

Spores of *Aulacoseira* Thw. (*Bacillariophyta*) were studied by means of scanning electron microscopy. The material was taken from Pliocene deposits of the Kama River basin, Pliocene, Pleistocene and Holocene deposits and phytoplankton of Baikal Lake, Miocene deposits and phytoplankton of Hanka Lake, and phytoplankton of the Amur River. Results of the studies revealed the maximum variability of morphological parameters of the spores from Pliocene deposits of Lake Baikal, which probably presented several *Aulacoseira* species. Spores of *Aulacoseira* from Hanka Lake and the Amur River differ from those from Baikal Lake by number and locality of rimoportulae.

УДК 581.45 : 581.82 : 581.143.27 : 582.672

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 1

© А. А. Паутов,^{1, 2} В. А. Васильева²

КОРРЕЛЯЦИИ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ ЛИСТА У ГОМОКСИЛЯРНЫХ И ГЕТЕРОКСИЛЯРНЫХ РАСТЕНИЙ (ИНАДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ГЕТЕРОБАТМИЯ)

A. A. PAUTOV, V. A. VASILJEVA. CORRELATIONS BETWEEN THE LEAF STRUCTURE CHARACTERS IN HOMOXYLAR AND HETEROXYLAR PLANTS (INADAPTIVE EVOLUTION AND TESSELLATED EVOLUTION)

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники
199034, С.-Петербург, Университетская набережная, 7/9
E-mail: irina@IP3972.spb.edu

² Санкт-Петербургский государственный университет,
Биологический научно-исследовательский институт
198504, С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2
Поступила 02.06.2003

Сопоставлено строение, изменчивость и корреляции признаков листа у гомоксилярного (*Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc.) и гетероксилярного (*Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.) растений. Для троходендрона характерен высокий уровень связи с остальными тканями удельного объема полостей трахеид в ксилеме черешка, для эвптели — размера сосудов и относительной проводящей поверхности. Сделан вывод о том, что троходендрону свойственен инадаптивный тип организации водопроводящей ткани листа. Рассмотрен вопрос о поддержании структурно-функциональной целостности данного органа побега при изменении в ходе эволюции строения его ксилемы.

Ключевые слова: лист, *Trochodendron aralioides*, гетеробатмия, корреляция.

Организм как в онто-, так и в филогенезе представляет собой целостную систему (Шмальгаузен, 1969; 1982). Связь ее частей в индивидуальном развитии обеспечивают онтогенетические корреляции. Целостность меняющегося в эволюции организма отражают координации (филетические корреляции), появление которых нередко обусловлено онтогенетическими корреляциями. Так, топографические и динамические координации зачастую возникают соответственно на базе морфогенетических и эргонических (функциональных) корреляций. Обозначенные связи могут быть выражены в разной мере. Их низкий уровень обуславливает независимую эволюцию структур и разный ее результат на пути прогрессивных или, напротив, регрессивных изменений. Вследствие этого возникает явление гетеробатмии, когда у организма сочетаются примитивные и продвинутое черты строения (Тахтаджян, 1966). Примечательно, что примитивными по своей организации могут оказаться чрезвычайно важные в функциональном отношении ткани. Хорошо известный пример — гомоксилярная древесина у некоторых двудольных растений, обладающих целым рядом продвинутых черт строения, в том числе специфичным для

них листом с широкой пластинкой и сетчатым жилкованием (Красилов, 1989). Преобразование такого листа в эволюции затрагивает среди прочих его тканей и ксилему (Васильев, 1988).

Данная работа посвящена выявлению на основе материалов по внутрикрановой изменчивости листьев особенностей корреляционной структуры их признаков у гоноксиллярного (*Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc.) и гетероксиллярного (*Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.) растений, оценке того, насколько интегрированы признаки ксилемы черешка в систему листа у бессосудистых растений.

Материал и методика

Изучены строение, изменчивость и корреляции между признаками пластинки и черешка у листьев с нескольких годичных побегов *T. aralioides* и *E. polyandra*. Роды, к которым принадлежат эти виды, занимают в филогенетических системах относительно близкое положение (Hutchinson, 1959; Takhtajan, 1997). Однако у представителей рода *Euptelea* в отличие от *T. aralioides* древесина более продвинутого типа и содержит сосуды. Привлечение *E. polyandra* нацелено прежде всего на по-

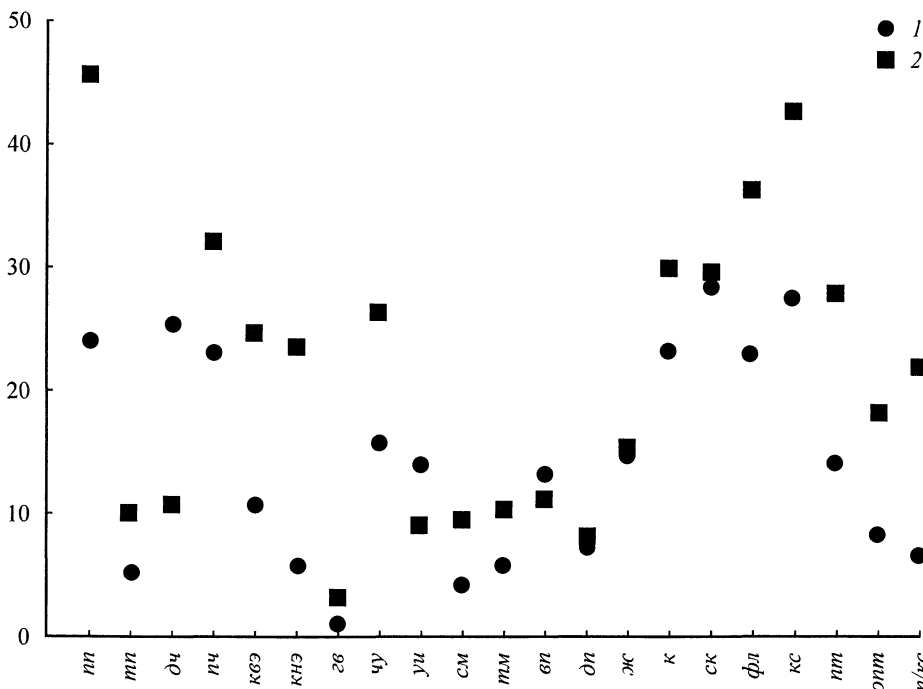


Рис. 1. Изменчивость признаков строения листа *Trochodendron aralioides* (1) и *Euptelea polyandra* (2).

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты вариации. Обозначения признаков. Морфологическое строение листа: лп, лп — площадь и толщина пластинки; дч, лч — длина и площадь поперечного сечения черешка. Строение эпидермы: квэ, кнэ — число клеток на 1 мм^2 верхней и нижней эпидермы; зв — число генераций клеток верхней эпидермы (Васильев, 1988); чу, ул — число устьиц на 1 мм^2 и устьичный индекс. Строение мезофилла: см, лм — число слоев мезофилла и его толщина; вл, дп — высота и диаметр клеток верхнего слоя столбчатой ткани; ж — плотность жилкования. Анатомическое строение черешка: к, ск, фл, кс — площадь коровой части, склеренхимы, флоэмы и ксилемы на поперечном срезе черешка; лт — площадь поперечного сечения трахеального элемента; опт — площадь поперечного сечения ксилемы, приходящаяся на долю просветов трахеальных элементов (удельный объем полостей трахеальных элементов в ксилеме); л/кс — относительная проводящая поверхность.

лучение данных, которые позволили бы оттенить специфику корреляций между признаками листа троходендрона.

Материал собран в 1992 и 1999 гг. в коллекциях ботанических садов «Южные культуры» (Адлер) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург). Фиксация материала (70 %-й спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методам (Прозина, 1960). Объем выборки составил для каждого вида по 22 листа. Рассмотрено 43 признака, характеризующих морфологию листа, а также строение эпидермы, мезофилла, тканей черешка. Качественная оценка степени их проявления дана по схеме из работы Б. Р. Васильева (1988). Для определения изменчивости признаков использован коэффициент вариации, силы взаимосвязей — коэффициент парных корреляций Бравэ-Пирсона и детерминации (Шмидт, 1984).

После предварительного рассмотрения взаимосвязей изученных признаков, проведенного на основе корреляционного и факторного анализов, были отобраны наиболее информативные показатели (21), которые и представлены в данной работе (см. подпись к рис. 1).

Результаты

Листья *T. aralioides* средних размеров. Площадь пластинки немногим более 30 см². Она очень толстая (~340 мкм). Мезофилл дорсовентрального типа, многослойный. Он насчитывает 3 слоя столбчатой ткани и 6—7 — губчатой. Губчатая ткань рыхлая. Коэффициент палисадности средний (около 47 %). Характерной особенностью мезофилла является наличие в нем ветвистых склерейд. Плотность сети жилок редкая (менее 500 мм/см²).

Листья гипостоматного типа. Как верхняя, так и нижняя эпидерма сложены клетками средних размеров (более 1200 клеток на 1 мм² верхней эпидермы и 2000 — нижней). На единице поверхности нижней эпидермы насчитывается среднее число устьиц (200 на 1 мм²). Замыкающие клетки окружены разным числом клеток. При этом к полюсам примыкает по 1—2 неизменные эпидермальных клетки, по бокам от каждой замыкающей клетки лежит 1—3 побочных. Согласно М. Д. Голышевой (1976), устьица троходендрона варьируют от октацитных до тетрацитных с переходом к аноцитным. М. А. Баранова (1990) относит их к латероцитному типу. Устьичный индекс малый (~11 %).

Черешок примерно в 2 раза короче пластинки. В нем сильно развита коровая часть (более 80 % общего объема тканей черешка), в которой наблюдается формирование многочисленных склерейд. Клетки коровой части расположены очень рыхло.

Среднее значение коэффициента вариации составляет для всех изученных признаков 13.5 %. Наиболее изменчивыми из числа морфологических признаков являются длина и толщина черешка, площадь пластинки; из признаков эпидермы — плотность размещения устьиц на единице поверхности листа и устьичный индекс; из признаков мезофилла — плотность жилкования, высота клеток столбчатой ткани; черешка — объем, занимаемый в нем склеренхимой и ксилемой (рис. 1). К стабильным признакам принадлежат толщина пластинки, число происходящих в ее эпидерме антиклинальных делений клеток, число слоев мезофилла, его толщина и диаметр клеток столбчатой ткани, площадь, занимаемая в ксилеме просветами трахеид, и относительная проводящая поверхность.

Среднее значение коэффициента детерминации 0.156. Наиболее прочно с остальными признаками связаны: толщина черешка и площадь пластинки, число ге-

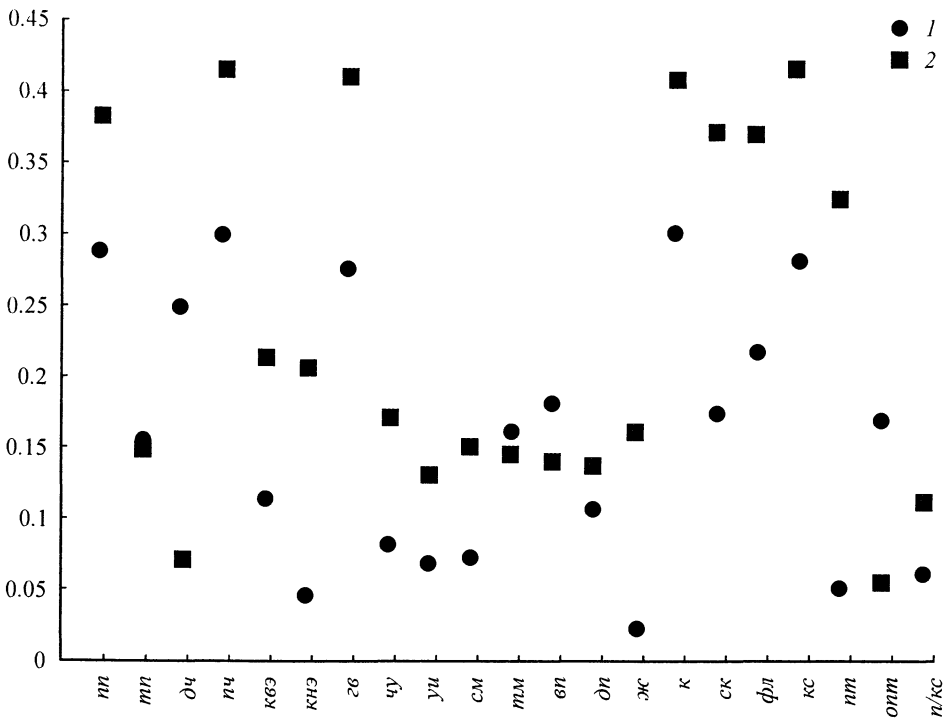


Рис. 2. Интегрированность признаков строения листа *T. aralioides* (1) и *E. polyandra* (2).

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты детерминации. Здесь, а также на рис. 3 обозначения признаков те же, что на рис. 1.

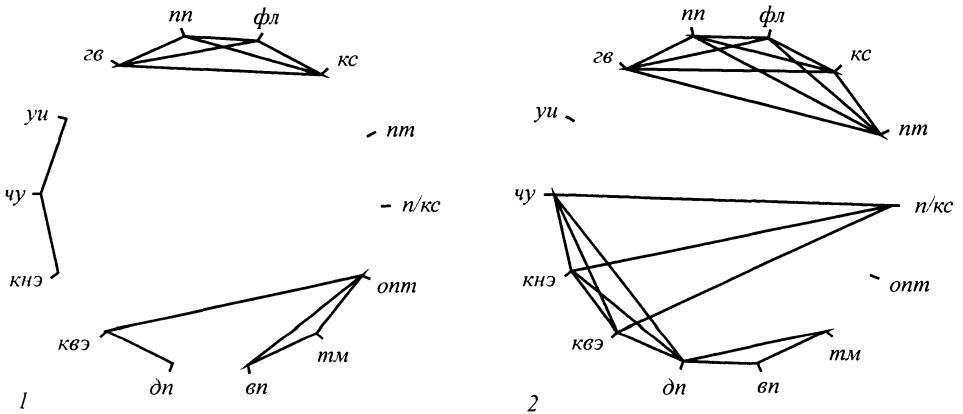


Рис. 3. Корреляционные плеяды признаков строения листа *T. aralioides* (1) и *E. polyandra* (2), выделенные на уровне связи $r \geq 0.6$.

ТАБЛИЦА 1

Парные корреляции признаков строения листа *Trochodendron aralioides*

	пп	тп	дч	пч	квэ	зв	кпэ	чу	уи	см	тм	еп	дп	ж	к	ск	фл	кс	пт	опт
тп	-183																			
дч	822	-235																		
пч	969	-232	869																	
квэ	-036	-596	-046	032																
зв	895	-435	724	892	400															
кпэ	-095	-165	135	017	-031	-066														
чу	-018	-108	123	028	033	018	636													
уи	011	-062	082	012	067	047	295	924												
см	319	237	381	345	041	330	-038	000	020											
тм	-164	958	-238	-230	-570	-402	-273	-110	-015	237										
еп	-373	739	-391	-451	-534	-553	-004	067	088	118	769									
дп	-156	413	-257	-240	-602	-363	016	-123	-173	-007	459	569								
ж	-040	-141	157	-019	-171	-072	364	-022	-194	057	-200	117	-015							
к	965	-261	865	998	068	903	002	014	003	347	-260	-480	-273	-013						
ск	645	084	699	652	-389	418	296	112	-015	315	082	-088	015	160	627					
фл	809	069	712	824	-205	656	077	194	180	318	090	-041	120	-109	800	515				
кс	957	-095	792	966	-092	821	025	040	018	281	-105	-336	-138	-064	954	699	854			
пт	147	-143	-030	164	519	357	-026	078	108	224	-176	-321	-507	-057	177	-063	033	209		
опт	302	-720	281	361	600	524	-078	-217	-217	-066	-752	-734	-550	015	400	-175	047	198	267	
п/кс	-126	-265	-090	-255	218	015	-342	-171	-016	104	-184	-023	-015	166	-230	-334	-359	-401	-146	272

Примечание. Здесь и в табл. 2 ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. Остальные обозначения — см. подпись к рис. 1.

нераций клеток в покровных тканях, толщина мезофилла и высота клеток его столбчатой ткани, абсолютный объем в черешке ксилемы и коровой части (рис. 2). Автономны толщина пластинки, число клеток нижней эпидермы на единице поверхности листа, плотность жилкования, площадь просвета трахеиды и относительная проводящая поверхность.

Изученные признаки группируются на уровне связи $r \geq 0.6$ в три плеяды (рис. 3, табл. 1). Первая из них характеризует размер листа. Она включает в себя площадь пластинки, число происходящих в ее верхней эпидерме антиклинальных делений клеток, длину и толщину черешка, объем слагающих его тканей. Вторая — размер клеток мезофилла и верхней эпидермы. В нее входят толщина пластинки и мезофилла, высота и диаметр клеток столбчатой ткани, число клеток верхней эпидермы на единице поверхности листа, а также относительная площадь просветов трахеид на поперечном срезе ксилемы черешка. Третья плеяда признаков описывает строение нижней эпидермы — ее мелкоклеточность, устьичный индекс, плотность размещения устьиц. Площадь просвета трахеиды, относительная проводящая поверхность, плотность жилкования и число слоев мезофилла не скоррелированы на этом уровне связи с прочими признаками.

Листья *Euptelea polyandra* средних размеров. Площадь пластинки более 40 см². Она очень тонкая (~130 мкм). Мезофилл дорсовентрального типа, умеренной слоистости. Он состоит из одного слоя столбчатой ткани и 5—7 слоев губчатой. Коэффициент палисадности низкий (~34 %). Сеть жилок средней плотности (около 700 мм/см²).

Листья гипостоматного типа. Покровная ткань крупноклеточная (более 650 клеток на 1 мм² верхней эпидермы и 700 — нижней). Устьица аномоцитного типа. Их мало на единице поверхности (чуть более 140 на 1 мм²). На нижней стороне листа встречаются одиночные одноклеточные волоски.

Черешок примерно в 2 раза короче пластинки. Коровая часть занимает немногим более 60 % его объема.

Среднее значение коэффициента вариации составляет для изученных у эвптелеи признаков 18.4 %. Из числа морфологических признаков наиболее изменчива площадь пластинки, из признаков эпидермы — количество клеток в целом и устьиц в отдельности на единице поверхности, мезофилла — плотность жилкования, черешка — объем, занимаемый в нем проводящими тканями. Стабильны — толщина пластинки и длина черешка, число генераций клеток в эпидерме, число слоев мезофилла и диаметр клеток столбчатой ткани, площадь, занимаемая в ксилеме просветами сосудов.

Среднее значение коэффициента детерминации составляет 0.237. Наиболее прочно с остальными признаками связаны площадь пластинки листа и поперечного сечения черешка, число генераций клеток в покровных тканях, плотность жилкования, объем ксилемы и коровой части черешка. Автономны — длина черешка, устьичный индекс, толщина мезофилла, высота и диаметр клеток столбчатой ткани, относительная площадь просветов сосудов в ксилеме черешка.

Изученные признаки образуют на уровне связи $r \geq 0.6$ две большие плеяды (рис. 3, табл. 2). Первая из них характеризует размер листа. Она включает в себя площадь пластинки, число происходящих в ее верхней эпидерме антиклинальных делений клеток, толщину черешка и объем слагающих его тканей, площадь поперечного сечения сосудов. Вторая — размер клеток мезофилла и эпидермы. В нее входят толщина пластинки и мезофилла, высота и диаметр клеток столбчатой ткани, мелкоклеточность верхней и нижней эпидермы, число устьиц на 1 мм², плотность жилкования, относительная проводящая поверхность. Устьичный ин-

ТАБЛИЦА 2

Парные корреляции признаков строения листа *Eurtelea polyandra*

	пп	тп	дч	пч	квэ	зв	кнэ	чу	уи	см	тм	вл	дп	ж	к	ск	фл	кс	пт	опт
тп	295																			
дч	316	-094																		
пч	922	210	413																	
квэ	065	-613	-034	249																
зв	868	001	248	897	513															
кнэ	063	-534	-018	248	974	511														
чу	-170	-600	-253	-006	899	276	905													
уи	-502	-234	-600	-534	027	-423	-018	403												
см	574	431	-021	518	058	517	044	-067	-213											
тм	402	938	-101	367	-370	205	-286	-375	-233	589										
вл	375	901	-096	317	-431	137	-336	-415	-227	492	914									
дп	002	770	-207	-129	-662	-271	-608	-602	-089	374	660	743								
ж	-541	-608	-207	-366	630	-178	626	731	384	-167	-455	-531	-462							
к	911	241	416	994	220	883	222	-035	-540	525	385	332	-091	-378						
ск	892	198	261	924	233	868	225	029	-427	517	364	328	-075	-402	892					
фл	906	231	464	945	107	806	088	-157	-564	534	344	362	-026	-501	928	901				
кс	889	117	417	980	354	899	355	100	-508	458	304	238	-259	-248	962	894	901			
пт	684	030	138	804	501	795	504	375	-161	402	231	204	-188	022	787	757	692	837		
опт	130	017	018	262	170	221	147	194	197	-026	094	-095	-209	060	283	113	105	299	414	
п/кс	439	515	-069	132	-611	144	-608	-619	-110	346	374	372	535	-727	157	204	216	005	-120	-110

декс скоррелирован с длиной черешка. Число слоев мезофилла и относительная площадь просветов сосудов не связаны на этом уровне с остальными признаками.

Обсуждение

Листья *T. aralioides* и *E. polyandra* имеют определенные черты сходства. Они относятся к одному размерному классу (по классификации С. Raunkiaer, 1934), гипостоматные, с дорсовентральным мезофиллом, без гиподермы. Как для троходендрона, так и для эвптелеи характерны высокая изменчивость площади пластинки, числа устьиц на единице ее поверхности, плотности жилкования, объема ксилемы в черешке, относительное постоянство толщины листа, слоистости мезофилла, диаметра клеток столбчатой ткани и числа генераций клеток в его эпидерме. У обоих видов высокий коэффициент детерминации отмечен для площади пластинки, числа генераций клеток, толщины черешка, степени развития в нем коровой части и ксилемы. Общие черты обнаруживаются и при рассмотрении парных корреляций. Площадь пластинки определяется числом слагающих ее эпидерму клеток. При этом, чем крупнее пластинка, тем сильнее развиты проводящие ткани черешка. В свою очередь плотность размещения устьиц зависит от размера клеток эпидермы. Величина клеток эпидермы скоррелирована с величиной клеток столбчатой ткани. Данный тип строения листа, отмеченные выше изменчивость его признаков и их корреляции широко распространены среди цветковых растений разного уровня филогенетической продвинутости (см., например, Гольцова, 1981; Паутов, Васильев, 1982; Паутов, 1987).

В то же время листья троходендрона и эвптелеи различаются по форме, продолжительности жизни (троходендрон — вечнозеленое растение), типу трахеальных элементов и устьиц, количественным характеристикам, ряду корреляций. Специфичным для троходендрона по сравнению с эвптелеей является более низкий уровень изменчивости признаков. Корреляционная структура *T. aralioides* отличается большей независимостью признаков и их групп друг от друга. Именно такая, менее интегрированная система, согласно традиционным взглядам, имеет предпосылки к независимому преобразованию отдельных частей, а значит, к гетеробатмии.

Хотя среднее значение коэффициента детерминации признаков ксилемы в черешке у троходендрона действительно ниже, чем у эвптелеи, говорить об автономности данной ткани у него не приходится. Более того, у обоих видов в систему листа интегрированы отчасти сходные наборы признаков. Правда, вклад этих признаков в синхронизацию изменений тканей листа при гетерофиллии у изученных видов неодинаков. Эвптелею отличает сильная скоррелированность величины просветов сосудов, а также отношения площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка. Оба признака несут функциональную нагрузку. По мнению Губера (цит. по Крамер, Козловский, 1983), существует два способа оценки эффективности водопроводящей системы. Один заключается в определении удельной проводимости, показывающей, какой объем воды переносится при заданных условиях через водопроводящую ткань. Проводимость зависит, в частности, от размера сосудов. Другой — в расчете относительной проводящей поверхности, которая как раз и представляет соотношение проводящей и транспирирующей поверхностей. Для троходендрона, в противоположность эвптелее, характерна сильная скоррелированность с остальными тканями площади поперечного сечения ксилемы черешка, занятой просветами трахеид, иными словами «перфорированность» ими водопроводящей ткани. Этот показатель соответствует в целом относительно-

му объему полостей трахеид в ксилеме. Примечательно, что как относительная площадь просветов трахеид у троходендрона, так и величина просветов сосудов у эвптелеи скоррелированы с числом делений и размером клеток пластинки (табл. 1, 2). Степень их проявления связана, таким образом, в обоих случаях с признаками, становление которых происходит в течение всего периода роста и развития листа.

Сопряженные изменения различных тканей листьев при гетерофиллии являются необходимым условием для их эффективного функционирования. Они важны и при филогенетических преобразованиях. Изучение структуры листа тополей показало, что в эволюции рода *Populus* менялись отчасти те же признаки, что и при гетерофиллии (Паутов, 1996). Это неудивительно, если учесть связь между онтогенетическими корреляциями и координациями. На первых этапах становления листа двудольных растений, вероятно, проходили проверку различные связи признаков ксилемы, в том числе и рассмотренные в этой работе. Те из них, что наблюдаются у эвптелеи, получили широкое распространение. Сходные с ней закономерности были отмечены у других, не родственных друг другу видов: *Liriodendron tulipifera* L. (*Magnoliaceae*) и *Populus alba* L. (*Salicaceae*) (Васильев и др., 1981; Паутов, Васильев, 1982). Вариант же, который демонстрирует троходендрон, свойственен, в лучшем случае, ограниченному числу архаичных представителей двудольных. Это позволяет рассматривать его как пример инадаптивной эволюции, т. е. «неудачного» пути специализации. Инадаптивные варианты не нарушают жизнеспособность особой вида, но не перспективны для дальнейших эволюционных преобразований. Они способны снизить эволюционные потенции вида и даже завести его в эволюционный тупик (Шмальгаузен, 1969). Таким образом, ткань может не соответствовать строению органа по уровню своей организации, т. е. наблюдается явление гетеробатмии, не только при слабых, но и при сильных структурно-функциональных связях в том случае, если ей свойственен инадаптивный вариант специализации.

Относительная площадь просветов трахеид в ксилеме черешка и их размер скоррелированы у троходендрона с рядом тканей пластинки, а именно с величиной клеток верхней эпидермы и столбчатой ткани (табл. 1). В то же время они не связаны между собой ($r = 0.267$). Данный пример свидетельствует о том, что у гомоксиларных предковых форм в корреляционную структуру могли быть независимо вовлечены обе эти характеристики, влияющие на проведение воды. Наличие в ней таких дублирующих друг друга блоков не только повышало эволюционную пластичность листа, но и обеспечивало поддержание его целостности при изменении одного из них. В этом отношении описанная ситуация перекликается со случаями наличия у организма большого числа равнозначных по функции гомологичных структур или с множественным обеспечением функции, когда она выполняется не одной, а несколькими тканями или органами (см., например, Северцов, 1990).

Как было отмечено выше, важное положение в корреляционной структуре гетероксиларных растений занимает размер трахеальных элементов. У эвптелеи, к примеру, коэффициент детерминации площади их просветов в 6 раз выше, чем у троходендрона. Интересно, однако, что у обоих видов этот признак скоррелирован с размером клеток некоторых тканей пластинки (табл. 1, 2). Приведенные данные позволяют заключить, что с образованием сосудов не все их связи возникали заново. Ряд из них существовал уже у растений, имевших только трахеиды. Кроме этого, как у гомо-, так и у гетероксиларных растений одинаково важную роль в системе листа играет степень развития ксилемы в черешке. Сохранение части корреляций трансформирующейся в эволюции ткани является, вероятно, еще одним важным фактором поддержания в ходе этих изменений структурно-функциональной целостности органа.

Выводы

1. Троходендрону свойственен инадаптивный вариант организации водопродвигательной ткани листа.
2. Гетеробатмия может возникать не только при слабых, но и при сильных структурно-функциональных связях в том случае, если одной из структур свойственна инадаптивная специализация.
3. При изменении в эволюции какой-либо ткани сохранение неизменной части ее корреляций, а также наличие дублирующих друг друга структурно-функциональных связей между элементами этой и других тканей листа относятся к числу факторов, поддерживающих целостность органа, в состав которого она входит.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л., 1990. 69 с.
- Васильев Б. П. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.
- Васильев Б. П., Гольцова Н. И., Колодяжный С. Ф. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* (Magnoliaceae). Связь между анатомическими признаками метамеров закончившего рост побега // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1146—1154.
- Гольщикова М. Д. О строении листа троходендрона (*Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc.) // Бюлл. МОИП. 1976. Т. 81. Вып. 5. С. 84—95.
- Гольцова Н. И. Формирование побега древесных двудольных (на примере *Liriodendron tulipifera* L.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 18 с.
- Краммер Т. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 464 с.
- Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 263 с.
- Паутов А. А. Изменчивость метамеров годичных побегов *Populus alba* L. (*Salicaceae*) // Вестн. ЛГУ. 1987. Сер. биол. № 17. С. 52—56.
- Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Л., 1996. 46 с.
- Паутов А. А., Васильев Б. П. Анатомическое строение листьев годичного побега *Populus alba* L. (*Salicaceae*) // Вестн. ЛГУ. 1982. Сер. биол. № 15. С. 28—36.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М., 1990. 272 с.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л. 1966. 611 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982. 383 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 287 с.
- Hutchinson J. The families of flowering plants. Oxford, 1959. Vol. 1. 510 p.
- Raunkiaer C. The life-forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 634 p.
- Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

SUMMARY

Structure, variability and correlation of the leaf characters in homoxyilar (*Trochodendron aralioides* Siebold et Zucc.) and heteroxyilar (*Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.) plants are compared. Strong correlation between the tracheid cavities specific volume and other tissues is peculiar for *T. aralioides*. *E. polyandra* is characterized by correlations between vessel size and a ratio of the leaf area to the xylem area on petiole cross-section and other tissues. A conclusion is made about inadaptive type of the leaf vascular tissue organization in *T. aralioides*. A question is discussed about preservation of structural-functional unity of this shoot organ in the course of the structural evolution of its xylem.