

- Berrie G. K. Experimental studies on polyploidy in liverworts. I. The *Riccia fluitans* complex // Bryologist. 1964. Vol. 67. N 2. P. 146—152.
- Jove-Ast S. Les *Riccia* de la region mediterraneene // Cryptogamie, Bryol., Lichenol. 1986. Vol. 7. Suppl. P. 287—431.
- Lapshina E. D., Muldiyarov E. Ya. The bryophyte flora of the Middle Western Siberia // Arctoa. 1998. Vol. 7. P. 25—32.
- Lindberg S. O., Arnell H. W. Musci Asiae Borealis. I. Lebermoose // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handl. 1889. Bd 23. N 5. S. 1—69.
- Müller K. Die Lebermoose Europas. Berlin, 1952. Bd 6. Aufl. 3. S. 321—480.
- Konstantinova N. A., Potemkin A. D. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated checklist and bibliography // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 125—150.
- Potemkin A. D. The Hepaticae of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.
- Schumacker R., Váňa J. Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia // Documents de la Station scientifique des Hautes-Fagnes. 2000. N 31. P. 1—160.
- Schuster R. M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Chicago, 1992. Vol. 6. 937 p.
- Váňa J., Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. V. Preliminary list of the Altaian Hepaticae // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 1—13.

## SUMMARY

The distribution of *Riccia* L. species in Siberia and the East Kazakhstan was analysed. 10 species have been recorded for the studied area, 2 of them for the first time — *R. canaliculata* Hoffm. and *R. lamellosa* Raddi. Distinctions of all the recorded taxa from morphologically similar ones are discussed. Data on the ecology, occurrence, frequency and distribution of each species are given. Identification key to *Riccia* species of Siberia and Middle Asian Republics of the CIS is presented.

УДК 581.45 : 581.84 : 582.734

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 8

© А. А. Паутов,<sup>1,2</sup> А. Н. Мельникова,<sup>1</sup> Е. Г. Крылова<sup>2</sup>

## СТРОЕНИЕ ЛИСТА И ФИЛЛОДИЯ У *ACACIA MELANOXYLON* (*FABACEAE*)

A. A. PAUTOV, A. N. MELNIKOVA, E. G. KRYLOVA. THE STRUCTURE OF LEAF  
AND PHYLLODE IN *ACACIA MELANOXYLON* (*FABACEAE*)

<sup>1</sup> С.-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники  
198034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9

E-mail: irina@IP3972.spb.edu

<sup>2</sup> С.-Петербургский государственный университет, Биологический научно-исследовательский институт  
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Оранienbaumskoe шоссе, 2

Поступила 1.02.2004

Сопоставлено строение сложных листьев и филлодиев *Acacia melanoxylon* R. Br. Показано, что они различаются по комплексам признаков, связанных с водным режимом. В систему листа интегрированы признаки, влияющие на поступление в него воды и ее потерю при транспирации (степень развития ксилемы в черешке, относительная проводящая поверхность, число устьиц в покровных тканях), тогда как в систему филлодия — признаки, связанные с накоплением и потерей запасенной воды (степень развития водозапасающей ткани, ее объем, приходящийся на одно устьице). Сделан вывод о том, что листья и филлодии демонстрируют у акаций элементы разных путей адаптации к аридным условиям: пикноморфного и суккулентного.

**Ключевые слова:** *Acacia melanoxylon* R. Br., сложный лист, филлодий, эпидерма, мезофилл, водный режим.

У большого числа австралийских представителей рода *Acacia* Mill. наряду со сложными листьями или взамен них формируются филлодии. Полагают, что

они возникли в процессе эволюции на основе черешков и рахисов листьев, которые метаморфизировались в образования разной величины и формы — от широкояйцевидных до игловидных. Акации с филлодиями и без них произрастают в ряде случаев бок о бок в одних и тех же аридных условиях (Хржановский и др., 1984). Тем не менее господствует точка зрения, согласно которой филлодии лучше приспособлены к ним. Она основывается на том, что филлодийные акации явно преобладают над прочими представителями рода в наиболее аридных зонах австралийского континента. Так, центром видеообразования узкофиллодийных акаций являются засушливые пространства юго-западной Австралии, филлодийные акации господствуют в мульга-скрэбе, где среднее количество годовых осадков составляет 150—250 мм и колеблется из года в год (Ильинский, 1937).

Филлодии отличаются от типичных листьев акаций меньшими размерами, густой сетью жилок, большим числом устьиц на единице поверхности (Шапаренко, 1935). Предполагается, что их устьица способны более эффективно регулировать потерю воды при транспирации во время засухи, чем устьица листьев (Nativ et al., 1999). Филлодиям свойственна сильная кутинизация эпидермы и изолатеральный тип мезофилла (Lemesle, 1963). При исследовании 144 видов филлодийных акаций, растущих в Квинсленде (Boughton, 1986), был сделан вывод, что в строении филлодиев есть признаки, отражающие способность вида проникать в аридные места обитания. К ним относятся степень склерофикиации мезофилла, которая определяется развитием тяжей механической ткани над флоэмой жилок, и объем, занимаемый в мезофилле водозапасающей тканью. У видов, произрастающих в наиболее засушливых условиях, выше отношение толщины водозапасающей ткани к толщине хлоренхимы филлодия (индекс ксероморфности) и сильнее выражена его склерофикиация.

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что у филлодиев акаций наблюдаются черты строения, которые свойственны листьям многих растений аридных зон. Цель работы — оценить на примере *Acacia melanoxylon* R. Br., являются ли эти черты простым усилением особенностей строения, имевшихся уже у листьев акаций, или же лист и филлодий демонстрируют разные пути структурной адаптации к аридным условиям.

## Материал и методика

Изучены строение, изменчивость и корреляции между признаками закончивших рост листьев и филлодиев *Acacia melanoxylon*. Материал собран в 1999 г. в ботаническом саду С.-Петербургского государственного университета. Фиксация материала (70 % спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методам (Прозина, 1960). Объем выборок составил по 20 листьев и филлодиев. Рассмотрен 61 признак, характеризующий их морфологию, а также строение эпидермы, мезофилла, тканей черешка. После предварительного рассмотрения были отобраны наиболее информативные показатели, которые представлены в данной работе (см. подпись к рис. 2). Качественная оценка степени их проявления дана по схеме из работы Б. Р. Васильева (1988). Для определения изменчивости признаков использован коэффициент вариации силы и характера их взаимосвязей — коэффициент детерминации и результаты корреляционного анализа (Шмидт, 1984).

Для листьев и филлодиев была проведена оценка дефицита водного насыщения (Починок, 1976; Шереметьев, 2002). Он рассчитывался по формуле

$$WSD = \frac{Ws - Wf}{Ws - Wl} \cdot 100,$$

где  $WSD$  — дефицит водного насыщения, %;  $Wf$ ,  $Ws$  — вес листьев и филлодиев до и после полного насыщения их водой, мг;  $Wl$  — сухой вес листьев и филлодиев, мг.

Измерения проводились через 1 ч с 10.00 до 19.30. Температура воздуха колебалась от 24 до 27° С, влажность воздуха — от 70 до 75 %. Модельное растение в период наблюдений не поливалось.

### Результаты исследования

Листья *Acacia melanoxyton* дважды перистосложные, средних размеров. Площадь пластинки немногим более 40 см<sup>2</sup>. Она очень тонкая (~140 мкм). Мезофилл умеренной слойности (5—6 слоев), дорсивентрального типа (рис. 1, а). Коэффициент палисадности средний (~46 %). Столбчатая ткань двухслойная. Ее подстилают 1—2 слоя крупных, сильно вакуолизированных клеток, которые мы будем называть в дальнейшем водозапасающей тканью. На их долю приходится примерно 15 % объема мезофилла. Ниже лежат типичные клетки губчатой ткани. Плотность сети жилок густая (около 1000 мм/см<sup>2</sup>).

Лист амфистоматический. В нижней эпидерме сосредоточено более 60 % всех устьиц листа. Они преимущественно паразитного типа. Побочные клетки часто не одинаковые по размерам. Большая из них может быть поделена антиклинально на две. Как верхняя, так и нижняя эпидермы сложены клетками средних размеров (соответственно более 1500 и ~1800 на 1 мм<sup>2</sup>), которые имеют извилистые антиклинальные стенки. На единице поверхности покровных тканей сосредоточено среднее число устьиц (~120 и 220 на 1 мм<sup>2</sup>). Устьичный индекс верхней эпидермы малый (~8 %), нижней — средний (~12 %).

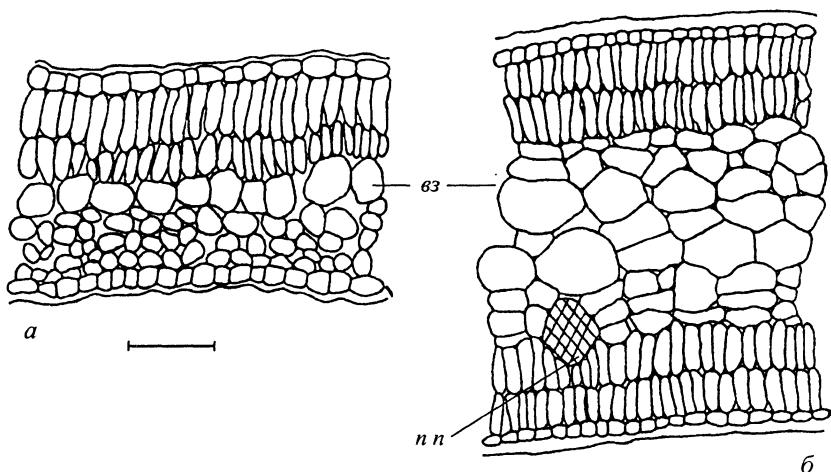


Рис. 1. Строение пластинки листочка сложного листа (а) и филлодия (б) *Acacia melanoxyton*.  
вз — водозапасающая ткань, н н — проводящий пучок. Масштабная линейка — 50 мкм.

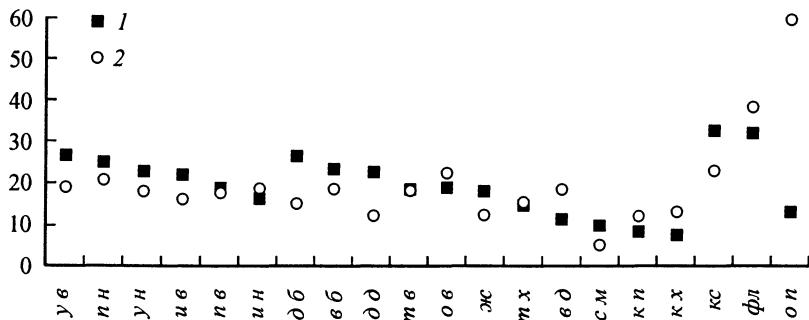


Рис. 2. Изменчивость признаков строения сложного листа (1) и филлодия (2) *Acacia melanoxylon*.

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты вариации. Эпидерма:  $n_{\text{в}}$ ,  $n_{\text{н}}$  — площадь основных клеток верхней и нижней эпидермы;  $y_{\text{в}}$ ,  $y_{\text{н}}$  — число устьиц на  $1 \text{ mm}^2$  верхней и нижней эпидермы;  $u_{\text{в}}$ ,  $u_{\text{н}}$  — устьичные индексы верхней и нижней эпидермы. Мезофилл:  $c_{\text{м}}$  — число слоев мезофилла,  $m_{\text{х}}$ ,  $m_{\text{в}}$  — толщина хлоренхимы и водозапасающей ткани;  $\partial_{\text{д}}$ ,  $\partial_{\text{в}}$  — высота и диаметр клеток адаксиального слоя хлоренхимы;  $\partial_{\text{б}}$ ,  $\partial_{\text{в}}$  — то же абаксиального слоя хлоренхимы;  $k_{\text{х}}$  — коэффициент хлоренхиматизации мезофилла (отношение толщины мезофилла, за вычетом водозапасающей ткани, к общей толщине мезофилла);  $k_{\text{н}}$  — коэффициент палисадности мезофилла,  $o_{\text{в}}$  — объем водозапасающей ткани, приходящийся на одно устьице,  $ж_{\text{с}}$  — плотность жилкования. Черешок:  $ф_{\text{л}}$ ,  $к_{\text{с}}$  — площадь флоэмы и ксилемы на поперечном срезе черешка;  $o_{\text{п}}$  — относительная проводящая поверхность (отношение площади пластиинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка).

Для признаков покровных тканей характерны средний и повышенный уровни изменчивости (по классификации С. А. Мамаева, 1972):  $16 \% < cv < 27 \%$  (рис. 2). При этом сильнее варьирует плотность размещения устьиц в верхней эпидерме и размер основных клеток нижней ( $cv \geq 25 \%$ ), слабее — устьичный индекс нижней эпидермы (16.2%). Коэффициенты вариации признаков мезофилла меняются в более широких пределах ( $6 \% < cv < 27 \%$ ). Повышенный уровень изменчивости ( $cv > 22 \%$ ) свойствен ряду показателей размера клеток столбчатой и губчатой тканей, низкий ( $cv < 10 \%$ ) — числу слоев мезофилла, степени его хлоренхиматизации и палисадности. Высокая изменчивость ( $cv > 30 \%$ ) характерна для площадей флоэмы и ксилемы на поперечном срезе черешка.

Из признаков покровных тканей наиболее тесно с остальными структурами связан в своем изменении размер основных клеток нижней эпидермы, из характеристик мезофилла — толщина хлоренхимы, а также высота клеток столбчатой ткани, из признаков черешка — площадь ксилемы на его поперечном срезе (рис. 3). Авто-

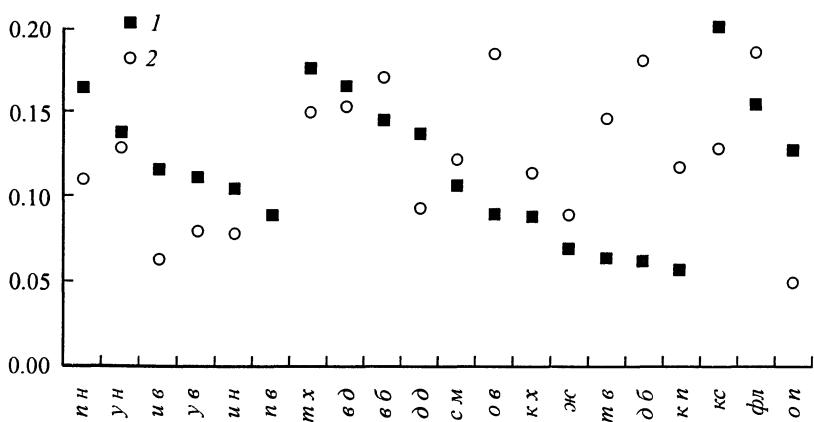


Рис. 3. Интегрированность признаков строения сложного листа (1) и филлодия (2) *Acacia melanoxylon*.

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты детерминации. Обозначения те же, что и на рис. 2.

ТАБЛИЦА 1

Парные корреляции признаков строения сложного листа *Acacia melanoxylon*

	<i>у в</i>	<i>и в</i>	<i>у н</i>	<i>и н</i>	<i>с м</i>	<i>т м</i>	<i>т х</i>	<i>т в</i>	<i>о в</i>	<i>ж</i>	<i>к с</i>
<i>и в</i>	855										
<i>у н</i>	462	297									
<i>и н</i>	339	376	890								
<i>с м</i>	437	190	516	297							
<i>т м</i>	516	582	241	328	393						
<i>т х</i>	433	530	212	320	375	980					
<i>т в</i>	578	470	229	176	246	519	336				
<i>о в</i>	-215	-149	-731	-676	-307	079	-016	435			
<i>ж</i>	-187	-294	-208	-244	-148	-272	-285	-060	218		
<i>к с</i>	310	511	023	218	301	781	806	233	056	-390	
<i>о п</i>	-193	-552	086	-153	071	-469	-462	-229	-145	340	-709

Примечание. Здесь и в табл. 2 ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. *у в*, *у н* — число устьиц на 1  $\text{мм}^2$  верхней и нижней эпидермы; *и в*, *и н* — устьичные индексы верхней и нижней эпидермы; *с м* — число слоев мезофилла; *т м*, *т х*, *т в* — толщина мезофилла, хлоренхимы и водозапасающей ткани; *о в* — объем водозапасающей ткани, приходящийся на одно устьице; *ж* — плотность жилкования; *к с* — площадь ксилемы на поперечном срезе черешка; *о п* — относительная проводящая поверхность.

номны: в покровных тканях — размер основных клеток верхней эпидермы, в мезофилле — толщина слоя вакуолизированных клеток, коэффициент палисадности мезофилла, диаметр клеток губчатой ткани, плотность сети жилок.

Изученные признаки образуют на уровне связи  $r \geq 0.5$  две плеяды (табл. 1; рис. 4, а). В состав первой плеяды входят степень развития мезофилла (толщина мезофилла, его хлоренхимы и водозапасающей ткани), устьиц в верхней эпидерме листочка (устичный индекс, плотность размещения устьиц) и водопроводящей ткани в черешке (площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, относительная проводящая поверхность). Вторую плеяду образуют число слоев мезофилла и устьиц в нижней эпидерме (число устьиц на 1  $\text{мм}^2$  поверхности, устичный индекс), а также объем водозапасающей ткани, приходящийся на одно устьице. Плотность жилкования не коррелирована на рассматриваемом уровне связи с остальными признаками.

Филлодии *A. melanoxylon* продолговато-ланцетовидные, мелкие (микрофиллы по классификации С. Raunkiaer, 1934). Площадь их пластинок около 8  $\text{см}^2$ . Они средней толщины (~260 мкм). Мезофилл многослойный (10—11 слоев), дифференцированный на хлоренхиму и водозапасающую ткань (рис. 1, б). На долю последней

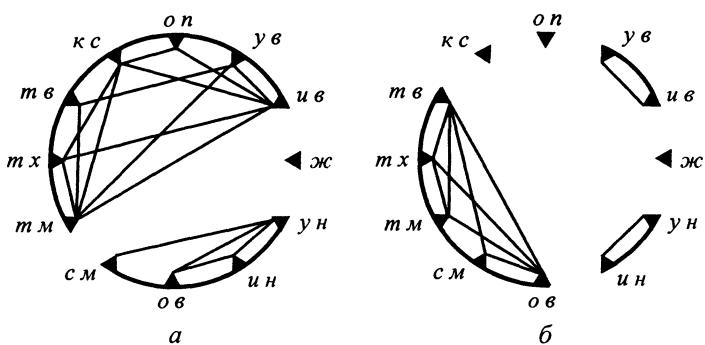


Рис. 4. Корреляционные плеяды признаков строения сложного листа (а) и филлодия (б) *Acacia melanoxylon*.

*т м* — толщина мезофилла. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

ТАБЛИЦА 2

Парные корреляции признаков строения филлодия *Acacia melanoxylon*

	<i>у в</i>	<i>и в</i>	<i>у н</i>	<i>и н</i>	<i>с м</i>	<i>т м</i>	<i>т х</i>	<i>т в</i>	<i>о в</i>	<i>ж</i>	<i>к с</i>
<i>и в</i>	900										
<i>у н</i>	247	245									
<i>и н</i>	196	340	846								
<i>с м</i>	100	170	099	109							
<i>т м</i>	016	081	-220	-025	315						
<i>т х</i>	046	145	-174	076	081	909					
<i>т в</i>	114	159	126	171	668	803	579				
<i>о в</i>	-390	-316	-392	-287	500	792	569	781			
<i>ж</i>	-065	-023	-415	-206	172	204	173	086	248		
<i>к с</i>	047	-105	-127	-027	-327	138	391	-244	-160	205	
<i>о п</i>	-170	-053	-343	-181	-117	-133	-088	-240	-015	178	-088

приходится ~40 % объема мезофилла. Хлоренхима изопалисадного типа. Палисадная ткань как с абаксиальной, так и с адаксиальной стороны состоит из 2 слоев клеток. Расположенная между ними водозапасающая ткань сложена 6—7 слоями клеток. Плотность жилкования очень густая (~1200 мм/см<sup>2</sup>).

Пластиинка амфистоматическая. Около 60 % всех устьиц сосредоточено в ее нижней эпидерме. Устьица обычно паразитного типа. Побочные клетки часто не одинаковы в размерах. Большая из них может быть поделена антиклинально на две. Как верхняя, так и нижняя эпидермы очень мелкоклеточные (соответственно ~4700 и 5300 клеток на 1 мм<sup>2</sup>). Очертания их основных клеток прямолинейные. На единице поверхности покровных тканей сосредоточено много устьиц (~220 и 300 на 1 мм<sup>2</sup>). Устьичные индексы очень малые (менее 5 % и 5.5 %).

Для признаков покровных тканей характерен средний уровень изменчивости (рис. 2). Наиболее сильно варьирует размер основных клеток нижней эпидермы (20.8 %), слабо — устьичный индекс верхней эпидермы (15.7 %). Большинство признаков мезофилла также демонстрируют средние значения коэффициентов вариации. Уровень изменчивости очень низок у числа слоев мезофилла (4.9 %) и повышен у объема водозапасающей ткани, приходящейся на одно устьице (22 %). Высокая и очень высокая изменчивость отмечена для степени развития флоэмы в черешке и относительной проводящей поверхности (*cv* > 38 %).

Из признаков покровных тканей наиболее тесно с остальными структурами связано число устьиц на единице поверхности нижней эпидермы, из характеристик мезофилла — размер клеток столбчатой ткани со стороны нижней эпидермы и объем водозапасающей ткани приходящейся на одно устьице, из проводящих тканей в основании филлодия — площадь флоэмы на его поперечном срезе (рис. 2). Наиболее автономны: устьичный индекс верхней эпидермы, плотность жилкования, диаметр клеток адаксиального слоя столбчатой ткани, относительная проводящая поверхность.

Изученные признаки группируются на уровне связи  $r \geq 0.5$  в 3 плеяды (табл. 2; рис. 4, б). 2 из них характеризуют строение покровных тканей и включают в свои составы устьичные индексы и плотность размещения устьиц в верхней и нижней эпидерме соответственно. 3-я плеяда признаков описывает строение мезофилла. В нее входят число слоев и толщина мезофилла, хлоренхимы и водозапасающей ткани, а также объем последней, приходящийся на одно устьице. Площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, относительная проводящая поверхность и плотность жилкования не скоррелированы на рассматриваемом уровне связи с остальными признаками.

## Обсуждение результатов

Филлодии отличаются от листьев *A. melanoxyton* меньшими размерами, более мелкоклеточной эпидермой и плотным размещением в ней устьиц, структурой хлоренхимы (она у них изопалисадного, а не дорсивентрального типа), наличием сильно развитой водозапасающей ткани, а также густой сетью жилок. Эти результаты полностью совпадают с имеющимися в литературе сведениями. На первый взгляд, различия носят главным образом количественный характер. Исключение составляет структура хлоренхимы, но и ее отличие кажется несущественным, поскольку размер и форма клеток губчатой ткани достаточно изменчивы. К тому же известны многочисленные примеры, когда листья акаций имеют изопалисадный или изолатеральный тип хлоренхимы (Cutler, 1969; Васильев, 1970).

Вместе с этим проведенная работа показывает, что листья и филлодии различаются по степени изменчивости и интегрированности структурных элементов. Листья демонстрируют более высокий уровень внутрикороновой изменчивости и скоррелированности с другими структурами признаков эпидермы. У филлодиев сильнее связаны с прочими элементами признаки мезофилла. Полученные данные указывают также на различный характер регуляции водного режима у сложного листа и филлодия. В систему листа интегрированы признаки, влияющие на поступление в него воды и ее потерю при транспирации (степень развития ксилемы в черешке, относительная проводящая поверхность, число устьиц в покровных тканях, особенно в верхней эпидерме). У филлодия аналогичное положение в системе принадлежит признакам, связанным с накоплением и потерей запасенной воды (степень развития водозапасающей ткани, ее объем, приходящийся на одно устьице). Эти различия обнаруживаются и при рассмотрении связей отдельных признаков друг с другом. Так, толщина мезофилла и слагающих его тканей образует у сложного листа единую плеяду признаков со степенью развития ксилемы в черешке и устьиц в верхней эпидерме пластинки. Подобное сочетание признаков свидетельствует о том, что водообеспечение мезофилла регулируется в данном случае транспирационным током. У филлодия же в отличие от сложного листа плеяды признаков мезофилла не связана ни с ксилемой, ни с устьицами. При этом водозапасающая ткань образует в ней большее число корреляций по сравнению с аналогичной плеядой листа. Для того чтобы определить, какой вариант организации более эффективен, был оценен водный дефицит листьев и филлодиев. Он оказался выше в листьях, что свидетельствует об их более низкой способности к регуляции водного баланса в условиях недостаточной водообеспеченности (рис. 5).

Материалы исследования дают основание считать, что листья и филлодии акаций демонстрируют элементы разных путей адаптации к аридным условиям: пикноморфного и суккулентного. Пикнофильные виды имеют более или менее развитую пластинку и различного рода приспособления защитного типа, снижающие транспирацию (Бутник и др., 1991).

К числу таких приспособлений у разных видов акаций относят сокращение транспирационной поверхности,

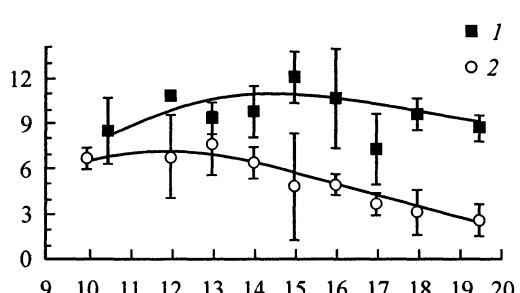


Рис. 5. Динамика дефицита водного насыщения у сложного листа (1) и филлодия (2) *Aca-cia melanoxyton*.

По оси абсцисс — время, ч, по оси ординат — дефицит водного насыщения, WSD, %.

увеличение плотности мезофилла, развитие опушения, погруженность устьиц, образование слизесодержащей эпидермы и др. (Cutler, 1969; Васильев, 1970; Паутов и др., 2002; и др.). Структура листа суккулентного типа направлена на накопление и сохранение воды. Ряд исследователей рассматривают суккулентность как более высокую ступень ксероморфоза (Гамалей, Шийэрвадамба, 1988). Проведенная работа подтверждает эту точку зрения. Полученные данные, кроме того, согласуются с выводами о прямой связи между степенью развития водозапасающей ткани в филлокариях и способностью вида произрастать в засушливых условиях (Boughton, 1986). Представление о разных путях адаптации может показаться неубедительным, ведь и в листочках сложного листа *A. melanoxyton* имеется, хотя и слабее развитая, водозапасающая ткань. Однако суть дела заключается здесь, на наш взгляд, не столько в наличии данной ткани, сколько в степени ее интегрированности в систему органа, т. е. способности согласованно изменяться с другими тканями, удовлетворяя их потребности в воде. В случае листа она минимальна.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бутник А. А., Нигманова Р. Н., Пайзиеева С. А., Сайдов Д. К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Ташкент, 1991. Т. 1. 148 с.
- Васильев Б. Р. Анatomическая и экологическая характеристика листа некоторых древесных и кустарниковых растений западно-африканской сухой саванны: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 203 с.
- Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.
- Гамалей Ю. В., Шийэрвадамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений—доминантов. Л., 1988. С. 45—66.
- Ильинский А. П. Растительность Земного шара. М., 1937. 458 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
- Паутов А. А., Мельникова А. Н., Степанова А. В., Яковleva О. В. Значение метаморфоза для преодоления структурных ограничений в эволюции цветковых растений // Тез. докл. II Межд. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 304—305.
- Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. Киев, 1976. 334 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Трецкова Е. Ю. Структура семян австралийских филлокарийных акаций (Род *Acacia* Willd., сем. *Mimosaceae* R. Br.) в связи с трансформацией жизненной формы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 6. С. 845—854.
- Шапаренко К. К. Пути эволюции некоторых растительных групп: Тезисы ... канд. биол. наук. Л., 1935. 6 с.
- Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. I. Интенсивность транспирации // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 54—73.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Boughton V. H. Phyllode structure, taxonomy and distribution in some Australian *Acacia* // Austral. J. Bot. 1986. Vol. 34. N 6. P. 663—674.
- Culter D. F. The vegetative anatomy of *Acacia albida* Del. // Kew. Bull. 1969. Vol. 23. N 2. P. 203—208.
- Lemesle R. Contribution à l'étude histologique des phyllodes chez lec *Acacia australiens* // Rev. Gén. Bot. 1963. T. 70. N 827. P. 235—257.
- Nativ R., Ephrath A. E., Berliner P. R., Saraga Y. Drought resistans and water use efficiency in *Acacia saligna* // Austral. J. Bot. 1999. Vol. 47. N 4. P. 577—586.
- Raunkiaer C. The life-forms and statistical plant geography. Oxford, 1934. 634 p.

## SUMMARY

The structure of the compound leaf and the phyllode of *Acacia melanoxyton* R. Br. were compared. The organs were shown to differ in a complex of characters related to water regime. The characters which affect water uptake and loss during transpiration (the extent of xyleme development in the petiole, relative conductive area, number of stomata in the epidermis) are integrated into the leaf system. The phyllode system contains characters associated with water retention and loss (the extent of development of the water storage tissue, its volume per stoma). The leaves and the phyllodes in *Acacia* are concluded to show different pathways of adaptation to arid conditions: the pinnomorphic and the succulent one.