

Н.В. МАРКО, С.В. ШЕВЧЕНКО

Никитский ботанический сад — Национальный научный
центр УААН
пгт Никита, г. Ялта, АР Крым, 98648, Украина
Shevchenko_nbs@ukr.net

ОСОБЕННОСТИ МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ У *PAEONIA* *TENUIFOLIA* L. (*PAEONIACEAE*)

Ключевые слова: *Paeonia tenuifolia*, цветок, микро-
спорангий, спорогенная ткань, микроспорозиты, микро-
споры, пыльцевые зёрна

Paeonia tenuifolia L. (сем. *Paeoniaceae*) относится к редким и охраняемым видам растений [8, 21]. В природе и при интродукции вид возобновляется преимущественно семенным путём, на коллекционных участках способен образовывать устойчивые популяции с тенденцией к увеличению числа особей [6, 7, 10, 13, 19]. В естественных условиях предгорной и горной зон Крыма *P. tenuifolia* образует нормальные, дефинитивные, неполноценные ценопопуляции с высокой всхожестью семян, однако его реальная семенная продуктивность близка к критической (25—45 %), что определяет необходимость выявления особенностей всех этапов репродуктивного процесса [12]. Общеизвестно, что от достаточного количества жизнеспособной пыльцы зависит успех опыления и вероятность оплодотворения наибольшего числа семян. *P. tenuifolia* цветет в Крыму в апреле—мае при среднесуточной температуре воздуха +3—15 °С. Основные способы опыления — энтомофилия и кантарофилия, основной тип — аллогения, хотя при отсутствии насекомых-опылителей возможна автогения: раскрытые пыльники внутреннего круга тычинок наклоняются к рыльцам, обильно посыпая их собственной пыльцой [11].

Особенности развития мужской генеративной сферы у видов рода *Paeonia* L. рассматривали М.С. Яковлев [27] и Е.Л. Кордюм [9]. М.С. Яковлев детально описал и проиллюстрировал микроспоро-, микрогаметофито- и микрогамето-генез *P. anomala* [27], в работе Е.Л. Кордюм представлены основные эмбриологические признаки *P. tenuifolia* с точки зрения их использования для систематики семейства *Ranunculaceae* и выделения рода *Paeonia* L. в отдельное семейство [9]. У видов рода *Paeonia* L. установлен особый тип эмбриогенеза, характеризующийся ценоцитной стадией развития проэмбрио и формированием на его основе многочисленных зародышей [25], поэтому основное внимание эмбриологов привлекали вопросы развития женской генеративной сферы, оплодотворения и эмбриогенеза у разных видов рода: *P. decora* Anders., *P. corallina* Retz, *P. tenuifolia* L., *P. anomala* L., *P. lactiflora* Pall., *P. californica* Torrey & Gray [2, 3, 14, 22, 26—29, 31, 35].

© Н.В. МАРКО, С.В. ШЕВЧЕНКО, 2008

Мы изучали особенности естественного возобновления *P. tenuifolia*, включая все этапы репродуктивного процесса. В статье представлены результаты исследования развития мужской генеративной сферы.

Материалы и методы исследования

Изучали особи ценопопуляции *P. tenuifolia* в с. Лозовое Симферопольского р-на (2003—2005 гг.), которая расположена в предгорной зоне Крыма на склонах северной и южной экспозиций холмов высотой около 200—300 м над у.м. Эта территория относится к нижнему предгорному агроклиматическому району, к северному подрайону с полузасушливым теплым летом (средняя температура июля +19,4—22,0 °С) и мягкой, умеренно тёплой зимой (средняя температура января –0,5—1,5 °С) [1, 4]. Постоянные препараты готовили по общепринятым методикам [16]. Фиксацию почек возобновления, бутонов разной величины и цветков проводили смесью Карнуа (6:3:1) и фиксатором Чемберлена (90:5:5). Длительность фиксации смесью Карнуа составляла 8—10 часов для почек возобновления, покрытых почечными чешуйками, 3 часа — для почек без чешуй, 6 часов — для бутонов и цветков, после чего объекты переносили в 70 %-й спирт. Срезы толщиной 10—12 мкм выполняли с помощью ротационного микротомы марки МРТУ. Препараты окрашивали метиловым зелёным и пиронином с подкраской алциановым синим и гематоксилином по Гейденгайну [16, 23, 24]. Рисунки выполняли с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-6 под микроскопом Jenaval фирмы Carl Zeiss, фото — с использованием цифрового фотоаппарата Canon A-80.

Результаты исследований и их обсуждение

В почках возобновления генеративных особей *P. tenuifolia* формируются новые побеги возобновления с одним терминальным цветком. Почка расположена на уровне почвы или на глубине 3—5 см. Андроей *P. tenuifolia* представлен большим количеством тычинок, которые располагаются по спирали и образуют 3—4 круга. Закладка, формирование и раскрытие пыльников происходят асинхронно, центробежно (рис. 1), что характерно и для других видов рода *Paonia* [9, 15, 27, 33, 34], и, по мнению К. Шёффеля, является систематическим признаком представителей семейства *Paoniaceae* [33].

Примордии тычинок закладываются в конце октября в почках возобновления длиной 1,5—1,7 см в год, предшествующий цветению. В меристематическом бугорке микроспорангия четко выражены эпидермис и археспорий, представленный у *P. tenuifolia* несколькими клетками (рис. 2, А). Дифференциация многоклеточного археспория в микроспорангии характерна также для *P. anomala* [27]. Клетки эпидермиса почти квадратные или несколько удлиненные, в процессе развития микроспорангия они увеличиваются в размерах, вакуолизируются и к моменту созревания пыльцы покрываются толстым слоем зубчатой кутикулы. Среди клеток эпидермиса встречаются устьица.

В результате периклинальных делений клеток археспория образуются первичные париетальные и спорогенные клетки (рис. 2, А), которые в дальнейшем формируют первичный париетальный слой и спорогенную ткань.



Рис. 1. Асинхронное раскрытие пыльников в цветке *P. tenuifolia* (*nm* — наружные тычинки, *vm* — внутренние)

Fig. 1. Asynchronous dehiscence anthers in *P. tenuifolia* flower (*nm* — outside stamens, *vm* — inside stamens)

Календарные сроки развития андроеца *P. tenuifolia* в условиях предгорной зоны Крыма

Сроки прохождения и фенофазы*	Стадия развития андроеца	Длина репродуктивных органов, мм
Третья декада октября, внутривушевое развитие побегов возобновления	Примордии тычинок, закладка микроспорангиев, дифференциация и деление археспориальных клеток с образованием спорогенных клеток и первичного парietального слоя	Почки возобновления 15,0 ± 0,6—17,0 ± 0,8
Вторая декада февраля, внутривушевое развитие побегов возобновления	Образование спорогенной ткани, вторичного парietального слоя и тапетума	Почки возобновления 45,0 ± 2,24—50,0 ± 2,37 бутоны 5,0 ± 0,21
Вторая—третья декады марта, внутривушевое развитие побегов возобновления	Формирование эндотеция и среднего слоя	Почки возобновления 35,0 ± 1,7—50,0 ± 2,37 бутоны 5,0 ± 0,21—5,5 ± 0,27
Первая декада апреля, выход почек возобновления на поверхность, раскрытие почек	Сформированная стенка микроспорангия	Почки возобновления 45,0 ± 2,24—50,0 ± 2,37 бутоны 5,5 ± 0,27—6,0 ± 0,29
Первая—вторая декады апреля, бутонизация	Мейоз	Бутоны 8,0 ± 0,38—12,0 ± 0,59
Третья декада апреля, бутонизация	Дифференцирующий митоз в микроспорах	Бутоны 12,0 ± 0,59—15,0 ± 0,70
Первая—вторая декады мая, начало цветения	Зрелое пыльцевое зерно, раскрытый пыльник	Бутоны 18,0 ± 0,88—22,0 ± 0,97

*фенофазы обозначены согласно [5].

На этой стадии развитие микроспорангиев останавливается до середины февраля (таблица).

Во второй декаде февраля спорогенные клетки делятся антиклинально и периклинально, формируя 3—4 слоя спорогенной ткани, представленной крупными пяти-шестиугольными клетками с густой цитоплазмой, большим ядром и ядрышком. Клетки париетального слоя делятся периклинально, продуцируя вторичный париетальный слой и тапетум (рис. 2, Б, В, таблица). Из вторичного париетального слоя в результате периклиналильного деления формируются эндотеций и средний слой (рис. 2, В, таблица). Затем клетки среднего слоя делятся периклинально один или два раза, образуя дополнительные средние слои. Особенно часто эти деления происходят ближе к связнику, поэтому число слоёв стенки микроспорангия здесь гораздо больше, чем в месте соединения гнезд (рис. 2, Г). В некоторых случаях наблюдаются периклиналильные деления в клетках эндотеция, в результате чего он становится нерегулярно двуслойным.

В первой декаде апреля, ко времени выхода почек возобновления на поверхность почвы (таблица), стенка микроспорангия *P. tenuifolia* полностью сформирована и состоит из эпидермиса, эндотеция, 2—4-х средних слоев и тапетума. Тапетум секреторный, на этой стадии одноядерный, однослойный и полностью окружает спорогенную ткань, цитоплазма его клеток интенсивно окрашивается, содержит крупные ядра (рис. 2, Г). После прекращения делений клетки спорогенной ткани обособляются с помощью формирующейся каллозной оболочки, а в тапетуме происходят активные митотические деления ядер, часто не сопровождающиеся цитокинезом (рис. 2, Д). В этот период и во время мейоза активные асинхронные деления тапетума приводят к образованию преимущественно двуядерных клеток, клеток с реституционными и полиплоидными ядрами и многоядерных, с числом ядер от трех до шести (рис. 2, Е—З). Разделившись, ядра тапетума не расходятся, а остаются сближенными (рис. 2, Д), что у *P. tenuifolia* ранее также наблюдала Е.Л. Кордюм [9], а у *P. anomala* описывал М.С. Яковлев [27]. Позднее тапетальный слой несколько отходит от стенки микроспорангия, его ткань распадается на отдельные клетки (рис. 2, Ж), иногда он остается целостным (рис. 2, З). Дегенерация тапетума обычно начинается на стадии распада тетрад на отдельные микроспоры со стороны связника, а в случае двурядности тапетума — с наружного ряда клеток, прилегающего к средним слоям.

По мере развития микроспорангия в других слоях его стенки также происходят некоторые изменения. К началу мейоза в центре клеток эпидермиса образуется крупная вакуоль, цитоплазма занимает пристеночное положение, ядра имеют признаки дегенерации. Некоторые клетки эндотеция долго остаются активными, делятся в антиклинальном и в периклинальном направлениях, в результате чего он становится нерегулярно двурядным (рис. 2, Е). Средние слои представлены вытянутыми клетками, с ядрами эллиптической формы, которые постепенно дегенерируют, начиная от слоя, прилегающего к тапетуму (рис. 2, Е).

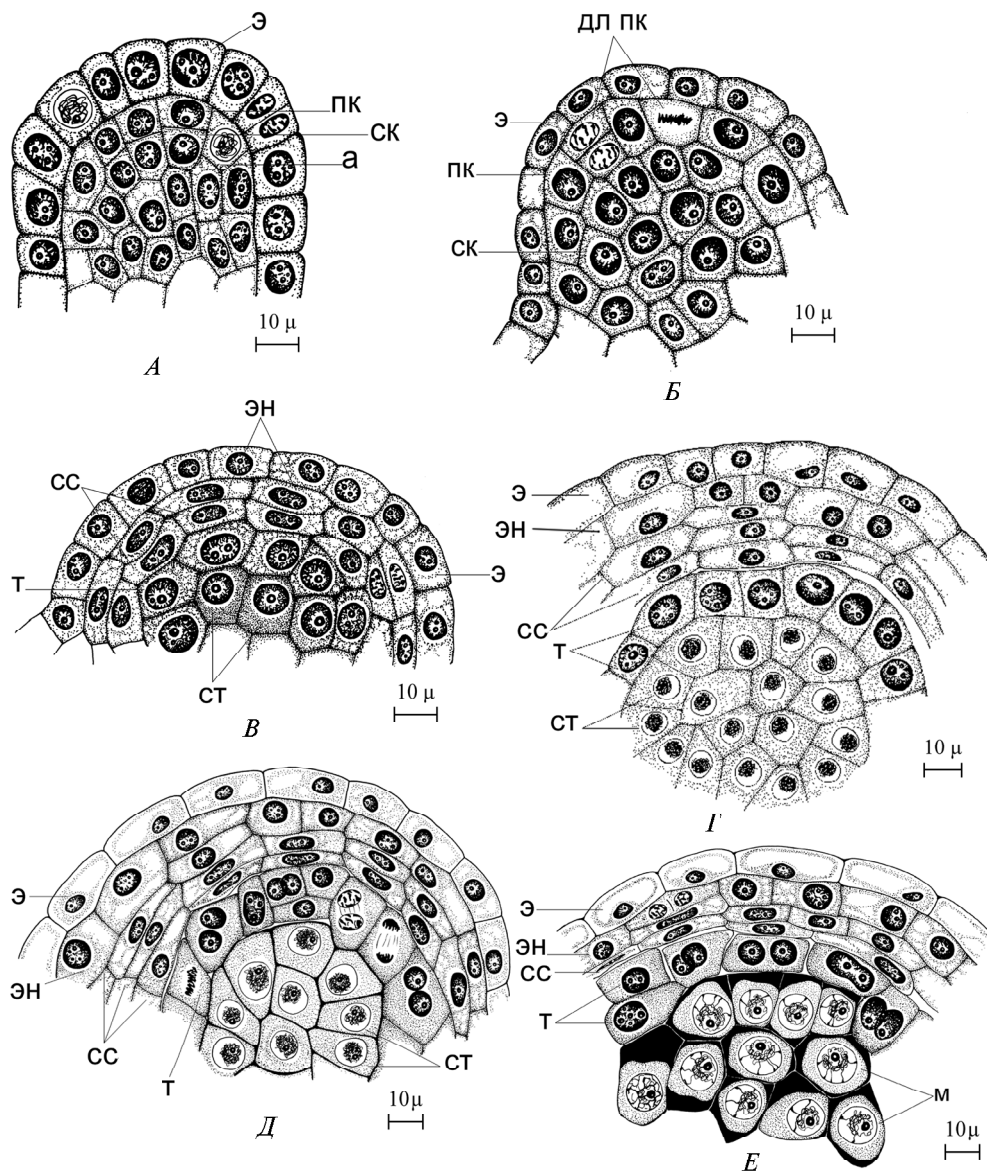
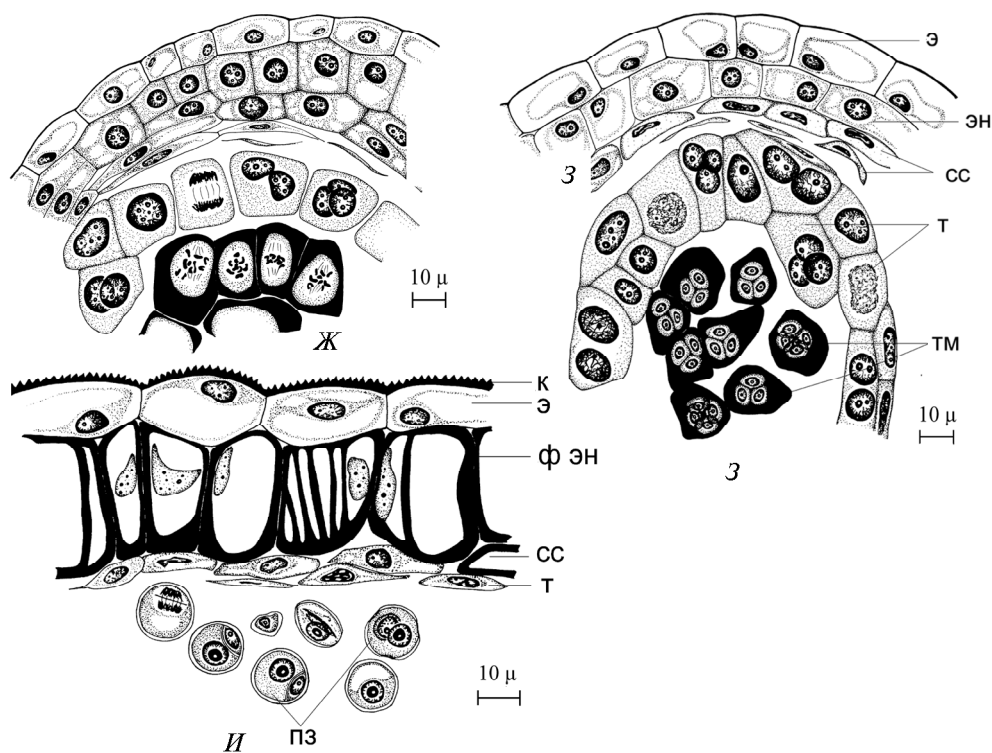


Рис. 2. Фрагменты микроспорангиев на разных стадиях развития: *A* — археспория; *B* — дифференциации тапетума; *B* — образования эндотеция и среднего слоя; *Г* — сформированного микроспорангия; *Д* — обособления клеток спорогенной ткани; *E* — профазы мейоза; *Ж* — метафазы I; *З* — тетрады микроспор; *И* — дифференцирующего митоза в микроспорах и двухклеточных пыльцевых зёрнах (э — эпидермис; а — археспорий; пк — парietальная клетка; ск — спорогенная клетка; дл пк — деление парietальной клетки; эн — эндотеций; сс — средний слой; т — тапетум; м — мейоциты; тм — тетрады микроспор; ф эн — фиброзный эндотеций; пз — пыльцевые зёрна, к — кутикула)

Fig. 2. Fragments of microsporangium on different stages of development: *A* — archesporium; *B* — differentiation of tapetum; *B* — formation of endotecium and middle layer; *Г* — formed microsporangium; *Д* — separation of sporogenous cells; *E* — meiosis prophase; *Ж* — metaphase I; *З* — tetrads of microspores; *И* — differentiating mitosis in microspores and pollen grains with two cells (э — epidermis; а — archesporium; пк — parietal cell; ск — sporogenous cell; дл пк — parietal cell



Окончание рис. 2.

division; эн — endotecium; сс — middle layer; т — tapetum; м — microsporocytes; тм — tetrads of microspores; ф эн — fibrous endotecium; пз — pollen grains, к — cuticle)

В первой декаде апреля в бутонах величиной 0,8—1,1 см в пыльниках центрального круга тычинок вокруг микроспороцитов откладывается каллоза. Их ядра к этому времени увеличиваются в размерах, в них становятся видны равномерно расположенные хромосомные нити, что соответствует стадии пахитены профазы I мейоза (рис. 2, E). Мейоз в микроспороцитах протекает синхронно внутри одного гнезда (рис. 2, Ж), но асинхронно — внутри одного пыльника. В разных гнездах одного пыльника мы наблюдали следующие стадии деления: в двух гнездах — телофазу I, в одном гнезде — анафазу I и в одном гнезде — метафазу I. Иногда фиксировали случаи нарушений нормального течения мейоза, которые выражались в выбросе хромосом за пределы метафазной пластинки на стадии метафазы I, отставании при расхождении хромосом на стадии анафазы I (рис. 3, A). После первого деления мейоза клеточные перегородки не образуются, и тетрады микроспор формируются по симультанному типу, который у *P. tenuifolia* описала Е.Л. Кордюм [9], а у *P. anomala* — М.С. Яковлев [27]. Расположение микроспор в тетрадах тетраэдрическое и крестообразное (рис. 2, З).

Вследствие энзиматического растворения каллозной оболочки тетрады [30, цит. по 18] микроспоры отделяются друг от друга, продолжительное время растут,

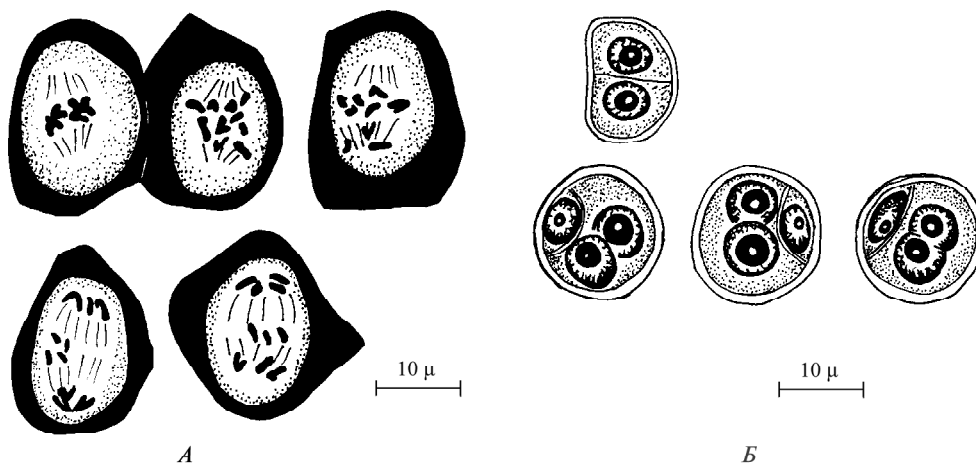


Рис. 3. Нарушения микроспоро- и гаметофитогенеза: *А* — мейоз, *Б* — дифференцирующий митоз

Fig. 3. Violations of microsporo- and gametophytogenesis: *A* — meiosis, *B* — differentiating mitosis

увеличиваясь в размерах и формируя экзину. Внутри микроспоры образуется крупная вакуоль, ядро смещается к оболочке клетки, где происходит дифференцирующий митоз, и в результате последующего цитокинеза образуются две клетки мужского гаметофита: крупная вегетативная и маленькая генеративная (рис. 2, *И*, таблица).

Генеративная клетка от периферии перемещается в центр пыльцевого зерна, постепенно удлиняясь и приобретая сначала вытянутую веретеновидную, а затем — серповидную форму. Зрелые пыльцевые зерна *P. tenuifolia* в норме трехпоровые, трёхбороздные, продолговатые, двуклеточные, с удлинённой генеративной клеткой серповидной формы с заострёнными концами (рис. 4), что Е.Л. Кордюм считает систематическим признаком представителей рода *Paonia* L. [9]. Изредка встречались крупные четырёхпоровые пыльцевые зерна с генеративной клеткой S-образной формы. Среди нормальных наблюдали также пыльцевые зерна с двумя равноценными клетками, с двумя ядрами вегетативной клетки и с ядрами, подобными реституционным (рис. 3, *Б*).

Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса, нерегулярно двуслойного фиброзного эндотеция и нескольких средних слоёв (рисунки 4, 5). Ядра в клетках эндотеция долгое время сохраняются, но в зрелом пыльнике лизируются. Клетки средних слоев содержат фиброзу (рис. 5), что характерно и для других видов рода *Paonia* L. [27]. В таком случае, по мнению Э.С. Терёхина, Т.Б. Батыгиной и И.И. Шамрова [20], следует говорить о многослойной ткани эндотеция, что вполне справедливо, учитывая функцию фиброзного эндотеция.

Интересно отметить, что у *P. tenuifolia* фиброзные утолщения и фиброзные пояски образуются не только в эндотеции и средних слоях, но и в клетках паренхимы связника. Это является, по-видимому, приспособительным механизмом к вскрытию пыльника продольной щелью и рассеиванию пыльцы (рис. 5).

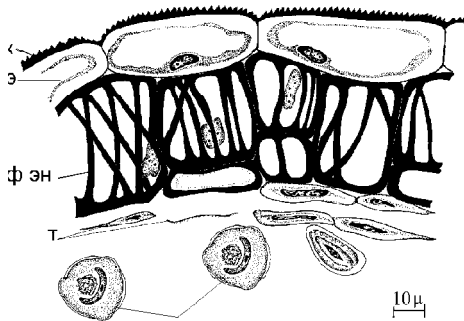


Рис. 4. Фрагмент зрелого пыльника
Fig. 4. Fragment of mature anther

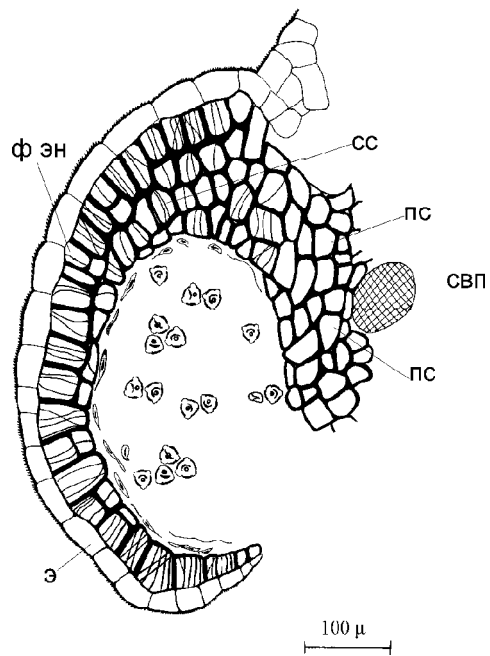


Рис. 5. Схема гнезда зрелого пыльника: свп — сосудисто-волокнистый пучок; пс — паренхима связника, сс — средний слой, ф эн — фиброзный эндотеций, э — эпидермис
Fig. 5. Chart of mature antherlobe: свп — vascular-fibrous bundle; пс — connective-s parenchyma, сс — middle layer, ф эн — fibrou endotecium, э — epidermis

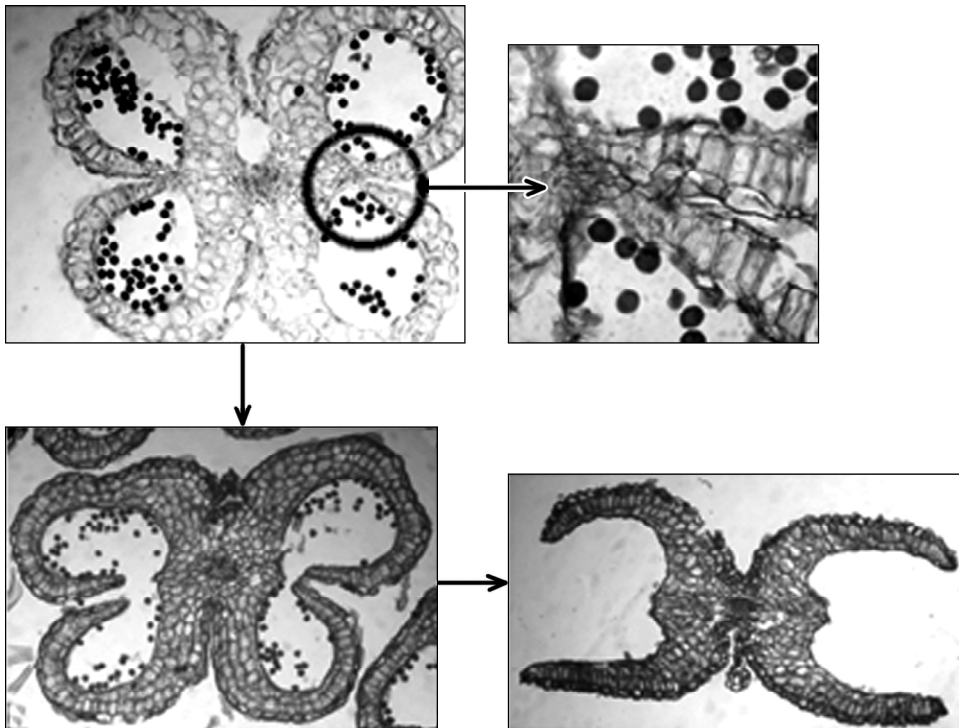


Рис. 6. Последовательные стадии вскрывания пыльника *P. tenuifolia* (поперечный разрез)
Fig. 6. Subsequent stages of anther's dehiscence in *P. tenuifolia* (cross-section cut)

Перегородка между соседними гнездами представлена семью — восемью клетками (рис. 6), которые затем лизируются, объединяя гнезда в одну теку, после чего пыльник растрескивается.

Большая часть зрелой пыльцы *P. tenuifolia* представлена морфологически нормальными и жизнеспособными пыльцевыми зёрнами, о чем свидетельствуют результаты проращивания пыльцы на искусственных средах [11]. Но имеется и дефективная пыльца, относительный показатель количества которой (в среднем образце) к концу цветения популяции (третья декада мая) увеличивается от 12 до 40 %.

Выводы

Таким образом, развитие мужской генеративной сферы *P. tenuifolia* от дифференциации археспория до рассеивания пыльцы длится 6—6,5 месяцев. Формирование стенки микроспорангия и дифференциация спорогенной ткани происходят в почках возобновления в год, предшествующий цветению, а последующие этапы развития пыльника — в бутонах. В мужской генеративной сфере *P. tenuifolia* установлены признаки, общие для видов рода *Paeonia* L.: дифференциация многоклеточного археспория, центробежный тип формирования стенки микроспорангия, симультанный тип формирования тетрады микроспор, двуклеточные пыльцевые зёрна, наличие фиброзы в эндотеции и средних слоях. В то же время исследуемый вид имеет свойственные ему характерные особенности: нерегулярно двуслойный эндотеций и фиброзные утолщения не только в эндотеции, но и в стенках клеток паренхимы связника.

В ходе микроспоро- и гаметофитогенеза *P. tenuifolia* в пределах изучаемой популяции отмечены нарушения, приводящие к образованию определенного количества дефективных пыльцевых зёрен (12—40 %), что может отразиться на последующих стадиях репродуктивного процесса и, по-видимому, является одной из причин, обуславливающих реальную семенную продуктивность *P. tenuifolia* менее 45 % [12].

1. *Агроклиматический справочник по Крымской области*. — Л.: Гидрометеиздат, 1959. — 135 с.
2. Батыгина Т.Б., Бутенко Р.Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосеменных растений (на примере представителей рода *Paeonia*, сем. *Paeoniaceae*) // Ботан. журн. — 1981. — 66, № 11. — С. 1531—1548.
3. Брюхин В.Б. Некоторые аспекты эмбриогенеза *Paeonia* L. (*Paeoniaceae*) // Тр. IV молод. конф. ботаников Санкт-Петербурга. — С.-Пб., 1993. — С. 37—43.
4. Важов В.И. Агроклиматическое районирование Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. — 1977. — 31. — С. 92—120.
5. Голубева И.В., Галушко Р.В., Кормилицин А.М. Методические указания по фенологическим наблюдениям над деревьями и кустарниками при их интродукции на юге СССР. — Ялта, 1977. — 25 с.
6. Журавель Н.М. Інтродукція рідкісних видів роду *Paeonia* L. у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського університету ім. Тараса Шевченка // Вісн. КНУ ім. Т. Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — К.: ВПЦ «Київський університет», 2003. — Вип. 6. — С. 15—16.

7. Козак Т.А. Экспозиции ботанико-географического участка «Крым» в НБС им. Н.Н. Гришко НАН Украины // *Інтродукція рослин*. — 2006. — № 2. — С. 32—35.
8. Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі (Берн, 1979). — К., 1998. — 76 с.
9. Кордюм Є.Л. Порівняльно-ембріологічне дослідження родини жовтецевих — *Ranunculaceae* D.C. // *Укр. ботан. журн.* — 1959. — **16**, № 1. — С. 32—43.
10. Куковица Г.С. Интродукция редких видов флоры Горного Крыма в Ботаническом саду Киевского университета // *Сб. VIII Съезда УБО (Ивано-Франковск)*. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 227.
11. Марко Н.В. Антэкологія і семенна продуктивність *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) в Криму // *Вісн. Запор. держ. ун-ту. Біол. науки*. — 2004. — № 1. — С. 136—140.
12. Марко Н.В., Шевченко С.В. О естественном возобновлении *Adonis vernalis* L. и *Paeonia tenuifolia* L. в Крыму // *Тр. Никит. ботан. сада*. — 2005. — Вып. 125. — С. 88—98.
13. Мельник В.І., Гриценко В.В., Перегрим М.М. Ценопопуляції *Paeonia tenuifolia* L. (*Paeoniaceae*) в степових культурфітоценозах // *Інтродукція рослин*. — 2003. — № 1—2. — С. 9—14.
14. Москов И.В. О развитии зародыша у некоторых видов пионов // *Ботан. журн.* — 1964. — **69**, № 6. — С. 887—894.
15. Немирович-Данченко Е.Н. Цветение и опыление пионов при интродукции в условиях Ленинграда // *Ботан. журн.* — 1979. — **64**, № 8. — С. 1139—1146.
16. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
17. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. — М.: Наука, 1976. — 508 с.
18. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. — М.: Наука, 1984. — 272 с.
19. Собко В.Г., Гапоненко М.Б. Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. — К.: Наук. думка, 1996. — 281 с.
20. Терехин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. Новый подход к классификации типов формирования стенки микроспорангия // *Эмбриол. цветковых раст. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка* / Под ред. Т.Б. Батыгиной. — С.—Пб.: Мир и семья, 1994. — С. 140—176.
21. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонка. — К.: УЕ, 1996. — 602 с.
22. Шамров И.И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae) // *Ботан. журн.* — 1997. — **82**, № 6. — С. 24—46.
23. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зелёным и пиронином // *Бюл. Никит. ботан. сада*. — 1986. — Вып. 66. — С. 99—101.
24. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // *Тр. Никит. ботан. сада*. — 1992. — **113**. — С. 52—61.
25. Яковлев М.С., Иоффе М.Д. Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* // *Ботан. журн.* — 1957. — **42**, № 10. — С. 1491—1503.
26. Яковлев М.С., Иоффе М.Д. Дальнейшее изучение нового типа эмбриогенеза покрытосеменных // *Ботан. журн.* — 1961. — **46**, № 10. — С. 1402—1421.
27. Яковлев М.С., Иоффе М.Д. Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* L. // *Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений* / Под ред. М.С. Яковлева. — М.; Л: Наука, 1965. — С. 140—176.
28. Carniel K. Über die Embryobildung in der Gattung *Paeonia* — *Osterreichische Botanische Zeitschrift*. — 1967. — Bn. 114. — S. 4—19.
29. Cave M.S., Arnott H.J., Cook S.A. Embryogeny in the California peonies with reference to their taxonomic position // *American Journ. Bot.* — 1961. — № 48. — P. 397—404.
30. Eschrich W. Untersuchungen über den Ab- und Aufbau der Callose. III. Mitteilung über Callose // *Ztschr. Bot.* — 1961. — Bd. 49. — S. 153—157.

31. *Murgai Prem.* Embryology of *Paeonia* together with a discussion on its systematic position // *Plant. Embryology, a symposium.* — 1962. — P. 215—223.
32. *Murgai Prem.* The development of the embryo in *Paeonia* — a reinvestigation // *Phytomorphology.* — 1959. — 9, № 3. — P. 275—277.
33. *Schoffel K.* Untersuchungen uber den blutenbau der Ranunculaceen // *Planta archivefur wissenschaftliche Botanik.* — 1932. — Bd. 17. — P. 315—371.
34. *Tiagi Y.D.* *Paeoniaceae* // *Bull. of the Indian National Science Academy.* — 1970. — № 41. — P. 45—52.
35. *Walters J.L.* Megasporogenesis and gametophyte selection in *Paeonia californica* // *American Journ. of Bot.* — 1962. — № 49. — P. 787—794.

Рекомендує в печать
Е.Л. Кордюм

Поступила 23.07.2007

Н.В. Марко, С.В. Шевченко

Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр, м. Ялта, АР Крим

ОСОБЛИВОСТІ ЧОЛОВІЧОЇ ГЕНЕРАТИВНОЇ СФЕРИ У *PAEONIA TENUIFOLIA* L. (*PAEONIACEAE*)

Наведені результати дослідження розвитку чоловічих генеративних структур *Paeonia tenuifolia* у природних умовах. Виділені як загальні для *Paeonia* L., так і характерні для *P. tenuifolia* ембріологічні ознаки. Описані норма і порушення при мейозі та формуванні пилку.

Ключові слова: *Paeonia tenuifolia*, квітка, мікроспорангій, спорогенна тканина, мікроспороцити, мікроспори, пилкові зерна.

N.V. Marco, S.V. Shevchenko

Nikita Botanical Gardens — National Scientific Center, Yalta, Crimea

PECULIARITIES OF THE MALE GENERATIVE SPHERE IN *PAEONIA TENUIFOLIA* L. (*PAEONIACEAE*)

Results of investigations of male gametophytes formation in *Paeonia tenuifolia* under natural growth conditions are discussed in the article. Embryological characters typical for *P. tenuifolia* and distinguishing it from other species of the genus *Paeonia* L. are identified. The normal process of pollen formation and its deviations are described.

Key words: *Paeonia tenuifolia*, flower, microsporangium, archesporium, sporogenous cell, microsporocytes, microspores, pollen grains.