

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ ЛИСТА *POPULUS TREMULA* (SALICACEAE)

© 2023 г. Н. А. Молганова^{1,*}, С. А. Овеснов^{2,**}

¹Пермский государственный аграрно-технологический университет имени академика Д.Н. Прянишникова
ул. Петропавловская, 23, Пермь, 614990, Россия

²Пермский государственный национальный исследовательский университет
ул. Букирева, 15, Пермь, 614068, Россия

*e-mail: molganova@mail.ru

**e-mail: OvesnovSA@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.03.2023 г.

После доработки 22.07.2023 г.

Принята к публикации 25.07.2023 г.

Проведено исследование характера расположения проводящих элементов в черешке по всей длине и в главной жилке листа *Populus tremula*. Были изучены растения, произрастающие в природе в г. Перми и в посадках на придомовых территориях. Установлено, что форма поперечного сечения черешка меняется на всем его протяжении от широкосердцевидной (у дистального конца) до сильно сплюснутой с боков (у листовой пластинки). В средней части черешок почти округлый. В черешок входят три группы коллатеральных проводящих пучков, которые перегруппировываются и располагаются на 4–5 уровнях. В дополнительные базальные жилки листовой пластинки входят латеральные части групп пучков I, II и III уровней. На расстоянии около 1 см от основания листовой пластинки у листьев брахибластов проводящие пучки располагаются по линейному типу. Деление групп проводящих пучков осуществляется симметрично или асимметрично. Листья с асимметричной листовой пластинкой могут иметь как симметричное, так и асимметричное расположение проводящих элементов. Существенных отличий в анатомическом строении черешков *P. tremula* у растений, произрастающих в культуре и в естественных условиях, не выявлено. Стрессовые условия городской среды не оказывают принципиального влияния на расположение проводящих тканей в черешке на всем его протяжении.

Ключевые слова: *Populus tremula*, петиолярная анатомия, черешок листа

DOI: 10.31857/S0006813623080057, **EDN:** JXVPWY

Род *Populus* L. (Salicaceae) — один из сложнейших в систематическом отношении в Циркумбореальной области. Для детерминации таксонов рода применяются различные методы. В сомнительных случаях допускается применение методов петиолярной анатомии, которые зарекомендовали себя как эффективные для диагностики различных таксонов (Martínez-Cabrera et al., 2009; Ogundare, Saheed, 2012; Akinnubi et al., 2013; Maiti et al., 2016 и др.). Петиолярная анатомия применяется в систематике рода *Populus* (Proshkin, Klimov, 2019). Причем А.К. Скворцов и Н.Б. Беянина (Skvortsov, Belyanina, 2005: 239) отмечали, что “...детальные исследования черешков (именно по всей длине, а не в каком-то одном месте) смогут помочь делу...”.

Наиболее перспективным может быть изучение видов в пределах естественного ареала. *P. tremula* L. (sect. *Populus*) широко распространен в северной Евразии (Svjazeva, 1977; Wühlisch,

2009), в том числе часто встречается в естественных условиях по всему Пермскому краю (Ovesnov, 2007), где формирует чистые осинники, как второстепенная порода отмечается в еловых лесонасаждениях или культивируется как декоративное растение. Детерминация таксонов в комплексе *Populus alba* L. — *Populus tremula* L. — *Populus canescens* (Aiton) Sm., скрещивающихся в местах совместного произрастания (Fussi et al., 2010), представляет определенную сложность как по морфологическим признакам (Prada et al., 2013), так и при использовании молекулярно-генетических методов (Fossati et al., 2004; Isabel et al., 2013).

Цель нашего исследования — выявление характера прохождения проводящих элементов в черешке по всей длине и в главной жилке листа *P. tremula*, естественно произрастающих и культивируемых в г. Перми.

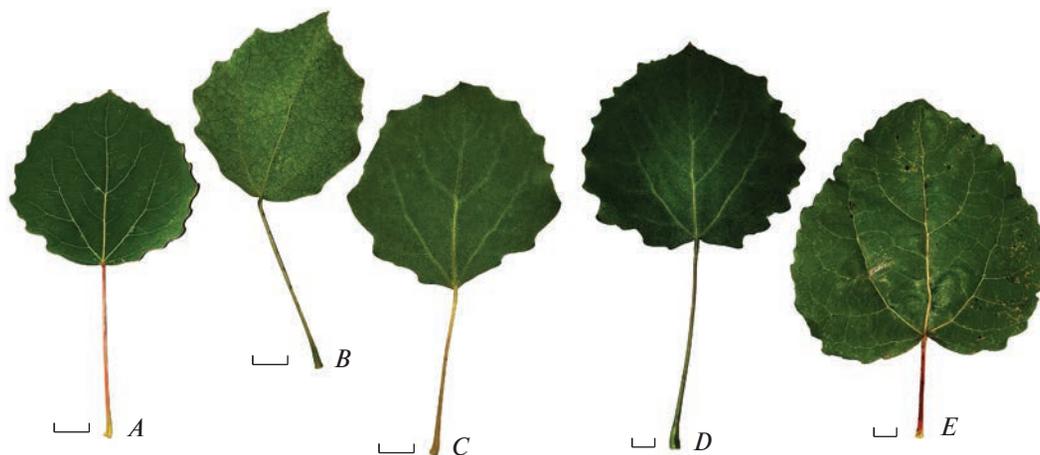


Рис. 1. Разнообразие листьев *Populus tremula* в Перми. *A–D* – на брахибластах многолетних побегов, *E* – на порослевых побегах. Масштабная линейка 1 см.

Fig. 1. The diversity of *Populus tremula* leaves in Perm. *A–D* – on brachiblasts of perennial shoots, *E* – on epicormic shoots. Scale bars 1 cm.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Populus tremula – крупное одноствольное листопадное дерево, которое в условиях лесотундры приобретает кустовидную форму (Smilga, 1986). Растения, произрастающие в Пермском крае, имеют типичную для вида, описанную в литературе морфологию (Котанов, 1936; Bogdanov, 1974; Smilga, 1986). Листья на брахибластах округлые или округло-яйцевидные (рис. 1, *A–D*). Верхушка листовой пластинки округлая, острая или слегка заостренная. Основание сердцевидное или клиновидное.

Опушение на листе чаще отмечается только при его формировании, позднее отсутствует. По данным литературы (Pautov et al., 2005; Fedorova, 2019) в опушении листа *P. tremula* на начальных этапах формирования присутствуют ацикулярные (округлые в поперечном сечении, острые простые) волоски. На изученных нами вполне развитых листьях брахибластов многолетних побегов *P. tremula* волоски не были обнаружены. Край листа городчатый или крупнозубчатый, слегка утолщенный. Листовая пластинка плотная, осенью при опадении не коробится. Черешки сплюснуты с боков, внезапно изогнуты в верхней части, с рядовым расположением механических элементов, легко колеблются на ветру, что снижает ветровую нагрузку на стволы деревьев (Pautov, 2002, 2009), делает растение устойчивым (Kuznetsova, Sotnikova, 2016). У видов *Populus* с уплощенными черешками колебания листьев защищают их от повреждения листогрызущими насекомыми, улучшают освещение в кроне и влияют на температурный режим (Kim et al., 2019).

Листья порослевых побегов (рис. 1, *E*) треугольно-эллиптические, широкояйцевидные или

яйцевидные, значительно крупнее, с сердцевидным основанием и заостренной или притупленной верхушкой. Черешок только слегка сплюснутый. Округлая форма черешка обычно характерна для растений с более крупными листовыми пластинками (Filartiga et al., 2022).

Жилкование у *P. tremula* закрытое пальчато-сетчатое с 1 главной жилкой, от которой через 1–2 мм отходят 2 сильные, а иногда и 2 слабые дополнительные базальные жилки (рис. 2). Все жилки связаны друг с другом в единую сеть анастомозами. В нижней части листовой пластинки, вдоль ее основания нередко проходит более или менее заметная нижняя жилка (комиссура), которая соединяет жилки конечных порядков, направленные к основанию листа.

P. tremula устойчива к загазованности и запыленности, но в стрессовых условиях, под влиянием промышленных газов листья могут уменьшаться, приобретать пятнистость (Smilga, 1986), краевой и точечный некроз, желтеть и высыхать раньше срока (Kuznetsova, Sotnikova, 2016), становиться асимметричными (Zakharov et al., 2001). Симметричность листовых пластинок *Populus* может изменяться под действием негативного влияния экологических факторов (Klevtsova, Mikheev, 2021), а также быть связана с положением листа на побеге и в пространстве (Pautov, 2009).

Нами были изучены листья деревьев *P. tremula*, произрастающие в естественных условиях в г. Перми в долинах р. Малая Ива и Ива, в чистых осинниках в микрорайоне Архирейка (Мотовилихинский район), в подлеске соснового лесонасаждения ООПТ “Закамский бор”, в посадках на придомовых территориях Мотовилихинского района. Листья собирались в июле–августе 2022 г.

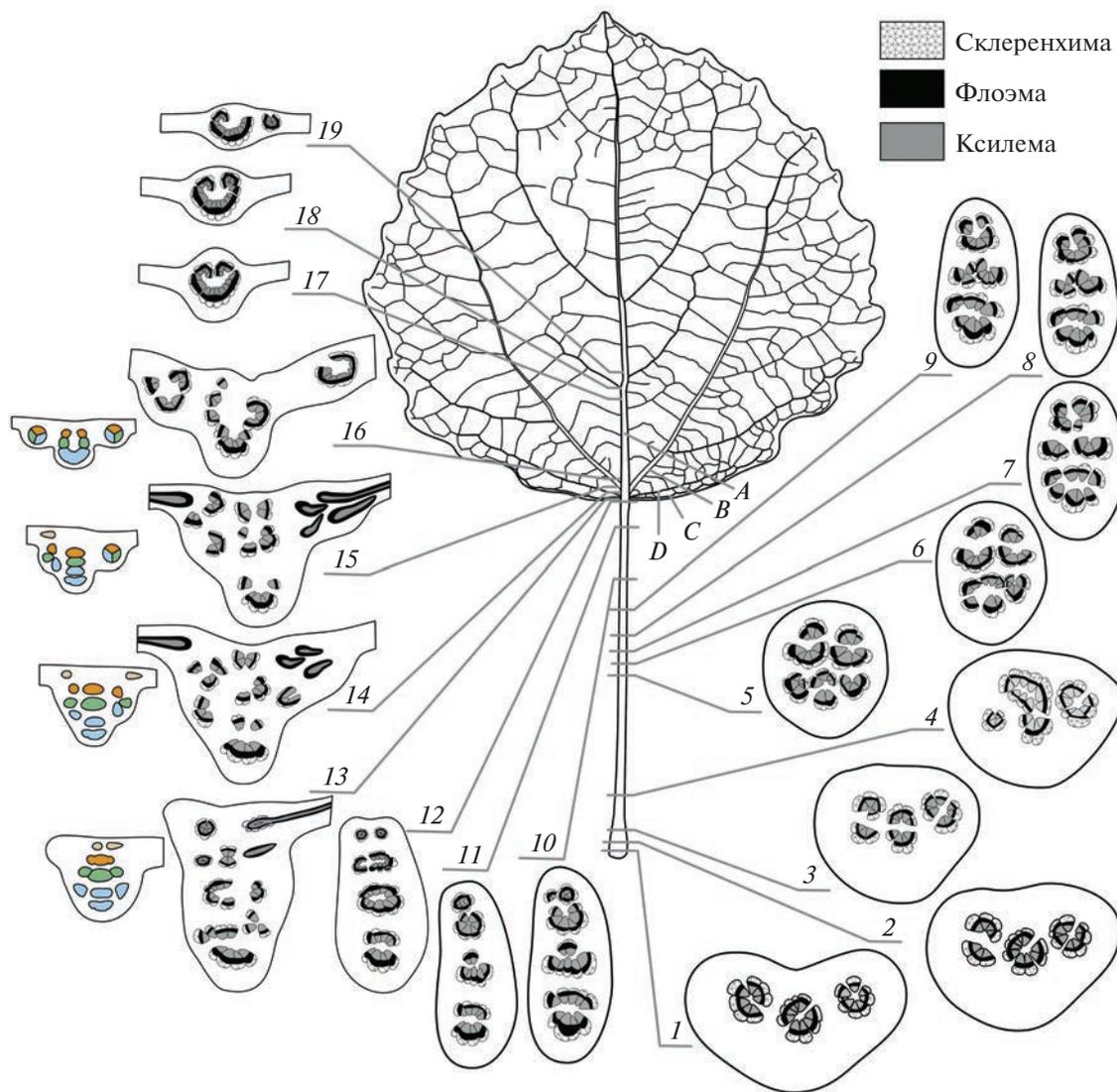


Рис. 2. Последовательные срезы черешков и главной жилки листьев *Populus tremula*. *A* – главная жилка, *B* – сильные дополнительные базальные жилки, *C* – жилка-комиссура, *D* – слабые дополнительные базальные жилки; последовательные срезы черешка: *1* – на расстоянии около $\frac{1}{50}$ от основания черешка, *2* – около $\frac{2}{50}$, *3* – около $\frac{1}{10}$, *4* – около $\frac{2}{10}$, *5* – около $\frac{5}{10}$, *6* – около $\frac{27}{50}$, *7* – около $\frac{6}{10}$, *8* – около $\frac{32}{50}$, *9* – около $\frac{7}{10}$, *10* – около $\frac{8}{10}$, *11* – около $\frac{41}{50}$, *12* – в месте перехода черешка в листовую пластинку; *13–19* – срезы через главную жилку (пояснения в тексте).

Fig. 2. Consecutive sections of petioles and main vein. *A* – main leaf vein, *B* – strong accessory basal veins, *C* – commissura (cross) vein, *D* – weak additional basal veins; successive sections of the petiole: *1* – at a distance of about $\frac{1}{50}$ from the base of the petiole, *2* – about $\frac{2}{50}$, *3* – about $\frac{1}{10}$, *4* – about $\frac{2}{10}$, *5* – about $\frac{5}{10}$, *6* – about $\frac{27}{50}$, *7* – about $\frac{6}{10}$, *8* – about $\frac{32}{50}$, *9* – about $\frac{7}{10}$, *10* – about $\frac{8}{10}$, *11* – about $\frac{41}{50}$, *12* – at the point of transition of the petiole into the leaf blade; *13–19* – sections through the main vein (explanations in the text).

со вполне развитых ветвей брахибластов с хорошо освещенной нижней части кроны. Всего было изучено 40 листьев с 15 деревьев. Дополнительно были изучены 5 листьев с порослевых побегов. У каждого листа описывались форма, основание,

край, верхушка, жилкование листовой пластинки, измерялась длина черешка. Каждый черешок разбивался на отрезки по 0.5 см. Последовательно на каждом отрезке выполнялись анатомические срезы черешков вручную при помощи безопасно-



Рис. 3. Срезы черешка листа на брахибластах многолетних побегов *Populus tremula* на разных высотах. *A* – три группы коллатеральных проводящих пучков на поперечном срезе черешка; *B* – разделение правой группы пучков I уровня; *C*, *D* – одновременное разделение правой и левой групп пучков I уровня; *E* – отделение от центральной группы пучков I уровня группы II уровня; *F* – слияние правой и центральной групп пучков II уровня; *G*, *H*, *I*, *J* – отделение групп III и IV уровней; *K* – разделение группы пучков верхнего уровня на правую и левую в месте перехода черешка в листовую пластинку. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 3. Sections of the leaf petiole on brachiblasts of perennial shoots at different heights. *A* – three groups of collateral conducting bundles on the cross section of the petiole; *B* – separation of the right group of level I bundles; *C*, *D* – simultaneous separation of the right and left groups of level I bundles; *E* – separation from the central group of level II bundles; *F* – fusion of the right and central groups of level II bundles; *G*, *H*, *I*, *J* – separation of groups of III and IV levels; *K* – division of a group of upper-level bundles into right and left at the junction of the petiole into the leaf blade. Scale bars 1 mm.

го лезвия – по 100–300 срезов с одного черешка. У тех же листьев выполнялись от 5 до 15 срезов главной (центральной) жилки листовой пластинки. Изготавливались временные анатомические препараты по традиционным методикам (Prozina, 1960). Наиболее удачные и значимые срезы фотографировались при помощи видеокамеры оптического микроскопа Olympus CX41, подключенной к компьютеру. Фотографии препаратов были сделаны при помощи программы Cell[^]V и обработаны в Adobe Photoshop Elements 2.0. Схемы зарисовывались в программе векторной графики CorelDraw2018 (рис. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Форма поперечного сечения черешка листьев брахибластов меняется на всем протяжении его длины от широкосердцевидной у дистального конца до сильно сплюснутой с боков у листовой пластинки. В средней части черешков почти

округлый. На сделанных последовательно срезах можно проследить перемещение проводящих пучков в черешке и выделить следующие этапы (рис. 2).

1. Из стебля в лист входят 3 группы коллатеральных проводящих пучков: правая, левая и центральная группы I уровня (рис. 4, *A*). В каждой группе проводящих пучков ксилема обращена к центру. Между соседними проводящими пучками на анатомических срезах иногда заметны лучи паренхимы, но чаще ксилема и флоэма соседних проводящих пучков в одной группе почти сливаются в сплошные концентрические кольца. Склеренхима проводящих пучков чаще всего расположена прерывисто тяжами, то есть единого кольца не образует.

2. На расстоянии $\frac{1}{10}$ от основания черешка, от правой и левой группы пучков I уровня одновременно или попеременно сверху (в вертикальной

плоскости) отделяются правая и левая группы II уровня (рис. 2, 2, 3; 4, B, C).

3. На расстоянии от $\frac{1}{10}$ до $\frac{2}{10}$ от центральной группы пучков I уровня отделяется группа II уровня (рис. 2, 3).

Позже, чаще на расстоянии $\frac{2}{10}$ (до $\frac{5}{10}$), группы I уровня сближаются и формируют единое цельное или прерывистое кольцо (рис. 3, G–K).

4а. В некоторых случаях на расстоянии $\frac{2}{10}$ ($\frac{1}{10} - \frac{3}{10}$) центральная группа II уровня сливается с правой (или левой) группой II уровня (3, F; рис. 4, вар. A).

4б. Иногда центральная группа II уровня делится на две равные в горизонтальной плоскости и сливаются попарно с правой и левой группами II уровня (рис. 4, вар. B).

4в. От центральной группы I уровня не всегда отделяется группа II уровня. При этом правая и левая группы II уровня сближаются с центральной группой I уровня и на значительном протяжении идут вместе (рис. 2, 4; 3, E; 4, вар. C).

Позже правая и левая группы II уровня постепенно сближаются у черешков листьев брахибластов и образуют единый комплекс проводящих пучков.

5. На расстоянии $\frac{4}{10}$ ($\frac{2}{10} - \frac{6}{10}$) от группы II уровня отделяется группа III уровня (рис. 2, 5; 6; 3, G).

6. На расстоянии $\frac{5}{10}$ (до $\frac{8}{10}$) от группы III уровня отделяется группа IV уровня (рис. 3, J). У коротких черешков этого может не произойти. Тогда проводящие элементы будут расположены только на 3-х уровнях. От группы IV уровня могут отделяться группы V уровня (рис. 3, H). Это происходит только в длинных черешках у крупных листьев с сердцевидным или округлым основанием и развитым жилкованием листовой пластинки. У менее развитых листьев этого не происходит.

На 5–6 этапах проводящие пучки постепенно разворачиваются друг к другу, образуя при этом группы пучков, расположенных радиально. На более коротких черешках этот процесс остается незавершенным и проводящие пучки на каждом из уровней располагаются послойно.

7. Иногда на расстоянии $\frac{9}{10}$ от группы верхнего (IV или V) уровня кверху (в вертикальной плоскости) отходят одна или две маленькие группы. Они идут в небольшую жилку листа – комиссуру, проходящую по листовой пластинке вдоль основания.

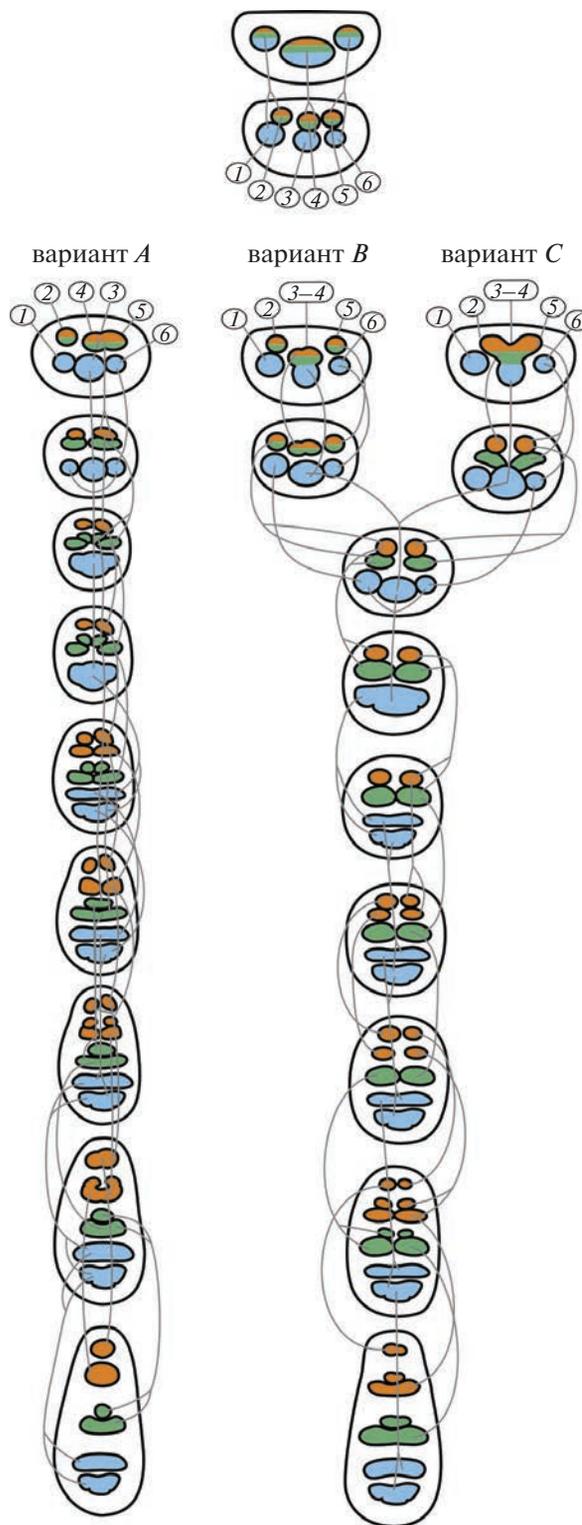


Рис. 4. Схема расположения проводящих пучков по длине черешка листа *Populus tremula*. Проксимальный конец вверх, дистальный – вниз. 1, 3, 6 – левая, центральная и правая группы пучков I уровня; 2, 4, 5 – группы пучков II уровня.

Fig. 4. Arrangement of conducting bundles along the length of the petiole. The proximal end is at the top, the distal end is at the bottom. 1, 3, 6 – left, central and right groups of level I beams; 2, 4, 5 – groups of level II beams.

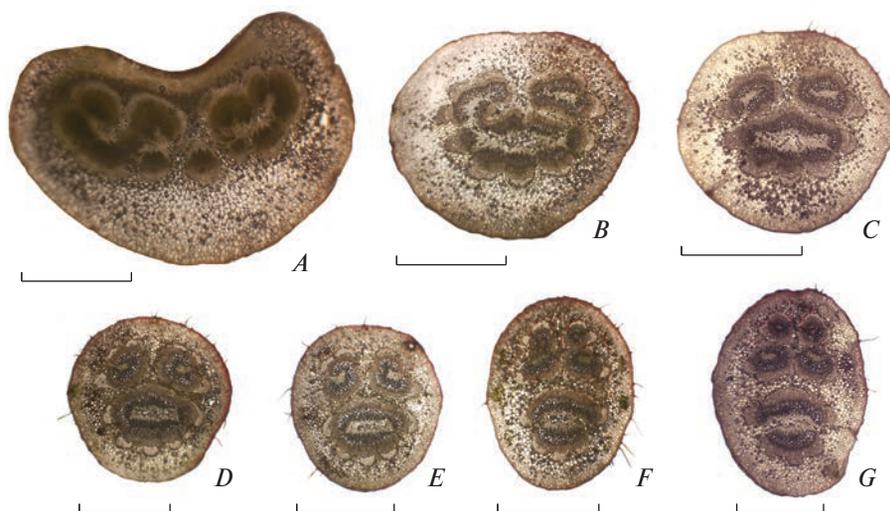


Рис. 5. Последовательность срезов черешка листа порослевого побега *Populus tremula*. *A, B* – отделение групп пучков II уровня в основании черешка; *C, D, E* – срезы в центральной части черешка; *F* – отделение групп пучков III уровня в верхней части черешка; *G* – срез в месте перехода черешка в листовую пластинку. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 5. Sequence of sections of the petiole of the shoot. *A, B* – separation of groups of level II bundles at the base of the petiole; *C, D, E* – sections in the central part of the petiole; *F* – separation of groups of level III bundles in the upper part of the petiole; *G* – section at the junction of the petiole into the leaf blade. Scale bars 1 mm.

8. В месте перехода черешка в листовую пластинку или на несколько миллиметров ниже группы проводящих пучков верхнего уровня разделяются на две – правую и левую (рис. 3, *K*). При этом черешок на поперечном сечении расширяется, становится плоским сверху (рис. 2, *12*).

В главной жилке листовой пластинки проводящие пучки перемещаются следующим образом:

9. Группы проводящих пучков верхнего IV (если V отсутствует) уровня попеременно или одновременно расходятся в слабые дополнительные базальные жилки листовой пластинки (рис. 2, *13, 14*).

10. Группы III, II и I уровней распадаются на отдельные проводящие пучки. Часть пучков от каждого из уровней движется латерально к периферии и объединяются в общие тяжи с правой и левой стороны (рис. 2, *13–15*).

11. Общие тяжи из латеральных проводящих пучков III, II и I уровней отходят в сильные дополнительные базальные жилки. Центральные части групп проводящих пучков III, II и I уровней объединяются в общий тяж, который входит в главную жилку (рис. 2, *16*).

12. От общего тяжа главной жилки листа попеременно, то слева, то справа, отделяются группы проводящих пучков, которые идут в жилки 2 порядка, отходящие от главной жилки (рис. 2, *18, 19*).

На листьях брахибластов на расстоянии около 1 см ($\frac{8}{10} - \frac{9}{10}$) от листовой пластинки черешок сильно уплощен. Все проводящие элементы расположены в 4 или 5 уровней один под другим. Ча-

ще всего, у достаточно длинных черешков, проводящие пучки на каждом уровне собраны радиально, лежат плотно друг к другу или отделены участками паренхимы.

В листьях брахибластов, несмотря на наличие некоторой индивидуальной изменчивости, можно выделить три основных варианта перемещения проводящих пучков в черешке, показанных на схеме (рис. 4). Вариант В – симметричный. В нем центральная группа пучков I уровня разделяется на 2 группы пучков II уровня. В этом случае пучки движутся независимо и разделены заметным слоем паренхимы черешка. В варианте С разделения центральной группы I уровня, правой и левой групп II уровня не происходит. В варианте А в расположении проводящих пучков в центральной части черешка заметна асимметрия. Причем листья с асимметричной листовой пластинкой могут иметь симметричное расположение проводящих элементов в черешке и наоборот. Наличие или отсутствие связи требует дополнительных отдельных исследований.

Для порослевых побегов на расстоянии в 1 см от листовой пластинки характерен слабо сплюснутый в верхней части черешок с высокоаркообразным (high-arched type) типом расположения проводящих пучков, который характерен для секции *Tacamahaca* (Proshkin, Klimov, 2019). В черешках листьев порослевых побегов проводящие пучки II и III уровней, расположенные в правой и левой части черешка, не сливаются в группы (рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в результате исследования сведения дополняют имеющийся массив данных о морфологии, гистологии, цитологии листьев тополей и не противоречат имеющимся в литературе (Pautov, 2002, 2009; Filartiga et al., 2022 и мн. др.). Использование этих сведений для детерминации близкородственных таксонов требует детального исследования всего комплекса видов в пределах природного и культурного ареалов.

В листьях брахихластов *Populus tremula* обнаружено три основных варианта перемещения проводящих пучков в черешке, среди которых выделяется два симметричных и асимметричный. Каких-либо существенных отличий в анатомическом строении черешков *P. tremula* у растений, произрастающих в культуре и в естественных условиях, не выявлено. Стрессовые условия городской среды не оказывают принципиального влияния на расположение проводящих тканей в черешке на всем его протяжении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akinnubi F.M., Akinloye A.J., Oladipo O.T. 2013. Petiole anatomy of some species of Asteraceae in southwest Nigeria. — African Journal of Plant Science. 7 (12): 608–612.
<https://doi.org/10.5897/AJPS2013.1115>
- [Bogdanov] Богданов П.Л. 1974. Дендрология. М. 240 с.
- [Fedorova] Федорова Т.А. 2019. Микроморфология листьев тополей секции *Populus* для их диагностики, систематики и филогении. — В кн.: Вестн. Тул. гос. ун-та. Межрегион. науч. конф. “Изучение и сохранение биоразнообразия Тульской области и сопредельных регионов Российской Федерации”. Тула. С. 41–45.
- Filartiga A.L., Klimeš A., Altman J., Nobis M.P., Crivellaro A., Schweingruber F., Doležal J. 2022. Comparative anatomy of leaf petioles in temperate trees and shrubs. — Ann. Bot. 129 (5): 567–582.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcac014>
- Fossati T., Patrignani G., Zapelli I., Sabatti M., Sala F., Castiglione S. 2004. Development of molecular markers to assess the level of introgression of *Populus tremula* into *P. alba*. — Plant Breeding. 123 (4): 382–385.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.00979.x>
- Fussi B., Lexer C., Heinze B. 2010. Phylogeography of *Populus alba* (L.) and *Populus tremula* (L.) in Central Europe: secondary contact and hybridisation during recolonisation from disconnected refugia. — Tree Genetics and Genomes. 6: 439–450.
<https://doi.org/10.1007/s11295-009-0262-5>
- Isabel N., Lamothe M., Thompson S.L. 2013. A second-generation diagnostic single nucleotide polymorphism (SNP)-based assay, optimized to distinguish among eight poplar (*Populus* L.) species and their early hybrids. — Tree Genetics and Genomes. 9: 621–626.
<https://doi.org/10.1007/s11295-012-0569-5>
- Kim N., Makar M., Osleger A., Shenouda J. 2019. The adaptive value of leaf quaking in *Populus tremuloides*. — CEC Research. 3 (2): 1–7.
<https://doi.org/10.21973/N3BM10>
- [Klevtsova, Mikheev] Клевцова М.А., Михеев А.А. 2021. Изменение морфометрических параметров листовых пластинок *Populus italica* (Du Roi) Moench под влиянием эмиссии загрязняющих веществ промышленных предприятий. — Региональные гео-системы. 45 (4): 558–575.
<https://doi.org/10.52575/2712-7443-2021-45-4-558-575>
- [Komarov] Комаров В.Л. 1936. Род 357. Тополь — *Populus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л. С. 216–242.
- [Kuznetsova, Sotnikova] Кузнецова А.С., Сотникова Е.В. 2016. Биоиндикационные показатели стабильности развития листовой пластинки *Populus tremula* в условиях воздействия транспортных потоков. — Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 3: 45–51.
- Maiti R., Rodriguez H.G., Manue J.J., Diaz J.C., Alej H., Tijerina rD., Kumari C.A. 2016. Comparative Petiole Anatomy of 36 Woody Plant Species in Northeastern Mexico and its Significance in Taxonomy and Adaptation. — International Journal of Bio-resource and Stress Management. 7 (3): 350–360.
<https://doi.org/10.23910/IJBSM/2016.7.3.1534>
- Martínez-Cabrera D., Terrazas T., Ochoterena H. 2009. Foliar and Petiole Anatomy of Tribe Hamelieae and Other Rubiaceae. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 96 (1): 133–145.
<https://doi.org/10.3417/2006196>
- [Nikitin, Papkova] Никитин А.А., Папкина И.А. 1982. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л. 768 с.
- Ogundare C., Saheed S. 2012. Foliar epidermal characters and petiole anatomy of four species of *Citrus* L. (Rutaceae) in Southwestern Nigeria. — Bangladesh Journal of Plant Taxonomy. 19 (1): 25–31.
<https://doi.org/10.3329/bjpt.v19i1.10938>
- [Ovesnov] Овеснов С.А. 2007. Род 2. *Populus* L. — Тополь. — В кн.: Иллюстрированный определитель растений Пермского края. Пермь. С. 301–303.
- [Pautov] Паутов А.А. 2002. Структура листа в эволюции тополей. СПб.: Изд-во СПбГУ. 164 с.
- [Pautov] Паутов А.А. 2009. Закономерности филмогенеза вегетативных органов растений. СПб. 220 с.
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Крылова Е.Г., Васильева В.А., Паутова З.А. 2005. Этапы формирования складчатого микрорельефа поверхности листа *Populus tremula* L. (Salicaceae Mirb.). — Вестн. Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. 4. С. 3–8.
- Prada A., Hidalgo E., Tranque P., Francisco J., Bellera M., Cubero D., Santos del Blanco L., González-Martínez S., Macaya-Sanz D., Herreros R., Martín E., Lucas A. 2013. La diversidad genética en el manejo de *Populus* spp.: lo esencial es invisible a los ojos. — In: 6 Congreso Forestal Español. P. 2–14.

- Proshkin B., Klimov A. 2019. Using petiole anatomy to identify hybrids between and species of *Populus* sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. — *Turczaninowia*. 22 (3): 80–90.
<https://doi.org/http://turczaninowia.asu.ru>
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.3.3>
- [Prozina] Прозина М.Н. 1960. Ботаническая микротехника. М. 207 с.
- [Skvortsov, Belyanina] Скворцов А.К., Белянина Н.Б. 2005. Васкуляризация черешка тополей как таксономический признак. — Бюл. Гл. бот. сада. 189: 235–239.
- [Smilga] Смилга Я.Я. 1986. Осина. Вильнюс. 230 с.
- [Svjazeva] Связева О.А. 1977. *Populus tremula* L. — Осина. — В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л. С. 84–85.
- Wühlisch von G. 2009. Eurasian aspen (*Populus tremula*). EUFORGEN Technical Guidelines for Genetic Conservation and Use. Braunschweig. 6 p.
- [Zakharov et al.] Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. 2001. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях. — Онтогенез. 32 (6): 40–421.

ANATOMICAL STRUCTURE OF THE CONDUCTING SYSTEM OF THE *POPULUS TREMULA* (SALICACEAE) LEAF

N. A. Molganova^{a,*} and S. A. Ovesnov^{b,**}

^aPerm State Agro-Technological University named after academician D.N. Pryanishnikov
 Petropavlovskaya Str., 23, Perm, 614990, Russia

^bPerm State National Research University
 Bukireva Str., 15, Perm, 614068, Russia

*e-mail: molganova@mail.ru

**e-mail: OvesnovSA@yandex.ru

A study of the conductive elements arrangement throughout the petiole length and in the midrib of the *Populus tremula* leaves was carried out. The plants growing wild in Perm and artificially planted in residential areas were studied. It was found that the shape of the petiole cross-section varies throughout its length from broadly heart-shaped (at the distal end) to strongly flattened laterally (at the leaf blade). In the middle part, the petiole is almost rounded. Three groups of collateral conducting bundles enter the petiole, where they re-group to be arranged at 4–5 levels. The additional basal veins of the leaf blade include lateral parts of the groups of bundles of the levels I, II and III. At a distance of about 1 cm from the base of the leaf blade, the leaves of brachyblast have conducting bundles arranged following a linear type. The division of groups of conducting bundles is carried out symmetrically or asymmetrically. The leaves with an asymmetric leaf blade can have both symmetrical and asymmetrical arrangement of conductive elements. There were no significant differences in the anatomical structure of *P. tremula* petioles between the plants growing in culture and in wild. Stress conditions of the urban environment do not have a fundamental effect on the location of conductive tissues in the petiole throughout its length.

Keywords: *Populus tremula*, petiolar anatomy, leaf petiole

REFERENCES

- Akinnubi F.M., Akinloye A.J., Oladipo O.T. 2013. Petiole anatomy of some species of Asteraceae in southwest Nigeria. — *African Journal of Plant Science*. 7 (12): 608–612.
<https://doi.org/10.5897/AJPS2013.1115>
- Banayev Ye.V., Shishkin S.V., Voronkova M.S., Belanova A.P., Tomoshevich M.A. 2017. Morphological and biochemical features of *Populus × canescens* in natural populations of the Altai region. — *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 8 (154): 90–97 (In Russ.).
- Bogdanov P.L. 1974. *Dendrologiya* [Dendrology]. Moscow. 240 p. (In Russ.).
- Fedorova T.A. 2019. Mikromorfologiya list'ev topolej sektsii *Populus* dlya ikh diagnostiki, sistematiki i filogenii [Micromorphology of poplar leaves of the *Populus* section for their diagnostics, systematics and phylogeny]. — In: *Vestnik Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Mezhhregional'naya nauchnaya konferentsiya "Izuchenie i sokhranenie bioraznoobraziya Tul'skoy oblasti i sopredel'nykh regionov Rossiyskoy Federatsii"*. Tula. P. 41–45 (In Russ.).
- Filartiga A.L., Klimeš A., Altman J., Nobis M.P., Crivellaro A., Schweingruber F., Doležal J. 2022. Comparative anatomy of leaf petioles in temperate trees and shrubs. — *Ann. Bot.* 129 (5): 567–582.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcac014>
- Fossati T., Patrignani G., Zapelli I., Sabatti M., Sala F., Castiglione S. 2004. Development of molecular markers to assess the level of introgression of *Populus tremula* into *P. alba*. — *Plant Breeding*. 123 (4): 382–385.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.00979.x>
- Fussi B., Lexer C., Heinze B. 2010. Phylogeography of *Populus alba* (L.) and *Populus tremula* (L.) in Central Europe: secondary contact and hybridisation during recolonisation from disconnected refugia. — *Tree Genet-*

- tics and Genomes. 6: 439–450.
<https://doi.org/10.1007/s11295-009-0262-5>
- Isabel N., Lamothe M., Thompson S.L. 2013. A second-generation diagnostic single nucleotide polymorphism (SNP)-based assay, optimized to distinguish among eight poplar (*Populus* L.) species and their early hybrids. — *Tree Genetics and Genomes*. 9: 621–626.
<https://doi.org/10.1007/s11295-012-0569-5>
- Kim N., Makar M., Osleger A., Shenouda J. 2019. The adaptive value of leaf quaking in *Populus tremuloides*. — *CEC Research*. 3 (2): 1–7.
<https://doi.org/10.21973/N3BM10>
- Klevtsova M.A., Mikheev A.A. 2021. The Change in the Morphometric Parameters of Leaves *Populus italica* (Du Roi) Moench Under the Influence of Emissions of Pollutants of Industrial Enterprises. — *Regional geosystems*. 45 (4): 558–575 (In Russ.).
<https://doi.org/10.52575/2712-7443-2021-45-4-558-575>
- Komarov V.L. 1936. Rod. 357. Topol' — *Populus* L. — In: *Flora URSS*. Vol. 5. Moscow; Leningrad. P. 216–242 (In Russ.).
- Kupriyanova E.A. 2020. Sravnitel'noe farmakognosticheskoe issledovanie predstaviteley roda topol' (*Populus* L.) [Comparative pharmacognostic study of representatives of the genus poplar (*Populus* L.)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Samara. 18 p. (In Russ.).
- Kuznetsova A.S., Sotnikova E.V. 2016. Bioindicative indicators of stability of *Populus tremula* leaf blades under the impact of traffic flow. — *Vestnik Rossiyskogo universiteta druzhby narodov. Ser. Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti*. 3: 45–51 (In Russ.).
- Maiti R., Rodriguez H.G., Manue J.J., Diaz J.C., Alej H., Tijerina rD., Kumari C.A. 2016. Comparative Petiole Anatomy of 36 Woody Plant Species in Northeastern Mexico and its Significance in Taxonomy and Adaptation. — *International Journal of Bio-resource and Stress Management*. 7 (3): 350–360.
<https://doi.org/10.23910/IJBSM/2016.7.3.1534>
- Martínez-Cabrera D., Terrazas T., Ochoterena H. 2009. Foliar and Petiole Anatomy of Tribe Hamelieae and Other Rubiaceae. — *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 96 (1): 133–145.
<https://doi.org/10.3417/2006196>
- Nikitin A.A., Papkova I.A. 1982. Anatomicheskiy atlas poleznykh i nekotorykh yadovitykh rasteniy [Anatomical atlas of useful and some poisonous plants]. Leningrad. 768 p. (In Russ.).
- Ogundare C., Saheed S. 2012. Foliar epidermal characters and petiole anatomy of four species of *Citrus* L. (Rutaceae) in Southwestern Nigeria. — *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*. 19 (1): 25–31.
<https://doi.org/10.3329/bjpt.v19i1.10938>
- Ovesnov S.A. 2007. Rod. 2. *Populus* L. — Topol'. — In: *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Permskogo kraja* [Illustrated determinant of plants of the Perm Region]. Perm. P. 301–303. (In Russ.).
- Pautov A.A. 2002. Struktura lista v evolyutsii topoley [Leaf structure in poplar evolution]. St. Petersburg. 164 p. (In Russ.).
- Pautov A.A. 2009. Zakonomernosti filomorfogeneza vegetativnykh organov rasteniy [Regularities of phylomorphogenesis of vegetative organs of plants]. St. Petersburg. 220 p. (In Russ.).
- Pautov A.A., Krylova E.G., Vasil'eva V.A., Pautova Z.A. 2005. Stages of formation of the folded microrelief development on leaf surface of *Populus tremula* L. (Salicaceae Mirb.). — *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya*. 4: 3–8 (In Russ.).
- Prada A., Hidalgo E., Tranque P., Francisco J., Bellera M., Cubero D., Santos del Blanco L., González-Martínez S., Macaya-Sanz D., Herreros R., Martín E., Lucas A. 2013. La diversidad genética en el manejo de *Populus* spp.: lo esencial es invisible a los ojos. — In: *6 Congreso Forestal Espanol*. P. 2–14.
- Proshkin B., Klimov A. 2019. Using petiole anatomy to identify hybrids between and species of *Populus* sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. — *Turczaninowia*. 22(3): 80–90.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.3.3>
<http://turczaninowia.asu.ru>
- Prozina M.N. 1960. Botanicheskaya mikrotekhnika [Botanical microtechnics]. Moscow. 207 p. (In Russ.).
- Skvortsov A.K., Belyanina N.B. 2005. Petiole vascularization in poplars as a taxonomical character. — *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 189: 235–239 (In Russ.).
- Smilga Ya.Ya. 1986. Osina [Aspen]. Vil'nyus. 230 p. (In Russ.).
- Svjazeva O.A. 1977. *Populus tremula* L. — Osina. — In: *Areographia arborum fruticumque URSS*. Vol. 1. Leningrad. P. 84–85 (In Russ.).
- Wühlisch von G. 2009. Eurasian aspen (*Populus tremula*). EUFORGEN Technical Guidelines for Genetic Conservation and Use. Braunschweig. 6 p.
- Zakharov V.M., Zhdanova N.P., Kirik E.F., Shkil' F.N. 2001. Ontogenesis and population: evaluation of developmental stability in natural populations. — *Russian Journal of Developmental Biology*. 32 (6): 336–351.