 3), под которыми или на которых возможно нахождение секрета, который может определять запах, а также волоски – осмофоры (рис. 4).

Приятным ароматом обладают *P. suffruticosa*, *P. lutea*, *P. anomala*. Предположительно прослеживается связь между наличием стаминодиального диска и запахом. У видов рода *Paeonia* с сильно развитым стаминодиальным диском присутствует приятный аромат, и напротив, у видов с редуцированным диском аромат отсутствует или (возможно), заглушается запахом тычинок. Однако у сортов, сохранивших зачатки стаминодиального диска, но лишившихся тычинок (вместо них стаминодии), приятный аромат выражен очень сильно [15].

Увеличение числа лепестков, при сохраненных нормально функционирующих тычинках (наличие спорогенной ткани) на аромат никак не влияло, у них отмечен сильный



специфический запах тычинок. То же самое можно отметить и в отношении частичной стаминодиизации сортов, где наряду со стерильными стаминодиями присутствуют стаминодии, сохранившие спорогенную ткань. Только в случаях полного видоизменения тычинок (как внешнего строения, так и их функций) наблюдался устойчивый приятный аромат разной степени интенсивности. Можно предположить, что ткань осмофоров, скорее всего, находится на стаминодии или, по крайней мере, с ним связана (смена функций частей цветка). По данным М.Р. Леонтьевой [4], функцию осмофоров, могут выполнять стаминодии, имеющие складчатую или папиллозную поверхность эпидермальных клеток, а также устьица, что и было обнаружено при исследовании адаксиальной и абаксиальной поверхности зубцов стаминодиального диска.

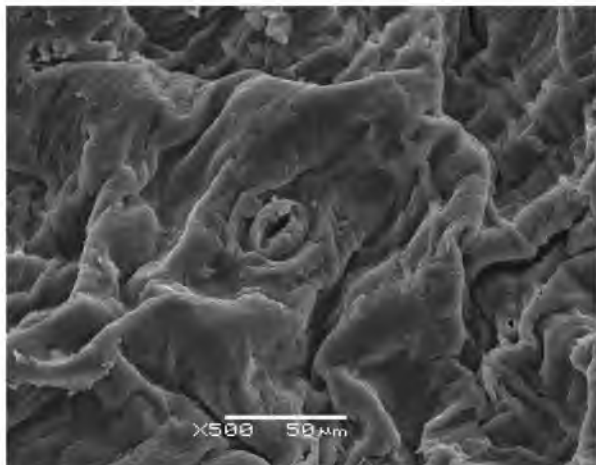


Рис. 1. Адаксиальная складчатая поверхность зубцов стаминодиального диска *Paeonia delavayi*, с нектарными усти

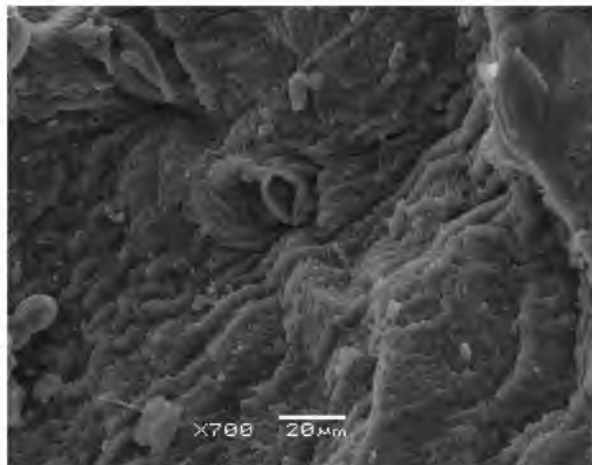


Рис. 2. Абаксиальная складчатая поверхность зубцов стаминодиального диска *P. delavayi*, с нектарными устицами

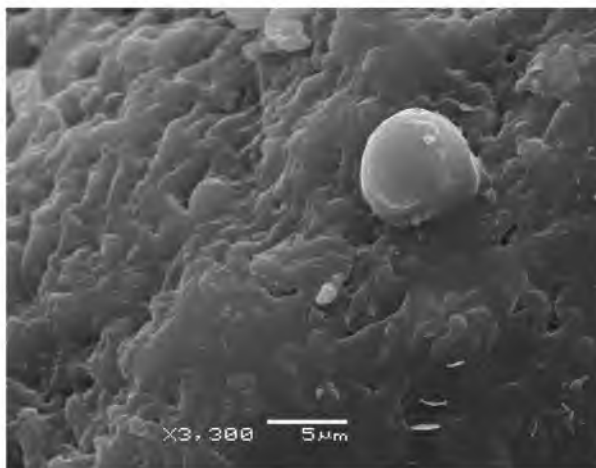


Рис. 3. Кутикулярные вздутия на абаксиальной поверхности зубцов стаминодиального диска *P. delavayi*



Рис. 4. Осмофорные волоски на абаксиальной поверхности зубцов стаминодиального диска сорта 'Garden Treasure'

Изучены динамика цветения и интенсивность запаха (аромата) некоторых сортов пиона. Наиболее интенсивный запах (аромат) наблюдается в утренние (до 11:00) и вечерние (после 20:00) часы у цветков 1-го, 2-го, реже 3-го дня цветения, а также в пасмурную погоду. Исследования цветков пиона и их частей (лепестки, нетипичные лепестки и стаминодии) для определения локализации тканей осмофоров показали, что более интенсивное окрашивание наблюдалось у сортов имевших выраженный аромат ('Argentine', 'Belyi Parus', 'Festiva Maxima' и др.), при этом, четкой локализации тканей осмофоров в лепестках не обнаружено.

Мы предлагаем выделить три типа запаха: 1. наличие аромата любой интенсивности; 2. отсутствие аромата; 3. неприятный аромат, обусловленный наличием сильно-



го запаха пыльцы. Для большинства видов характерен третий тип, исключение составляют *P. lutea*, *P. suffruticosa*, относящиеся к первому типу. Большинство сортов также относится к первой и третьей группе. Сорта с наличием тычинок, приобретают неприятный аромат пыльцы. Сорта, утратившие тычинки или имеющие их видоизменения (стаминодии, лепестко-тычинки), как правило, обладают приятным стойким ароматом. Интенсивность аромата, по нашим наблюдениям, не коррелирует с размерами цветка. Следовательно, количество секреторной ткани не влияет на силу аромата. Анализ строения стаминодиального диска и выраженности аромата представителей рода *Paeonia* позволил выделить три группы корреляции (таблица): для первой группы характерно наличие стаминодиального диска и аромат (*P. anomala*, 'Garden Treasure'), при этом на стаминодиальном диске, по всей вероятности, находится ткань осмофоров. Вторая группа характеризуется сильным ароматом, при этом диск не выражен или полностью редуцирован ('Argentine', 'Belyi Parus'). В этом случае роль осмофоров берут на себя стаминодии. Эти сорта входят в группу "внутривидовых гибридов *P. lactiflora*" по происхождению. Третья группа объединяет сорта ('Diana Parks', 'Red Dandy'), у которых присутствует и стаминодиальный диск и стаминодии или лепестковидные стаминодии, а запах при этом отсутствует. Группу составляют сорта, являющиеся межвидовыми гибридами. Таким образом, сорта (межвидовые гибриды) теряют запах за исключением сорта 'Privet Altaya'. Мы связываем это с видами-родителями, от которых произошли сорта и уровнем их ploидности. Прослеживается закономерная связь между запахом и наличием нетипичных лепестков (гомеозис плодолистиков) в цветке (например, у сорта Festiva Maxima) при условии полного отсутствия фертильных тычинок. Четко прослеживается связь между интенсивным запахом у сортов и желтыми пятнами в окраске цветков ('Golden Braslet', 'Laura Dessert').

Таблица

**Группы видов и сортов пиона по наличию или отсутствию аромата и его связь со стаминодиальным диском**

Группы пионов	Виды и сорта пионов	Наличие стаминодиального диска	Наличие стаминодий	Наличие тычинок	Наличие аромата
<b>Виды</b>					
<b>Древовидные</b>	<i>P. delavayi</i> , <i>P. suffruticosa</i>	+	-	+	+
<b>Травянистые</b>	<i>P. anomala</i>	+	-	+	+
	<i>P. daurica</i> , <i>P. lactiflora</i> , <i>P. mlokosewitschii</i> , <i>P. steveniana</i> , <i>P. tenuifolia</i> , <i>P. wittmanniana</i>	+/-	-	+	-
<b>Внутривидовые гибриды <i>P. lactiflora</i>:</b>					
А) с простой или полумахровой формой цветка	Miss America	+	-	+	-
Б) с японской формой цветка	Largo, Zhemchuzhnaya Rossyp	+	+	+	+
	Mikado	+	+	+	-
В) махровой формой цветка	Argentine, Arkadiy Gaydar, Mercedes, Philomele, Varenka, Waikiki	-	+	-	+
	Belyi Parus	+	+	-	+
	Reine Hortense, Kansas	-	+	+	-
<b>Межсекционные гибриды (Intersectional hybrids):</b>					
	Garden Treasure	+	-	+	+
<b>Межвидовые гибриды (Interspecies hybrid):</b>					
А) с простой или полумахровой формой цветка	Ballerina, Blaze, Early Daybreak, Early Scout, Ellen Cowley, Hohлома, Orlenok, Sable, Seraphim,	-	-	+	-
	Claire de Lune, Coral Fay, Coral Sunset, Coral Supreme, Cytherea, Herald, Laura Magnusson, Legion of Honor, Lunnaya Doroga, Nadia, Pink Hawaiian Coral, Prairie Moon, Red Red Rous, Robert W. Auten,	+	-	+	-
	Privet Altaya	+	+	-	+
Б) с японской формой цветка	Burst of Joy	+	+	+	-
В) махровой формой цветка	<i>P. tenuifolia</i> f. plena, Carol, Henry Bockstoce, Red Dandy,	-	+	-	-
	Goody	-	+	+	-
	<i>P. officinalis</i> f. rosea plena, <i>P. officinalis</i> f. rubra plena, Angelo Cobb Frieborn, Diana Parks,	+	+	-	-



## Выводы

Выявлена связь между наличием стаминодиального диска и запахом, интенсивность которого не коррелирует с размерами цветка; следовательно, количество секреторной ткани не влияет на силу аромата. У сортов пионов отмечена прямая зависимость между потерей репродуктивной функции и усилением аромата.

## Список литературы

1. Halda J, Waddick J. The Genus *Paeonia*, Cambridge. Timber Press Portland, 2004. – 227 p.
2. Ипполитова Н.Я. Пионы. М.: ОЛМА-ПРЕСС, 2001. – 62 с.
3. Успенская М.С. Пионы. М.: ЗАО «Фитон+», 2001. – 208 с.
4. Леонтьева М.Р. Особенности нектарников, осмофоров и трихом цветка как секреторных структур у представителей семейства *Scrophulariaceae*. Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 2006. – 23 с.
5. Vogel S. Duftdrusen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. Mainz: Abh. Mathematisch-Naturwiss, Klasse 10. – 1962. – 1-165.
6. Рощина В.Д.; Рощина В.В. Выделительная функция высших растений. М.; Наука, 1989. – 214 с.
7. Немирович-Данченко Е.Н. Цветение и опыление пионов при интродукции в условиях Ленинграда // Бот. журн. – Том 64, №8. – 1979. Наука. Лен. отд. – С. 1139-1146.
8. Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena: Samenflazen, 1923, Bd. 3, Hft. 3. – S. 1693-1789.
9. Карташева Н.Н. К вопросу о природе нектарников цветка *Paeonia* // Морфология и анатомия растений, М.-Л.: Изд. АН СССР. – 1962. – Вып 5, сер. 7. – С. 77-85.
10. Непко Р. Zur Morphologie, Anatomie und Funktion des Diskus der Paeoniaceae. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 79 (6). – 1966. – P. 233-245.
11. Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. – 324 с.
12. Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. СПб.: Наука, 1994. – 400 с.
13. Эсау К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564с.
14. Ефимов С.В. Род *Paeonia* L. Современные направления интродукции и методы оценки декоративных признаков. Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 2008. – 24 с.
15. Ефимов С.В. Запах (аромат) представителей семейства *Paeoniaceae* и его связь со стаминодиальным диском // Вісник Київського Національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. Київ.: Київський університет, 2009, вип. 25-27. – С. 66-68.

## MORPHOLOGY OF THE STAMINODIAL DISK OF THE FLOWER OF REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *PAEONIACEAE* AND ITS CONNECTION WITH SMELL (AROMA)

**S.V. Yefimov**

Botanical Garden of the  
Lomonosov Moscow State  
University, Leninskie Gory 1/12,  
Moscow, 119991, Russian

e-mail: efimov-msu@yandex.ru

The analysis of structure of an external and internal surface of the staminodial disk in *Paeonia delavayi* and cultivar 'Garden Treasure' allows to assume its secretory role (we revealed both stomata typical for nectarines, folded surface typical for osmophores, cuticle swellings possibly hiding the secret defining the smell and hairs-osmophores). The certain connection between the presence of the disk and the smell is traced. Basing on the expressiveness of the disk in the peony flower, 4 borders of this parameter are allocated. Intensity of aroma does not correlate with the sizes of the flower. Hence, the amount of the secretory tissue does not influence the strength of aroma. The analysis of the disk structure and expressiveness of aroma in the representatives of *Paeonia* has allowed to determine 3 groups of correlation.

Key words: *Paeonia*, staminodial disk, Smell (aroma)