

# ИНТЕГРИРОВАННОСТЬ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ ЛИСТА В ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ РОДА *POPULUS* L.)

А. А. ПАУТОВ

С.-Петербургский государственный университет

Вопрос о роли в эволюции целостности организма, обеспечиваемой корреляциями разного типа, рассмотрен в большом числе работ (Шмальгаузен, 1940, 1982; Василевская, 1962; Frazzetta, 1975; Riedl, 1977; Сутт, 1977; Иорданский, 1990, 1994; Северцов, 1990; и др.). Особенности системной организации создают предпосылки для развития одних структур и запреты для возникновения других. Так, филетические корреляции (координации), определяя взаимосвязи частей организма, ограничивают число возможных перестроек, поскольку ряд из них приводит к нарушению нормального формообразования. Следовательно, они снижают эволюционную пластичность (Шмальгаузен, 1982). С другой стороны, чем более развиты координации, тем глубже и взаимосвязаннее преобразования звеньев координационных цепей и организма в целом. Темпы преобразований таких целостных систем, если они происходят, значительно выше, чем при эволюции, основанной на комбинации благоприятных вариаций отдельных компонентов (Riedl, 1977; Северцов, 1990).

В данной работе рассмотрен вопрос о факторах, влияющих на интегрированность структур листа в эволюции цветковых растений — органа, которому принадлежит ведущая роль во многих морфогенетических корреляциях и который выполняет такие основополагающие жизненные функции, как фотосинтез, транспирация и газообмен. Она проведена на примере рода *Populus* L. (Salicaceae Mirb.). Такой выбор обусловлен тем, что всем его представителям свойственна единая жизненная форма — дерево. Адаптация же его представителей к различным условиям среды связана, прежде всего, с изменениями морфолого-анатомического строения листьев.

## Материал и методика

Строение листа изучено у следующих представителей рода *Populus*: подрод *Turanga* — *P. ariana* Dode, *P. diversifolia* Schrenk,

*P. euphratica* Oliv., *P. pruinosa* Schrenk; подрод *Tacamahaca* — *P. balsamifera* L., *P. candicans* Ait., *P. cataracti* Kom., *P. darvasica* R. Kam., *P. koreana* Rehd., *P. laurifolia* Ledeb., *P. longifolia* Fisch., *P. maximowiczii* A. Henry, *P. pamirica* Kom., *P. simonii* Carr., *P. suaveolens* Fisch., *P. szechuanica* Schneid., *P. talassica* Kom., *P. trichocarpa* Torr. et Gr., *P. usbekistanica* Kom.; подрод *Aegeiros* — *P. deltoides* Marsh., *P. fremontii* Wats., *P. italica* (DuRoi) Moench, *P. mexicana* West., *P. nigra* L., *P. sargentii* Dode, *P. tadshikistanica* Kom., *P. tianschanica* V. Tkatschenko; подрод *Populus* — *P. alba* L., *P. bachofenii* Wierzb. ex Rochel, *P. bolleana* Lauche, x *P. canescens* (Ait.) Smith, *P. davidiana* Dode, *P. grandidentata* Michx., *P. nivea* (Ait.) Willd., *P. sieboldii* Miq., *P. tomentosa* Carr., *P. tremula* L., *P. tremuloides* Michx.

Виды отечественной флоры собраны в 1986–1992 гг. в районах их естественного произрастания, главным образом в Средней Азии и на Дальнем Востоке. Для анализа представителей иноземных видов широко использованы гербарные образцы (LE). Оценивалось строение листьев, заложившихся в почке в предыдущий вегетационный период, и листьев, формирующихся в процессе открытого роста, с побегов разного типа.

Анатомические исследования проводили по традиционным методам световой микроскопии. Изготовлены поперечные срезы закончившей рост пластинки (участки из ее средней части, заключенные между главной жилкой и краем листа) и черешка (в его средней части). Для изучения эпидермы фрагменты пластинки просветляли в жавелевой воде. Число анатомических элементов листа и их размеры оценивали непосредственно по препаратам, рисункам, микрофотографиям. Объем и соотношение тканей в черешке определены методом взвешивания. Всего было измерено 44 признака (см. подпись к рис. 1). Для оценки уровня связи между признаками использован коэффициент детерминации  $r^2$  (Шмидт, 1984).

### Результаты исследования

Коэффициент детерминации признаков строения листа в роде ( $r_{ch}^2$ ) колеблется от 0.05 (куд) до 0.18 (гс, гн). Таким образом, минимальные и максимальные значения  $r_{ch}^2$  касаются строения столбчатой ткани: формы клеток и числа происходящих антиклинальных делений клеток (рис. 1). Среднее значение коэффициента детерминации составляет в роде 0.12.

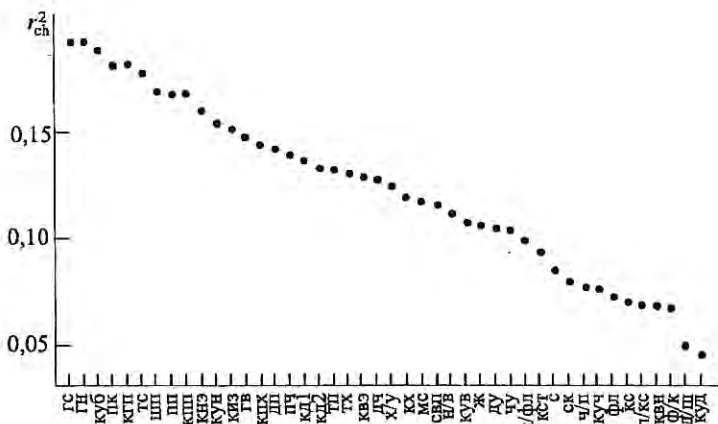


Рис. 1. Расширение признаков строения листа тополей по величине коэффициентов детерминации  $r_{ch}^2$ .

Обозначения признаков. Морфологическое строение: дп — длина пластинки (мм), шп — ширина пластинки (мм), пп — площадь пластинки ( $мм^2$ ), тп — толщина пластинки (мкм), д/ш — удлиненность пластинки, дч — длина черешка (мм), ч/п — отношение длины черешка к длине пластинки (%), пч — площадь черешка ( $мм^2$ ), куч — коэффициент уплощенности черешка. Анатомическое строение. Мезофилл: мс — число слоев мезофилла, тх — толщина хлоренхимы (мкм), х/у — объем хлоренхимы, приходящийся на одно устьице ( $мм^3$ ), кх — коэффициент хлоренхиматизации мезофилла (%): отношение толщины хлоренхимы к толщине мезофилла, кд — коэффициент дорсовентральности хлоренхимы: кд1 — отношение толщины ее адаксиальных слоев к толщине абаксиальных, кд2 — отношение коэффициента удлиненности клеток адаксиального слоя к аналогичному показателю абаксиального слоя (%), ж — плотность жилкования (мкм) (Паутов, Васильев, 1982), тс — толщина столбчатой ткани (мкм), кпп, кпх — коэффициент палисадности пластинки и хлоренхимы (%), куд, куб — удлиненность клеток адаксиального и абаксиального слоев хлоренхимы, кст — число клеток адаксиального слоя столбчатой ткани на  $1 мм^2$ , гс — число генераций клеток столбчатой ткани. Нижняя эпидерма: кнэ — число клеток на  $1 мм^2$ , гн — число генераций клеток, пк — периметр основной клетки (мкм), киз — извилистость ее антиклинальных стенок (%): отношение их длины к периметру квадрата, имеющего такую площадь, как клетка, ду — длина устьиц (мкм), кун — устьичный индекс (%), квн — индекс опушения (%), кгп — индекс гипостоматности листа (%): доля устьиц от общего их числа в покровных тканях, приходящаяся на нижнюю эпидерму. Верхняя эпидерма: квэ — количество клеток на  $1 мм^2$ , гв — число генераций клеток, кув — устьичный индекс (%), чу — сумма устьиц нижней и верхней эпидермы на  $1 мм^2$ , н/в — соотношение числа клеток в покровных тканях. Черешок: свп, ск, фл, кс — относительные объемы сосудисто-волокнистых пучков, склеренхимы, флоэмы и ксилемы соответственно (%), с — площадь просвета сосуда ксилемы ( $мкм^2$ ), ф/к — соотношение проводящих тканей, п/кс, п/фл — отношение площади пластинки листа к площади ксилемы и флоэмы на поперечном срезе черешка.

Сопоставление  $r_{ch}^2$  разных признаков обнаруживает, что показатели размера пластинки листа (шп, пп, дп) более детерминированы (сильнее сопряжены с другими признаками), чем ее форма (ч/п, д/ш) и характеристики черешка (пч, дч, куч).

Из покровных тканей более интегрировано строение нижней эпидермы. При этом как в нижней, так и в верхней эпидерме снижение значений коэффициента детерминации происходит в ряду: число делений клеток, размер клеток, доля среди них устьиц. Оценивая показатели развития устьичного аппарата, можно отметить максимальное значение  $r_{ch}^2$  для коэффициента гипостоматности (0.17), среднее — для устьичных индексов в покровных тканях (кун — 0.15; кув — 0.10), минимальное — для размера устьиц и их числа на единице поверхности листа. Наименьшее же значение коэффициента детерминации из числа изученных признаков покровных тканей наблюдается у индекса опушения (0.07).

В мезофилле наиболее интегрированы ( $r_{ch}^2 > 0.15$ ) степень развития столбчатой ткани (гс, тс, кпп) и форма клеток абаксиального слоя хлоренхимы. Менее интегрированы ( $0.1 < r_{ch}^2 < 0.15$ ) общее число слоев мезофилла, удельный вес в нем хлоренхимы и ее структура (кпх, кд 1, кд 2), а также плотность жилкования. Крайне автономна (0.05) форма клеток столбчатой ткани (куд).

Из характеристик, отражающих относительное развитие различных тканей, наиболее высокий коэффициент детерминации ( $r_{ch}^2 > 0.11$ ) у признаков пластинки (кпп, кпх, кх), а низкий ( $r_{ch}^2 < 0.11$ ) — у признаков черешка (скл, фл, кс).

Анализ детерминированности размеров клеток показывает, что наиболее высока она ( $r_{ch}^2 > 0.15$ ) у периметра основных клеток эпидермы, низка ( $r_{ch}^2 < 0.11$ ) — у размера устьиц, величины просветов сосудов, диаметра клеток столбчатой ткани.

Следовательно, в пределах рода *Populus* наиболее детерминированы размеры пластинки листа (прежде всего, такие определяющие их признаки, как число делений клеток, их размер в эпидерме), форма клеток абаксиального слоя хлоренхимы, от которой зависит ее тип (дорсовентральная — изопалисадная), степень развития столбчатой ткани и распределение устьиц между верхней и нижней эпидермой. Автономны форма листа и строение его черешка, в мезофилле — форма клеток адаксиального слоя столбчатой ткани, а в эпидерме — степень развития опушения. Обращает на себя внимание также высокая автономность многих признаков, связанных с водным режимом листа (ж, с, кс, п/кс).

Сравнение различных подродов по степени интегрированности (взаимообусловленности) согласно методике, использованной в случае коэффициента вариации признаков строения листа (Паутов, 1994), показывает, что в наибольшей степени они детерминированы у белых тополей и осин: порядка 60% признаков от общего их числа стоят в данной группе на первом месте по величине  $r_{ch}^2$  (рис. 2). Это относится к признакам как внешнего, так и внутреннего строения листа. Ниже степень согласованного варьирования характеристик листа у пустынных тополей: менее 20% признаков стоят на первом месте (см. рис. 2). Еще ниже — у черных тополей, 15% таких показателей. Минимально число признаков с наибольшим значением коэффициента детерминации у бальзамических тополей. В этом подроде 10% признаков стоит на первой позиции по величине  $r_{ch}^2$ .

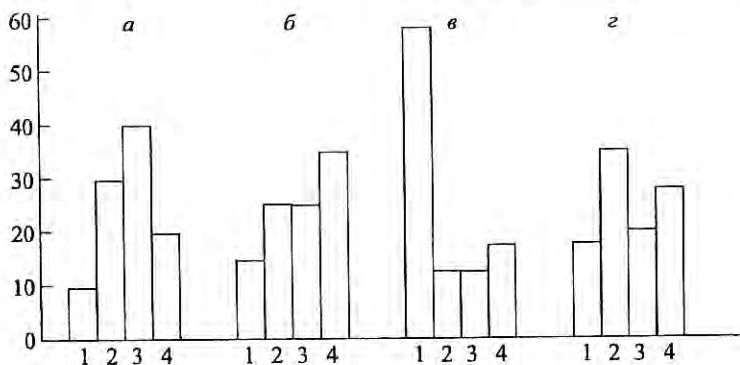


Рис. 2. Относительная детерминированность признаков строения листа у тополей.

По оси абсцисс ранжирование признаков по величине коэффициента детерминации от максимального (1) до минимального (4) значения, по оси ординат — количество признаков с разной величиной коэффициента детерминации, (%). Подроды: а — *Tacamahaca*, б — *Aegeiros*, в — *Populus*, з — *Turanga*.

Коэффициент детерминации в подроде *Populus* изменяется от 0.02 (куб) до 0.29 (гн). Среднее его значение составляет 0.16. Высокая интегрированность характерна для: 1) площади пластинки листа, ее длины и ширины; 2) толщины хлоренхимы, высоты и диаметра клеток столбчатой ткани, числа антиклинальных делений клеток в ней, коэффициентов изопалисадности, плотности жилкования; 3) генераций клеток в покровных тканях, количества клеток на единице поверхности нижней эпидермы, размера ее основных

клеток, их формы; 4) длины и толщины черешка, удельного веса в нем склеренхимы, флоэмы и ксилемы, а также всего комплекса сосудисто-волокистых тканей, величины просветов сосудов. Слабо интегрированы в подроде: 1) удлиненность пластинки листа и коэффициент уплощенности черешка; 2) форма клеток губчатой ткани; 3) размеры устьиц и объем хлоренхимы, обслуживаемый одним устьищем; 4) отношение площади пластинки к площади флоэмы и ксилемы на поперечном срезе черешка.

В подроде *Populus*, таким образом, наиболее детерминированы размеры листа (и обуславливающие их признаки: число клеток и их размер), строение хлоренхимы в его пластинке (толщина, тип строения, степень развития палисадной ткани) и сосудисто-волокистых тканей в черешке. Слабо детерминированы форма листа, ряд характеристик воздухоносной и транспирационной систем, соотношение развития проводящих тканей черешка и листовой поверхности.

Сопоставление интегрированности признаков двух секций подрода *Populus* показывает, что они более детерминированы у осин, автономны у белых тополей. В секции *Trepidae* при среднем значении коэффициента детерминации ( $r_m^2$ ), равном 0.20, большее значение  $r_{ch}^2$  имеют 80% признаков. Они характеризуют размер пластинки листа (шп, дп, шп, тп), степень развития и строение хлоренхимы (тх, мс, тс, гс, кст, куд, кпх, кпч, кд1, кд2, куб), плотность жилкования, строение покровных тканей (гн, гв, кнэ, квэ, пк, киз, чу, ду), величину черешка (дч, ч/п, пч) и развитие в нем сосудисто-волокистых тканей (скл, фл, кс, свц). У белых тополей, при  $r_m^2$ , равном 0.13, большим значением коэффициента детерминации обладают лишь 20% признаков, характеризующих форму листа (д/ш, куч), некоторые черты строения проводящих тканей в черешке (фл/кс, п/фл, п/кс).

Коэффициент детерминации в подроде *Turanga* изменяется от менее чем 0.02 (кд1) до 0.26 (гв). Среднее его значение составляет здесь 0.14. Значительная детерминированность признаков свойственна: 1) удлиненности листовой пластинки, отношению длины черешка к длине пластинки, степени уплощенности черешка; 2) числу клеток на единице поверхности верхней эпидермы, устьичным индексам верхней и нижней эпидермы, общему числу устьиц на единице поверхности покровных тканей, степени опушения листа; 3) соотносительному развитию площади пластинки и ксилемы в черешке. К числу автономных признаков относятся у пустынных



тополой: 1) площадь пластинки листа, ее длина и ширина; 2) число слоев мезофилла, степень изопалисадности хлоренхимы и толщина столбчатой ткани; 3) соотношение числа клеток в покровных тканях (н/в, кгп); 4) площадь черешка и величина просветов сосудов ксилемы в нем.

В подроде *Turanga*, следовательно, максимально сопряжены с другими признаками листа его форма, степень развития устьиц и опушение эпидермы, водообеспеченность пластинки, автономный размер пластинки, слойность ее мезофилла, тип хлоренхимы, толщина столбчатой ткани.

В подроде *Aegeiros* коэффициент детерминации изменяется от 0.03 (д/ш) до 0.22 (шп, дп). Среднее его значение составляет 0.13. Наиболее высокие значения данного коэффициента: 1) у формы клеток абаксиального слоя хлоренхимы, коэффициентов палисадности хлоренхимы и пластинки; 2) соотношения числа клеток в нижней и верхней эпидермах, индекса гипостоматности листа, объема хлоренхимы, обслуживаемого одним устьищем; 3) соотношения проводящих тканей в черешке. Низким коэффициентом детерминации обладают: 1) длина черешка и ее отношение к длине пластинки; 2) толщина пластинки листа, диаметр и удлиненность клеток столбчатой ткани (куд), плотность жилкования; 3) количество клеток на единице поверхности верхней и нижней эпидермы, периметр ее основных клеток и степень извилистости их антиклинальных стенок, устьичный индекс нижней эпидермы и общее число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> листа; 4) удельный вес склеренхимы и флоэмы в черешке.

Основываясь на приведенном перечне признаков, можно заключить, что наиболее тесно скоррелированы в своем изменении с другими характеристиками листа у черных тополей удлиненность клеток абаксиального слоя хлоренхимы и связанная с ней степень развития палисадной ткани в пластинке, признаки, определяющие черты сходства и различия в строении верхней и нижней эпидермы, а также соотношение проводящих тканей в черешке. Мало зависят от остальных признаков размер черешка, толщина пластинки, форма клеток адаксиального слоя ее хлоренхимы и плотность жилкования, а в покровных тканях размер клеток и устьичный индекс нижней эпидермы.

Коэффициент детерминации в подроде *Tacamahaca* изменяется от 0.03 (н/в) до 0.22 (шп) при среднем значении  $r_m^2$  0.13. В наибольшей мере с остальными признаками сопряжены в своем изменении: 1) толщина пластинки, число слоев мезофилла, относи-

тельный объем в нем хлоренхимы; 2) размер устьиц (приближается к максимальному значению  $r_{ch}^2$  и объем хлоренхимы, обслуживаемый одним устьищем); 3) соотносительное развитие поверхности пластинки и флоремы в черешке. Автономны: 1) число антиклинальных делений клеток в тканях пластинки; 2) степень палисадности хлоренхимы; 3) удельный вес ксилемы и всего комплекса сосудисто-волокнистых тканей в черешке, соотношение в нем проводящих тканей.

У бальзамических тополей, таким образом, наиболее детерминировано строение мезофилла, размер устьиц и связь между развитием флоремы в черешке и размером пластинки, наименее — число клеточных генераций, строение хлоренхимы и степень развития сосудисто-волокнистых тканей в черешке.

Сопоставление мезоморфной (подроды *Tacamahaca*, *Aegeiros*, *Populus*) и ксероморфной (*Turanga*) линий рода показывает, что в целом первая из них обладает большей автономностью признаков. Лишь треть признаков имеют здесь более высокие коэффициенты детерминации. Прежде всего это касается длины пластинки листа, ее толщины, числа слоев мезофилла, относительного объема в нем хлоренхимы, структуры последней (кд1, кд2), параметров, отражающих специализацию верхней и нижней эпидермы (н/в, кгп), размера устьиц и формы основных клеток покровной ткани. В ксероморфной линии более детерминированы форма листа, степень развития его ассимиляционной поверхности (размер пластинки и развитие столбчатой ткани в ней), плотность жилкования и относительный объем, занимаемый сосудисто-волокнистыми тканями в черешке, общее число устьиц и их удельный вес в верхней эпидерме, степень опушения листа.

Иными словами, в ксероморфной линии прежде всего интегрированы комплексы признаков, связанные со степенью развития ассимиляционной поверхности листа и его водным режимом, в мезоморфной — со структурой мезофилла, типом хлоренхимы и связанной с ними специализацией верхней и нижней покровных тканей.

### Обсуждение результатов

Более низкое среднее значение коэффициента детерминации признаков строения листа в пределах рода по сравнению с его отдельными подкладами свидетельствует о далеко зашедшей дивергентной эволюции его представителей. Расхождение групп рода но-



сило радиальный, а не последовательный характер и было направлено на адаптацию не только к разной интенсивности какого-либо климатического фактора, например температуры, но и к разным климатическим факторам. Их специфическое развитие базировалось на разных признаках и их комплексах. В результате в разных подродах складывались различные корреляции. Таким образом, чем сильнее расхождение групп в пределах рода, базирующееся на разных комплексах признаков, тем ниже интегрированность последних.

Ряд показателей имеет вместе с этим достаточно высокие значения  $r_{ch}^2$ . Отчасти это касается признаков, образующих типичные для листьев двудольных растений связи. К ним можно отнести число антиклинальных делений клеток, ширину пластинки листа, ее площадь, мелкоклеточность покровных тканей. Высокие значения коэффициентов детерминации обнаруживаются у них в разных группах рода. Велики они относительно других характеристик листа, по данным Б. Р. Васильева (1988), и у растений различных климатических зон. Повышение  $r_{ch}^2$  отдельных признаков может быть обусловлено и другими причинами. В роде *Populus*, в частности, мы безусловно имеем дело со случаями параллелизма — независимым развитием сходных признаков в эволюции близко родственных групп организмов. В результате параллельной эволюции возникают не только сходные черты строения, но и сходные корреляционные плеяды. Так, переход к изопалисадности сопряжен с возникновением амфистоматности. При этом группы рода выстраиваются в ряды по степени выраженности некоторых признаков (рис. 3). Например, признак «билатеральность — изолатеральность» хлоренхимы: билатеральные листья имеют представители белоподобных и бальзамических тополей, осин и белых тополей, ряд видов черных тополей. Черные тополя дают серию переходов от билатерального листа к изолатеральному. В этом подроде удлиненность клеток абаксиального слоя хлоренхимы (куб) изменяется от 0.7 до 2.5, коэффициент ее дорсовентральности (кд2) от 4.5 до 1.0. И, наконец, у представителей подродов *Tsavo* и *Turanga* лист изолатеральный или изопалисадный. У пустынных тополей значение куб изменяется от 2.2 до 4.8, кд2 — от 1.5 до 0.9. Аналогичную цепочку можно построить для гипостоматности — амфистоматности листа: у белоподобных и части бальзамических тополей, осин и белых тополей лист гипостоматический. В подроде *Tacamahaca* появляются устьица в верхней эпидерме (кгп — 82,9%), у черных

тополей их в этой покровной ткани больше (кгп — 68,2%), а у видов пустынных тополей среднее для подрода значение кгп составляет 51.2%. При этом иногда в верхней эпидерме устьиц может быть больше, чем в нижней (минимальное значение кгп в подроде 44.4%). Именно у подобных признаков, параллельно возникающих в разных линиях рода, отмечается высокое значение коэффициент детерминации.

Разная степень взаимосвязанности структур в различных группах тополей обусловлена рядом причин. Во-первых, видообразование неизбежно сопровождается распадом корреляционной структуры, образованием специализированных связей. Поэтому можно ожидать снижения  $r_m^2$  в группах, включающих несколько специализированных линий, как это произошло с родом в целом. Во-вторых, в пределах рода имела место сетчатая эволюция. Например, группа среднеазиатских черных и бальзамических тополей возникла в результате гибридизации представителей данных подродов. Это неизбежно вносит дисгармонию в сложившиеся на уровне подрода корреляционные отношения. Так, у эндемичных среднеазиатских представителей подрода *Aegeiros* наблюдается совершенно не типичное для черных тополей строение хлоренхимы, что приводит к возникновению у евроазиатских тополей иной, чем у американских видов, системы связей между размером пластинки и строением ее хлоренхимы. В результате изменяется сила связей между признаками и на уровне всего подрода, поскольку возникающие в результате гибридизации виды явно не вписываются в генеральную линию эволюции листа черных тополей.

В-третьих, уровень детерминации признаков тесно связан с ходом морфогенеза органа (Васильев, Ростова, 1977; Дариев и др., 1982). Установлено, в частности, что чем продолжительнее период формирования признака, тем сильнее он связан с другими параметрами листа. В противоположность долго формирующимся структурам рано определяющиеся в процессе индивидуального развития элементы оказываются более автономными от позднее возникающих признаков. Продемонстрируем данное правило на следующем примере. Строение мезофилла (развитие гиподермы, тип хлоренхимы) определяется у пустынных тополей очень рано (Паутов, 1996). Именно в этом подроде данные признаки очень слабо детерминированы ( $r_m^2$  для мс, кх, кд1, кд2 составляет 0.03). Напротив, у бальзамических тополей дифференциация мезофилла может быть очень растянута. Соответственно у них такие признаки, как число слоев

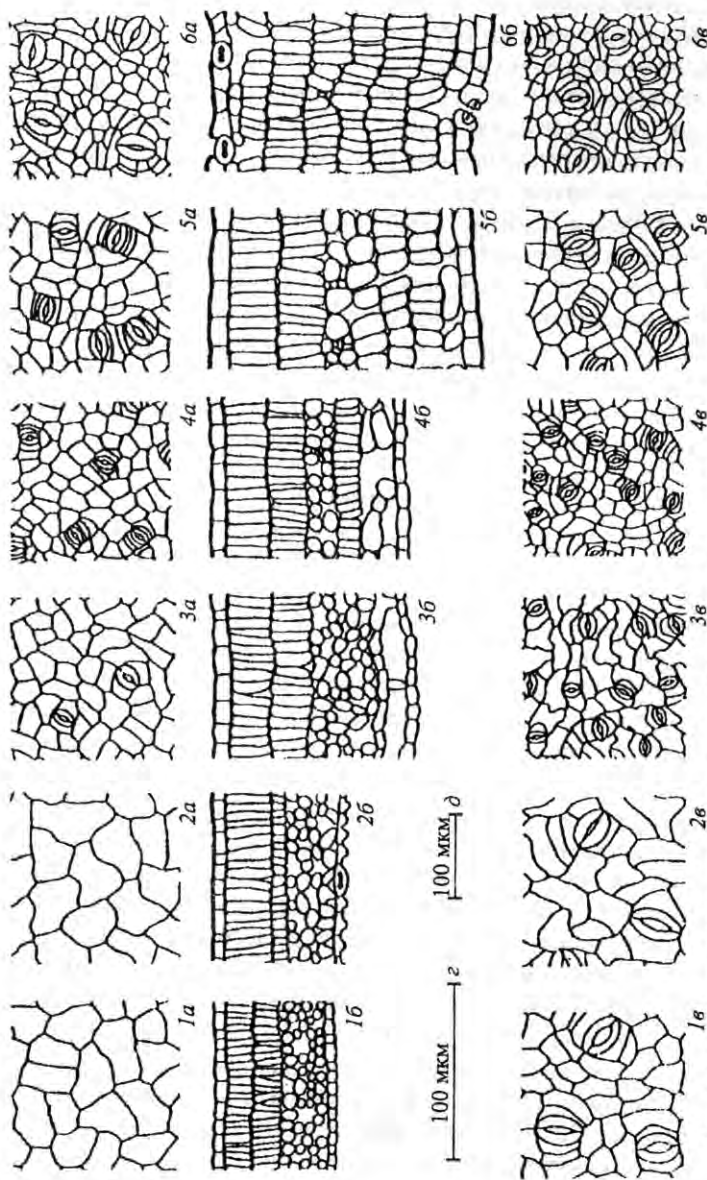


Рис. 3. Ряд структурных изменений листа, образованный представителями различных секций рода *Populus*.

1 — *P. tremuloides*, 2 — *P. heterophylla*, 3 — *P. talassica*, 4 — *P. italica*, 5 — *P. fremontii*, 6 — *P. diversifolia*. а, в — верхняя и нижняя эпидерма соответственно, б — поперечный срез пластинки. Масштабные линейки: а — для 1а, 2а, 1в, 2в; д — для остальных фрагментов.

мезофилла, степень его хлоренхиматизации и структура хлоренхимы, более детерминированы ( $r_m^2$  составляет 0.15).

Учитывая эти данные, можно объяснить также, на чем базируется крайне высокая интегрированность признаков в секции *Trepidae*. Сопоставление развития листа видов этой секции с другими тополями обнаруживает значительное упрощение его морфогенеза, что проявляется в редукции специфической для тополей стадии двусторонней гиподермы листового зачатка и ведет к увеличению синхронизации развития структуры листа. Сформированный лист осин также обладает более «упрощенным» по сравнению с другими группами рода строением (нет гиподермы, нет устьиц в верхней эпидерме, отсутствует изолатеральный тип строения хлоренхимы). Становление межвидового разнообразия строения листа в группе не было связано, следовательно, с возникновением в ходе эволюции структурных новообразований, т. е. тип листа «однороден». Изменчивость его строения в пределах ареала осин носит клинальный характер и базируется на количественных признаках.

### Заключение

Интегрированность признаков строения листа в группе определяется тем, насколько далеко зашла в ней дивергенция и какие механизмы эволюционных преобразований лежали в ее основе (гибридизация, различные типы гетерохронии и т. д.), а также наличием или отсутствием явлений параллелизма у представителей различных внутригрупповых подразделений. Она зависит от сложности тканевой организации листа, полифункциональности его структур, степени синхронизации процессов гистогенеза в растущем зачатке, а также от характера признаков (количественные, качественные), определяющих внутригрупповое разнообразие.

Обращает на себя внимание тот факт, что, как и в случае общей изменчивости (Паутов, 1994), наиболее детерминированные и, напротив, автономные признаки нередко характеризуют одну и ту же систему тканей. Так, у черных тополей мало зависят от прочих структур листа форма клеток адаксиального слоя хлоренхимы и устьичный индекс нижней эпидермы, скоррелированы же с ними в своем изменении форма клеток абаксиального слоя хлоренхимы и распределение устьиц между верхней и нижней эпидермой; у бальзамических тополей автономно число антиклинальных делений клеток в мезофилле, детерминировано — периклиналиных; у

пустынных — низкое значение  $r_{ch}^2$  свойственно индексу гипостоматности, высокое — устьичным индексам верхней и нижней эпидермы; у белых тополей и осин детерминирована форма клеток адаксиального слоя хлоренхимы, автономна — ее абаксиального слоя. Подобная организация приводит к тому, что происходящие преобразования листа в силу имеющихся корреляций вызывают согласованные изменения лишь отдельных блоков его систем тканей. Другие блоки остаются безучастными к перестройкам, которые еще должны быть апробированы отбором. Это, вероятно, обеспечивает нормальное развитие и функционирование меняющегося органа, сохранение достигнутого им в эволюции уровня структурной организации.

### ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. О некоторых корреляциях в строении растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1962. Вып. 19. С. 13–16.

Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.

Васильев Б. Р., Ростова Н. С. О некоторых корреляциях признаков листа *Vryophyllum* (Crassulaceae). Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 3. С. 319–329.

Дариев А. В., Васильев Б. Р., Колодяжный С. Ф. Использование признаков строения листа для систематики трибы *Hibisceae* (Malvaceae) // Там же. 1982. Т. 67, № 8. С. 1036–1046.

Иорданский Н. Н. Эволюция комплексных адаптаций: Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М., 1990. 310 с.

Иорданский Н. Н. Макроэволюция: Системная теория. М., 1994. 112 с.

Паутов А. А. Изменчивость строения листа у представителей рода *Populus* (Salicaceae) // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 7. С. 27–35.

Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразований структуры листа в эволюции тополей: Автореф. докт. дис. СПб., 1996. 45 с.

Паутов А. А., Васильев Б. Р. Анатомическое строение листьев годовичного побега *Populus alba* L. (Salicaceae) // Вестн. Ленингр. ун-та. 1982. Вып. 3. № 15. С. 28–36.

Северцов А. С. Направленность эволюции. М., 1990. 272 с.

Сутт Т. Проблема направленности органической эволюции. Таллин, 1977. 139 с.

Шмальгаузен И. И. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 1940. Т. 1, № 3. С. 349–366.

*Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982. 383 с.

*Шmidt В. М.* Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

*Frazzetta T. H.* Complex adaptation in evolving populations. Sunderland, 1975. 276 p.

*Riedl R.* A systemo-analytical approach to macro-evolutionary phenomena// Quart. Rev. Biol. 1977. Vol. 52, № 4. P. 351-370.