

МИКРОМОРФОЛОГИЯ ПОВЕРХНОСТИ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *PYRINAE* (ROSACEAE)

© 2023 г. А. В. Бабоша^{1,*}, А. С. Рябченко^{1,**}, Т. Х. Кумахова^{2,***}

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

²Российский государственный аграрный университет — МСХА им. К.А. Тимирязева
Тимирязевская ул., 49, Москва, 127550, Россия

*e-mail: phimmunitet@yandex.ru

**e-mail: marchellos@yandex.ru

***e-mail: tkumachova@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 11.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Методом сканирующей электронной микроскопии (криоСЭМ) исследованы особенности микроморфологии поверхности эпидермы листьев представителей 6 родов: *Sorbus* L., *Aronia* Medik., *Amelanchier* Medik., *Cydonia* Mill., *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L. (Rosaceae). Поверхность листьев исследованных растений имела кутикулярную складчатость двух типов. У *Cotoneaster melanocarpus* и *Sorbus aucuparia* наблюдали одиночные кутикулярные тяжи, как правило, расположенные на одной клетке, но более крупные и иногда разветвленные. У остальных видов складчатость имела форму многочисленных мелких параллельных микротяжей, идущих вдоль длинной оси клетки. Разную степень проявления кутикулярной складчатости обоих типов наблюдали на поверхности основных клеток эпидермы на одной или обеих сторонах листовой пластинки. Кроме того, радиально расходящиеся микротяжи окружали устьица и трихомы, а у *Amelanchier spicata* и *Sorbus aucuparia* также и папиллы в области устьиц. Все исследованные виды имели хорошо выраженный устьичный диморфизм. Более крупные первичные устьица с хорошо выраженной складчатостью располагались на некотором удалении или в центре группы из нескольких более мелких вторичных устьиц. Доля первичных устьиц составляла от 5 до 17%. У исследованных видов наблюдалась отрицательная корреляция между длиной устьиц и плотностью их размещения на поверхности листьев, которая близка к аналогичной корреляции в других таксонах.

Ключевые слова: микрорельеф, кутикулярная складчатость, трихомы, папиллы, устьица, эпидерма

DOI: 10.31857/S0006813623010027, **EDN:** LNHXBL

Особенности тонкого строения эпидермы листьев покрытосеменных растений привлекают особое внимание при проведении экологических и мониторинговых исследований. Предполагают, что кутикулярная складчатость влияет на смачиваемость поверхности листьев, складки принимают участие в согласовании роста эпидермы в ходе развития пластинки, изменяют механические свойства поверхности, придавая жесткость и прочность на изгиб, регулируют работу устьичного комплекса и др. (Evert, Eichhorn, 2006; Pautov, Vasil'yeva, 2010; Pautov et al., 2017, 2019; Kumakhova et al., 2021 и др.). Микрорельеф эпидермы листьев обладает высоким уровнем стабильности в пределах вида. Это позволяет использовать признаки микрорельефа в качестве диагностических в систематике растений при составлении ключей (Dehgan, 1980; Carr, Carr, 1990; Fontenelle et al.,

1994; Akçin et al., 2013; Pautov et al., 2014; Ullah et al., 2021). У ряда видов покрытосеменных обнаружен полиморфизм устьиц. Так, в листьях *Populus tremula* обнаружены парацитные и латероцитные устьица (Pautov, 2009). Устьица *Exbucklandia populnea* могут быть парацитными, латероцитными, энциклоцитными и переходных типов (Pautov et al., 2015). Однако, среди устьиц одного и того же типа можно выделить более или менее различающиеся группы. Довольно крупные или одиночные первичные устьица закладываются и начинают функционировать на ранних этапах развития листовой пластинки в отличие от более поздних вторичных устьиц меньшего размера (Carr, Carr, 1990). Устьичный диморфизм подобного типа был обнаружен у более чем 200 видов двудольных (Boldt, Rank, 2010). В этом списке присутствуют и представители *Pyrinae*, в частности

родов *Malus* и *Pyrus* (Boldt, Rank, 2010) и др. Ранее устьица разных типов были найдены нами у представителей *Malus domestica* (Babosha et al., 2020).

Подтриба *Pyrinae* (ранее подсемейство *Maloideae*, *Rosaceae*) включает до 950 видов, среди которых представлены виды со съедобными плодами и виды, имеющие декоративную и лекарственную ценность (Campbell et al., 2007). *Pyrinae* отличаются хромосомным числом 17 и наличием многочисленных тычинок (20 и более) в цветке. Плоды *Pyrinae* — это яблоки (pome) или многокостянки (polypryrenous drupe) (Kamelin, 2006; Takhtajan, 2009; Xiang et al., 2017 и др.).

Представители подтрибы широко распространены в умеренном и субтропическом поясах северного полушария (Kamelin, 2006). По числу видов среди них преобладают: *Crataegus* (200 и более видов), произрастающие в северной умеренной зоне; *Cotoneaster* (около 100 видов) — в Евразии, особенно в Гималаях, Китае и Северной Африке и *Sorbus* (100 и более видов) — в северной умеренной зоне. Многие виды *Pyrinae* — горные и высокогорные растения. Например, виды *Cotoneaster* и *Sorbus* произрастают в светлых редколесьях горных склонов и по горным ущельям, образуя рощи, зачастую они поднимаются до верхней границы лесного пояса и заходят за полярный круг. Даже в тропиках за некоторым исключением немногочисленные представители *Pyrinae* (*Maloideae*) произрастают главным образом в горах (Takhtajan et al., 1981).

Целью данной работы является изучение адаксиальной и абаксиальной кутикулярной складчатости на поверхности листьев, а также полиморфизма устьиц у некоторых представителей *Pyrinae*, для возможного их использования в качестве дополнительных микроморфологических признаков в таксономии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельных объектов для исследования были выбраны закончившие рост листья представителей 6 родов подтрибы *Pyrinae* семейства *Rosaceae*: *Sorbus* L. (*Sorbus aucuparia* L.), *Cydonia* Mill. (*Cydonia oblonga* Mill.), *Aronia* Medik. (*Aronia mitschurinii* A. Skvorts. et Maitulina), *Amelanchier* Medik. (*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch), *Cotoneaster* Medik. (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt.) и *Crataegus* L. (*Crataegus sanguinea* Pall., *C. submollis* Sarg.). Видовые названия изученных растений приведены по С.К. Черепанову (Черепанов, 1995). Материал для исследований собран в Ботаническом саду имени С.И. Ростовцева (РГАУ — МСХА имени К.А. Тимирязева) и Кабардино-Балкарии, кроме образцов *Cydonia oblonga* Mill., собранных в республике Дагестан (Murtazaliyev, 2009). Зрелые листья средних раз-

меров отбирали из средней части кроны 3-х модельных деревьев.

Фрагменты (1 см²) живых листьев вырезали из средней части и наклеивали на медную пластинку 2 × 4 см с помощью термопасты АлСил-3 либо КПТ-8 (Ryabchenko, Babosha, 2011). Затем пластинку с препаратами закрепляли на столике замораживающей приставки “Deben Coolstage” (Великобритания) с небольшим количеством той же термопасты. Препараты исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) — LEO — 1430 VP (Carl Zeiss) при –30°C в режиме высокого вакуума (криоСЭМ).

Количественные параметры основных клеток эпидермы — среднюю площадь клетки (мкм²) верхней (S_{ад}) и нижней (S_{аб}) поверхности листьев, плотность размещения устьиц (St, мм^{–2}), длину (L, мкм) и ширину (S, мкм) замыкающих клеток — измеряли на 5–10 цифровых микрографиях в программе Image J. Приведены средние значения величин и стандартные ошибки. Статистические вычисления проводили с использованием программы Microsoft Excel, а также пакета Shiny (Assaad et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Адаксиальная сторона поверхности листьев большинства изученных видов образована однотипными клетками эпидермы (рис. 1). Только у видов *Crataegus sanguinea* и *Sorbus aucuparia* наблюдали единичные простые трихомы (рис. 2.3; 3.1). По форме клетки эпидермы почти изодиаметрические, слегка продолговатые, многоугольные или лопастные. Очертания стенок клеток адаксиальной эпидермы варьировали от прямолинейных (*S. aucuparia*, *Aronia mitschurinii*, *Cotoneaster melanocarpus*), до извилистых у *Amelanchier spicata* и *Cydonia oblonga* (рис. 1). Наиболее крупные клетки наблюдали у *A. mitschurinii*, а у обоих видов *Crataegus*, *Cydonia oblonga* и *Cotoneaster melanocarpus* клетки адаксиальной эпидермы были относительно небольшой величины (табл. 1).

На поверхности адаксиальной эпидермы большинства видов отмечается по-разному организованный складчатый микрорельеф кутикулярной природы (рис. 1.1–5). Можно выделить следующие варианты микрорельефа: 1) многочисленные на каждой клетке, длинные, слегка извилистые складки, которые продолжают на соседние клетки и образуют единую структуру по всей поверхности листовой пластинки (*C. oblonga*, оба вида *Crataegus*, рис. 1.2, 3); 2) на одной клетке располагается по одной разветвляющейся короткой складке, между которыми находятся плоские нерельефные участки (*S. aucuparia*, рис. 1.1); 3) длинные одиночные складки, лежащие над антиклинальными стенками клеток эпидермы

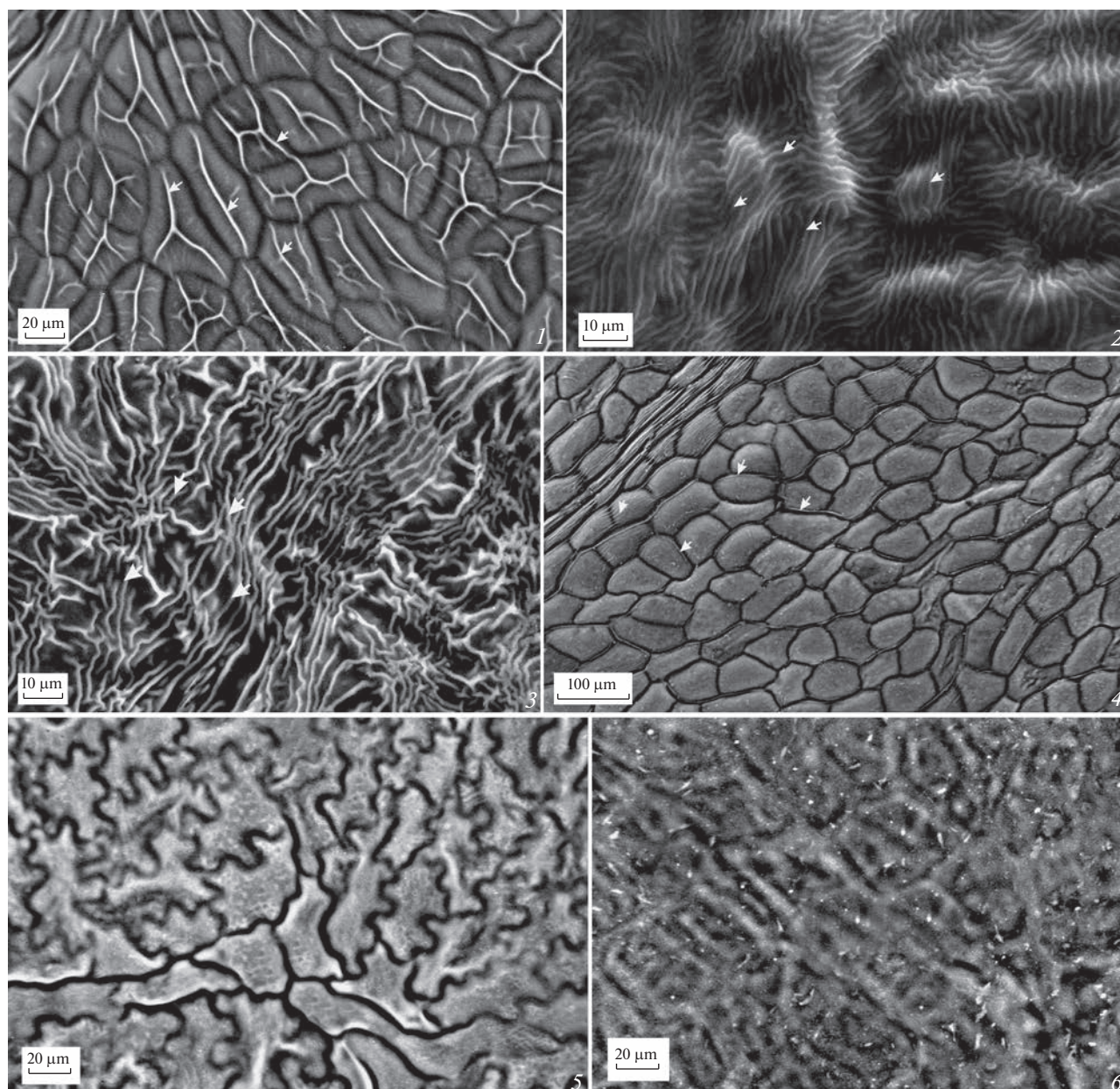


Рис. 1. Фрагменты адаксиальной поверхности (1–4, кутикулярная складчатость; 5, 6 – восковые отложения) листьев Рубинае (Rosaceae), СЭМ-микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 4 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt (→ кутикулярные складки).

Fig. 1. Fragments of the adaxial surface (1–4, cuticular folding; 5, 6 – wax deposits) of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 4 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt (→ cuticular folds).

(*Aronia mitschurinii*, рис. 1.4); 4) складки или микротяжи отсутствуют или не видны (*Amelanchier spicata* и *Cotoneaster melanocarpus*), при этом на поверхности листьев наблюдали небольшие отложения эпикутicularного воска в виде мелких гранул и хлопьев (рис. 1.5, 6).

Абаксиальная эпидерма всех модельных объектов состояла из нескольких клеточных типов:

клеток основной эпидермы, устьиц и трихом (рис. 2.1–6; 5.1–6; 6.1–6). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы в очертаниях прямые (*S. aucuparia*) или извилистые (*A. spicata*, *A. mitschurinii*, *C. oblonga*, *C. sanguinea*, *C. submollis*). У *C. melanocarpus* антиклинальные стенки эпидермальных клеток практически не просматривались из-под многочисленных кутикулярных

Таблица 1. Основные параметры изучаемых видов Pyrinae
Table 1. Main parameters of the studied Pyrinae species

	Sada	Saba	St	L	S	L/S	I, %
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch	1480 ± 106b	743 ± 38bc	189 ± 24cd	22.7 ± 0.5d	9.9 ± 0.3d	2.32 ± 0.055a	12.4 ± 3.1
<i>Aronia mitschurinii</i> A.K. Skvortsov et Maitul.	3330 ± 98a	2190 ± 86a	112 ± 10d	36.5 ± 0.4a	20.6 ± 0.3a	1.78 ± 0.02b	6.1 ± 1.1
<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex A. Blytt	1030 ± 70c		434 ± 34a	19.0 ± 0.2e	15.1 ± 0.2c	1.28 ± 0.03f	5.0 ± 1.7
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	625 c	608 ± 38cd	149 ± 8.6cd	30.5 ± 0.5b	21.7 ± 0.3a	1.41 ± 0.02e	15.1 ± 2.7
<i>Crataegus submollis</i> Sarg.	1040bc	784 ± 92bc	253 ± 36bc	26.2 ± 0.4c	16.4 ± 0.2b	1.6 ± 0.03cd	14.5 ± 4.2
<i>Cydonia oblonga</i> Mill.	881 ± 36.1c	421 ± 25.9d	344 ± 44.7ab	17.6 ± 0.274e	10.5 ± 0.201d	1.69 ± 0.03bc	10 ± 2.6
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1270 ± 31bc	883 ± 33b	120 ± 12d	24.3 ± 0.7cd	16.3 ± 0.5b	1.5 ± 0.03de	17.4 ± 4.1

Примечание. Приведены средняя площадь клетки (мкм²) верхней (Sada) и нижней (Saba) поверхности листьев, плотность размещения устьиц (St, мм⁻²), длина (L, мкм) и ширина (S, мкм) устьиц и процент первичных устьиц (I, %), а также их ошибки. Средние значения в одном столбце, отмеченные разными буквами, достоверно ($p < 0.05$) отличаются по результатам проведения однофакторной ANOVA и TUKEY-теста.

Note. Given in the Table are: average cell area (μm²) of the upper (Sada) and lower (Saba) leaf surfaces, density of stomata placement (St, mm⁻²), length (L, μm) and width (S, μm) of stomata, and the percentage of primary stomata (I, %), as well as their errors. Mean values in the same column, marked with different letters, differ significantly ($p < 0.05$) according to the results of one-way ANOVA and TUKEY test.

складок (рис. 5.6; 6.6). На абаксиальной стороне наиболее крупными были клетки эпидермы *A. mitschurinii*. Небольшой величиной эпидермальной клетки выделялся *C. oblonga* (табл. 1). Средняя площадь клеток абаксиальной и адаксиальной эпидермы на выборке исследованных видов сильно коррелировали между собой (табл. 2).

На абаксиальной стороне листьев у всех видов наблюдали простые одиночные трихомы, которые либо сохранялись на протяжении всей жизни листа, либо опадали на ранней стадии развития или по окончании роста листовой пластинки (рис. 2; 3.4). Сильная опушенность с равномерным распределением трихом была характерна для *C. oblonga* (рис. 2.2). Трихомы *C. oblonga* очень длинные, несколько извилистые, не имели определенной ориентации. У *C. sanguinea* и *C. submollis* трихомы были сосредоточены вдоль крупных жилок, они были окружены розеткой из 5–6 клеток, приподнятых над основными клетками эпидермы (рис. 3.1, 2).

У *S. aucuparia* и *A. spicata* большинство основных клеток эпидермы имели папиллы (рис. 4.). Зрелая папилла состояла из более компактной, расширенной верхней части (головки) и ножки с 5–7 мощными расходящимися в разные стороны ребрами. В большинстве случаев ребра ножки одной клетки соединялись с аналогичными образованиями соседних клеток, либо с микротяжами. У *S. aucuparia* папиллы имелись у 80–90% основных клеток эпидермы. Встречались клетки, которые имели несформированные или редуцированные папиллозные образования. Чаше клетки с крупными зрелыми папиллами наблю-

дали вокруг устьиц (рис. 4.1–2). На замыкающих клетках папилл не было, но каждое устьице окружали 6–8 клеток эпидермы с хорошо развитыми папиллами.

Абаксиальная поверхность имела складчатый микрорельеф (рис. 6). У *A. mitschurinii*, *C. oblonga*, *C. sanguinea* и *C. submollis* основные клетки абаксиальной эпидермы были покрыты многочисленными мелкими параллельными складками вдоль длинной оси клетки. Кутикулярные тяжи радиально расходились также от клеток устьичного комплекса (рис. 5). Несколько крупных тяжей и множество мелких складок окружали основания трихом *C. sanguinea* и *C. submollis*, *C. oblonga*, *S. aucuparia* (рис. 3). Как указывалось ранее (табл. 1), все эти виды имели сходную складчатость и на адаксиальной поверхности.

Таблица 2. Корреляционная матрица основных микроморфологических параметров для 7 видов Pyrinae ($R_{0.05} = 0.754$)

Table 2. Correlation matrix of main micromorphological parameters for 7 species of Pyrinae ($R_{0.05} = 0.754$)

	Sada	Saba	St	L	S
Sada	1				
Saba	0.97*	1			
St	–0.45	–0.59	1		
L	0.66	0.80**	–0.76*	1	
S	0.29	0.50	–0.48	0.82*	1

Примечание. * – достоверно при $p < 0.05$. ** – $p = 0.054$.
Note. * – significant at $p < 0.05$. ** – $p = 0.054$.

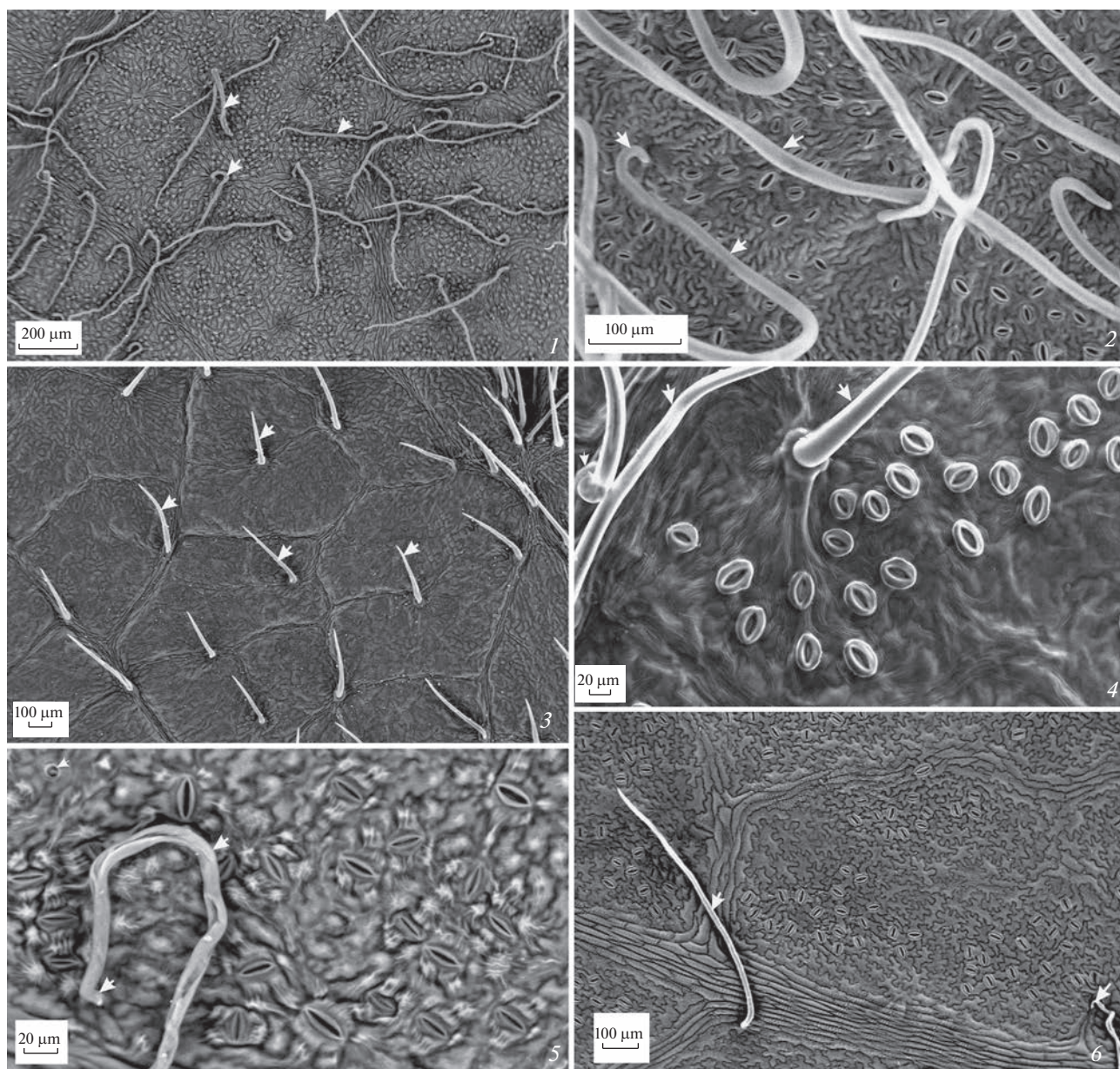


Рис. 2. Фрагменты абаксиальной (1, 2, 4–6) и адаксиальной (3) поверхности поверхности листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ-микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 3 – *Crataegus submollis* Sarg., 4 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul. (→ трихомы).

Fig. 2. Fragments of abaxial (1, 2, 4–6) and adaxial (3) surfaces of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 3 – *Crataegus submollis* Sarg., 4 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul. (→ trichomes).

У *A. spicata* и *S. aucuparia* отмечались складки, расходящиеся от папиллозных образований, окружающих устьица, а у *S. aucuparia* – складки, радиально расходящиеся от клеток трихом (рис. 4). У *C. melanocarpus* одна крупная разветвляющаяся складка находилась на поверхности основных клеток между устьицами и клетками над жилками. У этого вида аналогичные крупные складки радиально окружали устьичный комплекс и клетки трихом.

Устьица всех модельных растений аномоцитные. *A. mitschurinii* выделялся среди исследованных видов наиболее крупными устьицами. Устьица *C. melanocarpus* и *C. oblonga* были небольшого размера (табл. 1). У всех видов наблюдали устьичный диморфизм. Даже визуально можно было выделить, по крайней мере, 2 типа устьиц (рис. 6.). Первичные устьица были более крупного размера и располагались на некотором расстоянии от остальных или в центре группы из

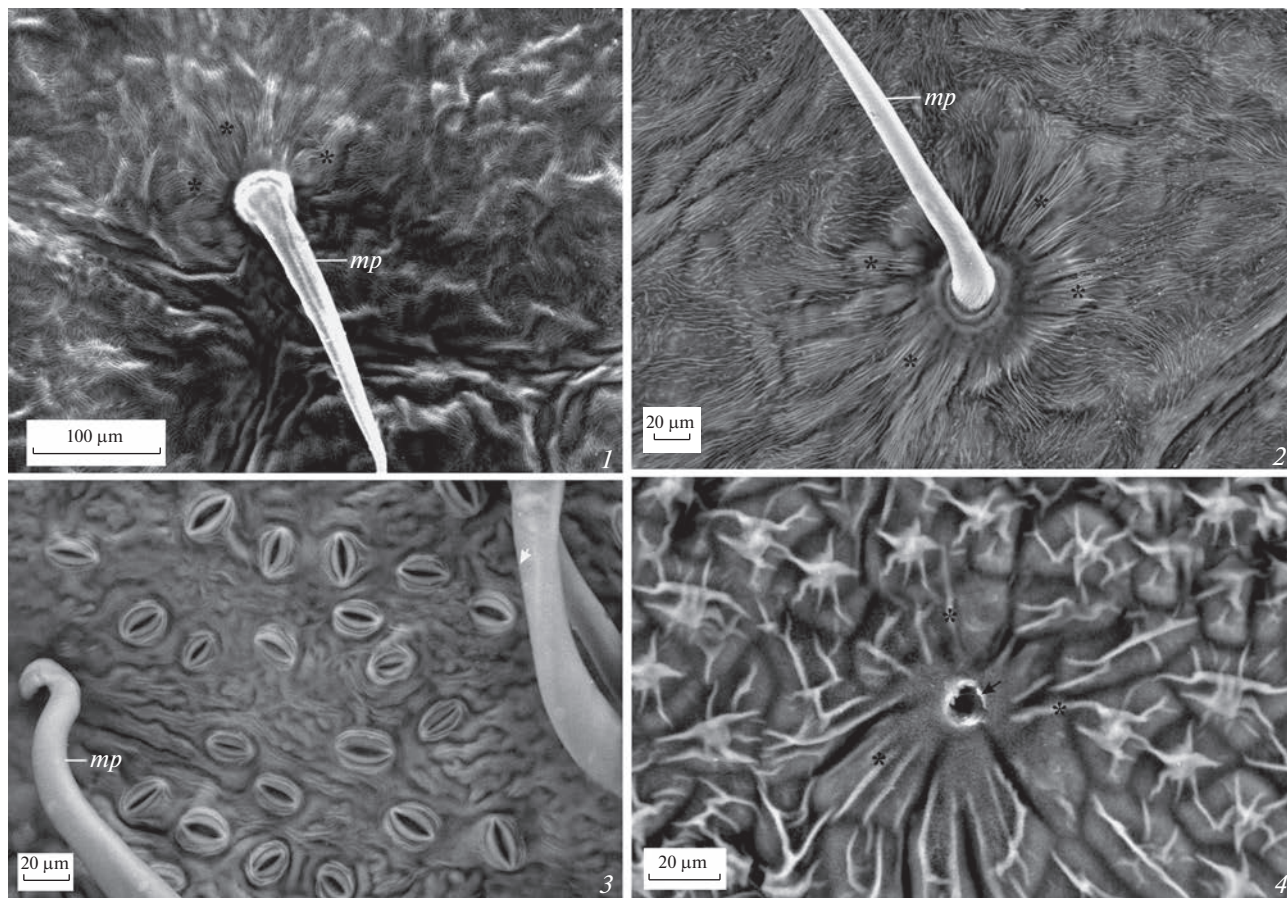


Рис. 3. Трихомы на поверхности (1, 2 – адаксиальная, 3, 4 – абаксиальная) листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ-микрографии: 1 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 2 – *Crataegus submollis* Sarg.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 4 – *Sorbus aucuparia* L. *mp* – трихомы (→ основание опавшей трихомы, * – кутикулярные микротяжи).

Fig. 3. Trichomes on the surface (1, 2 – adaxial, 3, 4 – abaxial) of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 2 – *Crataegus submollis* Sarg.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 4 – *Sorbus aucuparia* L. *mp* – trichomes (→ base of a fallen trichome, * – cuticular microstrands).

нескольких более мелких вторичных устьиц. Доля первичных устьиц составляла от 5 до 17% (табл. 1). Помимо более крупных размеров первичные устьица выделялись также более выраженной радиальной складчатостью и большим числом кутикулярных тяжей.

В табл. 2 представлена корреляционная матрица для измеренных микроморфологических параметров. Из вычисленных коэффициентов корреляции 4 достигали достоверной величины или близки к ней. Их графики разброса и соответствующие линии регрессии представлены на рис. 7. Корреляция длины и ширины устьиц предполагает определенное постоянство формы. Устьица *Amelanchier spicata* и *Aronia mitschurinii* были более сильно вытянуты, у остальных видов, судя по величине отношения L/S , имели существенно более округлую форму. Тем не менее, длина и ширина устьиц у исследованных видов находились в пределах доверительного интервала линии ре-

грессии $L(S)$ или эти параметры не слишком сильно выходили за пределы интервала (рис. 7.1).

Плотность размещения устьиц у исследованных видов сильно варьировала (табл. 1). При этом у вида *A. mitschurinii* с наиболее крупными устьицами она была наименьшей. На рис. 7.2 представлена зависимость плотности размещения устьиц от их длины. Корреляция между этими параметрами имела отрицательный знак и была существенной по величине (табл. 2). Из всех видов только *Cotoneaster melanocarpus* и *Sorbus aucuparia* немного выходили за пределы доверительного интервала линии регрессии $St(L)$. Величина корреляции Saba с параметрами Sada и L в табл. 2 достигает достоверных значений. Однако из графика разброса данных на рис. 7.3 и 7.4 видно, что точка *A. mitschurinii* сильно удалена от более плотной группы, включающей все остальные виды. Пересчет этих коэффициентов корреляции без *A. mitschurinii* дает величину корреляции меньше критического значения при $p = 0.05$.

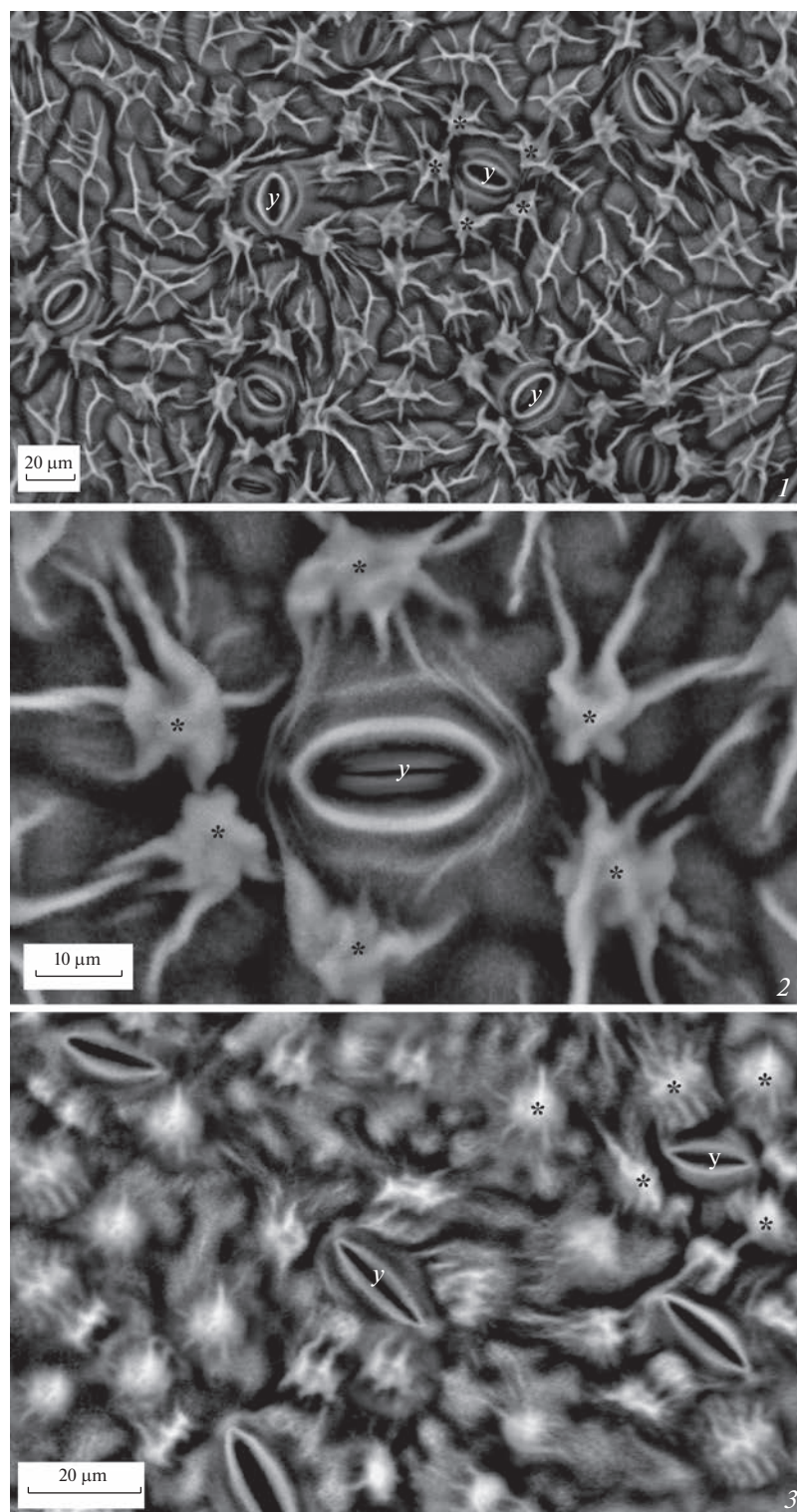


Рис. 4. Папиллы на абаксальной поверхности листьев Рубинае (Rosaceae), СЭМ микрофотографии: 1, 2 – *Sorbus aucuparia* L.; 3 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch. у – устьице (* – папилла).

Fig. 4. Papillae on the abaxial surface of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1, 2 – *Sorbus aucuparia* L.; 3 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch. у – stoma (* – papilla).

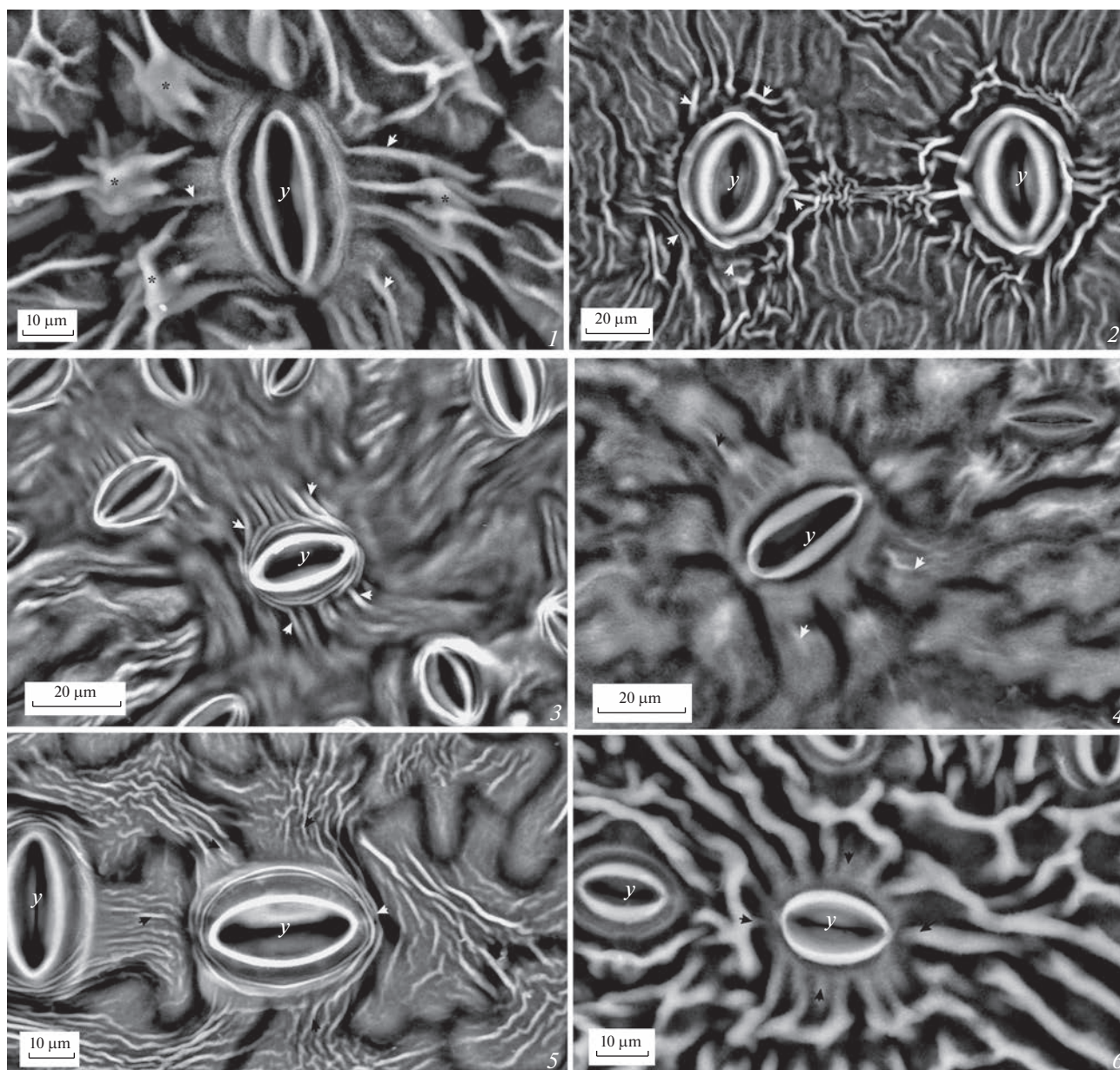


Рис. 5. Устьица на абаксиальной стороне поверхности листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ-микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. у – устьице (→ кутикулярные микротяжи, * – папиллы).

Fig. 5. Stomata on the abaxial side of the leaf surface of Pyrinae (Rosaceae), SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. y – stoma (→ cuticular microstrands, * – papillae).

ОБСУЖДЕНИЕ

Адаксиальная сторона листьев всех изученных видов Pyrinae в основном схожа. За исключением обоих видов *Crataegus* L., у которых отмечались единичные простые трихомы, она характеризуется однородными структурными элементами – клетками эпидермы. В отличие от адаксиальной, абаксиальная сторона поверхности обладала зна-

чительным разнообразием структуры. Кроме основных клеток эпидермы она включала другие высокоспециализированные клеточные типы: замыкающие клетки устьиц, клетки трихом и, в некоторых случаях, коллетер (Kumakhova et al., 2021). Последние представляют собой секреторные структуры, которые относят к эмергенцам, поскольку в образовании коллетер принимают участие эпидермальная и субэпидермальная тка-

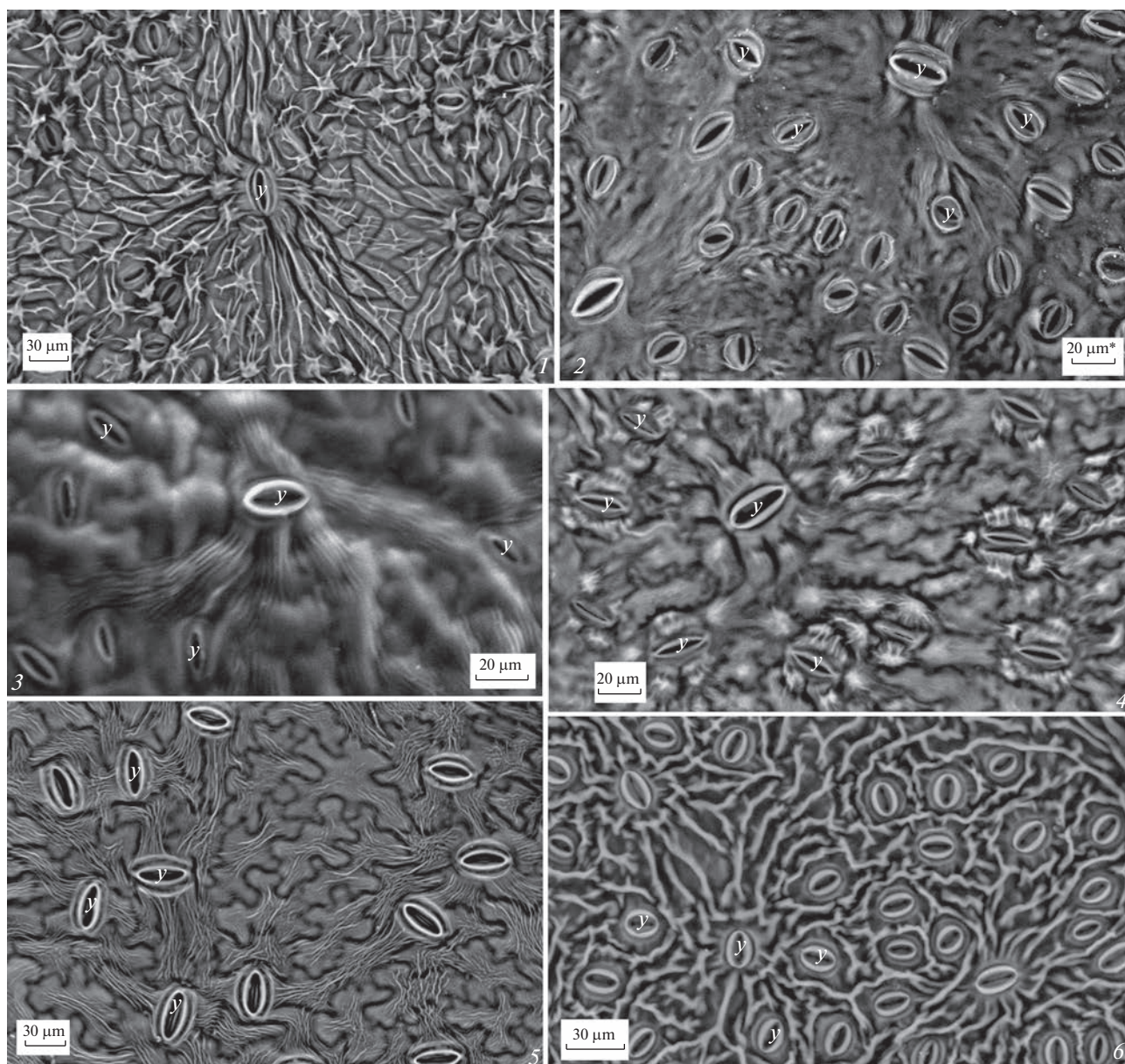


Рис. 6. Устьица (первичные и вторичные) на абаксиальной поверхности листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 3 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. у – устьице.

Fig. 6. Stomata (primary and secondary) on the abaxial surface of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 3 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. у – stoma.

ни (Evert, Eichhorn, 2006; Zitte et al., 2007; Evert, 2015). Исследованные нами виды имели существенные как качественные (форма антиклинальных клеточных стенок, особенности кутикулярной складчатости и др.), так и количественные различия по некоторым микроморфологическим признакам.

У всех исследованных видов обнаружены устьица двух типов: первичные и вторичные. Первичные устьица имели больший размер и бо-

лее выраженную кутикулярную складчатость. Среди Pyrinae устьичный диморфизм ранее наблюдали у видов из родов *Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Malus*, *Pyracantha*, *Pyrus*, *Sorbus* (Boldt, Rank, 2010; Babosha et al., 2020; Kumakhova et al., 2021). Наше исследование добавляет к этому списку род *Aronia*. Доля первичных устьиц варьировала от 5% у *Cotoneaster melanocarpus* до 15% а у *Crataegus sanguinea*, что достаточно близко к диапазону 2–10%, ранее полученному нами для

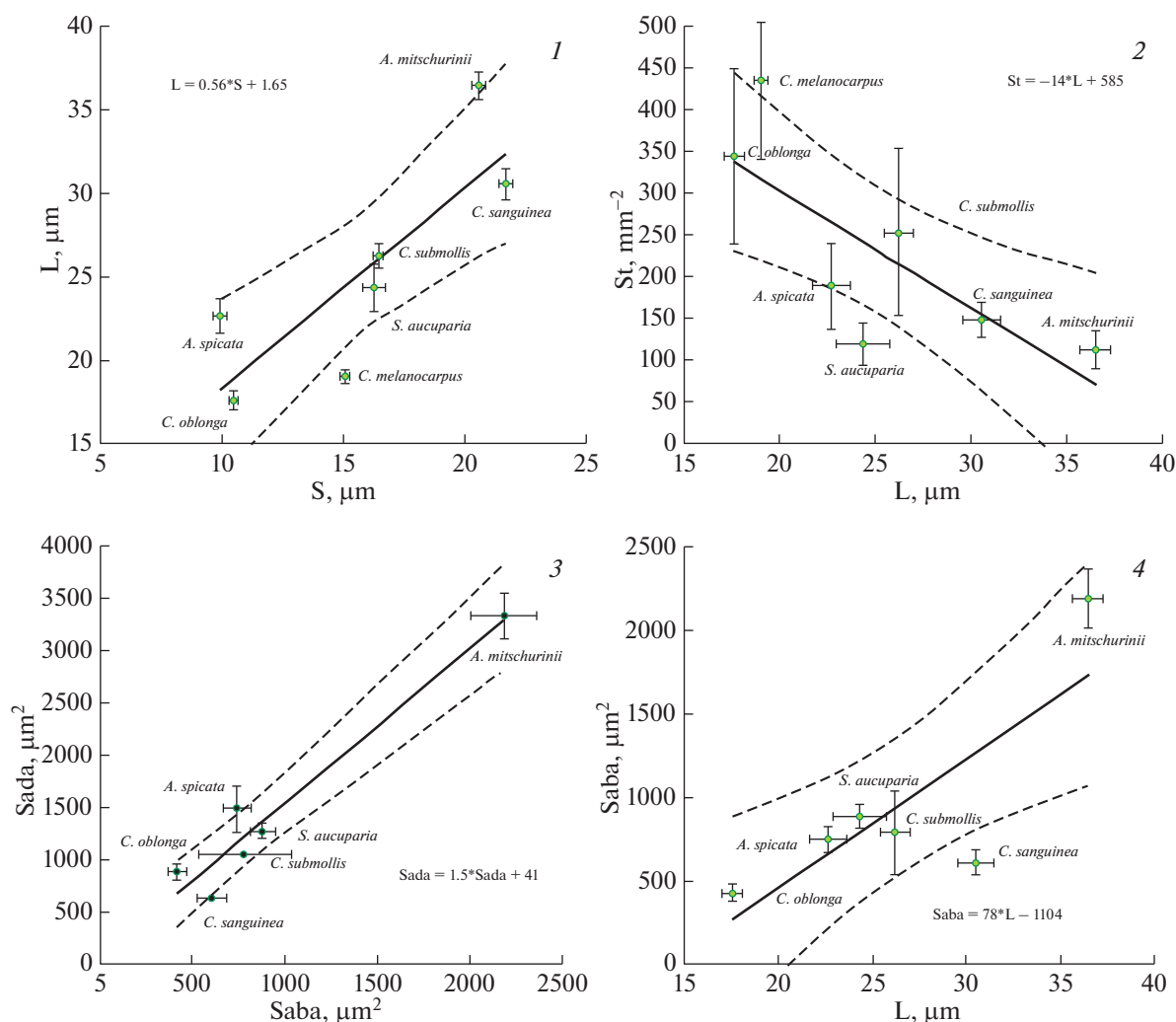


Рис. 7. Взаимозависимость некоторых параметров микроморфологии для 7 видов Pyrinae: 1 – зависимость средней длины устьица (L) от его ширины (S); 2 – плотности размещения устьиц (St) от средней длины устьица (L); 3 – средней площади основных клеток адаксиальной эпидермис ($Sada$) от средней площади клеток абаксиальной эпидермис ($Saba$); 4 – средней площади клеток абаксиальной эпидермис ($Saba$) от длины устьица (L). На графиках представлены средние значения каждого параметра и их доверительный интервал для каждого исследованного вида растений, линии регрессии и их доверительный интервал, уравнения для каждой линии регрессии.

Fig. 7. Interdependence of some micromorphological parameters in 7 Pyrinae species. Dependence of: 1 – the average length of stoma (L) on its width (S); 2 – the density of stomata placement (St) on the average stoma length (L); 3 – the average cell area in adaxial epidermis ($Sada$) on that in abaxial epidermis ($Saba$); 4 – the average cell area in abaxial epidermis ($Saba$) on stoma length (L). For each studied plant species, the average values of each parameter and their confidential interval, as well as the regression lines, their confidential intervals and equations are presented on the figures.

представителей рода *Malus* (Babosha et al., 2020). Известно, что мелкие устьица более чувствительны к изменениям условий внешней среды и быстрее закрываются при потере влаги по сравнению с более крупными (Giday et al., 2013). Поэтому учет устьичного полиморфизма может быть полезен при проведении экологического мониторинга.

В процессе развития листа рост различных его тканей происходит скоординировано, что отражается в появлении корреляционных взаимосвязей между количественными микроморфологическими параметрами (Pautov, 2011). У исследо-

ванных видов Pyrinae наблюдали некоторую корреляцию между площадью основных клеток абаксиальной и адаксиальной эпидерм, что свидетельствует об их возможной структурной и физиологической взаимосвязи в ходе клеточных делений. Аналогичную корреляцию этих параметров наблюдали также в работе Паутова и соавторов (Pautov et al., 2010). По мнению ряда авторов, уменьшение размеров клеток является одной из особенностей растений холодного климата, способствующих повышению их устойчивости (Miroslavov, 1994; Miroslavov, Kravkina, 1990).

Еще одной интересной закономерностью является достаточно стабильно наблюдаемая обратная корреляция между размерами устьиц и их числом (Blanke et al., 1994; Franks et al., 2009). Эта взаимозависимость обнаруживается при сравнении микроморфологии достаточно разнообразных видов и обусловлена необходимостью оптимизации интенсивности газообмена при сохранении прочности эпидермального слоя (Franks, Farquhar, 2007). Среди исследованного нами набора видов Ругинае мы наблюдали высокую отрицательную корреляцию ($R = -0.76$) между длиной и плотностью размещения устьиц. Зависимость между этими параметрами близка к таковой, что и у других растений (Franks et al., 2009).

У всех исследованных видов в той или иной степени наблюдали кутикулярную складчатость поверхности листьев. Складчатость большинства видов имела форму многочисленных параллельных микротяжей вдоль более длинной оси эпидермальной клетки, продолжающихся и на прилежащие клетки, образуя таким образом единый структурно-функциональный комплекс. Однако, у *Cotoneaster melanocarpus* и *Sorbus aucuparia* наблюдали, как правило, единственный на одной клетке, но более крупный и разветвленный кутикулярный тяж. Кутикулярную складчатость обоих типов наблюдали на поверхности основных клеток эпидермы на одной или обеих сторонах поверхности листа. Кроме того, радиально расходящимися микротяжами были окружены устьица и трихомы, а также папиллообразные структуры.

По мнению А.А. Паутова (Pautov, 2011), тяжи в области устьиц возникают на побочных и примыкающих к ним основных клетках эпидермы и являются выростами пектинового слоя клеточных стенок, покрытыми кутикулой. Складки изменяют структуру и величину напряжений в наружной клеточной стенке в зоне устьиц при изменении насыщения ее водой, что приводит к повышению реактивности и эффективности работы устьиц, а также препятствует их гидропассивному открыванию. Помимо этого, кутикулярная складчатость, вероятно, уменьшает смачиваемость поверхности листа: капли воды вследствие высокого поверхностного натяжения касаются только внешних кромок кутикулярных гребней и скатываются с эпидермы. Благодаря этому эффекту, споры многих патогенных грибов, которые не очень прочно зацеплены за складки кутикулы, легко смываются с поверхности во время дождей (Kumakhova et al., 2019).

В последние годы сделано несколько попыток построения филогенетических деревьев Ругинае (Maloideae, Rosaceae) на основе молекулярно-генетических данных (Campbell et al., 2007; Potter et al., 2007; Xiang et al., 2017; Zang et al., 2017). Так, в работе (Zang et al., 2017) исследование пластома

позволило выделить 4 ветви: А (*Amelanchier*, *Crataegus*, *Mespilus*); В (*Aronia*, *Cydonia*, *Chaenomeles*, *Malus*); С (*Cotoneaster*, *Pyrus*, *Sorbus*), D (*Pyracantha*). А. Takhtajan (2009) по совокупности молекулярно-генетических, эмбриологических, палинологических, сравнительно-анатомических, цитологических, фитохимических данных исследований последних лет, а также кладистического анализа многих таксонов предложил новое видение систематики Rosaceae, согласно которой таксоны *Sorbus* L., *Aronia* Medik., *Amelanchier* Medik., *Cydonia* Mill., *Chenomeles* Lindl., *Crataegus* L. и др. были включены в состав Pyroideae (Maloideae).

Распределение родов по ветвям в филогенетических деревьях разных авторов совпадает только частично, что может быть связано с использованием разных генов в качестве исходного материала. Все исследованные нами виды в той или иной степени имели кутикулярную складчатость на адаксиальной или абаксиальной поверхностях листьев. У *Cotoneaster* и *Sorbus*, помещенных Zang et al. (2017) в группу С, складчатость была представлена крупными одиночными тяжами, резко отличающимися от многочисленных мелких складок у других видов. Наоборот, характерные папиллозные структуры были свойственны только *Amelanchier* и *Sorbus*, которые во всех упомянутых выше филогенетических деревьях имели отдаленное родство. Это свидетельствует о том, что различие микроморфологических признаков может коррелировать с принадлежностью растения к таксонам разного уровня. При этом особенности строения микрорельефа эпидермы листьев Ругинае обладают достаточно высоким уровнем стабильности в пределах вида, что дает возможность использовать их в качестве диагностических признаков в систематике растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН (№ 122042700002-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — Turk. J. Bot. 37: 55–64. <https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Assaad H., Zhou L., Carroll R.J., Wu G. 2014. Rapid publication-ready MS-Word tables for one-way ANOVA. — Springer Plus. 3: 474.
- [Babosha et al.] Бабоша А.В., Кумахова Т.Х., Рябенко А.С., Комарова Г.И. 2020. Полиморфизм устьиц листьев яблони *Malus domestica* Borkh. в горах и на равнине. — Изв. РАН. Серия биологическая. 4: 361–374.
- Blanke M.M., Höfer M., Pring R.J. 1994. Stomata and structure of tetraploid apple leaves cultured in vitro. — Ann. Bot. 73 (6): 651–654.

- Boldt K.M., Rank B. 2010. Stomata dimorphism in dicotyledonous plants of temperate climate. — *Feddes Repertorium*. 121 (5–6): 167–183.
<https://doi.org/10.1002/fedr.201000023>
- Campbell C.S., Evans R.C., Morgan D.R., Dickinson T.A., Arsenault M.P. 2007. Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history. — *Plant Syst. Evol.* 266: 119–145.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0545-y>
- Carr S.G.M., Carr D.G. 1990. Cuticular features of the Central Australian bloodwoods *Eucalyptus*, section *Corymbosae* (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn.* 102: 123–156.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.
- Dehgan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- [Evert] Эверт Р.Ф. 2015. Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. М. 600 с.
- Evert R.F., Eichhorn S.E. 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development, 3rd ed. — Hoboken, New Jersey, USA. 601 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 111–133.
<https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Farquhar G.D. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. — *Plant physiol.* 143 (1): 78–87.
<https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Franks P.J., Franks P.J., Drake P.L., Beerling D.J. 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. — *Plant Cell Environ.* 32: 1737–1748.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.002031.x>
- Giday H. et al. 2013. Smaller stomata require less severe leaf drying to close: a case study in *Rosa hybrida*. — *J. Plant Physiol.* 170: 1309–1316.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.04.007>
- [Kamelin] Камелин Р.В. 2006. Розоцветные (Rosaceae). Барнаул. 100 с.
- [Kumachova et al.] Кумахова Т.Х., Белошапкина О.О., Воронков А.С., Рябченко А.С. 2019. Морфофункциональная характеристика листьев и плодов Maloideae (Rosaceae): 6. Роль поверхностных тканей в формировании устойчивости к грибным болезням. — *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 180 (2): 95–101.
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-2-95-101>
- Kumachova T.Kh. et al. 2021. Leaf Epidermis in Rosaceae: Diversity of the Cuticular Folding and Microstructure. — *Proc. Natl. Acad. Sci., India Sect. B: Biol Sci.* 91 (2): 455–470.
<https://doi.org/10.1007/s40011-021-01244-z>
- [Mirosavov] Мирославов Е.А. 1994. Структурные адаптации растений к холодному климату. — *Бот. журн.* 79 (2): 20–26.
- [Mirosavov, Kravkina] Мирославов Е.А., Кравкина Е.М. 1990. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах. — *Бот. журн.* 75 (3): 368–375.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р.А. 2009. Конспект Флоры Дагестана. Т. II. Махачкала. 222 с.
- [Pautov] Паутов А.А. 2009. Роль морфогенетических корреляций в возникновении гетеростоматности. — *Бот. журн.* 94 (6): 785–792.
- [Pautov] Паутов А.А. 2011. Расположение складок микрорельефа на побочных клетках устьиц *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae). — *Вестник СПбГУ*. 3 (2): 39–44.
- [Pautov, Vasilieva] Паутов А.А., Васильева В.А. 2010. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей Hamamelidaceae. — *Бот. журн.* 95 (3): 338–344.
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Арбичева А.И., Яковлева О.В. 2010. Корреляции признаков строения листа *Agathis brownii* Lem. — *Вестник СПбГУ*. 3 (3): 21–28.
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Васильева В.А., Крылова Е.Г. 2015. Полиморфизм устьиц в эпидерме листа *Exbucklandia populnea* (Hamamelidaceae) и его возможное значение. — *Бот. журн.* 100 (6): 540–549.
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Y., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. — *Trees*. 31 (1): 125–135.
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — *Trees*. 33 (5): 1459–1474.
<https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Сапач Ю.О., Иванова О.В., Крылова Е.Г. 2014. Микрорельеф поверхности листьев цветковых растений: устьичные кольца и выступы. — *Бот. журн.* 99 (6): 625–640.
- Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., ... and Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. — *Plant Syst. Evol.* 266 (1): 5–43.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9>
- [Ryabchenko, Babosha] Рябченко А.С., Бабоша А.В. 2011. Применение термопасты в качестве клеящего и теплопроводящего состава при исследовании биологических образцов на сканирующем электронном микроскопе с использованием замораживающей приставки. Патент РФ № 2445660, 20.03.2012. Бюл. № 8.
- [Taktajan et al.] Тахтаджян А.Л. и др. 1981. Жизнь растений (Цветковые растения). М. Т. 5 (2). С. 175–187.
- Takhtajan A. (ed.). 2009. Flowering plants. — Dordrecht, Netherlands. P. 293–324.
- Ullah F., Ayaz A., Saqib S., Parmar G., Bahadur S., Zaman W. 2021. Taxonomic implication of leaf epidermal anatomy of selected taxa of Scrophulariaceae from Pakistan. — *Microsc. Res. Tech.* 84 (3): 521–530.
<https://doi.org/10.1002/jemt.23608>

- Xiang Y., Huang C.H., Hu Y., Wen J., Li S., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. 2017. Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. — *Mol. Biol. Evol.* 34 (2): 262–281.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw242>
- Zhang S.D., Jin J.J., Chen S.Y., Chase M.W., Soltis D.E., Li H.T., Yang J.B., Li D.Z., Yi T.S. 2017. Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. — *New Phytol.* 214 (3): 1355–1367.
<https://doi.org/10.1111/nph.14461>
- [Zitte et al.] Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кёрнер К. 2007. Ботаника. Учебник для вузов. Т. 4. Экология. М. 256 с.

MICROMORPHOLOGY OF THE LEAF EPIDERMIS SURFACE IN SOME PYRINAE SPECIES (ROSACEAE)

A. V. Babosha^{a,#}, A. S. Ryabchenko^{a,##}, and T. Kh. Kumachova^{b,###}

^a Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

^b Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Timiryazevskaya Str., 49, Moscow, 127550, Russia

[#]e-mail: phimmunitet@yandex.ru

^{##}e-mail: marchellos@yandex.ru

^{###}e-mail: tkumachova@yandex.ru

Scanning electron microscopy (cryoSEM) was used to study the micromorphology of the leaf epidermis surface of species of 6 genera: *Sorbus* L., *Aronia* Medik., *Amelanchier* Medik., *Cydonia* Mill., *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L. (Rosaceae). The surface of the leaves of the studied plants has two types of cuticular folding. In *C. melanocarpus* and *S. aucuparia*, larger and sometimes branched single cuticular strands, usually located on one cell, were observed. In other species, the folding has the form of numerous smaller parallel microstrands running along the long axis of the cell. Different degree of manifestation of both types of cuticular folding was observed on the surface of main epidermal cells on one or both sides of the leaf blades. In addition, the stomata and trichomes were surrounded by radial striations. Microstrands in *A. spicata* and *S. aucuparia* were also present on papillae in the area of stomata. All the studied species show stomatal dimorphism. Larger primary stomata with more pronounced cuticular strands are located at some distance or in the center of a group of several smaller secondary stomata. The proportion of primary stomata ranged from 5 to 17%. In the studied species, there is a negative correlation between the stomata length and stomata density, which is close to such correlation in other taxa.

Keywords: microrelief, cuticular striation, trichomes, papillae, stomata, epidermis

REFERENCES

- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — *Turk. J. Bot.* 37: 55–64.
<https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Assaad H., Zhou L., Carroll R.J., Wu G. 2014. Rapid publication-ready MS-Word tables for one-way ANOVA. — *Springer Plus.* 3: 474.
- Babosha A.V., Kumachova T.K., Ryabchenko A.S., Komarova G.I. 2020. Stomata polymorphism in leaves of apple trees (*Malus domestica* Borkh.) growing under mountain and plain conditions. — *Biology Bulletin.* 47 (4): 352–363.
<https://doi.org/10.1134/S1062359020040032>
- Blanke M.M., Höfer M., Pring R.J. 1994. Stomata and structure of tetraploid apple leaves cultured in vitro. — *Ann. of Bot.* 73 (6): 651–654.
- Boldt K.M., Rank B. 2010. Stomata dimorphism in dicotyledonous plants of temperate climate. — *Feddes Repertorium.* 121 (5–6): 167–183.
<https://doi.org/10.1002/fedr.201000023>
- Campbell C.S., Evans R.C., Morgan D.R., Dickinson T.A., Arsenault M.P. 2007. Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history. — *Plant Syst. Evol.* 266: 119–145.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0545-y>
- Carr S.G.M., Carr D.G. 1990. Cuticular features of the Central Australian bloodwoods *Eucalyptus*, section *Corymbosae* (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn.* 102: 123–156.
- Czerepanov S.K. 1995. *Plantae vasculares rossiae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim)*. St. Petersburg. 992 p.
- Dehgan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- Evert R.F., Eichhorn S.E. 2006. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*, 3rd ed. — Hoboken, New Jersey, USA. 601 p.

- Evert R.F. 2015. Anatomiya rasteniy Ezau. Meristemy, kletki i tkani rasteniy: stroenie, funkcii i razvitie. M. 600 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — Bot. J. Linn. Soc. 116: 111–133. <https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Farquhar G.D. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. — Plant Physiol. 143 (1): 78–87. <https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Franks P.J., Franks P.J., Drake P.L., Beerling D.J. 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. — Plant Cell Environ. 32: 1737–1748. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.002031.x>
- Giday H. et al. 2013. Smaller stomata require less severe leaf drying to close: a case study in *Rosa hybrida*. — J. Plant Physiol. 170: 1309–1316. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.04.007>
- Kamelin R.V. 2006. Rozotsvetnyye (Rosaceae) [Rosaceae (Rosaceae)]. Barnaul. 100 p. (In Russ.).
- Kumachova T.Kh., Beloshapkina O.O., Voronkov A.S., Ryabchenko A.S. 2019. Morphofunctional characteristics of leaves and fruits in Maloideae (Rosaceae): b. the role of surface tissues in the formation of resistance to fungal diseases. — Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 180 (2): 95–101 (In Russ.). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-2-95-101>
- Kumachova T.Kh. et al. 2021. Leaf epidermis in Rosaceae: diversity of the cuticular folding and microstructure. — Proc. Natl. Acad. Sci., India Sect. B: Biol. Sci. 91 (2): 455–470. <https://doi.org/10.1007/s40011-021-01244-z>
- Miroslavov Ye.A. 1994. Structural adaptations of plants to cold climates. — Bot. Zhurn. 79 (2): 20–26 (In Russ.).
- Miroslavov Ye.A., Kravkina Ye.M. 1990. Comparative anatomy of the leaf of plants growing in the mountains at different heights. — Bot. Zhurn. 75 (3): 368–375 (In Russ.).
- Murtazaliyev R.A. 2009. Konspekt Flory Dagestana. [Synopsis of the Flora of Dagestan]. Vol. II. Makhachkala. 222 p. (In Russ.).
- Pautov A.A. 2009. The role of morphogenetic correlations in the occurrence of heterostomacy. — Bot. Zhurn. 94 (6): 785–792 (In Russ.).
- Pautov A.A. 2011. The location of microrelief folds on the side cells of the stomata of *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae). — Vestnik SPbGU. 3 (2): 39–44 (In Russ.).
- Pautov A.A., Arbicheva A.I., Yakovleva O.V. 2010. Correlations of leaf structure features of *Agathis brownii* Lem. — Vestnik SPbGU. 3 (3): 21–28 (In Russ.).
- Pautov A.A., Vasil'yeva V.A. 2010. The role of the shape of the main cells of the epidermis in the morphogenesis of the leaf of representatives of Hamamelidaceae. — Bot. Zhurn. 95 (3): 338–344 (In Russ.).
- Pautov A.A., Vasil'yeva V.A., Krylova Ye.G. 2015. Stomatal polymorphism in the leaf epidermis of *Exbucklandia populnea* (Hamamelidaceae) and its possible significance]. — Bot. Zhurn. 100 (6): 540–549 (In Russ.).
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Y., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. — Trees. 31 (1): 125–135. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — Trees. 33 (5): 1459–1474. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- Pautov A.A., Sapach Y.O., Ivanova O.V., Krylova E.G., 2014. Surface ornamentation in leaves of flowering plants: stomatal rims and ledges. — Bot. Zhurn. 99 (6): 625–640 (In Russ.).
- Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., ... and Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. — Plant Syst. Evol. 266 (1): 5–43. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9>
- Ryabchenko A.S., Babosha A.V. 2011. Using thermal compound as adhesive and heat-conducting composition when analysing biological samples on scanning electron microscope using freezing attachments. RU patent 2445660.
- Takhtajan A.L. et al. 1981. Zhizn' rasteniy (Tsvetkovye rasteniya) [Plant life (Flowering plants)]. Moscow. Vol. 5 (2). P. 175–187 (In Russ.).
- Takhtajan A. (ed.). 2009. Flowering plants. — Dordrecht, Netherlands. P. 293–324.
- Ullah F., Ayaz A., Saqib S., Parmar G., Bahadur S., Zaman W. 2021. Taxonomic implication of leaf epidermal anatomy of selected taxa of Scrophulariaceae from Pakistan. — Microsc. Res. Tech. 84 (3): 521–530. <https://doi.org/10.1002/jemt.23608>
- Xiang Y., Huang C.H., Hu Y., Wen J., Li S., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. 2017. Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. — Mol. Biol. Evol. 34 (2): 262–281. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw242>
- Zhang S.D., Jin J.J., Chen S.Y., Chase M.W., Soltis D.E., Li H.T., Yang J.B., Li D.Z., Yi T.S. 2017. Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. — New Phytol. 214 (3): 1355–1367. <https://doi.org/10.1111/nph.14461>
- Zitte, P., Vailer, E.V., Kaderait, I.V., Brezinski, A., Kerner, K. 2007. Botanika. Uchebnik dlya vuzov. Tom 4: Ekologiya. M. 256 p. (In Russ.).