УДК 581.84:582.623.2 DOI 10.63874/2218-0311-2026-1-44-56

Наталья Валерьевна Шкуратова
канд. биол. наук, доц., доц. каф. биологических и химических технологий
Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина
Natalia Shkuratova
Candidate of Biological Sciences, Associate Professor,
Associate Professor of the Department of Biological and Chemical Technologies
of Brest State A. S. Pushkin University
e-mail: schkuratova_n@tut.by

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *Populus diversifolia* SCHRENK. И *Populus bolleana* Lauche. (*Salicaceae* Mirb.) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

Изучены особенности анатомического строения листовой пластинки, черешка листа и однолетнего стебля Populus diversifolia Schrenk. *и Populus bolleana* Lauche., *характеризующие их систематическое положение. Качественные признаки анатомии черешка и ксилемы стебля подчеркивают принадлежность исследованных видов к роду* Populus L. *Для оценки принадлежности видов к подроду наиболее существенно применение в качестве диагностических признаков особенностей строения листовой пластинки. Диагностика на уровне вида наиболее эффективна на основе комплекса анатомических признаков листа и коры однолетнего стебля.*

Ключевые слова: *Populus, род, подрод, вид, анатомическое строение, листовая пластинка, черешок, стебель, кора, ксилема, диагностический признак.*

Features of Anatomy of Vegetative Organs Populus diversifolia SCHRENK. *and Populus bolleana* Lauche. *(Salicaceae* Mirb.*) in Connection with Systematic Position*

The features of the anatomical structure of the leaf blade, leaf petiole, and annual stem of Populus diversifolia Schrenk. and Populus bolleana Lauche., which characterize their systematic position, have been studied. The qualitative features of the anatomy of the leaf petiole and stem xylem emphasize the belonging of the studied species to the genus Populus L. To assess the belonging of species to a subgenus, it is most important to use the features of the leaf blade structure as diagnostic criteria. Diagnosis at the species level is most effective based on a combination of anatomical features of the leaf and the bark of the annual stem.

Key words: *Populus, genus, subgenus, species, anatomical structure, leaf blade, petiole, stem, bark, xylem, diagnostic feature.*

Введение

Представителям каждой естественной группы организмов свойственна специфическая для нее системная организация [1]. В связи с этим анатомическая структура, сложившаяся в процессе эволюции, является той основой, которая определяет возможные дальнейшие структурные изменения, обусловленные адаптацией организмов к условиям обитания.

Род *Populus* L. отделился от родственного рода *Salix* L. в позднем мелу на территории Восточной Азии, откуда представители рода впоследствии распространились в Северную Америку, Европу и Северную Африку. В семействе *Salicaceae* Mirb. род *Populus* считается самым примитивным [2]. *Populus* включает три подрода и 7 естественных групп, которым исследователями придается систематический ранг подродов, секций или рядов [3; 4]. В структуре рода *Populus* не позднее раннего палеоцена выделились группы *Turanga* Bye и *Albidae* Dode, которые являются реликтами Мадреанско-Тетисовой флористической области [5].

Цель исследования – установить особенности анатомического строения листовой пластинки, черешка листа и стебля *Populus diversifolia* Schrenk. и *Populus bolleana* Lauche., характеризующие их систематическое положение.

Материалы и методы исследования

Populus diversifolia Schrenk. – представитель малочисленного подрода *Turanga*. Туранговые тополя – небольшие деревья, внешне напоминающие осину, но с более рыхлой кроной. От остальных тополей туранги отличаются симподиальным нарастанием ствола, как у ив, и опадающим к созреванию коробочек околоцветником. У *Populus diversifolia*, как и у других видов подрода, резко отличаются по форме листья порослевых побегов и побегов в старой части кроны [2; 3; 6]. С наступлением знойного периода в наиболее сухих местообитаниях туранговые тополя сбрасывают часть листьев. Корневая система туранг хорошо развита, сильно разветвлена на уровне грунтовых вод. Вид размножается семенами и корневыми отпрысками, но дает отрицательные результаты при размножении черенками [7].

Populus diversifolia произрастает в тугаях Средней Азии, поселяется на песках или вдоль рек отдельными деревьями и группами. Туранги хорошо переносят поверхностное засоление и сухость воздуха [2; 6]. В соответствии с категориями, принятыми Комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы и природных ресурсов, *Populus diversifolia* рассматривается как редкий, реликтовый вид семейства *Salicaceae* с сокращающимся ареалом [4].

Populus bolleana Lauche. – представитель подрода *Leuce*, секции *Albidae*. Дерево отличается узкой колонновидной кроной. Ствол сильно сбежистый, в нижней части крупно угловатый. Листья крупные, кожистые, на нижней поверхности – войлочно-опушенные. На удлиненных побегах листья неглубоко 5–7-лопастные, на укороченных – эллиптически-округлые, угловатые. Тополь развивает мощную корневую систему. Растет быстро, особенно в условиях орошения. Засухоустойчив, солеустойчив, сравнительно зимостоек. Вид естественно произрастает в долинах и предгорьях Средней Азии, где распространяется вдоль рек [3; 6; 8].

Таким образом, оба рассматриваемых вида являются светолюбивыми, довольно засухоустойчивыми деревьями, которые используются в полезащитном лесоразведении, для укрепления склонов и песков в полупустынных условиях, а также характеризуются рядом ксероморфных признаков.

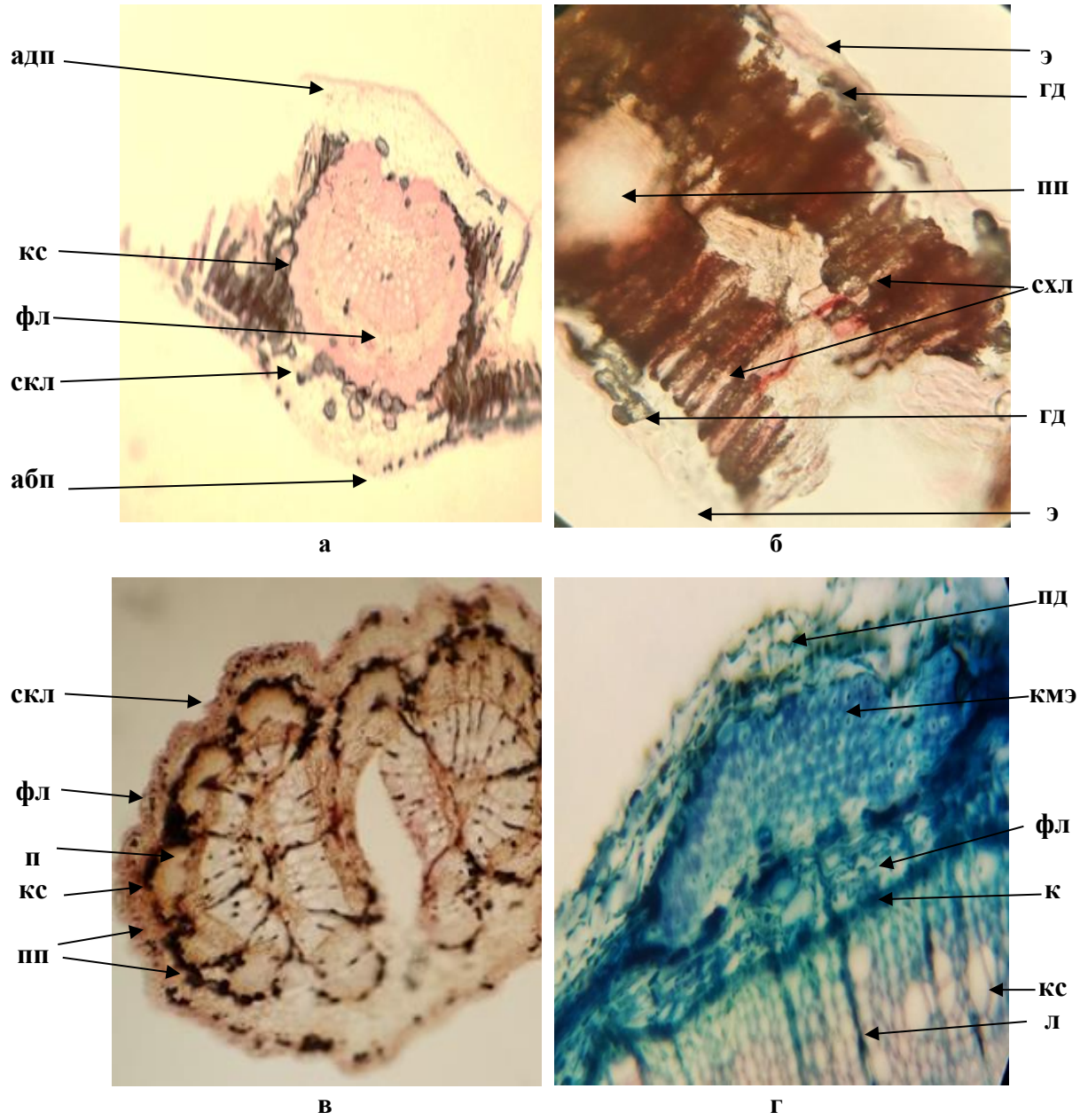
Материал для исследования получен из естественных местообитаний видов на территории Дашогузского велаята, расположенного в северной части Туркменистана. Для исследования использовались образцы стеблей и листьев, достигшие дефинитивного состояния. Отбирали образцы с одновозрастных особей, произрастающих в сходных условиях. Образцы листьев фиксировали в 96 %-ом этиловом спирте, образцы стеблей – в смеси этилового спирта и глицерина (1 : 1).

Из зафиксированных образцов однолетних стеблей и листьев с помощью микротома с замораживающим столиком (стебель, черешок) или лезвием от руки (листовая пластинка) изготавливали срезы. Из полученных срезов готовили постоянные препараты по методике, общепринятой в анатомии растений [9].

Окрашивание осуществляли регрессивным методом. Срезы выдерживали в сафранине не менее 30 мин., затем промывали водой и помещали на предметное стекло, где проводили дальнейшее окрашивание. На срезы пипеткой наносили метиленовый синий и выдерживали в нем 1–2 мин. Далее срезы поочередно проводили через 50 %-й, 75 %-й и 96 %-й спирт, выдерживая в каждом несколько минут и убирая фильтровальной бумагой. Для просветления интенсивно окрашенные срезы помещали в раствор карболксилола, а затем в ксилол. На прокрашенные и обезвоженные срезы наносили канадский бальзам, после чего закрывали покровным стеклом [9; 10]. Анатомический анализ осуществляли на световых микроскопах «Микромед-1». Фотографирование осуществляли на микроскопе с цифровой фотонасадкой «Альтами Био 1Т». Измерение структур выполняли при помощи винтового окуляр-микрометра «МОВ-1-15».

Результаты и их обсуждение

Populus diversifolia. *Листовая пластинка Populus diversifolia* плотная, ее толщина достигает до 300–330 мкм (рисунок 1 а).



а – листовая пластинка в области главной жилки на поперечном срезе;
б – листовая пластинка на поперечном срезе; в – черешок на поперечном срезе;
г – однолетний стебель на поперечном срезе; абп – абаксиальная поверхность;
адп – адаксиальная поверхность; гд – гиподерма; к – камбий; кмэ – механическое кольцо; кс – ксилема;
л – лучи; п – паренхима; пд – перидерма; пп – проводящий пучек; скл – склеренхима;
схл – столбчатая хлоренхима; фл – флоэма; э – эпидерма

Рисунок 1 – Анатомическое строение *Populus diversifolia*

Листья *Populus diversifolia* покрыты кутикулой и мелкоклеточной однослойной эпидермой. Клетки эпидермы имеют равные радиальные и тангентальные размеры, а наружная антиклинальная стенка куполообразно вытянута. Под эпидермой на адаксиальной и абаксиальной поверхностях листа залегает гиподерма. Клетки гиподермы

с утолщенными оболочками, что одновременно усиливает прочность листа и защищает от излишнего испарения. Хлоренхима листа изолатеральная, поскольку вне проводящей жилки столбчатый мезофилл располагается на обеих сторонах листа. Насчитывается по два слоя клеток столбчатого мезофилла на каждой поверхности (рисунок 1 б). В области средней жилки под гиподермой залегает от 2 до 4 слоев колленхиматозной паренхимы, сложенной крупными клетками с уголковым утолщением. Проводящая жилка представлена коллатеральным проводящим пучком, в котором флоэма обращена к абаксиальной поверхности. Проводящие пучки армированы склеренхимными волокнами в виде шапковидных групп на обеих поверхностях пучка. На абаксиальной поверхности, со стороны флоэмы, группа волокон более многочисленная.

Черешок на поперечном сечении *Populus diversifolia* овальный, несколько сжат с латеральных сторон. На адаксиальной поверхности слабо выражен желобок. Эпидерма однослойная, покрыта мощным слоем кутикулы. Поверхность черешка крупно волнистая. Эпидермальные клетки имеют квадратно-округлые полости. Наружная тангентальная стенка эпидермальных клеток утолщена, выгнута кнаружи. Субэпидермально располагаются 4–5 слоев колленхимы пластинчато-уголкового типа. Залегающая глубже основная паренхима образована однородными клетками, диаметр которых в 1,5 – 2 раза больше клеток колленхимы. Сложение ткани рыхлое, хорошо различимы межклетники. Клетки основной паренхимы тонкостенные, округлые на поперечном сечении. В паренхиме присутствуют кристаллы оксалата кальция в виде ромбоидов.

Проводящая система в средней части черешка представлена двумя кольцами, насчитывающими по 10–12 закрытых коллатеральных пучков, расположенных плотно друг к другу (рисунок 1 в). Такой тип проводящей системы можно оценить как дискретный [11]. Склеренхима образует шапковидные группы, располагающиеся напротив пучков. Сердцевинные лучи 2–3-рядные. Количество ситовидных трубок во флоэме примерно равно аксиальной паренхиме. Ситовидные трубки округлые в поперечном сечении. Элементы флоэмы не образуют ряды, они расположены диффузно. В ксилеме сосуды располагаются четкими радиальными рядами.

Однолетний стебель Populus diversifolia к концу вегетативного сезона уже не имеет эпидермы, т. к. в связи с заложением перидермы эпидерма сшелушивается (рисунок 1 г). Ширина коры составляет 170–210 мкм. Перидерма состоит из феллемы и феллогена, феллодерма отсутствует. На удлиненных побегах с волнистой поверхностью феллема насчитывает 2–5 слоев клеток, на укороченных побегах количество слоев большее – до 10–12. Феллема гомогенная, все ее клетки без содержимого, с тонкими извилистыми стенками. Радиальный размер клеток феллемы примерно равен радиальному, поэтому поперечное сечение клеток практически квадратное и клетки образуют радиальные ряды.

Перидерму подстилает тонкостенная колленхима. В удлиненных побегах насчитывается до 5 слоев клеток колленхимы, а в укороченных – 2–3 слоя. Под колленхимой залегает паренхима первичной коры. Ее доля мала: в среднем 2–3 слоя клеток, в укороченных побегах – 5–6 слоев. Ткань гомогенная. Клетки овальные на поперечном сечении, тангентальный размер больше радиального, в 1,5–2 раза крупнее клеток колленхимы. В клетках присутствуют кристаллы оксалата кальция в виде друз и ромбоиды. Ромбоиды формируют кристаллоносную обкладку у групп механических элементов.

Кольцо первичных механических элементов прерывистое, гетерогенное. Механическое кольцо состоит из овальных и эллиптических ориентированных по окружности стебля групп механических волокон и неопределенной формы брахисклереидных групп, отделенных друг от друга паренхимой. В группах насчитывается до 40–50 штук механических волокон. Волокна узкопросветные. Склереидные группы малочисленные (от 1-2 до 5-6 штук) и встречаются только на отдельных участках.

Зона флоэмы узкая, насчитывает 5–6 слоев клеток. В составе флоэмы проводящие, паренхимные, механические элементы. Преобладают проводящие элементы,

которые распределены четкими радиальными рядами. Поперечное сечение ситовидных трубок узко-прямоугольное, тангентальный размер превышает радиальный. Флоэмные лучи гетерогенные, 1–2-рядные.

Вторичная ксилема рассеянно-сосудистого типа. Годичный слой более или менее однороден по строению. Сосуды более или менее овальные на поперечном сечении, ориентированы по радиусу стебля. Диаметр сосудов – 18–24 мкм.

Во внутренней зоне соответствующей ранней древесине, радиальные размеры широкопросветных сосудов на четверть превышают таковые внутренней и периферической зоны годичного прироста. Много волокон либриформа. Ксилемные лучи узкие, гомогенные, однорядные. Первичная ксилема насчитывает 5–6 слоев клеток и окружает сердцевину. Паренхима сердцевины гомогенная, тонкостенная, рыхлосложенная, с межклетниками. В клетках сердцевины присутствуют друзы оксалата кальция.

Таким образом, у *Populus diversifolia* листовая пластинка изолатеральная и содержит двухсторонюю гиподерму; в черешке проводящая система кольцевая дискретного типа; в коре однолетнего стебля последовательно размещены перидерма, колленхима, гомогенная паренхима первичной коры, гетерогенное прерывистое кольцо первичных механических элементов, узкая зона вторичной флоэмы; ксилема рассеяно-сосудистого типа; клетки паренхимы первичной коры, флоэмы и сердцевины содержат кристаллы оксалата кальция.

Populus bolleana. Лист *Populus bolleana* имеет сильно выдающуюся среднюю жилку с мощно развитой паренхимой на абаксиальной поверхности. Толщина листовой пластинки значительно меньше (120–200 мкм) ее дорсовентрального размера в области средней жилки (рисунок 2 а). Эпидерма однослойная, покрыта кутикулой.

В области средней жилки под эпидермой находится многослойная колленхиматозная паренхима из более-менее округлых клеток с уголковым утолщением стенок (на адаксиальной поверхности ее клеток 5–6 слоев, на абаксиальной – вдвое большее). Проводящая система средней жилки дуговидная на поперечном сечении, коллатерального типа, армирована многочисленными дуговидными группами волокон.

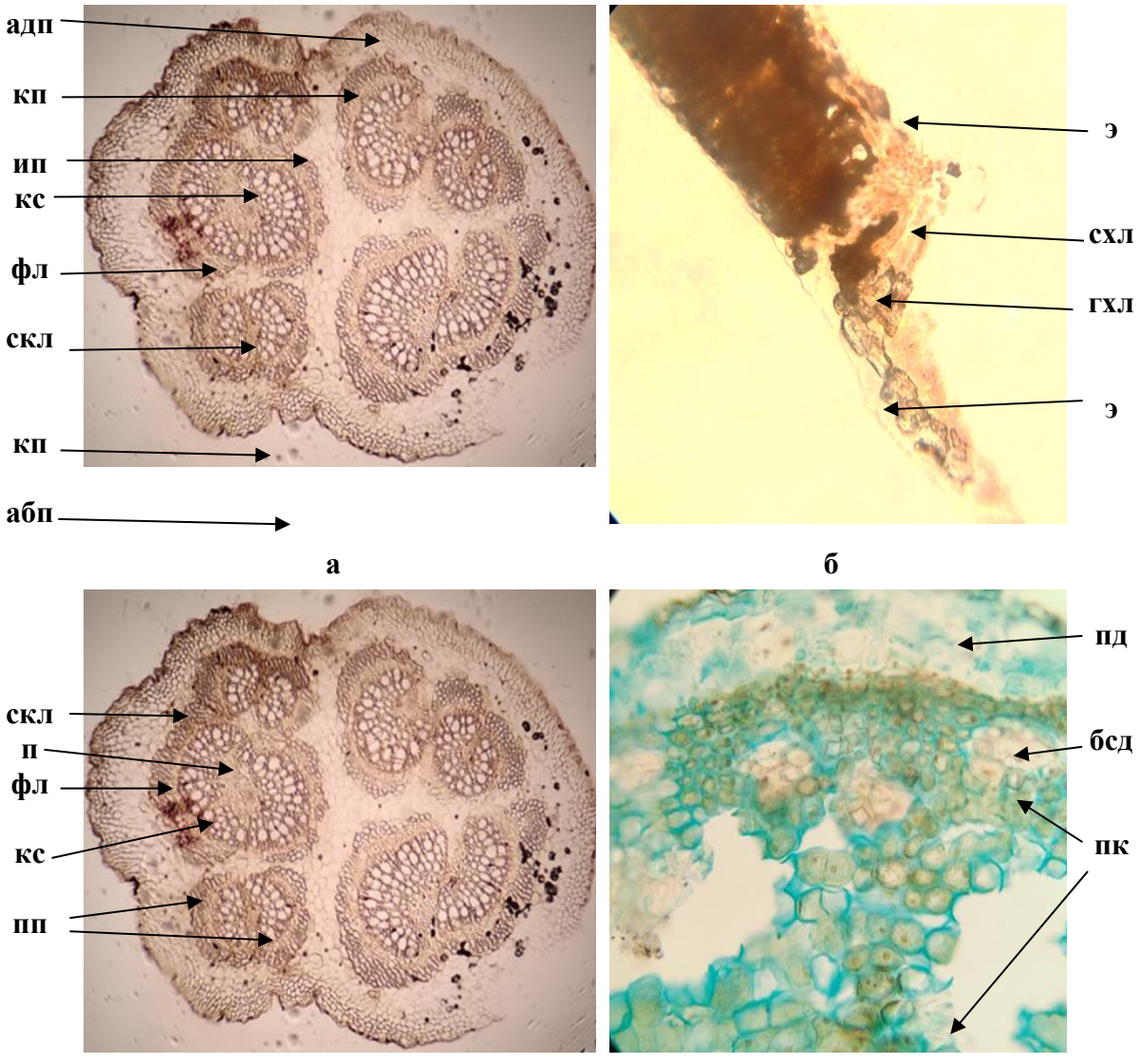
В составе листовой пластинки основные клетки эпидермы мелкие, с незначительным утолщением наружных тангентальных и радиальных стенок. На абаксиальной поверхности листовой пластинки находятся многочисленны трихомы. У *Populus bolleana* гиподерма отсутствует, а мезофилл имеет дорсовентральное строение: на адаксиальной поверхности – 1 слой столбчатой паренхимы, на абаксиальной поверхности – 2 слоя губчатой паренхимы (рисунок 2 б).

Черешок Populus bolleana на поперечном сечении округло-овальный, неравнобокий, из двух выраженных половин (рисунок 2 в). Клетки эпидермы сосочковидные, имеют несколько утолщенные наружные тангентальные и радиальные стенки. Единично встречаются длинные одноклеточные трихомы. Субэпидермально располагаются 3–4 слоя колленхимы пластинчато-уголкового типа. В некоторых клетках колленхимы присутствуют друзы оксалата кальция. Подстилает колленхиму гомогенная паренхима, сложенная крупными, округлыми, тонкостенными округлыми клетками. По всей ширине ткани распределены многочисленные друзы оксалата кальция. Другие типы кристаллов не обнаружены.

Согласно классификации Н. Г. Закорко проводящая система черешка кольцевая, дискретного типа [11]. Проводящие пучки в черешке образуют по 3 кольца в каждой половине черешка (один крупный, два мелких). В центре каждого кольца – паренхима (рисунок 2 в). Проводящие пучки закрытого коллатерального типа. Каждый пучок окружен дуговидными группами склеренхимных волокон. Во флоэме преобладают ситовидные трубки по отношению к аксиальной паренхиме. Паренхима сердцевины плотного сложения, ее клетки тонкостенные, мелкие.

Однолетний стебель Populus bolleana, достигший дефинитивного развития, включает перидерму, паренхиму первичной коры, кольцо первичных механических элементов, флоэму, ксилему, паренхиму сердцевины. Эпидерма в однолетнем стебле к концу сезона эпидерма полностью отмирает и заменяется перидермой.

Перидерма состоит из феллогена и феллемы. Феллодерма не выражена. Феллема тонкостенная, со слегка извилистыми стенками, без содержимого. Тангентальный размер клеток феллемы примерно равен или несколько превышает радиальный и клетки квадратно-прямоугольной формы на поперечном сечении. В радиальном ряду насчитывается до 8-9 слоев клеток феллемы. При этом два наружных слоя феллемы отделены от остальных феллоидом – слоем клеток с очень толстыми слоистыми оболочками, которые не опробковевают, а одревесневают.



а – листовая пластинка в области главной жилки на поперечном срезе;
б – листовая пластинка на поперечном срезе; в – черешок на поперечном срезе;
г – периферическая часть коры однолетнего стебля на поперечном срезе;
абп – абаксиальная поверхность; адп – адаксиальная поверхность; бсд – брахисклереиды;
гд – гиподерма; ип – инвертированный пучок; кп – колленхиматозная паренхима; пд – перидерма;
пк – паренхима первичной коры; пп – проводящий пучок; скл – склеренхима
схл – столбчатая хлоренхима; фл – флоэма; э – эпидерма

Рисунок 2 – Анатомическое строение *Populus bolleana*

Под перидермой находится паренхима первичной коры, колленхима не выражена. Первичная кора гетерогенная. Темноокрашенные танидоносные клетки образуют 5-6-слойный пояс по периферии первичной коры.

Группы брахисклереид (по 6-7 штук в каждой) находятся в периферической зоне первичной коры (рисунок 2 г). Их группы окружены прерывистой кристаллоносной обкладкой, содержащей ромбоидные монокристаллы. В клетках паренхимы обнаруживаются как друзы, так и монокристаллы оксалата кальция.

Кольцо первичных механических элементов прерывистое, гетерогенное (состоит из почти округлых групп волокон и групп брахисклереид). Количество волокон в группах варьирует от 18 до 28 штук. Группы брахисклереид малочисленные (4–6 штук), неопределенной формы. Кристаллоносная обкладка у групп волокон прерывистая, а у брахисклереид – сплошная. Монокристаллы обкладки имеют ромбоидную форму.

Зона флоэмы (в сравнении с *Populus diversifolia,* широкая) до 120 мкм. Флоэма включает ситовидные трубки, флоэмные волокна, аксиальную паренхиму. Ситовидные трубки на поперечном сечении расположены радиальными рядами, в которых чередуются через одну с клетками аксиальной паренхимы. Клетки ситовидных трубок прямоугольной формы со слегка извилистыми стенками на поперечном сечении. Тангентальный размер клеток больше радиального. Во флоэме преобладают ситовидные трубки. В аксиальной паренхиме присутствует кристаллический песок. Флоэмные лучи гетерогенные, преимущественно однорядные, реже – двурядные.

Вторичная ксилема рассеяннососудистого типа. Сосуды широкопросветные, овальные на поперечном сечении, ориентированы по радиусу стебля. Диаметр сосудов – 22–38 мкм. В зоне ксилемы лучи гомогенные, однорядные. Во внутренней зоне ксилемы годичного прироста относительно много волокон либриформа. Первичная ксилема насчитывает 5-6 слоев клеток и окружает сердцевину. В сердцевине стебля перимедуллярная зона выражена слабо, хорошо развита центральная зона. Центральная зона содержит типичные тонкостенные паренхимные клетки, в части клеток присутствуют кристаллы оксалата кальция в виде друз и кристаллического песка.

Таким образом, у *Populus bolleana* листовая пластинка дорсовентральная, не содержит гиподерму; толщина листовой пластинки значительно меньше дорсовентрального размера в области средней жилки; в черешке проводящая система кольцевая дискретного типа; в коре однолетнего стебля последовательно размещены перидерма, гетерогенная паренхима первичной коры, гетерогенное прерывистое кольцо первичных механических элементов, широкая зона вторичной флоэмы; ксилема рассеяннососудистого типа; паренхима первичной коры, флоэмы и сердцевины содержит кристаллы оксалата кальция.

Анализ анатомических признаков. Для выявления особенностей внутреннего строения объектов исследования, характеризующих таксономическое положение в роде *Populus*, провели сравнение анатомической структуры листовой пластинки, черешка листа и стебля двух видов тополей и сопоставили их с данными о других представителях рода *Populus* [12–20] (таблица 1).

Семейство *Salicaceae*, и род *Populus* в частности, характеризуется значительным разнообразием строения листа входящих в него видов [1; 17; 20]. Высокая пластичность анатомического строения листа представителей семейства обусловлена адаптацией к широкому диапазону условий заселяемых территорий.

В проведенном исследовании установлено, что в строении листовой пластинки *Populus diversifolia* обнаруживается мелкоклеточная эпидерма, однослойная гиподерма на обеих поверхностях листовой пластинки, изопалисадная хлоренхима, толстая листовая пластинка (толщина примерно равна толщине в области средней жилки).

Таблица – Сравнительная характеристика анатомических признаков двух тополей

Признак	*Populus diversifolia*	*Populus bolleana*
Листовая пластинка		
1. Трихомы	отсутствуют	имеются
2. Наличие гиподермы	имеется	отсутствует
3. Распределение хлоренхимы	изолатеральное	дорсовентральное
4. Толщина листовой пластинки	300–330 мкм	120–200 мкм
Черешок		
1. Форма поперечного сечения	округло-овальная	округло-овальная, неравнобокая
2. Форма поперечного сечения эпидермальных клеток	прямоугольно-квадратная	сосочковидная
3. Наличие трихом	отсутствуют	имеются
4. Распределение проводящих элементов	кольцевое дискретное	кольцевое дискретное
5. Форма склеренхимных групп	шапковидная	дуговидная, или шапковидная
6. Типы кристаллов оксалата кальция	ромбоиды	друзы
Кора однолетнего стебля		
1. Наличие эпидермы	отсутствует	отсутствует
2. Особенности перидермы	гомогенная	перидерма с феллоидом
3. Субэпидермальная колленхима	имеется	отсутствует
4. Тип паренхимы первичной коры	гомогенная	гетерогенная
5. Группы брахисклереид в первичной коре	отсутствуют	имеются
6. Кольцо первичных механических элементов	гетерогенное прерывистое	гетерогенное прерывистое
7. Кристаллоносная обкладка у групп волокон и склереид	имеется	имеется
8. Ширина флоэмы	40–60 мкм	90–120 мкм
9. Распределение аксиальной паренхимы	рядов не образует	рядов не образует
10. Соотношение ситовидных трубок и аксиальной паренхимы во флоэме	преобладают ситовидные трубки	преобладают ситовидные трубки
11. Тип флоэмных лучей	гетерогенные	гетерогенные
12. Типы кристаллов оксалата кальция в паренхиме коры	ромбоиды друзы	ромбоиды друзы
Ксилема однолетнего стебля		
1. Тип ксилемы	рассеянно сосудистая	рассеянно сосудистая
2. Тип ксилемных лучей	гомогенные	гомогенные
Сердцевина однолетнего стебля		
1. Структура сердцевины	гомогенная	гомогенная
2. Друзы оксалата кальция	имеются	имеются

Строение листовой пластинки *Populus diversifolia* сходно с таковым представителя подрода *Turanga* – *Populus pruinosa* Schrenk [15]. Как отмечает А. А. Паутов, появление двухсторонней гиподермы и изолатерального мезофилла у туранговых тополей защищает от обезвоживания в период летней засухи в естественных местах обитания [1; 14]. В листовых зачатках гиподерма закладывается у всех тополей, но в дальнейшем во взрослом листе сохраняется не у всех [1].

Наличие гиподермы в семействе *Salicaceae* считают примитивным признаком, который встречается как у тополей, так и у ив и чозении [12; 13; 17; 20]. Также

отмечается, что у представителей последних двух родов гиподерма не вполне обособлена от хлоренхимы [12].

Листовая пластинка *Populus bolleana* содержит дорзовентральную хлоренхиму, в составе хлоренхимы до 60-70 % объема приходится на палисадную паренхиму, лист не имеет гиподермы, характеризуется наличием в эпидерме трихом того же типа, который характерен для эпидермы однолетних стеблей ивовых [16]. Отсутствие гиподермы характерно для листьев других белых тополей [14]. Исходя из сказанного выше, можно заключить, что ксероморфность в анатомии листовой пластинки изученных видов достигается по-разному.

А. В. Анохина указывает, что строение средней жилки листа не может служить диагностическим признаком на межвидовом уровне, поскольку топография тканей одинакова [21]. Это же касается и исследованных видов – несмотря на принадлежность к разным подродам, структура средней жилки листа *Populus diversifolia* и *Populus bolleana* сходная.

Для оценки принадлежности вида к подроду в пределах рода *Populus* наиболее существенно применение в качестве диагностических признаков особенностей строения листовой пластинки: присутствие трихом, наличие и распределение гиподермы, распределение ассимиляционной паренхимы.

Петиолярная анатомия, основанная на особенностях внутреннего строения черешка листа, считается перспективной в анатомической диагностике [19; 20; 22; 23]. Как отмечают М. А. Гуленкова и Т. А. Дмитриева, высокая пластичность листовых пластинок обычно коррелирует с довольно постоянной структурой черешков [24]. В составе черешка наиболее важными признаками, имеющими диагностическое значение, являются форма поперечного сечения черешка, тип механической ткани, число проводящих пучков, расположение проводящих пучков, характер одревеснения основной паренхимы, наличие или отсутствие полости в центре черешка [25].

У исследованных видов различается форма поперечного сечения черешка, количество проводящих пучков, тип кристаллов оксалата кальция. При этом для исследованных видов, как и для других представителей рода *Populus* [19], характерны: кольцевой дискретный тип проводящей системы черешка; склеренхима в виде отдельных групп (дуг или шапок); наличие кристаллов оксалата кальция в паренхиме черешка; гомогенная структура коровой паренхимы. Указанные признаки свидетельствуют как о родстве подродов, так и о возможном конвергентном развитии отдельных представителей.

Анатомами продемонстрировано, что в стебле древесных растений ксилема у родственных видов устроена однотипно, ее признаки имеют родовой ранг [26; 27]. Действительно, в стебле *Populus diversifolia* и *Populus bolleana* ксилема, как и у других представителей рода *Populus,* рассеяннососудистого типа, а ксилемные лучи гомогенные.

Исходя из вышесказанного, следует, что *Populus diversifolia* и *Populus bolleana* имеют сходный план строения черешка листа и ксилемы стебля, характерный для представителей рода *Populus*.

На примере ряда древесных пород было показано, что в древесном стебле наибольшее количество диагностических признаков содержит кора [16; 28; 29]. При этом наиболее информативна кора однолетних стеблей, поскольку возрастные изменения часто ведут к унификации структуры коры [28].

Представители рода *Populus*, как и всего семейства *Salicaceae,* отличаются значительным сходством морфо-анатомического строения коры. Однако анализ анатомических особенностей коры значительного количества представителей позволил выделить комплексы диагностических признаков ранга рода и вида. К видоспецифическим признакам относятся: наличие или отсутствие трихом, их тип и строение; характер распределения аксиальной паренхимы во вторичной флоэме; величина, форма и расположение

групп волокон во вторичной флоэме; форма поперечного сечения групп волокон механического кольца; форма, величина и расположение танидоносных клеток в первичной коре; форма поперечного сечения эпидермальных клеток и характер утолщения их стенок; в многолетних стеблях – мощность повторных перидерм, расстояние между ними и характер отклонения последующих перидерм от предыдущих; тип кристаллов оксалата кальция в паренхимных клетках различных тканей [16].

Populus bolleana и *Populus diversifolia* имеют сходную топографию и состав тканей коры однолетнего стебля, за исключением колленхимы (у *Populus bolleana* колленхима не выражена). Общим в коре однолетних стеблей двух видов является: отсутствие эпидермы; содержание гетерогенного прерывистого кольца первичных механических элементов; наличие волокон и склереид во вторичной флоэме; присутствие гетерогенных флоэмных лучей; содержание монокристаллов и друз оксалата кальция в паренхимных клетках коры; преобладание во вторичной флоэме ситовидных трубок.

Кора исследованных видов, помимо содержания колленхимы, различается структурой перидермы (у *Populus bolleana* в феллеме содержится феллоид); наличием брахисклереид в первичной коре (у *Populus diversifolia* брахисклереиды отсутствуют) (таблица).

Сопоставление данных анатомии коры *Populus bolleana* и *Populus diversifolia* с другими представителями рода показало, что комплексы диагностических признаков коры однолетнего стебля позволяют подчеркнуть видовую специфику [16; 18]. Однако без учета принадлежности к подроду более эффективно применять сочетание анатомических признаков различных вегетативных органов.

Заключение

Таким образом, на основании анализа данных анатомического строения листовой пластинки, черешка листа и стебля *Populus diversifolia* и *Populus bolleana* выделили диагностические признаки, демонстрирующие их таксономию.

Качественные признаки анатомии черешка (кольцевой дискретный тип проводящей системы; склеренхима в виде отдельных групп; наличие кристаллов оксалата кальция в паренхиме; гомогенная структура коровой паренхимы) и ксилемы стебля (ксилема рассеяннососудистого типа, гомогенные ксилемные лучи) подчеркивают принадлежность исследованных видов к роду *Populus*.

Диагностические признаки, указывающие на принадлежность к подроду, выявлены в составе листовой пластинки (наличие трихом и гиподермы, тип хлоренхимы). Диагностика на уровне вида наиболее эффективна на основе комплекса анатомических признаков, среди которых могут использоваться признаки коры однолетнего стебля.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Паутов, А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Паутов Анатолий Александрович ; Санкт-Петерб. гос. ун-т. – СПб., 1996. – 45 с.

2. Скворцов, А. К. Порядок ивовые / А. К. Скворцов // Жизнь растений : в 6 т. – М. : Просвещение, 1981. – Т. 5 (2). – С. 81–86.

3. Тополь – *Populus* L. // Флора СССР. Т. 5 / под ред. В. Л. Комарова. — М. ; Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1936. – С. 216–249.

4. Консенсусный документ по биологии Тополя *Populus* L. (№ 16) // Публикации ОЭСР по охране окружающей среды, здравоохранению и безопасности. Серия «Гармонизация регуляторного надзора в области биотехнологии» ; Директорат по охране окружающей среды Организации экономического сотрудничества и развития. – Париж, 2000. – 25 с.

5. Климов, А. В. Происхождение и эволюция рода *Populus* L. (семейство *Salicaceae*) / А. В. Климов, Б. В. Прошкин // Социально-экологические технологии. – 2024. – Т. 14, № 2. – С. 205–338.

6. Богданов, П. Л. Дендрология : учеб. для лесохозяйств. специальностей вузов / П. Л. Богданов. – М. : Лесная пром-сть, 1974. – 240 с.

7. Иманбаева, А. А. Естественные популяции туранги разнолистной в пустыне Мангистау / А. А. Иманбаева, И. Ф. Белозеров, Г. Гасанова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сб. науч. ст. по материалам Тринадцатой междунар. науч.-практ. конф., Барнаул, 20–23 окт. 2014 г. / АлтГУ, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН, Центр. Сиб. ботан. сад СО РАН, Алтайс. отд. Рус. ботан. о-ва ; отв. ред. А. И. Шмаков, Т. М. Копытина. – Барнаул : Концепт, 2014. – С. 89–92.

8. Царев, А. П. Сортоведение тополя : монография / А. П. Царев. – Воронеж : Изд-во ВГУ, 1985. – 156 с.

9. Прозина, М. Н. Ботаническая микротехника / М. Н. Прозина. – М. : Высш. шк., 1960. – 206 с.

10. Еремин, В. М. Выпускные квалификационные работы по структурной и экологической анатомии растений : метод. рекомендации к выполнению ВКР / В. М. Еремин, Н. В. Шкуратова. – Южно-Сахалинск, 2008. – 32 с.

11. Закорко, Н. Г. О диагностической ценности анатомического строения черешка и его применение в таксономии порядка Urticales / Н. Г. Закорко // Труды Международной конференции по анатомии и морфологии растений, посвящ. 150-летию со дня рождения И. П. Бородина, Санкт-Петербург, 2–6 июня 1997 г. – СПб. : ДИАДА, 1997. – С. 60–61.

12. Скворцов, А. К. Анатомическое исследование листа ив (Salix) в связи с филогенией и систематикой рода / А. К. Скворцов, М. Д. Голышева // Бюллетень Московского общества испытателей природы, Ботаническая секция, 20–25 марта 1964 г. – М., 1964. – С. 67–69.

13. Скворцов, А. К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор / А. К. Скворцов. – М. : Наука, 1985. – 260 с.

14. Паутов, А. А. Происхождение гиподермы в листьях ивовых / А. А. Паутов // Труды Международной конференции по анатомии и морфологии растений, посвящ. 150-летию со дня рождения И. П. Бородина, Санкт-Петербург, 2–6 июня, 1997 г. – СПб. : ДИАДА, 1997. – С. 301–302.

15. Паутов, А. А. О многослойной эпидерме листьев тополей / А. А. Паутов // Вестник СПбГУ. Серия 3, Биология. – 2002. – Вып. 1.– С. 54–59.

16. Еремин, В. М. Сравнительная анатомия коры ивовых : монография / В. М. Еремин, Н. В. Шкуратова ; Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина. – Брест : Изд-во БрГУ, 2007. – 196 с.

17. Строение листьев древесных растений лесостепного Зауралья / А. А. Паутов [и др.] // Вестник СПбГУ. Серия 3, Биология. – 2008. – № 3. – С. 68–79.

18. Шкуратова, Н. В. О возможности диагностики аборигенных и интродуцированных в Республике Беларусь видов *Populus* L. по анатомическим признакам коры однолетнего стебля / Н. В. Шкуратова // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5, Хімія. Біялогія. Навукі аб Зямлі. – 2011. – № 1. – С. 66–71.

19. Зуйкевич, В. В. Анатомия черешка *Populus Simonii* Carr. / В. В. Зуйкевич // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. 3-й регион. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 21 апр. 2016 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; под общ. ред. С. Э. Карозы. – Брест : БрГУ, 2016. – С. 50.

20. Литвинова, А. М. Диагностические признаки в анатомической структуре листьев некоторых декоративных видов рода Salix L. / А. М. Литвинова, Н. В. Шкуратова // Современные проблемы экологии и наук о Земле : сб. материалов Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых, Гомель, 20 сент. 2024 г. / М-во образования Респ. Беларусь, Гомел. гос. ун-т ; редкол.: О. В. Ковалева (гл. ред.) [и др.]. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2024. – С. 218–220.

21. Анохина, А. В. Анатомическое строение стебля и листа *Adenophora verticillata* Fisch. и *A. pereskiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don (*Campanulaceae*) / А. В. Анохина // Вестник Дальневосточного отделения РАН. – 2019. – № 2. – С. 104–110.

22. Соколова, Е. А. Значение признаков анатомического строения черешка для систематики родов *Cerasus* Mill. и *Padus* Mill. (*Rosaceae*) / Е. А. Соколова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1989. – Т. 124. – С. 109–112.

23. Грицук, О. А. Данные петиолярной анатомии в диагностике древесных бобовых / О. А. Грицук, Н. В. Шкуратова // Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия : сб. материалов III Респ. науч.-практ. экол. конф. с междунар. участием, Брест, 28 нояб. 2019 г. / редкол.: Н. В. Шкуратова, М. В. Левковская, Н. М. Матусевич. – Брест : БрГУ, 2019. – С. 61–63.

24. Гуленкова, М. А. Анатомия черешков видов *Lathyrus* L. и ее значение для систематики рода / М. А. Гуленкова, Т. А. Дмитриева // Материалы X Моск. совещ. по филогении растений / под ред. Л. И. Лотовой, А. П. Меликяна ; МГУ им. М. В. Ломоносова. – М., 1999. – С. 62–64.

25. Моторыкина, Т. Н. Анатомическое строение черешков стеблевых листьев у некоторых видов рода *Potentilla* (*Rosaceae*) / Т. Н. Моторыкина // Turczaninowia. – 2015. – № 18 (3). – С. 75–83.

26. Бенькова, В. Е. Анатомия древесины растений России / В. Е. Бенькова, Ф. Х. Швейнгрубер. – Берн ; Штутгарт ; Вена : Хаупт, 2004. – 456 с.

27. Эзау, К. Анатомия семенных растений : в 2 кн. / К. Эзау. – М. : Мир, 1980. – Кн. 1. – 226 с.

28. Анатомия коры деревьев и кустарников : монография / В. М. Еремин, Ю. Ф. Рой, В. И. Бойко [и др.] ; под ред. В. М. Еремина. – Брест : Изд-во БрГУ, 2001. – 187 с.

29. Лотова, Л. И. Анатомия коры розоцветных (*Rosaceae*): разнообразие, эволюция, таксономическое значение / Л. И. Лотова, А. К. Тимонин. – М. : КМК, 2005. – 264 с.

REFERENCES

1. Pautov, A. A. Osnovnye napravleniya i zakonomernosti preobrazovaniya struktury lista v evolyutsii topolei : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.00.05 / Pautov Anatolii Aleksandrovich ; Sankt-Peterb. gos. un-t. – SPb, 1996. – 45 s.

2. Skvortsov, A. K. Poriadok ivovye / A. K. Skvortsov // Zhizn’ rastenii : v 6 t. – M. : Prosveshchenie, 1981. – T. 5 (2). – S. 81–86.

3. Topol’ – *Populus* L. // Flora SSSR. T. 5 / pod red. V. L. Komarova. – M. ; L. : Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1936. – S. 216–249.

4. Konsensusnyi dokument po biologii Topolya *Populus* L. (№ 16) // Publikacii OESR po okhrane okruzhayushchei sredy, zdravoohraneniyu i bezopasnosti. Seriya «Garmonizaciya reguliatornogo nadzora v oblasti biotekhnologii»; Direktorat po okhrane okruzhayushchei sredy Organizacii ekonomicheskogo sotrudnichestva i razvitiya. – Parizh, 2000. – 25 s.

5. Klimov, A. V. Proiskhozhdenie i evolyutsiya roda *Populus* L. (semeistvo Salicaceae) / A. V. Klimov, B. V. Proshkin // Sotsial’no-ekologicheskie tekhnologii. – 2024. – T. 14, № 2. – S. 205–338.

6. Bogdanov, P. L. Dendrologiya : ucheb. dlia lesokhozyaistvennykh special’nostei vuzov / P. L. Bogdanov. – M. : Lesnaya prom-st’, 1974. – 240 s.

7. Imanbayeva, A. A. Yestestvennye populyatsii turangi raznolistnoi v pustyne Mangistau / A. A. Imanbayeva, I. F. Belozerov, G. Gasanova // Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii : sb. nauch. st. po materialam Trinadtsatoi mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Barnaul, 20–23 okt. 2014 g. / AltGU, Botan. in-t im. V. L. Komarova RAN, Centr. Sib. botan. sad SO RAN, Altaiskoye otd. Rus. botan. o-va ; otv. red. A. I. Shmakov, T. M. Kopytina. – Barnaul : Koncept, 2014. – S. 89–92.

8. Tsarev, A. P. Sortovedenie topolia : monografiya / A. P. Tsarev. – Voronezh : Izd-vo VGU, 1985. – 156 s.

9. Prozina, M. N. Botanicheskaya mikrotekhnika / M. N. Prozina. – M. : Vyssh. shk., 1960. – 206 s.

10. Yeremin, V. M. Vypusknye kvalifikatsionnye raboty po strukturnoi i ekologicheskoi anatomii rastenii : metod. rekomendacii k vypolneniyu VKR / V. M. Yeremin, N. V. Shkuratova. – Yuzhno-Sakhalinsk, 2008. – 32 s.

11. Zakorko, N. G. O diagnosticheskoi tsennosti anatomicheskogo stroeniya chereshka i yego primenenie v taksonomii poryadka Urticales / N. G. Zakorko // Trudy Mezhdunarodnoi konferentsii po anatomii i morfologii rastenii, posvyashch. 150-letiyu so dnia rozhdeniya I. P. Borodina, Sankt-Peterburg, 2–6 iyunia 1997 g. – SPb. : DIADA, 1997. – S. 60–61.

12. Skvortsov, A. K. Anatomicheskoe issledovanie lista iv (*Salix*) v sviazi s filogeniei i sistematikoi roda / A. K. Skvortsov, M. D. Golysheva // Biulleten’ Moskovskogo obshchestvava ispytatelei prirody, Botanicheskaia sektsiya, 20–25 marta 1964 g. – M., 1964. – S. 67–69.

13. Skvortsov, A. K. Ivy SSSR. Sistematicheskii i geograficheskii obzor/ A. K. Skvortsov. – M. : Nauka, 1985. – 260 s.

14. Pautov, A. A. Proiskhozhdenie gipodermy v list'yakh ivovyh / A. A. Pautov // Trudy Mezhdunarodnoi konferentsii po anatomii i morfologii rastenii, posvyashch. 150-letiyu so dnia rozhdeniya I. P. Borodina, Sankt-Peterburg, 2–6 iyunia 1997 g. – SPb. : DIADA, 1997. – S. 301–302.

15. Pautov, A. A. O mnogosloinoi epiderme list'ev topolei / A. A. Pautov // Vestnik SPbGU. Seriya 3, Biologiya. – 2002. – Vyp. 1. – S. 54–59.

16. Yeremin, V. M. Sravnitel'naya anatomiya kory ivovykh : monografiya / V. M. Yeremin, N. V. Shkuratova ; Brest. gos. un-t im. A. S. Pushkina. – Brest : Izd-vo BrGU, 2007. – 196 s.

17. Stroenie list'ev drevesnykh rastenii lesostepnogo Zaural'ya / A. A. Pautov [i dr.] // Vestnik SPbGU. Seriya 3, Biologiya. – 2008. – № 3. – S. 68–79.

18. Shkuratova, N. V. O vozmozhnosti diagnostiki aborigennykh i introducirovannykh v Respublike Belarus' vidov *Populus* L. po anatomicheskim priznakam kory odnoletnego steblia / N. V. Shkuratova // Vesnik Brestskaga universiteta. Seryya 5, Khimiya. Biyalogiya. Navuki ab Ziamli. – 2011. – № 1. – S. 66–71.

19. Zuikevich, V. V. Anatomiya chereshka *Populus Simonii* Carr. / V. V. Zuikevich // Priroda, chelovek i ekologiya : sb. tez. dokl. 3-i region. nauch.-prakt. konf. molodyh uchenykh, Brest, 21 apr. 2016 g. / Brest. gos. un-t im. A. S. Pushkina ; pod obshch. red. S. E. Karozy. – Brest : BrGU, 2016. – S. 50.

20. Litvinova, A. M. Diagnosticheskie priznaki v anatomicheskoi strukture list'ev nekotorykh dekorativnykh vidov roda *Salix* L. / A. M. Litvinova, N. V. Shkuratova // Sovremennye problemy ekologii i nauk o Zemle : sb. materialov Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. molodyh uchyonykh, Gomel', 20 sent. 2024 g. / M-vo obrazovaniya Resp. Belarus', Gomel. gos. un-t ; redkol.: O. V. Kovaliova (gl. red.) [i dr.]. – Gomel' : GGU im. F. Skoriny, 2024. – S. 218–220.

21. Anokhina, A. V. Anatomicheskoye stroyenie steblia i lista *Adenophora verticillata* Fisch. i *A. pereskiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don (*Campanulaceae*) / A. V. Anokhina // Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya RAN. – 2019. – № 2. – S. 104–110.

22. Sokolova, Ye. A. Znacheniye priznakov anatomicheskogo stroyeniya chereshka dlia sistematiki rodov *Cerasus* Mill. i *Padus* Mill. (*Rosaceae*) / Ye. A. Sokolova // Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii. – 1989. – T. 124. – S. 109–112.

23. Gritsuk, O. A. Dannye petioliarnoi anatomii v diagnostike drevesnykh bobovykh / O. A. Gritsuk, N. V. Shkuratova // Problemy otsenki, monitoringa i sokhraneniya bioraznoobraziya : sb. materialov III Resp. nauch.-prakt. ekolog. konf. s mezhdunar. uchastiyem, Brest, 28 noyab. 2019 g. / redkol.: N. V. Shkuratova, M. V. Levkovskaya, N. M. Matusevich. – Brest : BrGU, 2019. – S. 61–63.

24. Gulenkova, M. A. Anatomiya chereshkov vidov *Lathyrus* L. i yeye znacheniye dlia sistematiki roda / M. A. Gulenkova, T. A. Dmitrieva // Materialy X Mosk. soveshchaniya po filogenii rastenii / pod red. L. I. Lotovoi, A. P. Melikyana ; MGU im. M. V. Lomonosova. – M., 1999. – S. 62–64.

25. Motorykina, T. N. Anatomicheskoye stroyeniye chereshkov steblevykh list'ev u nekotorykh vidov roda *Potentilla* (*Rosaceae*) / T. N. Motorykina // Turczaninowia. – 2015. – № 18 (3). – S. 75–83.

26. Ben'kova, V. Ye. Anatomiya drevesiny rastenii Rossii / V. Ye. Ben'kova, F. H. Shveingruber. – Bern ; Shtutgart ; Vena : Haupt, 2004. – 456 s.

27. Ezau, K. Anatomiya semennykh rastenii : v 2 kn. / K. Ezau. – M. : Mir, 1980. – Kn. 1. – 226 s.

28. Anatomiya kory derev'ev i kustarnikov : monografiya / V. M. Yeremin, Yu. F. Roy, V. I. Boyko [i dr.] ; pod red. V. M. Yeremina. – Brest : Izd-vo BrGU, 2001. – 187 s.

29. Lotova, L I. Anatomiya kory rozotsvetnykh (*Rosaceae*): raznoobraziye, evoliutsiya, taksonomicheskoye znacheniye / L. I. Lotova, A. K. Timonin. – M. : KMK, 2005. – 264 s.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 13.03.2026