

Р. П. БАРЫКИНА

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ПИОНОВ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИХ СТРУКТУРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

В настоящее время большинство систематиков (Melchior, 1964; Тахтаджян, 1966, 1970; Hutchinson, 1969; и др.) признают род *Paeonia* L. за самостоятельную и своеобразную группу растений, выделяя ее в особое семейство Paeoniaceae Rudolphi и даже порядок Paeoniales (DC.) Worsdell (Nakai, 1949). Семейство пионовых — реликт аркто-третичной мезофильной флоры (Кемулария-Натадзе, 1958) — состоит из единственного рода *Paeonia*, насчитывающего около 40 видов (Stern, 1946; Тахтаджян, 1966). Три из них — кустарники (*P. suffruticosa* Andr., *P. lutea* Franch. и *P. delavayi* Franch.), остальные — многолетние травы, распространенные преимущественно в умеренных и субтропических областях Европы, Центральной и Восточной Азии. Лишь два вида (*P. brownii* Dougl. и *P. californica* Nutt.) обитают в западных районах Северной Америки (Barber, 1941). В СССР насчитывается 15 видов, произрастающих в европейской части страны, в Сибири, на Дальнем Востоке, в Крыму и на Кавказе.

Центром происхождения рода был, по-видимому, юго-западный Китай (Тахтаджян, 1966). Л. М. Кемулария-Натадзе (1966) родиной рода *Paeonia* наряду с Китаем считает и Кавказ, т. е. признает его парафилетическое возникновение.

В наиболее подробно разработанной Ф. Стерном (Stern, 1946) классификации рода все кустарниковые виды помещены в секцию *Moutan* DC. Л. М. Кемулария-Натадзе (1961) в эту секцию включает только *P. suffruticosa*, остальные же кустарниковые виды объединяет с травянистыми: *P. delavayi* относит к секции *Paeonia* DC., а *P. lutea* — к выделенной ею на основании окраски венчика секции *Flavonia* Kem.-Nath.

Пионовые, будучи олигоксильным семейством (Проханов, 1965), представляют известный интерес для изучения эволюционных взаимоотношений кустарниковых и травянистых форм в пределах этого таксона. Ботаники сходятся на том, что эволюция пионов была связана с редукцией сомы, которая достигла стадии многолетних трав (однолетних среди них нет). Современные кустарниковые виды пионов, как отмечает А. Имс (1964), принадлежат к древнему стволу Paeoniaceae, сохранившемуся лишь в горах Китая — «области, известной по богатству реликтами». Эволюция этого в целом мезофильного рода шла по линии некоторой ксерофитизации (Кемулария-Натадзе, 1961). Однако пионы — в основном лесные растения, очень редко — степные.

Говоря о примитивности кустарниковых пионов, исследователи исходят главным образом из особенностей строения цветка и вторичной ксилемы надземного побега. Так, А. Имс (1964) указывает на наличие у них большого числа плодолистиков (до 15), более примитивных трахеальных элементов и волокон, чем у травянистых видов. А. Л. Тахтаджян (1948), признавая первичность древесного типа побега у пионов, вместе с тем отмечает меньшую специализацию сосудов травянистых форм, перфорационные пластинки которых имеют относительно боль-

шое число перекладин. Противоречивые сведения об уровне специализации элементов вторичной ксилемы побега, по-видимому, можно объяснить слабой изученностью сравнительной анатомии как кустарниковых и травянистых пионов, так и отдельных представителей секции *Moutan* DC., принимая ее в объеме Ф. Стерна (Stern, 1946). Желтоцветковые пионы рассматриваются как более примитивные (Кемулария-Натадзе, 1961), что подтверждается исследованиями анатомии спермодермы (Меликян, Аствацатрян, 1971).

Для уточнения направлений структурной эволюции в роде *Paeonia* нам представляется весьма перспективным изучить особенности становления жизненных форм в онтогенезе у представителей разных секций, используя сравнительный морфолого-анатомический метод.

В настоящем сообщении изложены результаты анализа онтоморфогенеза и сравнительной анатомии вегетативных органов шести видов пионов: травянистых — *P. tenuifolia* L., *P. lactiflora* Pall., *P. obovata* Maxim.; кустарниковых — *P. suffruticosa* Andr., *P. lutea* Franch., *P. delavayi* Franch., а также приводятся сведения о структуре генеративного побега *P. hybrida* Pall., *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl., *P. daurica* Andr., *P. kavachensis* Aznav.¹

Материалом служили разновозрастные растения, собранные в природе и выращенные из семян в культуре. Кроме этого, мы наблюдали над экземплярами из коллекций Ботанического сада Московского университета, любезно предоставленных нам М. С. Успенской и В. Ф. Фомичевой.

Что дает для понимания путей соматической эволюции в этом таксоне сравнительная морфология и анатомия вегетативных органов отдельных видов? Насколько близки между собой кустарниковые пионы, что общего у них с травянистыми формами, в чем выражается различие и как рано оно выявляется в онтогенезе? Какие из ныне существующих видов пионов ближе всего стоят к их исходной форме? Эти вопросы рассмотрены в статье.

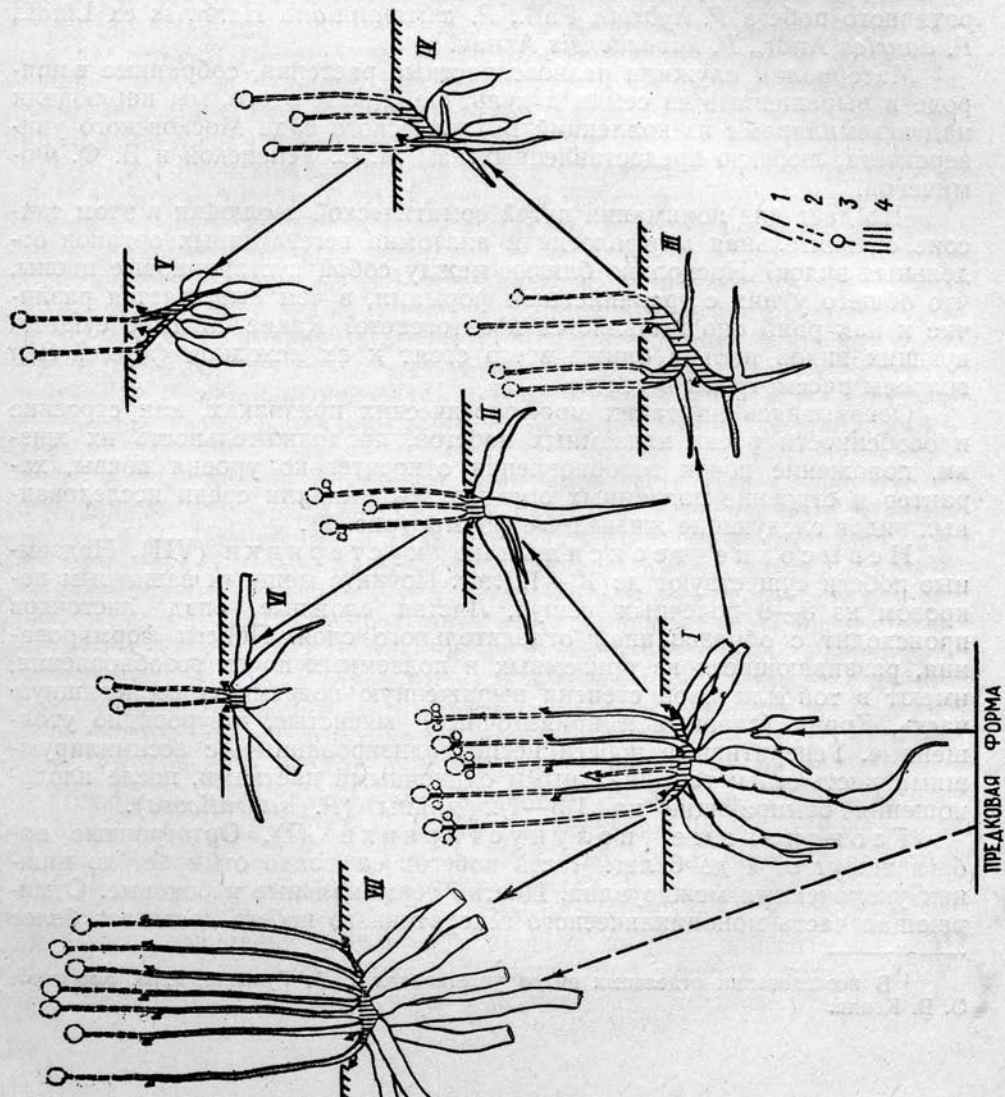
Основываясь на таких морфологических признаках, как строение и особенности роста надземных побегов, продолжительность их жизни, положение почек возобновления относительно уровня почвы, характер и строение подземных органов, мы выявили среди исследованных видов следующие жизненные формы (рис. 1).

Невысокие геоксильные кустарники (VII). Надземные побеги существуют до 10—12 лет. Почки с мощным защитным покровом из 8—9 почечных чешуй. Листья сложные, опад листочков происходит с образованием отделительного слоя. Побеги формирования, развивающиеся из приземных и подземных почек возобновления, имеют в той или иной степени выраженную подземную корневищную часть. Корни (главный и придаточные) мясистые, шнуровидно утолщенные. Генеративные побеги неспециализированные, с ассимилирующими листьями и терминальными одиночными цветками, после плодоношения отмирающие на $1/3$ — $1/2$ длины (*P. suffruticosa*).

Геоксильные полукустарники (I). Ортротропные побеги живут от 1 до 6 лет. Часть побегов ежегодно отмирает до нижних укороченных междоузлий. Цветки терминальные и боковые. Отмирающая часть моноциклического генеративного побега достигает более

¹ В исследовании отдельных видов участвовали Т. А. Гуланиян, Т. В. Клычкова, О. В. Ковда.

Рис. 1. Схема возможных направлений эволюции жизненных форм в роде *Racomia* L. Гипотетическая предковая форма — мезофильный полукустарник с мясистыми корнями, примитивными цимозными соцветиями, желтой окраской венчика. I — геоскисльные полукустарники (типа *P. lutea* Franch., *P. delavayi* Franch.), генеративные побеги олиственные, 2-4-цветковые; II — V — корнеклубнеобразующие стержне-кисткорневые травянистые многолетники с местными разрастающимися базальными частями главного и придаточных корней, отходящих от короткого (II) или более-менее длинного (III-V) корневища разных размеров и очертаний; вергеновидно-продолговатые и конусовидные, сидячие (*P. lactiflora* Pall., *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl., *P. daurica* Andr.), округлые, овальные и продолговатые, на ножках (*P. tenuifolia* L., *P. hybrida* Pall., *P. intermedia* C. A. Mey.) или те и другие, как у *P. regrina* Mill. (IV). Генеративные побеги удлиненные, цветки в цимозных соцветиях или одиночные; VI — корнеклубнеобразующие кисткорневые многолетники с утолщенными на значительном протяжении придаточными корнями, клубни цилиндрически-удлиненные; монокарпические побеги моноциклические с терминальными цветками (типа *P. obovata* Maxim.); VII — невысокие геоскисльные кустарники с одноцветковыми побегами (*P. suffruticosa* Andr.); I — многолетние, 2 — отмирающие органы, 3 — цветок, 4 — корневище



ПРЕДКОВАЯ ФОРМА

половины его длины. Остальные признаки те же, что и у кустарников. Это *P. lutea* и *P. delavayi*.

Корнеклубнеобразующие стержне-кистеконовые травянистые многолетники (II—V). Запасающие клубни (разные по форме и размерам) формируются в результате разрастания главного и придаточных корней, отходящих от короткого (II) или сравнительно длинного (до 25 см) разветвленного корневища (III—V). Цветоносные побеги моноциклические, олиственные, удлиненные, с несколькими укороченными подземными междуузлиями, покрытыми перидермой. Почки возобновления скрыты в почве, защищены 4—6 чешуями (*P. lactiflora*, *P. tenuifolia*).

Корнеклубнеобразующие кистеконовые многолетники (VI). Система главного корня рано отмирает в онтогенезе. В остальном сходны с предыдущей жизненной формой (*P. obovata*).

Изучение гербарных материалов по другим видам и литературных сведений показывает, что в эту классификацию могут быть уложены с небольшими изменениями и остальные представители этого рода.

Ранние фазы онтогенеза изученных растений характеризуются рядом общих черт. Все пионы независимо от их жизненной формы начинают свое развитие как типичные геофиты. Еще у зародыша, структура которого в значительной степени сходна с таковой представителя рода *Podophyllum* L. (Барыкина, 1971), семедольные примордия сростаются между собой краями с последующим образованием цилиндрической трубки, заключающей в себе слабодифференцированную точку роста стебля (рис. 2, а). Пластинки семедолей, как и осевая часть зародыша, служат местом отложения запасных питательных веществ — крахмала и жиров.

Первым трогаются в рост зародышевый корешок, затем вытягивается семедольная трубка, несколько углубляющие почечку в почву. Гипокотиль остается коротким (около 1 мм). Разрастающиеся пластинки семедолей выполняют в это время преимущественно всасывающую и транспортную функции.

У видов с подземным прорастанием (рис. 2, б) жизнеспособность семедолей сохраняется продолжительное время. Значительное количество питательных веществ обнаруживается в них у однолетних растений с полностью развернувшимися листьями (*P. lactiflora*). У *P. lutea* и *P. delavayi* семедоли отмирают чаще лишь в начале второго вегетационного сезона. Оставшиеся в них неизрасходованными запасы питательных веществ используются при клубневидном разрастании главного корня. Семедольные пластинки отличаются мясистостью (рис. 3, а, б). Наиболее толстые они у *P. lutea* (до 37 рядов клеток). В эпидермисе, преимущественно нижнем, имеются устья, замыкающие клетки которых, в отличие от устьиц ассимилирующих органов, содержат подобно соседним эпидермальным клеткам амилопласты со сложными крахмальными зернами и капли жира; щель же постоянно широко открыта. Такие своеобразные устья не производят впечатления структур, подвергшихся редукции. Можно полагать, что в период прорастания они играют вентиляционную роль, обеспечивая газообмен внутренних тканей. К сожалению, функциональный смысл устьиц в подземных органах, в том числе семедолях, еще не изучен, здесь нужны специальные экспериментальные исследования.

При надземном прорастании (рис. 2, в, ж) семедоли выносятся над поверхностью почвы в результате интеркалярного роста семедоль-

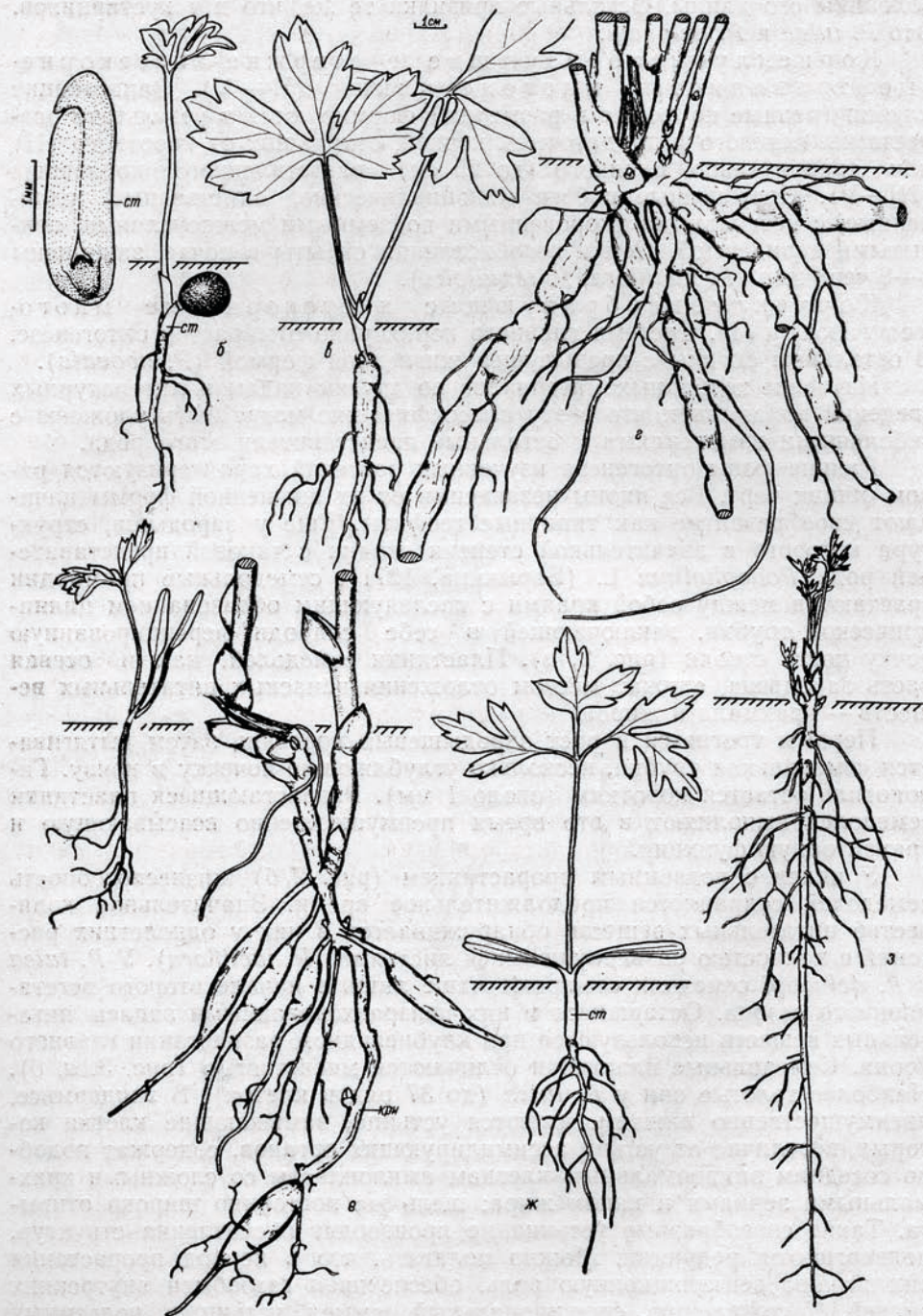


Рис. 2. Морфология зародыша и разновозрастных растений травянистых и кустарниковых пионов: а — зародыш, б — однолетний, в — 2-летний, г — 5-летний сеянцы *P. lutea*; д — однолетнее, е — 6-летнее растения *P. tenuifolia*; ж — однолетний, з — 3-летний сеянцы *P. suffruticosa*; ст — семедольная трубка, крн — корневище

ной трубки и свободных участков черешков. Пластинки ассимилирующих семидолей сравнительно тонкие (рис. 3, в, г), включают 8—14 слоев мезофилла, из которых 1—2 верхних представлены палисадами. Хорошо развит слой кутикулы. Эпидермальные клетки толстостенные, с немногочисленными мелкими хлоропластами. Устьица обычного типа развиваются на обеих сторонах пластинки.

Преобладающему большинству пионов свойственно подземное прорастание. У представителей секции *Onaeria* Lindl., например у *P. californica*, семя лишь иногда выносится на поверхность (Успенская, 1972). Более устойчиво надземное прорастание у форм, эволюционно подвинутых, как *P. tenuifolia*. Оно коррелирует с наличием во вторичной ксилеме осевых органов сравнительно высоко специализированных сосудов, вплоть до члеников с простой перфорацией (рис. 4, з). По-видимому, в роде *Paeonia* первичным типом прорастания было подземное. В пользу этого говорят единичные у *P. tenuifolia* и более частые у *P. suffruticosa* случаи полунадземного и подземного прорастания. Проростки с зеленеющими семедолями более прогрессивны. Они быстрее развиваются; семедольные пластинки меньший период времени остаются в семени, сокращается продолжительность их гаусториальной и запасающей функций, вместе с тем они преобразуются в ассимилирующий орган. Сокращается семедольная фаза в развитии семени, например у *P. tenuifolia*. Таким образом, переход от подземного прорастания к надземному в роде *Paeonia* сопровождался некоторой интенсификацией ранних стадий онтогенеза.

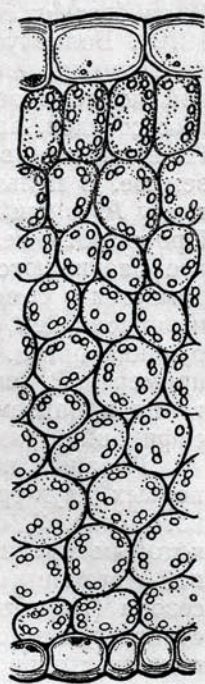
Главный побег у травянистых и кустарниковых пионов в течение первых двух-трех лет развивается по типу розеточного моноподиального (рис. 2, б, в, д, з), ежегодно развиваются 1—2 зеленых листа, которым предшествует несколько чешуевидных. Первый лист срединной формации *P. lutea* иногда сохраняется живым два вегетационных сезона (Барыкина, Гулянин, 1978). Гипокотиль и главный корень рано становятся мясистыми. Благодаря свойственной им контрактильности годовичные приросты главной оси с почками возобновления углубляются в почву, формируя короткое вертикальное корневище.

В анатомической структуре укороченного побега ювенильных растений травянистых и кустарниковых видов много общего: пучковое строение стелы уже в однолетнем стебле часто сменяется сплошным, к осени образуется пробка, узлы 3-лакунные.

Структурные различия между травянистыми и кустарниковыми формами выявляются в более поздней фазе развития. Они становятся отчетливо заметны по мере формирования удлиненных надземных побегов. У травянистых видов последние несут черты определенной редукции: существуют один сезон, обладают сравнительно низкой камбиальной активностью (особенно у кавказских видов, а также у *P. daurica* и *P. tenuifolia*), количество вторичной ксилемы невелико (в радиальной цепочке в среднем 18—20 клеток), возрастает паренхиматизация. Сосуды в большинстве случаев более специализированные и в процентном отношении преобладают над трахеидальными элементами. Наиболее высоким содержанием сосудов отличается вторичная ксилема *P. kavachensis* и *P. daurica*, что в соответствии с кодексом примитивных признаков древесины (Яценко-Хмельевский, 1954) может служить показателем их некоторой эволюционной подвинутости. Несколько особняком стоит *P. wittmanniana*, все гистологические элементы ксилемы которого очень длинные, что наряду с крупными размерами самого рас-



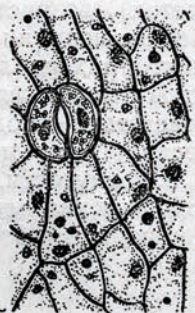
до 20 мкм



0.1mm



a



б



в



г

тения, возможно, обусловлено его тетраплоидностью, а может быть, и относительной древностью вида. У большинства травянистых пионов хорошо развиты тяжи первичных лубяных волокон (рис. 4, а); заложение феллогена в однолетнем стебле ограничено зоной укороченных базальных междоузлий, сохраняющихся в составе корневища.

Надземные побеги кустарников и полукустарников защищены пробкой (рис. 4, б) или даже (у *P. suffruticosa*) коркой (Барыкина, Гулянин, 1976), камбиальная активность выше, годовичные приросты вторичной ксилемы шире (22—35 клеток), преобладают трахеидальные водопроводящие элементы. Если для оценки уровня специализации ксилемы взять такие признаки, как размеры элементов и характер перфорирования стенок члеников сосудов (таблица), то на самой нижней ступени размещается *P. lutea*. Членики сосудов длинные, лестничные перфорационные пластинки в однолетнем стебле с 4—7 и более перекладинами (рис. 4, и); это число хотя и уменьшается с возрастом побега, но остается сравнительно большим. *P. suffruticosa* в строении вторичной ксилемы приобрел ряд прогрессивных признаков. Его отличает высокая специализация водопроводящих элементов (членики сосудов самые короткие, они, как и трахеиды, имеют третичные спиральные утолщения стенок (рис. 4, л), перфорационные пластинки с 1—3 перекладинами), что, видимо, обусловлено экологией растения, необходимостью подачи воды на большую, чем у других видов, высоту. Развитие корки также имеет важное приспособительное значение, позволяющее побегам *P. suffruticosa* существовать в течение длительного времени. *P. delavayi* по характеру организации надземного побега (таблица) занимает промежуточное положение между *P. lutea* и *P. suffruticosa*, но явно тяготеет к первому. Более сильное развитие палисад в листе этого полукустарника, по-видимому, выражает его гелиоморфизм.

Характеристика сосудов и волокнистых трахей вторичной ксилемы стеблей однолетних побегов шести видов *Paeonia* L.

Вид	Членики сосудов		Число перекладин в перфорационных пластинках	Волокна	
	длина	диаметр		длина	диаметр
	мкм			мкм	
<i>P. tenuifolia</i> L.	770	30	(1—) 3—4 (—10)	940	17
<i>P. lactiflora</i> Pall.	640	35	(2—) 3—5 (—10)	760	18
<i>P. obovata</i> Maxim.	910	43	(2—) 4—5 (—12)	950	19
<i>P. delavayi</i> Franch.	800	31	(1—) 3—5 (—10)	855	18
<i>P. lutea</i> Franch.	930	30	(1—) 4—7 (—16)	950	17
<i>P. suffruticosa</i> Andr.	600	30	(1—) 2 (—10)	650	17

Вместе с тем в структуре однолетнего побега всех трех кустарниковых видов много сходных черт (образование пробки, компактный проводящий цилиндр, отсутствие твердого луба, что в какой-то мере компенсируется наличием толстостенных феллоидов в перидерме). У *P. lutea* и *P. delavayi*, реже у *P. suffruticosa* уже в виргинильном пе-

Рис. 3. Анатомическое строение семядолей: а—*P. lutea*, б—*P. lactiflora*, в—*P. suffruticosa*, г—*P. tenuifolia*

риде некоторые побеги отмирают иногда почти до основания. Для генеративных особей засыхание верхушек цветоносных побегов после плодоношения становится правилом. Отмирающая, «травянистая», по терминологии Л. Е. Гатцук (1976), часть достигает длины у *P. suffruticosa* в среднем 20—25 см, у полукустарников — 40 см и включает 4—5 междоузлий. На этом облигатно однолетнем участке побега обычно отсутствуют пазушные почки, узлы 3-лакунные, ярко выражено пучковое строение стелы, камбиальная деятельность резко снижена. Ширина годичного прироста вторичной флоэмы и ксилемы в 2—3 раза меньше, чем в сохраняющейся живой вегетативной, в будущем многолетней части побега (рис. 4, з, д). Кольцо пробки обнаруживается лишь на уровне одного-двух самых нижних, ближайших к почке возобновления междоузлиях. Первичная кора с многочисленными друзами оксалата кальция, крахмала почти нет, лигнификация слабая. У всех трех видов в первом за прицветным листом удлинённом междоузлии имеются кортикальные концентрические (амфикрибральные) пучки (рис. 4, з), характерные и для стебля *P. tenuifolia* (рис. 4, а), которые исчезают в начале следующего междоузлия.

Корням всех видов пионов свойственна мясистость (рис. 2, з, е). Весьма примечательно большое сходство в анатомическом строении корней *P. lutea* и *P. delavayi*, а также травянистых форм (широкие сердцевинные лучи, сильно паренхиматизированная вторичная ксилема (рис. 4, б, в), непродолжительная деятельность камбия). Это резко отличает их от *P. suffruticosa*, в структуре корней которого (рис. 4, е) преобладают черты, обычно присущие древесным растениям (компактное расположение проводящих элементов, узкие лучи, четкие годичные приросты вторичных тканей). Клубневидное разрастание корней сопровождается мощным развитием вторичной ксилемы (Барыкина и др., 1976б). Подземные побеги (корневища) и травянистых, и кустарниковых пионов характеризуются многолетней работой камбия, наличием перидермы, редукцией механических тканей, большей в сравнении с надземными осями паренхиматизацией.

Результаты сравнительного морфолого-анатомического анализа позволяют согласиться с точкой зрения о древности и первичности в роде *Paeonia* кустарниковых форм. Прimitивность их выражается наряду с уже отмеченными признаками в сравнительно простом гистологическом составе вторичной флоэмы (отсутствуют лубяные волокна), в раннем образовании вторичных лучей, которые появляются в самом начале вторичного утолщения. В результате сокращения размеров многолетней части безрозеточных побегов, уменьшения длительности их жизни и упрощения, очевидно, образовались из кустарников безрозеточные травянистые пионы. В пользу этого предположения говорит присутствие многих общих черт в структуре однолетнего удлинённого надземного побега травянистых пионов и отмирающей верхушки генеративного побега кустарниковых видов. Надземный побег трав возник, по-видимому, в результате «модифицированной фиксации» верхней части однолетнего моноциклического генеративного побега кустарникового предка. Исходным типом узла в этом таксоне, был, очевидно, 3-лакунный 3-пучковый.

По совокупности морфологических и анатомических признаков более древней формой среди кустарниковых пионов, однако, следует признать *P. lutea*. Обладая рядом явно примитивных черт (длинные членики сосудов, большое число перекладин в лестничных перфора-

ционных пластинках, мощная спермодерма, желтая окраска лепестков и др.), этот вид, вероятно, ближе, чем *P. delavayi* и *P. suffruticosa*, стоит к исходной жизненной форме рода, которой предположительно были, по мнению Л. М. Кемулария-Натадзе (1961), разделяемому и нами, низкорослые кустарники или, скорее, полукустарники мезофильных субтропических горных третичных лесов. Другие представители секции *Moutan* DC. имеют отдельные более прогрессивные признаки в строении цветка и вегетативных органов (присутствие среди пигментов антоцианов, более низкий процент сосудистых трахеид во вторичной ксилеме, высокая специализация структуры трахеальных элементов), а также черты, указывающие на слабую их ксероморфность (опушенность, восковой налет, корка), и тем самым проявляют некоторую подвинутость по сравнению с *P. lutea*. Наличие многочисленных плодолистиков в крупных одиночных цветках вряд ли может характеризовать древовидный пион как более примитивный вид рода. Сравнительно небольшое число плодолистиков и развивающихся из них листовок в каждом отдельном цветке у *P. lutea* можно поставить в связь с недостатком питательных веществ при одновременном заложении на побеге 2—4 генеративных почек (далеко не все зачатки плодолистиков здесь достигают развития); крупный же стаминодиальный диск у *P. suffruticosa*, полностью скрывающий гинецей на ранних стадиях развития и раскрывающийся при росте плодолистиков, возможно, играет роль своеобразного защитного приспособления.

Можно предположить, что эволюция жизненных форм в роде, скорее, шла от растений типа *P. lutea* (рис. 1), которому присущ более низкий уровень организации. Возможно, от предка *P. lutea* или вида, близкого ему, но вымершего, произошли стержне-кистекорневые травянистые формы пионов, которые сначала распространились под пологом высокогорных, а позже равнинных лесов. Травянистые пионы возникли прежде всего в результате криофильной редуccionной эволюции. Преобразование кустарниковых форм в травянистые сопровождалось наряду с ранее отмеченными перестройками потерей наземными побегами способности образовывать вторичную покровную ткань (пробка сохранилась только в подземных органах трав), а листьями — отдельного слоя. Одним из наиболее древних травянистых пионов был, видимо, *P. lactiflora*. Травянистые геофиты среди пионов появились и вследствие приспособления к постепенной аридизации климата. Представители эволюционной ветви, уклонившейся в сторону ксерофитизации, — *P. hybrida*, *P. tenuifolia*, приспособлены к сравнительно аридным условиям существования. Об этом свидетельствуют низкорослость растений, значительная рассеченность листовых пластинок, более глубокое погружение в почву корневищ с почками возобновления, дифференциация во вторичной ксилеме подземных органов сравнительно высокоспециализированных трахеальных элементов (Барыкина и др., 1976а), более раннее начало вегетации.

Но путь соматической редуccion с преобразованием предковых полукустарниковых форм в травянистые среди пионов не единственный. *P. suffruticosa*, обладающий сравнительно высоким уровнем специализации, — явно более молодая, эволюционно подвинутая жизненная форма, наиболее выносливая и неприхотливая к теплу и сухости высокогорных областей. Она, по-видимому, представляет дальнейшую эволюцию типа *P. lutea* и, возможно, через такие формы, как *P. delavayi*. Таким образом, пионы иллюстрируют, с одной стороны, путь транс-

формации полукустарниковых предковых форм в травянистые и с другой — в сторону их большей голокисильности. Формы с долголетними и сильно одревесневающими побегами (типа *P. suffruticosa*) в этом таксоне вторичны. Но не исключено, что кустарниковые виды типа *P. lutea* и *P. suffruticosa* развивались параллельно от общего предка, уже исчезнувшего с лица земли.

Морфолого-анатомическое изучение вегетативных органов дает дополнительный материал к познанию рода *Paeonia* и определению его места в системе покрытосеменных. Сравнительный анализ указывает на филогенетическую близость кустарниковых пионов и подтверждает обоснованность выделения их в отдельную секцию. В структуре отдельных видов, несмотря на некоторую гетеробатмичность ряда признаков, наблюдается большое единообразие и отсутствуют черты, характерные для лютиковых и барбарисовых. Это говорит о целостности рода и его обособленном положении. Выделение рода *Paeonia* в самостоятельное монотипное семейство представляется вполне закономерным.

На наш взгляд, заслуживает внимания наличие в подземных осевых органах всех исследованных видов рода заметно эволюционно подвинутых водопроводящих элементов вторичной ксилемы по сравнению с надземным побегом. Наблюдаются укорочение перфорированной стенки члеников сосудов, уменьшение числа отверстий вплоть до образования простой перфорации (рис. 4, ж—м). Последняя — редчайшее в роде исключение и встречается у немногих явно подвинутых видов, например в корнях и корневищах *P. tenuifolia*, местообитания которого характеризуются относительно жесткими условиями водного режима. Это, по-видимому, может служить известным указанием на то, что эволюционная специализация трахеальных элементов шла если не у всех, то у некоторых двудольных, как и у однодольных, в восходящем направлении, т. е. наиболее специализированные сосуды сначала появились в корнях и корневищах, а затем и в надземном побеге.

R. P. Barykina

LIFE FORMS OF PEONIES AND THE POSSIBLE TRENDS OF THEIR STRUCTURAL EVOLUTION

The presumed trend of changes in the characters of life forms in the course of the evolution of peonies is substantiated. Geoxylous subshrubs of *Paeonia lutea* type are regarded as the primary life form, from which have arisen the tuberose herbaceous polycarpics and geoxylous shrubs. Tubers are forming as result of local thickening of roots. Storage tissue is parenchymatous secondary xylem. The trilacunar node is the primitive type in the genus *Paeonia*. Aboveground germination has apparently been derived from the underground germination. The results of anatomo-morphological study are confirmed the validity of separation of the genus *Paeonia* as an independent monotypic family. The secondary xylem of the underground organs are more specialized then in the aboveground shoots; the evolutionary specialization of vessels in some dicotyledons went apparently in ascendant direction.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р. П. 1971. Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L.—«Бот. журн.», 56, № 7, 921—931.
- Барыкина Р. П., Гуланиян Т. А. 1976. Онторморфогенез кустарниковых представителей рода *Paeonia* L. 1. *P. suffruticosa* Andr. — «Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв.», № 6, 45—55.
- Барыкина Р. П., Гуланиян Т. А., Клычкова Т. В. 1976а. Онторморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L. 1. *P. tenuifolia* L.—«Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв.», № 2, 32—39.