

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.6

doi: 10.17072/1994-9952-2022-2-93-100.

Особенности микроморфологии и анатомии листа *Populus tremula* L. (sect. *Populus*) и *P. nigra* L. (sect. *Aigeiros* Duby, *Salicaceae*)

Наталья Александровна Молганова^{1✉}, Сергей Александрович Овеснов²

^{1✉} Пермский государственный аграрно-технологический университет им. акад. Д. Н. Прянишникова, Пермь, Россия, molganova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2266-2887>

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия, OvesnovSA@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2230-4457>

Аннотация. Изучена микроморфология и анатомия, эпидермы абаксиальной поверхности листа *Populus tremula* L. (sect. *Populus*) и *P. nigra* L. (sect. *Aigeiros* Duby, *Salicaceae*) с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Основные клетки эпидермы *P. nigra* по Н.А. Анели криволинейные кривостеночные; коэффициент извилистости антиклинальных стенок – 14.3 ± 0.3 мкм/мкм²; площадь от 437.5 до 1300.0 мкм² (среднее 820.9 ± 39.9); *P. tremula* – извилистые, близкие к измятостеночным; 23.2 ± 0.4 мкм/мкм²; от 187.5 до 612.5 мкм² (среднее 351.7 ± 12.6). Замыкающие клетки устьиц у обоих видов чечевицеобразные, разнонаправленные, располагаются на одном уровне с основными. У *P. tremula* довольно мелкие (их длина 17.9 ± 0.4 мкм), а у *P. nigra* они крупнее (24.6 ± 0.4 мкм). Плотность устьиц у *P. tremula* колебалась от 333 до 571 шт./мм², у *P. nigra* – от 100 до 183 шт./мм². Около устьиц имеется складчатый (стриатный) микрорельеф. У *P. nigra* прямые или извилистые складки от 5 до 25 шт. расходятся в разные стороны на расстояние от 10 до 27 мкм. Обнаружены три типа микрорельефа. У *P. tremula* небольшое число околоустьичных складок (от 3 до 17 шт.) расходились перпендикулярно устьичной щели в разные стороны на расстояния ~ 10–20 мкм.

Ключевые слова: *Populus tremula*, *Populus nigra*, микроморфология листа, анатомия листа

Для цитирования: Молганова Н. А., Овеснов С. А. Особенности микроморфологии и анатомии листа *Populus tremula* L. (sect. *Populus*) и *P. nigra* L. (sect. *Aigeiros* Duby, *Salicaceae*) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2022. Вып. 2. С. 93–100. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2022-2-93-100>.

Благодарности: Авторы глубоко признательны старшему преподавателю кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии Андрею Викторовичу Грищенко за проведение фотосъемки на сканирующем электронном микроскопе.

BOTANY

Original article

Features of the micromorphology and anatomy of the leaf *Populus tremula* L. (sect. *Populus*) and *P. nigra* L. (sect. *Aigeiros* Duby, *Salicaceae*)

Natalia A. Molganova^{1✉}, Sergey A. Ovesnov²

^{1✉} Perm State agricultural and technological University, Perm, Russia, molganova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2266-2887>

² Perm State University, Perm, Russia, OvesnovSA@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2230-4457>

Abstract. The micromorphology and anatomy of the epidermis of the abaxial surface of the leaf of *Populus tremula* L. (sect. *Populus*) and *P. nigra* L. (sect. *Aigeiros* Duby, *Salicaceae*) using light and scanning electron microscopes. The main cells of the epidermis of *P. nigra* according to N.A. Aneli are curvilinear curvilinear; the coefficient of tortuosity of the anticline walls is 14.3 ± 0.3 $\mu\text{m}/\text{mm}^2$; the area is from 437.5 to 1300.0 mm^2 (average 820.9 ± 39.9); *P. tremula* – sinuous, close to indented; 23.2 ± 0.4 $\mu\text{m}/\text{mm}^2$; from 187.5 to 612.5 mm^2 (average 351.7 ± 12.6). The closing cells of the stomata in both species are lentil-shaped, multidirectional, located on the same level with the main ones. In *P. tremula* they are rather small (their length is 17.9 ± 0.4 microns), and in *P. nigra* they are larger (24.6 ± 0.4 microns). Stomata density in *P. tremula* ranged from 333 to 571 pcs/ mm^2 , in *P.*

nigra – from 100 to 183 pcs/ mm². There is a folded (striate) microrelief near the stomata. In *P. nigra*, straight or sinuous folds ranging from 5 to 25 pieces diverge in different directions at a distance of 10 to 27 microns. Three types of microrelief were found. At *P. tremula* a small number of periosteal folds (from 3 to 17 pcs.) diverged perpendicular to the stomatal slit in different directions at a distance of ~ 10-20 microns.

Keywords: *Populus tremula*, *Populus nigra*, micromorphology of the leaf, anatomy of a leaf

For citation: Molganova N. A., Ovesnov S. A. [Features of the micromorphology and anatomy of the leaf *Populus tremula* L. (sect. *Populus*) and *P. nigra* L. (sect. *Aigeiros* Duby, *Salicaceae*)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 2 (2022): pp. 93-100. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2022-2-93-100>.

Acknowledgments: the authors are deeply grateful to Andrey V. Grishchenko, Senior lecturer of the Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology, for taking photographs with a scanning electron microscope.

Введение

В научной литературе систематически появляются разнообразные работы, посвященные исследованиям видов и (чаще) культиваров из рода *Populus* (*Salicaceae*) [Этапы формирования..., 2005; Скворцов, 2010; Zeng et al., 2016; Евлаков, Царев, Заплетин, 2017; Куприянова, 2020 и др.]. Однако вопросы, связанные с идентификацией и концепцией видов данного рода решены еще не полностью. Таким образом, остается продолжать попытки получения данных о морфологических, анатомических особенностях видов и гибридогенных таксонов рода *Populus* на региональном материале. В 2021 г. изучена микроморфология и анатомия аборигенных видов: *Populus tremula* L. (sect. *Populus*) и *P. nigra* L. (sect. *Aigeiros* Duby) в Пермском крае.

P. tremula отмечена в Восточной и Западной Европе, в Крыму, на Кавказе, в Сибири, на Дальнем Востоке, на севере п-ова Корея. Ее ареал простирается от лесотундры до степей, на севере заходит за полярный круг [Свизева, 1977с; Скворцов, 2010]. В Пермском крае *P. tremula* встречается часто, широко представлена в древостоях различных типов леса и синтаксонах, образует осинники [Овеснов, 2007].

P. nigra распространена в Западной и Восточной Европе, на Кавказе, в Малой Азии, Иране, Северной Африке, Восточной Сибири, доходя до бассейна среднего Енисея, в южной части Западной Сибири, на севере Казахстана [Свизева, 1977b; Скворцов, 2010]. В Пермском крае произрастание данного вида ограничено в природе поймами и долинами рек [Овеснов, 2007]. Он произрастает одиночно, значительных массивов, которые можно рассматривать как лесонасаждения, не образует.

В естественных условиях в Пермском крае отмечается еще один вид – *P. alba* L. (sect. *Populus*), встречающийся очень редко на юго-западе региона [Овеснов, 2007]. Его ареал охватывает Западную Европу, среднюю и южную части Восточной Европы, Крым, Кавказ, южную часть Западной Сибири, Казахстан, Среднюю и Малую Азию, Иран, Афганистан, Западный Китай, Гималаи, северо-западную Африку [Свизева, 1977а; Скворцов, 2010]. По литературным данным *P. alba* [Скворцов, 2010; Zeng et al., 2016 и мн. др.] в местах совместного произрастания с *P. tremula* повсеместно скрещиваются, образуя гибридогенный таксон *P. × canescens* (Ait.) Smith. Идентификацию родительских видов и нотовидов осложняет интрогрессивная гибридизация [Fossati et al., 2004; Lexer et al., 2005]. Локальные популяции *P. alba* Пермского края находятся на севере ареала, поэтому менее стабильны, в связи с чем не изучались.

Материал и методы

В рамках нашего исследования были изучены деревья *P. tremula* одной локальной популяции в долине р. Уинка в черте г. Перми. У *P. nigra* были исследованы 4 локальные популяции: в долине р. Егшиха, на Липовой горе в г. Перми; а также в Кунгурском р-не Пермского края около д. Захаровка на склоне к р. Ирень и в районе Спасской горы. Для данного исследования были отобраны листья со вполне развитых брахибластов, с хорошо освещенной нижней части кроны, на высоте 1.5–2.5 м. С нефиксированных листьев в центральной части с их абаксиальной стороны между главной жилкой и краем листа была снята эпидерма, по общепринятым методикам [Анели, 1975] приготовлены временные препараты и изучены в проходящем свете на белом поле под микроскопом Биомед-5. Часть листьев была высушена, из них вырезаны круглые фрагменты диаметром около 1 см. Они изучены с абаксиальной стороны с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM3000 при ускоряющем напряжении 15 кВ в режиме обратных рассеивающихся электронов (BSE). Яркость и контрастность полученных микрофотографий были изменены в растровом графическом редакторе Adobe Photoshop. Для определения количественных параметров клеток с помощью средств векторного графического редактора CorelDraw были измерены периметры, длины и площади клеток. Для получения статистических данных было измерено основных клеток эпидермы у *P. tremula* – 58, а у *P. nigra* – 253, устьичных аппаратов у *P. tremula* – 24, а у *P. nigra* – 185. Статистическая обработка проведена общепринятыми методами [Доспехов, 1985] с помощью программы Microsoft Office Excel 2010.

Результаты и их обсуждение

Основные клетки эпидермы на изученных препаратах *P. tremula* были мелкими, что по данным А.А. Паутова [1996] характерно для всей совокупности видов *P. tremula* L., *P. davidiana* Dode, *P. grandidentata* Michaux, *P. sieboldii* Miq., *P. tremuloides* Michaux, которые формируют секцию *Trepidae* Dode [по Р.В. Камелину, 1973]. Средняя площадь основных клеток эпидермы 351.7 ± 12.6 мкм². Отдельные клетки на препарате варьировали по площади от 187.5 до 612.5 мкм². Коэффициент вариации данного признака высокий 27.4% [по А.А. Паутову, 2011]. Периметр клеток 78.9 ± 1.5 мкм. Коэффициент вариации периметра – средний – 14.9%.

У *P. nigra* основные клетки эпидермы на изученных препаратах были крупнее и несколько больше колебались по площади от 437.5 до 1300.0 мкм², в среднем 820.9 ± 39.9 мкм². Периметр 113.7 ± 2.4 мкм. Коэффициенты вариации данных признаков несколько выше, чем у *P. tremula* – 37.0 и 15.8% соответственно.

Изученные микрофотографии позволили оценить форму основных клеток эпидермы, исходя из классификации Н.А. Анели [1975]. У *P. nigra* они оказались криволинейными кривостеночными. На некоторых сторонах антиклинальных стенок у части клеток есть одна вершина, неглубоко вклинивающаяся в соседнюю клетку. Иногда эти вершины совершенно не выражены (рис. 1).

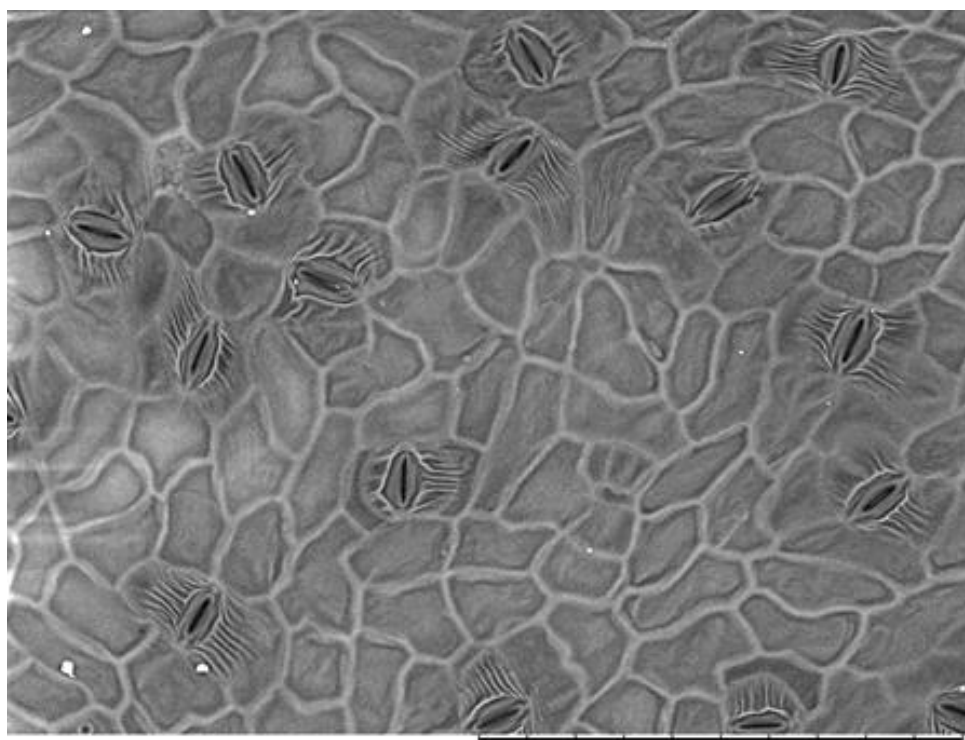


Рис. 1. Микроскульптура абаксиальной сторона листа *P. nigra*, Кунгурский район Пермского края, д. Захаровка

[Microsculpture of the abaxial side of the *P. nigra* leaf, Kungursky district of Perm Krai, Zakharovka village:]

У *P. tremula* клетки оказались извилистыми (рис. 2), более близкими к измятостеночным по Н.А. Анели [1975]. Средний коэффициент извилистости антиклинальных стенок клеток изученных листьев *P. tremula* равнялся 23.2 ± 0.4 мкм/мкм², а у *P. nigra* – 14.3 ± 0.3 мкм/мкм².

У ранее изученных авторами листьев брахистом культиваров *P. laurifolia* с абаксиальной стороны в г. Перми клетки были более извилистыми (рис. 3), измятостеночными. Средний коэффициент извилистости равен 23.7 мкм/мкм² [Молганова, Овеснов, 2021].

Виды рода *Populus* имеют неодинаковые устьица, так, например, *P. tremula* характеризуется парацитными, латероцитными или аномоцитными типами [Паутов, 2009; Куприянова, 2020]. Соответственно, данный признак не пригоден для идентификации видов.

На исследованных препаратах плотность устьиц у *P. tremula* колебалась от 333 до 571 шт./мм². Из данной литературы известно, что плотность и размер устьиц зависит у листьев *Populus* от экологических условий произрастания [Pearce et al., 2006; Di Vascio, Minocci, Sebastiani, 2010; Евлаков, Царев, Заплетин, 2017 и др.] и от развития (мощности) деревьев [Этапы формирования..., 2005]. В исследованиях А.А.

Паутова с соавторами число устьиц на абаксиальной стороне листьев *P. tremula* было 255–352 шт./мм² [Этапы формирования..., 2005]. У *P. nigra* в г. Перми и на юге Пермского края плотность устьиц значительно ниже – от 100 до 183 шт./мм². По литературным данным [Евлаков, Царев, Заплетин, 2017], у культивара ‘Регенерата’ (*P. nigra* × *P. deltoides* Bartram ex Marshall) плотность устьиц около 140 шт./мм², а ‘Пионер’ (*P. nigra*) – немногим более 100 шт./мм².

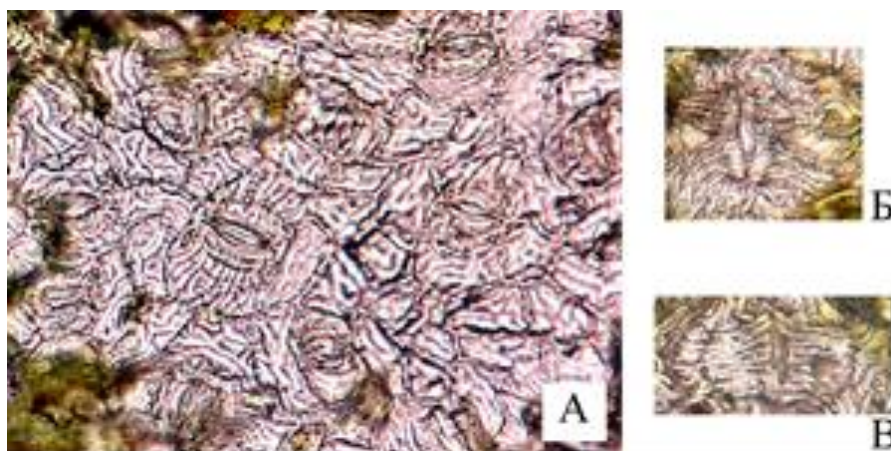


Рис. 2. Абаксиальная сторона листа *P. tremula*:

А – участок с основными клетками эпидермы, Б, В – околоустьичная складчатость

[The abaxial side of the *P. tremula* leaf:

А – the area with the main cells of the epidermis, В, С – parotid folding

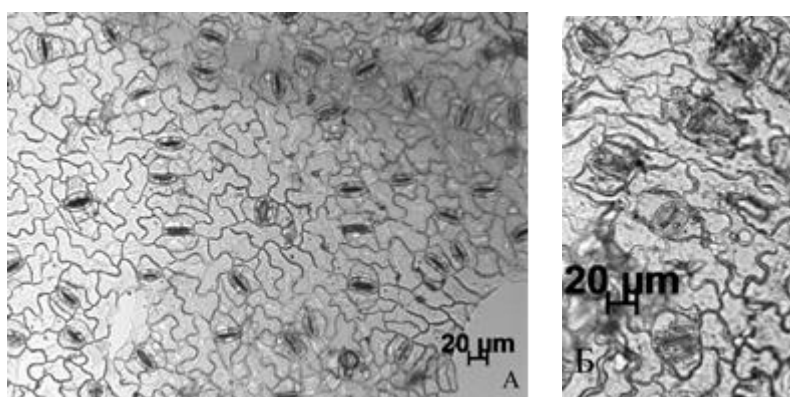


Рис. 3. Абаксиальная сторона листа *P. laurifolia*:

А – на ауксибластах, Б – на брахибластах

[Abaxial side of *P. laurifolia* leaf:

А – on auxiblasts, В – on brachiblasts]

Замыкающие клетки устьиц чечевицевидные, разнонаправленные, располагаются на одном уровне с основными. Замыкающие клетки устьиц *P. tremula* довольно мелкие (их длина 17.9 ± 0.4 мкм), а у *P. nigra* они крупнее (24.6 ± 0.4 мкм). У *P. laurifolia* длина замыкающих клеток составила 28.6 ± 0.5 мкм [Молганова, Овеснов, 2021]. Кривая распределения длины замыкающих клеток устьиц почти правильная, имеет характер, близкий к симметричному и одновершинному (рис. 4). Устьиц, значительно отличающихся по величине, описанных в литературе [Sitholey, Pandey, 1971; Stomata morphological..., 2015], на изученных препаратах не было обнаружено.

У изученных видов на абаксиальной стороне листа около устьиц имеется складчатый (стриатный) микрорельеф, который формирует так называемую околоустьичную кутикулярную складчатость. Особенности микрорельефа являются видоспецифичными и, следовательно, значимыми для таксономической диагностики [Stace, 1984; Сапач, 2005]. Их можно использовать совокупно с другими признаками [Dehgan, 1980; Olowokudejo, 1993; цит. по: Паутов и др., 2014]. В листе *P. nigra* выделяются устьица с тремя типами микрорельефа (рис. 1; 5, А). У большей части складки расходятся в противоположные стороны на расстояние от 10 до 27 мкм (средняя длина складок 17.8 ± 4.7 мкм). Число складок от 5 до 25 шт. Иногда складки могут быть прямыми, а иногда извилистыми. В некоторых случаях они отходят перпен-

дикулярно устьичной щели, а иногда на микрофотографиях заметны отклонения складок в сторону. Исходя из литературных данных [Паутов, 2011], у *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. число и длина складок зависит от размера устьиц и величины их побочных клеток. У *P. nigra* некоторая зависимость наблюдалась между длиной устьиц и числом складок (коэффициент корреляции средний положительный 0.4). Между длиной устьиц и длиной складок зависимости не выявлено (r 0.05).

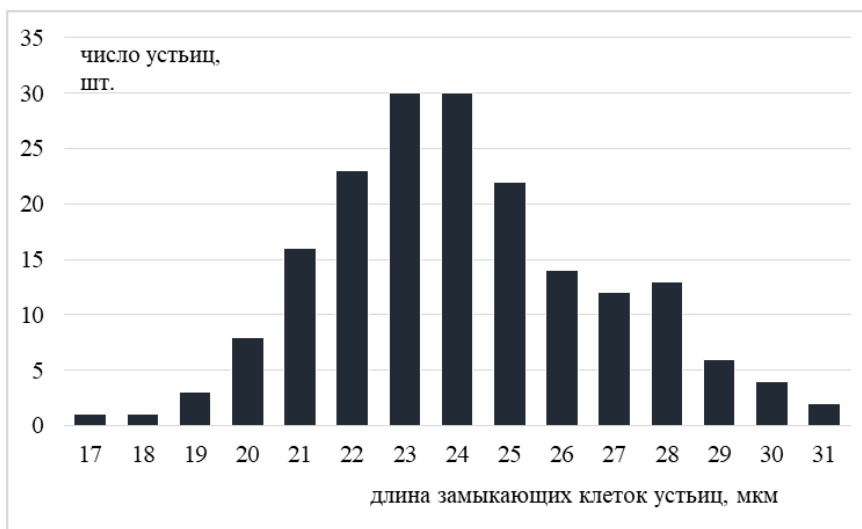


Рис. 4. Распределение числа устьиц по длине замыкающих клеток на абаксиальной стороне листа у *P. nigra*

[Distribution of the number of stomata along the length of the closing cells on the abaxial side of the leaf in *P. nigra*]

Редко у некоторых устьиц складки расходились радиально. Число складок при этом было большим – от 13 до 30. Они простирались в разные стороны на ~17–49 мкм. У приблизительно пятой части устьиц, попадающих в поле зрения, складки были почти не заметны или от устьиц отходили по 4 недлинные складки (от 5 до 12 мкм) от полюсов устьичных клеток.

У *P. tremula* небольшое число околоустьичных складок (от 3 до 17 шт.) расходились перпендикулярно устьичной щели в противоположные стороны на расстояние ~10–20 мкм. У части устьиц складки не были заметны (рис. 5, Б).

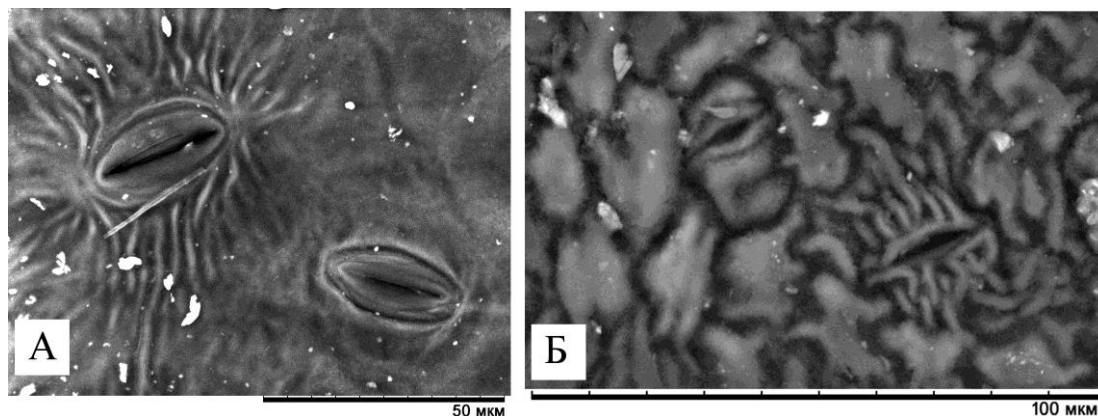


Рис. 5. Типы околоустьичных складок: А – *P. nigra*; Б – *P. tremula*

[Types of periarthicular folds: А – *P. nigra*; Б – *P. tremula*]

Заключение

Основные клетки эпидермы у *P. tremula* и *P. laurifolia* сходны между собой по степени извилистости больше, чем с таковыми у *P. nigra*. На изученных микропрепаратах *P. nigra* и *P. tremula* околоустьичная складчатость формировалась по-разному. Клетки на препаратах *P. nigra* с деревьев с территории г. Перми и с юга Пермского края по периметрам основных клеток эпидермы, коэффициентам извилистости антиклинальных поверхностей, длине замыкающих клеток устьиц, характеру и длине околоустьичных складок достоверно не различались.

Список источников

1. Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси: Мецниереба, 1975. 112 с.
2. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 352 с.
3. Евлаков П.М., Царев А.П., Заплетин В.Ю. Изучение фотосинтетических особенностей и интенсивности транспирации у различных сортов и клонов тополя (*Populus L.*) // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2017. № 4. С. 4–13.
4. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 357 с.
5. Куприянова Е.А. Сравнительное фармакогностическое исследование представителей рода тополь (*Populus L.*): автореф. дис. ... канд. фарм. наук. Самара, 2020. 18 с.
6. Молганова Н.А., Овеснов С.А. Особенности микроморфологии и анатомии листа *Populus laurifolia* Ledeb. // Агротехнологии XXI века: стратегия развития, технологии и инновации: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Пермь, 2021. С. 499–503.
7. Овеснов С.А. Сем. *Salicaceae* – Ивовые // Иллюстрированный определитель растений Пермского края. Пермь: Книжный мир, 2007. С. 279–303.
8. Паутов А.А. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2009. 219 с.
9. Паутов А.А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 45 с.
10. Паутов А.А. Расположение складок микрорельефа на побочных клетках устьиц *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (*Hydrangeaceae*) // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2011. № 2. С. 39–44.
11. Паутов А.А. и др. Микрорельеф поверхности листьев цветковых растений: устьичные кольца и выступы // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 6. С. 625–640.
12. Сапач Ю.О. К вопросу о постоянстве микрорельефа поверхности листа цветковых растений // Герценовские чтения: материалы межвуз. конф. СПб., 2005. С. 30–31.
13. Связева О.А. *Populus alba* L. – Тополь белый, или серебристый // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977а. Т. 1. С. 77.
14. Связева О.А. *Populus nigra* L. – Тополь черный, или осокорь // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977б. Т. 1. С. 80–81.
15. Связева О.А. *Populus tremula* L. – Осина // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977с. Т. 1. С. 84–85.
16. Скорцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. № 196. С. 62–73.
17. Этапы формирования складчатого микрорельефа поверхности листа *Populus tremula* L. (*Salicaceae* Mirb.) // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2005. № 4. С. 3–8.
18. Di Baccio D., Minocci A., Sebastiani L. Leaf structural modifications in *Populus x euramericana* subjected to Zn excess // *Biologia Plantarum*. 2010. Vol. 54 (3). P. 502–508. doi: 10.1007/s10535-010-0088-x.
19. Fossati T. et al. Development of molecular markers to assess the level of introgression of *Populus tremula* into *P. alba* natural populations // *Plant Breed*. 2004. Vol. 123. P. 382–385.
20. Lexer C. et al. Barrier to gene flow between two ecologically divergent *Populus* species, *P. alba* (white poplar) and *P. tremula* (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression // *Molecul. Ecol*. 2005. Vol. 14. P. 1045–1057.
21. Pearce D.W. et al. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment // *Tree Physiology*. 2006. Vol. 26 (2). P. 211–218. doi: 10.1093/treephys/26.2. 211.
22. Sitholey R.V., Pandey Y.N. Giant stomata // *Annals of Botany*. 1971. Vol. 35. P. 641–642. URL: <http://aob.oxfordjournals.org/content/35/3/641.short>.
23. Stace C.A. The taxonomic importance of the leaf surface // *Syst. Assoc*. 1984. Spec. Vol., № 25. P. 67–94.
24. Stomata morphological traits in two different genotypes of *Populus nigra* L. / G. Russo, P. De Angelis, J. Mickle & M. Lumaga // *I Forest-Biogeosciences and Forestry*. 2015. Vol. 8. P. 547–551. DOI: 10.3832/ifor1104-007.
25. Zeng Y.F. et al. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility // *Sci. Rep*. 2016. Vol. 6. P. 28043. <https://doi.org/10.1038/srep28043>.

References

1. Anely N.A. *Atlas èpidermy lista* [Atlas of the epidermis of the leaf]. Tbilisi, Mecniereba Publ., 1975. 112 p. (In Russ.).
2. Dosphehov B.A. *Metodika polevogo opyta* [Methodology of field experience (with the basics of statistical

processing of research results)]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1985. 352 p. (In Russ.).

3. Evlakov P.M., Tsarev A.P., Zapletin V.Ju. [Study of photosynthetic features and transpiration intensity in various varieties and clones of poplar (*Populus* L.)]. *Trudy Sankt-Peterburgskogo naučno-issledovatel'skogo instituta lesnogo hozjajstva*. No 4 (2017): pp. 4-13. (In Russ.).

4. Kamelin R.V. *Florogenetičeskij analiz estestvennoj flory gornoj Srednej Azii* [Florogenetic analysis of the natural flora of mountainous Central Asia]. Leningrad, Nauka Publ., 1973. 357 p. (In Russ.).

5. Kupriyanova E.A. *Sravnitel'noe farmakognostičeskoe issledovanie predstavitelej roda topol' (Populus L.)*. Avnoref. dis. kand. farm. nauk [Comparative pharmacognostic study of representatives of the genus poplar (*Populus* L.): abstract of the dissertation]. Samara, 2020. 18 p. (In Russ.).

6. Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Features of micromorphology and anatomy of the leaf *Populus laurifolia* Ledeb.]. *Agrotehnologii XXI veka: strategija razvitija, tehnologii i innovacii* [Agrotechnologies of the XXI century: development strategy, technologies and innovations: materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference]. Perm, 2021, pp. 499-503. (In Russ.).

7. Ovesnov S.A. [Family *Salicaceae* – Willow]. *Illjustrirovannyj opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated determinant of plants of the Perm Region]. Perm, Kniznyj mir Publ., 2007, pp. 279-303. (In Russ.).

8. Pautov A.A. *Zakonomernosti filomorfogeneza vegetativnyh organov rastenij* [Regularities of phylomorphogenesis of vegetative organs of plants]. St-Peterburg, SPGU Publ., 2009. 219 p. (In Russ.).

9. Pautov A.A. *Osnovnye napravlenija i zakonomernosti preobrazovanija struktury lista v èvoljucii topolej*. Avtoref. dis. d-ra biol. nauk [The main directions and patterns of transformation of the leaf structure in the evolution of poplars: abstract. dissertations]. St-Peterburg, 1996. 45 p. (In Russ.).

10. Pautov A.A. [The location of microrelief folds on the side cells of stomata *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (*Hydrangeaceae*)]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologija*. No 2 (2011): pp. 39-44. (In Russ.).

11. Pautov A.A. et al. [Microrelief of the surface of the leaves of flowering plants: stomatal rings and protrusions]. *Botaničeskij žurnal*. V. 99, No 6 (2014): pp. 625-640. (In Russ.).

12. Sapach Yu.O. [On the question of the constancy of the microrelief of the leaf surface of flowering plants]. *Gercenovskie čtenija* [Herzen readings: materials of the interuniversity conference]. St-Peterburg, 2005, pp. 30-31. (In Russ.).

13. Sviyazeva O.A. [*Populus alba* L. - White or silver poplar]. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Habitats of trees and shrubs of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1977a, V. 1, p. 77. (In Russ.).

14. Sviyazeva O.A. [*Populus nigra* L. - Black poplar, or sedge]. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Habitats of trees and shrubs of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1977b, V. 1, pp. 80-81. (In Russ.).

15. Sviyazeva O.A. [*Populus tremula* L. – Aspen]. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR* [Habitats of trees and shrubs of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1977c, V. 1, pp. 84-85. (In Russ.).

16. Skvortsov A.K. [Systematic synopsis of the genus *Populus* in Eastern Europe, Northern and Central Asia]. *Bjulleten' Glavnogo botaničeskogo sada*. No 196 (2010): pp. 62-73. (In Russ.).

17. Pautov A.A. et al. [Stages of formation of the folded microrelief of the leaf surface of *Populus tremula* L. (*Salicaceae* Mirb.)]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologija*. No 4 (2005): pp. 3-8. (In Russ.).

18. Di Baccio D., Minocci A., Sebastiani L. Leaf structural modifications in *Populus × euramericana* subjected to Zn excess. *Biologia Plantarum*. V. 54, No 3 (2010): pp. 502-508. doi: 10.1007/s1053 5-010-0088-x.

19. Fossati T. et al. Development of molecular markers to assess the level of introgression of *Populus tremula* into *P. alba* natural populations, *Plant Breed*. V. 123 (2004): pp. 382-385.

20. Lexer C. et al. Barrier to gene ow between two ecologically divergent *Populus* species, *P. alba* (white poplar) and *P. tremula* (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression. *Molecul. Ecol*. V. 14 (2005): pp. 1045-1057.

21. Pearce D.W. et al. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*. V. 26, No 2 (2006): pp. 211-218. doi: 10.1093/treephys/26.2. 211.

22. Sitholey R.V., Pandey Y.N. Giant stomata. *Annals of Botany*. V. 35 (1971): pp. 641-642. URL: <http://aob.oxfordjournals.org/content/35/3/641.s hort>.

23. Stace C.A. The taxonomic importance of the leaf surface. *Syst. Assoc. Spec. Vol.*, No 25 (1984): pp. 67-94.

24. Russo G., De Angelis P., Mickle J. & Lumaga M. Stomata morphological traits in two different genotypes of *Populus nigra* L. *I Forest-Biogeosciences and Forestry*. V. 8 (2015): pp. 547-551. DOI: 10.3832/ifor1104-007.

25. Zeng Y.F. et al. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility. *Sci. Rep*. V. 6 (2016): p. 28043. <https://doi.org/10.1038/srep28043>.

Статья поступила в редакцию 13.05.2022; одобрена после рецензирования 20.05.2022; принята к публикации 21.06.2022.

The article was submitted 13.05.2022; approved after reviewing 20.05.2022; accepted for publication 21.06.2022.

Информация об авторах

Н. А. Молганова – канд. биол. наук, доцент;

С. А. Овеснов – д-р биол. наук, профессор.

Information about the authors

N. A. Molganova – candidate of biology, associate professor;

S. A. Ovesnov – doctor of biology, professor.

Вклад авторов:

Молганова Н. А. – концепция исследования; обработка материала, написание текста статьи; итоговые выводы.

Овеснов С. А. – концепция исследования; редактирование текста статьи; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Molganova N. A. – research concept; material processing; writing the text of the article; final conclusions.

Ovesnov S. A. – research concept; editing of the text of the article; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.