

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАТОМО-ТОПОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ЛИСТОВЫХ ЧЕРЕШКОВ И РАСПОЛОЖЕНИЯ УСТЬИЦ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ
ВИДОВ СЕКЦИИ ТАСАМАНАСА РОДА *POPULUS* (*SALICACEAE*)**

А.В. Климов¹, Б.В. Прошкин²

¹ООО ИнЭКА-консалтинг,

654027, Новокузнецк, ул. Лазо, 4, e-mail: populus0709@mail.ru

²Новосибирский государственный аграрный университет,

630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, e-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

Систематический состав рода *Populus* L. и его секций к настоящему времени остается спорным. Традиционное применение методов сравнительной морфологии не всегда позволяет выявить устойчивые признаки для разграничения таксонов. В работе представлены результаты исследования анатомо-топографического строения черешков листьев и распределения устьиц на листовой пластинке распространенных в северных широтах видов секции *Tacamahaca*, в том числе спорных восточно-азиатских таксонов *P. koreana*, *P. suaveolens* и *P. maximowiczii*. Наиболее важными признаками для диагностики и идентификации видов бальзамических тополей являются: форма поперечного сечения черешка в верхней части и контур его адаксиальной стороны. В целом анатомо-топографическое строение черешков видов секции *Tacamahaca* отличается значительным сходством. Для них характерно: развитие сплошного слоя уголково-пластинчатой колленхимы под эпидермой, на который приходится относительно небольшая площадь общего поперечного сечения; постепенный переход от уголково-пластинчатой колленхимы к паренхиме; мощное развитие хлоренхимы с крупными межклетниками на адаксиальной стороне; высокоаркообразное расположение проводящей системы; наличие желоба на адаксиальной стороне. Анализ эпидермы *P. maximowiczii*, *P. koreana* и *P. suaveolens* показал, что на укороченных побегах листовые пластинки этих таксонов гипостоматические и их невозможно разграничить по данному признаку, но они отличаются по признакам петиолярной анатомии.

Ключевые слова: *Populus*, петиолярная анатомия, устьица, идентификация, таксоны.

**USE OF THE ANATOMICAL AND TOPOGRAPHICAL STRUCTURE
OF LEAF PETIOLES AND THE LOCATION OF STOMATA FOR IDENTIFYING SPECIES
OF THE *TACAMAHACA* SECTION OF THE GENUS *POPULUS* (*SALICACEAE*)**

A.V. Klimov¹, B.V. Proshkin²

¹InEca-Consulting Ltd.,

654027, Novokuznetsk, Lazo str., 4, e-mail: populus0709@mail.ru

²Novosibirsk State Agrarian University,

630039, Novosibirsk, Dobrolubov str., 160, e-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

The systematic composition of the genus *Populus* L. and its sections has by now remained controversial. The traditional application of methods of comparative morphology does not always allow us to identify stable features for the delimitation of taxon. This work presents studies of the anatomical and topographical structure of the petioles of leaves and the distribution of stomata on the leaf blade of the species of the *Tacamahaca* section common in the northern latitudes, including the disputed East Asian taxon *P. koreana*, *P. suaveolens* and *P. maximowiczii*. The most important signs for diagnosing and identifying species of balsamic poplars are: the shape of the cross-section of the petiole in the upper part and the contour of its adaxial side. In general, the anatomical and topographic structure of the petioles of the species of the *Tacamahaca* section is very similar. They are characterized by: the development of a continuous layer of an angular-lamellar collenchyma under the epidermis, which has a relatively small total cross-sectional area occurs; gradual transition from an angular-lamellar collenchyma to a parenchyma; powerful development of chlorenchyme with large intercellular spaces on the adaxial side; high arched arrangement of the conductive system; the presence of a trough on the adaxial side. Analysis of the epidermis *P. maximowiczii*, *P. koreana* and *P. suaveolens* showed that on the shortened shoots the leaf plates of this taxon are hypostomatic and can not be distinguished by this feature, but they differ in the signs of petyolar anatomy.

Key words: *Populus*, petyolar anatomy, stomata, identification, taxon.

ВВЕДЕНИЕ

Систематика и объем рода *Populus* L. остаются спорными (OECD, 2000). К настоящему времени предложено несколько его систем (Комаров, 1934, 1936; Камелин, 1973; Старова, 1980; Скворцов, 2010; Zsuffa, 1975; Eckenwalder, 1996). Число видов, включенных в род в зависимости от источника, варьирует от 20 до 80 (OECD, 2000). Наиболее широкое распространение получила классификация, предложенная J.E. Eckenwalder (1996), согласно которой род тополь разделен на шесть секций на основе морфологического сходства и скрещиваемости: *Abaso* Ecken. – мексиканские тополи; *Turanga* Bge – туранга; *Leucooides* Sprach – крупнолистные тополи; *Tacamahaca* Mill. – бальзамические тополи; *Aigeiros* Lunell – черные тополи и *Populus* L. (синоним *Leuce* Duby) – белые тополи, последняя подразделяется на две подсекции: *Albidae* Dode – серебристые тополи и *Trepidae* Dode – осины.

Виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* играют первостепенную роль в селекции и практике лесного хозяйства, поскольку они легко скрещиваются и в большинстве случаев хорошо вегетативно размножаются. Отношения между секциями, как и их состав, остаются спорными из-за обширной межвидовой гибридизации и высокой морфологической изменчивости видов (Климов, Прошкин, 2017; Прошкин, Климов, 2017а,б; Eckenwalder, 1996, 2010; Hamzeh, Dayanandan, 2004; Cronk, 2005; Poplars..., 2014; Wang et al., 2014; Liu et al., 2017). Сложным вопросом остается объем видов бальзамических тополей на востоке Азиатской России. Критический анализ их состава выполнен А.К. Скворцовым и Н.Б. Беляниной (2006) на основе морфологических признаков. По их данным, на указанной территории произрастает только один вид – *P. suaveolens* Fisch., а выделенные с 1913 по 1965 г. близкие к нему *P. maximowiczii* A. Henry, *P. koreana* Rehd., *P. ussuriensis* Kom., *P. baicalensis* Kom. и *P. komarovii* J. Vassil. ex Worosch. рассматриваются как синонимы. Описанный с той же территории *P. amurensis* Kom. является синонимом *P. laurifolia* Ledeb. (Скворцов, 2010). Однако, несмотря на эти работы, *P. suaveolens*, *P. maximowiczii* и *P. koreana* по-прежнему понимаются как самостоятельные виды (Коропачинский, Встовская, 2012; Poplars..., 2014; Wang et al., 2014; Liu et al., 2017). При этом исследователи используют различные признаки для их разграничения. В частности, Д.П. Во-

робьев (1968) в качестве ключевого указал изменение окраски листьев при сушке, отметив, что у *P. koreana* они буреют, а у *P. maximowiczii* – чернеют.

Перспективным методом диагностики и идентификации таксономической принадлежности растений является петиолярная анатомия – строение черешка листа (Куркин и др., 2014а,б; Гавриленко, Новожилова, 2015, 2017). Анатомическая структура листьев различных видов рода *Populus* неоднократно анализировалась с разными целями (Бакулин, 1990, 2010; Паутов, 2002). Непосредственно строению черешков отдельных таксонов посвящены единичные работы (Leach, 1924). Тем не менее немногочисленные анатомические исследования представителей семейства *Salicaceae* Mirb. показали перспективность анатомии при решении сложных таксономических проблем (Thadeo et al., 2014; Kalouti et al., 2015; Ćortan et al., 2017).

Анатомическое строение в средней части черешка у большой группы видов рода *Populus* было изучено А.А. Паутовым (2002), однако автор не анализировал, насколько оно является видоспецифичным.

Важный систематический признак у таксонов рода *Populus* – характер распределения устьиц на адаксиальной и абаксиальной сторонах листовой пластинки (Паутов, 2002; Afas et al., 2007; Dillen et al., 2008; Ćortan et al., 2017). В секции *Tacamahaca* исключительно гипостоматические листовые пластинки типичны для *P. koreana*, *P. balsamifera* и *P. trichocarpa* (Паутов, 2002; Pearce et al., 2006; Afas et al., 2007; Dillen et al., 2008; Ćortan et al., 2017). У *P. suaveolens* листовые пластинки двух типов: амфистоматические удлиненных побегов и гипостоматические укороченных побегов (Бакулин, 2010). А.А. Паутов (2002), исследовав *P. maximowiczii*, указал, что листовые пластинки у него гипостоматические. D. Ćortan et al. (2017), напротив, отмечают, что у тополя Максимовича листовые пластинки имеют устьица на обеих сторонах. Следовательно, данный признак, возможно, является качественным маркером при определении спорных видов секции бальзамических тополей.

Цель настоящего исследования – изучение анатомического строения черешков видов секции *Tacamahaca* и распределения устьиц на листовой пластинке для оценки возможностей их применения в идентификации таксонов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Результаты предварительного изучения анатомии черешка *P. laurifolia*, проведенного авторами у растений, отобранных в различных популяциях рек Томь, Бия и Катунь, показали, что все особи в рамках таксонов имели одинаковое анатомическое

строение вне зависимости от их географического происхождения, популяционной и индивидуальной принадлежности и особенностей листовой пластинки. А.А. Паутов (2002) отмечал, что внутри- и межпопуляционная изменчивость анатомии

ческих структур листа у ивовых весьма ограничена и “уже по 1–2 растениям можно составить характеристику, которая будет достаточно надежной для вида в целом” (Скворцов, Гольшева, 1967: 95). Поэтому для выявления анатомо-топографической структуры использовались модельные деревья (1–5 штук) для следующих таксонов: *P. balsamifera* L., *P. trichocarpa* Torrey et A. Gray, *P. laurifolia*, *P. simonii* Carriere, *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii*. Достоверность полученных результатов достигалась изучением черешков 10 листьев с каждой модели.

Материалами для исследований послужили живые листья, отобранные в коллекции дендрария Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск), Учебного ботанического сада Новокузнецкого института (филиала) Кемеровского государственного университета (г. Новокузнецк) и гербарий видов секции *Tacamahaca* Московского региона, любезно предоставленный профессором кафедры биологии и биотехнологии МПГУ (Москва), д-ром биол. наук М.В. Костиной. Листья отбирали со средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев с укороченных побегов (Прошкин, Климов, 2017б,г). Черешки отделяли от пластинок и фиксировали в смеси 96%-го спирта этилового, глицерина и воды в соотношении 1:1:1,

черешки и листовые пластинки гербарных образцов настаивали в течение 2–3 сут в той же смеси.

Поперечные срезы делали в верхней части черешка (у основания листовой пластинки), поскольку именно ее характеристика используется в ключах определителей как важный признак для разграничения видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* (Меницкий, 1989; Молганова, Овеснов, 2016). Препараты окрашивали 2%-м водным раствором сафранина. Частицы эпидермы для анализа снимали в средней части листовых пластинок, между главной жилкой и краем листа (Бакулин, 2010). Для выявления анатомических особенностей использовали микроскоп “Микромед-1” (Россия) при увеличении $\times 10$, $\times 20$, $\times 40$.

При описании срезов определяли: форму поперечного сечения черешка, контуры адаксиальной и абаксиальной сторон, степень развития хлоренхимы и межклетников в них, строение проводящей системы, наличие или отсутствие механических тканей, наличие или отсутствие включений. При описании тканей использовали терминологию, принятую в работах ряда авторов (Бавтута, Еремин, 1997; Лотова, 2001; Шабес и др., 2007; Куркин и др., 2014а,б). Форму поперечного сечения определяли по шаблонам Ал.А. Федорова и др. (Атлас..., 1956).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

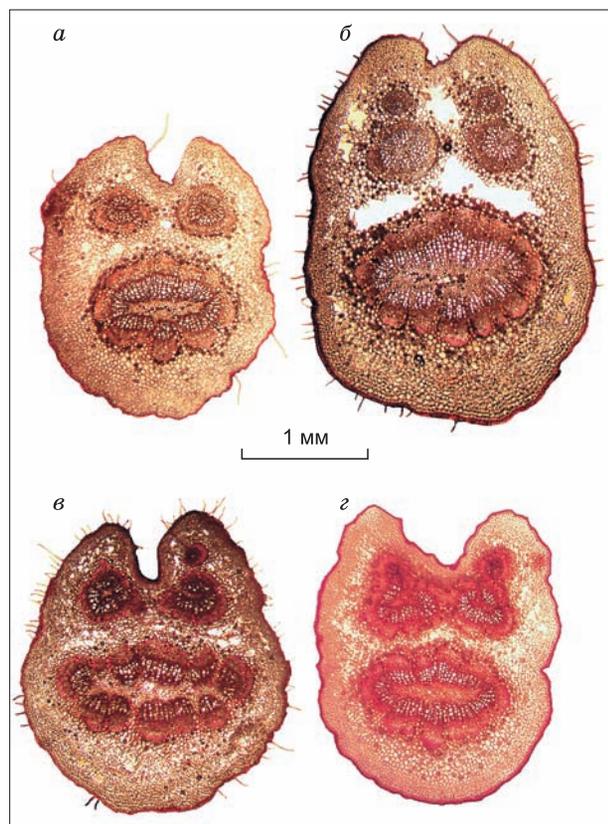


Рис. 1. Поперечный срез черешка: а – *P. balsamifera*, б – *P. trichocarpa*, в – *P. laurifolia*, г – *P. simonii*.

Сбор гербарных материалов показал, что признак, отмеченный Д.П. Воробьевым (1968), действительно наблюдается. Несмотря на соблюдение всех правил сушки, листья *P. maximowiczii* чернеют в течение суток, *P. koreana* – буреют и только после этого высыхают.

Форма черешков на большей части длины у всех исследованных видов желобчатая. Таксоны различаются по форме поперечного сечения черешка и контуру адаксиальной стороны. У *P. balsamifera* форма широкоэллиптическая, с довольно глубоким V-образным вырезом на адаксиальной стороне и заостренными лопастями (рис. 1, а). Желобок на верхней стороне черешка *P. trichocarpa* неглубокий, контур выемчатый, лопасти округлые, форма поперечного сечения эллиптическая, линейные размеры большие (см. рис. 1, б). У *P. laurifolia* на адаксиальной стороне глубокий U-образный желобок с округлыми лопастями, форма поперечного сечения округлоэллиптическая (см. рис. 1, в). *P. simonii* присуще обратояйцевидное поперечное сечение с широким желобком (см. рис. 1, г).

Результаты исследования показали, что черешки спорной восточно-азиатской группы тополей *P. suaveolens*, *P. maximowiczii* и *P. koreana* также хорошо различаются по рассмотренным выше признакам. У *P. suaveolens* черешки относительно

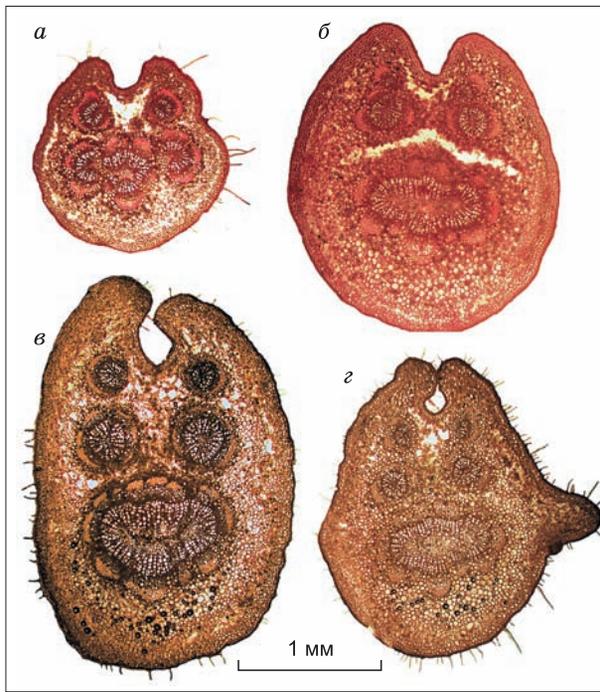


Рис. 2. Поперечный срез черешка:
а – *P. suaveolens*, *б* – *P. koreana*, *в*, *г* – *P. maximowiczii*.

тонкие, округлые по форме поперечного сечения, по контуру адаксиальной стороны они сходны с *P. laurifolia* (рис. 2, *а*). Тополь корейский отличается крупными размерами сечения черешка (до 4×3 мм), эллиптической формой, неглубоким V-образным желобком с округлыми лопастями (см. рис. 2, *б*). У *P. maximowiczii* черешки также

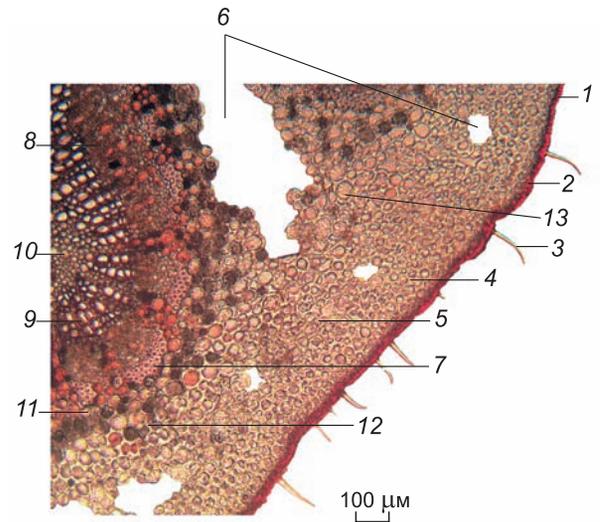


Рис. 3. Абаксиальный участок поперечного среза черешка *P. trichocarpa*:

1 – кутикула; 2 – основные клетки эпидермы; 3 – трихомы; 4, 5 – колленхима: уголково-пластинчатая (4), уголковая (5); 6 – межклетники; 7 – лубяные волокна; 8 – флоэма; 9 – ксилема; 10, 11 – паренхима: сердцевидная (10), обкладки проводящих пучков (11); 12 – друзы оксалата кальция; 13 – хлоренхима.

массивные, яйцевидные, редко эллиптические с выростами по бокам. Лопасты, окружающие желобок, усеченные, часто плотно сомкнутые (см. рис. 2, *в*, *г*). Контур абаксиальной стороны у всех изученных видов округлый.

Анатомо-топографическое строение черешков исследованных видов сходно. Снаружи череш-

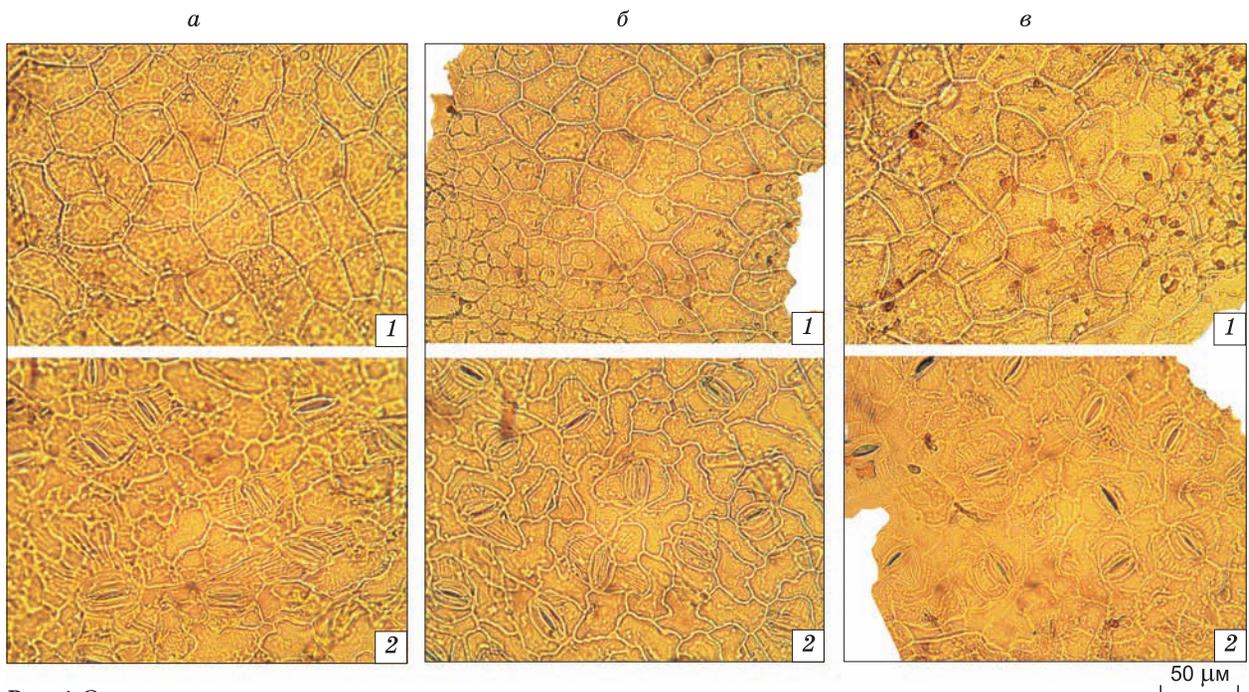


Рис. 4. Эпидерма листа:
а – *P. suaveolens*, *б* – *P. koreana*, *в* – *P. maximowiczii*. 1 – адаксиальная, 2 – абаксиальная сторона.

ки покрыты эпидермой, состоящей из плотно расположенных клеток паренхимной формы (рис. 3). С поверхности они покрыты кутикулой (до 5 мкм). Исключение составил *P. laurifolia*, клетки его эпидермы вытянутые до 15 мкм с толщиной кутикулы 5–10 мкм. У всех изученных таксонов по контуру среза встречаются покровные одноклеточные трихомы шиловидной формы длиной от 50 до 130 мкм. Следует отметить, что степень развития трихом и их длина могут варьировать у особей в популяциях одного вида (Климов, Прошкин, 2017).

Под эпидермой по всему периметру залегает слой уголково-пластинчатой колленхимы, достигающей в толщину 3–4 клетки. В ребрах адаксиальной стороны его толщина увеличивается до 6–7 у большинства исследованных видов и до 10–12 у *P. simonii*.

Под слоем уголково-пластинчатой колленхимы залегает уголково-пластинчатая колленхима. Она образует переход к основной и ассимиляционной паренхиме (хлоренхиме) почти по всему периметру (например, у *P. simonii* и *P. koreana*) или образует тяжи по бокам абаксиального кольца проводящих пучков (*P. laurifolia*, *P. maximowiczii*).

Хлоренхима располагается сплошным массивом, переходя около проводящих пучков в основную паренхиму. На адаксиальной стороне ее клетки располагаются рыхло, с большими межклетниками. Последние здесь начинаются сразу под слоем уголково-пластинчатой колленхимы и пронизывают ассимиляционную ткань (хлоренхиму) до верхней стороны абаксиального кольца проводящих пучков. Более мелкие межклетники развиты на боковых и абаксиальной сторонах (см. рис. 3). По данным А.А. Паутова (2002), эти межклеточные полости имеют схизогенное происхождение, Ву. W. Leach (1924) считает, что они возникают при травматическом разделении клеток в молодом черешке в результате колебаний ветром.

Проводящая система представлена кольцами закрытых коллатеральных пучков, расположенных преимущественно высокоаркообразно в виде латинской буквы U. Аркообразная форма характерна для *P. suaveolens* и *P. simonii*, у последнего она V-образная.

На абаксиальной стороне пучки собраны в крупное эллиптическое кольцо, имеющее неправильное очертание, его высота варьирует от 890 до 1450 мкм, а ширина – от 630 до 1100 мкм (см. рис. 2). В его центре хорошо просматривается

сердцевидная паренхима. На адаксиальной стороне располагаются 2–4 кольца диаметром 120–490 мкм, состоящих из 3–5 пучков.

Расположение проводящих элементов ксилемы радиальное, диаметр сосудов варьирует от 10 до 30 мкм. Клетки флоэмы 5–30 мкм с крупными элементами паренхимы. Флоэму армирует слой лубяных волокон, большинство которых одревесневают. Кольца окружены обкладкой из крупных и довольно толстостенных клеток паренхимы.

Для всех исследованных видов характерно наличие многочисленных друз оксалата кальция по всей хлоренхиме и особенно в клетках обкладки проводящих пучков. Только у *P. balsamifera* и *P. laurifolia* друзы редко встречаются в хлоренхиме и сосредоточены преимущественно в обкладке. Единично в клетках паренхимы встречаются призматические палочковидные кристаллы.

Устьица – важнейший элемент эпидермы, регулирующий газообмен и транспирацию. Поскольку растения ведут относительно неподвижный образ жизни, они вынуждены постоянно адаптироваться к изменениям в окружающей их среде, и устьица играют важную роль в этом процессе. Плотность устьиц у различных видов рода *Populus* хотя и может варьировать, но находится под жестким генетическим контролем (Afaf et al., 2007; Russo et al., 2014; Cortan et al., 2017), а их распределение является видоспецифическим признаком (Casson, Grey, 2008). Анализ эпидермы подтвердил, что для *P. koreana*, *P. balsamifera*, *P. suaveolens*, *P. trichocarpa* на укороченных побегах характерны гипостоматические листовые пластинки, амфистоматические наблюдаются у *P. laurifolia* и *P. simonii*.

У всех трех восточно-азиатских видов устьица парацитного типа, многие имеют складки, отходящие от замыкающих клеток и распространяющиеся не только на побочные, но и на основные клетки эпидермы. Эти складки представляют собой покрытые кутикулой выросты клеточной оболочки (Паутов и др., 2002; Бакулин, 2010). Антиклинальные стенки основных клеток на адаксиальной стороне листовых пластинок прямые, а на абаксиальной – извилистые. Результаты изучения эпидермы *P. maximowiczii* показали, что на укороченных побегах его листовые пластинки гипостоматические, и он не отличается по этому признаку от *P. koreana* и *P. suaveolens* (рис. 4). Поэтому характер распределения устьиц не может рассматриваться как качественный маркер при диагностике этих спорных таксонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, выполненные анатомические исследования позволили выявить особенности петиолярной анатомии наиболее широко распространенных в северных широтах видов секции

Tacamahaca. Наиболее важными признаками для их диагностики и идентификации являются: форма поперечного сечения черешка в верхней части и контур адаксиальной стороны. В целом анатомо-

топографическое строение черешков видов секции *Tacamahaca* имеет значительное сходство. Для них характерно: развитие сплошного слоя уголково-пластинчатой колленхимы под эпидермой, на который приходится относительно небольшая площадь общего поперечного сечения; постепенный переход от уголково-пластинчатой колленхимы к паренхиме; мощное развитие хлоренхимы с крупными межклетниками на адаксиальной стороне; высокоаркообразное расположение проводящей системы; наличие желоба на адаксиальной стороне. Анализ эпидермы листа *P. taximowiczii* показал, что на укороченных побегах листовые пластинки этого вида гипостоматические, и он не может быть идентифицирован по этому признаку от

P. koreana и *P. suaveolens*, но эти виды различаются по анатомии черешка.

Благодарности. Авторы благодарны профессору кафедры биологии и биотехнологии МПГУ доктору биол. наук М.В. Костиной и сотрудникам лаборатории дендрологии Центрального сибирского ботанического сада доктору биол. наук Е.В. Банаеву, канд. биол. наук А.П. Белановой за предоставленные материалы. Выражают признательность сотруднику Западно-Сибирского отделения Института леса СО РАН (филиал ФИЦ КНЦ СО РАН), доктору с.-х. наук В.В. Тараканову, принявшему участие в полевых исследованиях и обсуждении результатов.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас** по описательной морфологии высших растений: Лист / Ал.А. Федоров, М.Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко; под ред. П.А. Баранова. М., 1956. 304 с.
- Бавтуто Г.А.** Ботаника: Морфология и анатомия растений / Г.А. Бавтуто, В.М. Еремин: учеб. пособие. Минск, 1997. 375 с.
- Бакулин В.Т.** Интродукция и селекция тополя в Сибири / В.Т. Бакулин. Новосибирск, 1990. 174 с.
- Бакулин В.Т.** Тополь душистый в Сибири / В.Т. Бакулин. Новосибирск, 2010. 110 с.
- Воробьев Д.П.** Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока / Д.П. Воробьев. Л., 1968. 277 с.
- Гавриленко И.Г., Новожилова Е.В.** Анатомическое строение черешков листьев видов рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*) Дальнего Востока России // *Turczaninowia*. 2015. Т. 18, № 4. С. 67–73. DOI: 10.14258/turczaninowia.18.4.8
- Гавриленко И.Г., Новожилова Е.В.** Анатомическое строение черешка листа, стебля и семени *Aconitum coreanum* (*Ranunculaceae*) // *Turczaninowia*. 2017. Т. 20, № 1. С. 75–79. DOI: 10.14258/turczaninowia.20.1.6
- Камелин Р.В.** Флористический анализ естественной флоры Горной Средней Азии / Р.В. Камелин. Л., 1973. 355 с.
- Климов А.В., Прошкин Б.В.** Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Ch.Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2017. № 39. С. 58–72. DOI: 10.17223/19988591/39/4
- Комаров В.Л.** Тополя СССР // *Бот. журн.* 1934. Т. 19, № 5. С. 495–511.
- Комаров В.Л.** Род тополь *Populus* L. // *Флора СССР*. М., 1936. Т. 5. С. 216–242.
- Коропачинский И.Ю.** Древесные растения Азиатской России / И.Ю. Коропачинский, Т.Н. Востовская. Новосибирск, 2012. 707 с.
- Куркин В.А., Рыжов В.М., Тарасенко Л.В., Железникова А.С., Помогайбин А.В.** Морфолого-анатомическое исследование рахисов черешков листа ореха грецкого (*Juglans regia* L.) // *Фундаментальные исследования*. 2014а. Т. 5, № 1. С. 102–108.
- Куркин В.А., Акушская А.С., Рыжов В.М., Тарасенко Л.В., Топоркова П.Д.** Петтиолярная анатомия в рамках анатомо-морфологического исследования перспективного лекарственного сырья – травы женьшеня // *Там же*. 2014б. Т. 5, № 6. С. 1274–1278.
- Лотова Л.И.** Морфология и анатомия растений / Л.И. Лотова. М., 2001. 528 с.
- Меницкий Ю.Л.** Семейство *Salicaceae* Mirb. // *Растения Центральной Азии по материалам Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова*. Л., 1989. № 9. С. 14–54.
- Молганова Н.А., Овеснов С.А.** Виды рода тополь (*Populus* L., *Salicaceae*) в г. Перми // *Вестн. Перм. ун-та*. 2016. № 1. С. 12–21.
- Паутов А.А.** Структура листа в эволюции тополей / А.А. Паутов: Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспытателей. СПб., 2002. Сер. 3, Т. 78. 164 с.
- Паутов А.А., Яковлева О.В., Колодяжный С.Ф.** Микрорельеф поверхности листьев у *Populus* (*Salicaceae*) // *Бот. журн.* 2002. Т. 87, № 1. С. 63–71.
- Прошкин Б.В., Климов А.В.** Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*) в пойме реки Томи // *Сиб. лесной журн.* 2017а. № 4. С. 38–51. DOI: 10.15372/SJFS20170404
- Прошкин Б.В., Климов А.В.** Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры, в бассейне реки Томи // *Вестн. Новосиб. гос. аграр. ун-та*. 2017б. № 1. С. 93–106.
- Прошкин Б.В., Климов А.В.** Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // *Turczaninowia*. 2017в. Т. 20, № 4. С. 206–218. DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.19

- Прошкин Б.В., Климов А.В.** *Populus x jrtyschensis* Chang Y. Yang. в Алтае-Саянской горной стране // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Том. гос. ун-та. 2017г. № 115. С. 28–35. DOI: 10.17223/20764103.115.5
- Скворцов А.К.** Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. ГБС. 2010. № 196. С. 62–73.
- Скворцов А.К., Белянина Н.Б.** О бальзамических тополях (*Populus* section *Tacamahaca*, *Salicaceae*) на востоке Азиатской России // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 8. С. 1244–1252.
- Скворцов А.К., Голышева М.Д.** О некоторых особенностях строения листа, важных для систематики и филогении рода *Salix* L. // Биол. науки. 1967. Т. 41, № 5. С. 91–97.
- Старова Н.В.** Селекция ивовых / Н.В. Старова. М., 1980. 206 с.
- Шабес Л.К.** Летняя полевая практика по морфологии растений / Л.К. Шабес, Л.М. Клейменова, Н.Р. Бредихина. СПб., 2007. 172 с.
- Afas N.A.I., Marron N., Ceulemans R.** Variability in *Populus* leaf anatomy and morphology in relation to canopy position, biomass production and varietal taxon // Ann. Forest Sci. 2007. V. 64, No. 5. P. 521–532. DOI: 10.1051/forest:2007029
- Casson S., Gray G.E.** Influence of environmental factors on stomatal development // New Phytologist. 2008. V. 178, No. 1. P. 9–23. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02351
- Čortan D., Vilotic D., Šijačić-Nikolič M., Miljković D.** Leaf stomatal traits variation within and among black poplar native populations in Serbia // Bosque. 2017. V. 38, No. 2. P. 337–345. DOI: 10.4067/S0717-92002017000200011
- Cronk Q.C.B.** Plant eco-devo: the potential of poplar as a model organism // New Phytologist. 2005. No. 166. P. 39–48.
- Dillen S., Marron N., Koch B., Ceulemans R.** Genetic variations of stomatal traits and carbon isotope discrimination in two hybrid poplar families (*Populus deltoides* ‘S9-2’ × *P. nigra* ‘Ghoy’ and *P. deltoides* ‘S9-2’ × *P. trichocarpa* ‘V24’) // Ann. Bot. 2008. V. 102, No. 3. P. 399–407. DOI: 10.1093/aob/mcn107
- Eckenwalder J.E.** Systematics and evolution in *Populus* // Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. 1996. No. 1. P. 7–32.
- Eckenwalder J.E.** *Populus* // Flora of North America Editorial Committee. 2010. No. 7. P. 5–14.
- Hamzeh M., Dayanandan S.** Phylogeny of *Populus* (*Salicaceae*) based on nucleotide sequences of chloroplast trnT-trnF region and nuclear rDNA // Amer. J. Bot. 2004. V. 91, No. 9. P. 1398–1408.
- Kalouti S., Keshavarzi M., Nazem Bokaei Z., Saifali M.** Leaf anatomical study of *Populus* L. (*Populus nigra*, *P. alba*, *P. euphratica* and *P. caspica*) (*Salicaceae*) in Iran // Scientia Agriculturae. 2015. V. 11, No. 3. P. 124–131. DOI: 10.15192/PSCP.SA.2015.11.3.124131
- Leach By.W.** An anatomical and physiological study of the petiole in certain species of *Populus* // New Phytologist. 1924. V. 23, No. 5. P. 225–239.
- Liu X., Wang Z., Shao W., Ye Z., Zhang J.** Phylogenetic and Taxonomic Status Analyses of the Abaso Section from Multiple Nuclear Genes and Plastid Fragments Reveal New Insights into the North America Origin of *Populus* (*Salicaceae*) // Frontier Plant Science. 2017. DOI: 10.3389/fpls.2016.02022
- OECD.** Consensus document on the biology of *Populus* L. (poplars), organisation for economic Co-operation and development // Series on Harmonization of Regulatory Oversight in Biotechnology Paris. 2000. No. 16. P. 337.
- Pearce D., Millard S., Bray D., Rood S.** Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment // Tree Physiology. 2006. V. 26, No. 2. P. 211–218.
- Poplars and willows: trees for society and the environment** / J.G. Isebrands, J. Richardson (Eds.): Published jointly by CAB International and FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2014. 634 p.
- Russo G., Angelis P.De., Mickle J., Barone Lumaga M.R.** Stomata morphological traits in two different genotypes of *Populus nigra* L. // Forest Biogeo Sciences and Forestry. 2014. No. 8. P. 547–551.
- Thadeo M., Azevedo A.A., Meira R.M.S.A.** Foliar anatomy of neotropical *Salicaceae*: potentially useful characters for taxonomy // Plant System Evolution. 2014. No. 300. P. 2073–2089. DOI: 10.1007/s00606-014-1037-5
- Wang Z.S., Du S.H., Dayanandan S., Wang D.S., Zeng Y.F., Zhang J.G.** Phylogeny reconstruction and hybrid analysis of *Populus* (*Salicaceae*) based on nucleotide sequences of multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments // PLoS ONE. 2014. DOI: 10.1371/journal.pone.0103645
- Zsuffa L.** Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario // Forest Chronis. 1975. No. 51. P. 240–242.