



УДК 582.734:581.4+581.144.4(58.002+58.08)

Микроморфология листа *Photinia davidiana* (Rosaceae)

Т. Х. Кумахова^{1,2}, И. О. Яценко^{1,3}, А. В. Бабоша^{1,4}, А. С. Рябченко^{1,5*}, Ю. К. Виноградова^{1,6}

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

² E-mail: tkumachova@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6977-5451>

³ E-mail: i_o_yatzenko@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4378-8507>

⁴ E-mail: phimmunitet@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7400-4050>

⁵ E-mail: marchellos@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5200-1273>

⁶ E-mail: gbsad@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>

* Автор для переписки

Ключевые слова: коллетера, кутикулярная складчатость, лист, устьица, *Photinia*.

Аннотация. С использованием световой, сканирующей электронной и конфокальной микроскопии исследовали особенности макро- и микроморфологии листьев *Photinia davidiana*. Растения различного географического происхождения обладали сходными чертами строения листовой пластинки. У всех образцов молодые листочки имели бордовые основания прилистников, черешки, среднюю жилку и край листовой пластинки. Черешок сильно опушен, край листовой пластинки вальковатый, средняя и боковые жилки с обеих сторон опушены короткими трихомами. Верхушки листовых пластинок и прилистников заканчивались коллетерами. Верхняя сторона листовой пластинки имела хорошо развитые кутикулярные складки; клетки эпидермиса кубоидные, их антиклинальные стенки прямые. Листья гипостоматические, устьица округлые, размером 24 × 20 мкм. Выражен устьичный диморфизм, радиальные кутикулярные тяжи хорошо заметны только у более крупных первичных устьиц. Выявлены различия между вечнозеленой *Photinia davidiana* и двумя другими близкородственными листопадными видами – *Pourthiaea villosa* и *Pourthiaea arguta*, ранее входившими в один род *Photinia*, – по окраске молодых листьев, выраженности кутикулярных складок на адаксиальной стороне листовой пластинки, наличию/отсутствию боковых коллетер, форме антиклинальных стенок эпидермальных клеток, форме и количеству устьиц. Эти микроморфологические отличия соответствуют филогенетическому положению аффилированных с *Photinia* видов, установленному по современным молекулярным данным.

Micromorphology of the leaf structures of *Photinia davidiana* (Rosaceae)

T. Kh. Kumachova, I. O. Yatsenko, A. V. Babosha, A. S. Ryabchenko, Yu. K. Vinogradova

N. V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya St., 4, Moscow, 127276, Russian Federation

Keywords: colleterial gland, cuticular folding, leaf, *Photinia*, stomata.

Summary. The morphological characteristics of the leaf blade of *Photinia davidiana* were analysed using digital light microscopy, scanning electron microscopy and confocal microscopy. Plants from different geographical origins were studied. The results showed low variability in all samples. Young leaves had burgundy-coloured stipule bases, petioles, midribs and leaf margins. The petiole is covered with dense trichomes, the leaf margin is rolled, the midribs and lateral veins on both sides of the blade are pubescent with short trichomes. The apices of the leaf blades and of

the stipules end in colleters. The upper side of the blade has well-developed cuticular folds and the epidermal cells are cuboid with straight lateral walls. The leaves are hypostomatous and the stomata are round, measuring $24 \times 20 \mu\text{m}$. Stomatal dimorphism is well expressed in the larger primary stomata, with radial cuticular folds clearly visible. Differences between the evergreen *Photinia davidiana* and two others closely related deciduous species, *Pourthiaea villosa* and *Pourthiaea arguta* formerly included in the same genus *Photinia*, were observed. Differences were found in the colour of young leaves, the severity of cuticular folds on the adaxial side of the leaf, the presence/absence of lateral colleters, the shape of epidermal cells and their lateral walls, and the shape and number of stomata. These micromorphological differences are consistent with the phylogenetic position of *Photinia*-related species as determined by modern molecular data.

Введение

Photinia davidiana (Decne.) Cardot (= *Stranvaesia davidiana* Decne.; *Pyrus davidiana* (Decne.) M. F. Fay et Christenh.; *Photinia niitakayamensis* Hayata; *Pyrus cavaleriei* H. Lév.; *Stranvaesia henryi* Diels; *Stranvaesia integrifolia* Stapf; *Stranvaesia salicifolia* Hutch.) – вечнозеленый кустарник или небольшое густо ветвистое дерево от 1 до 10 м высотой. Зрелые ветви серовато-коричневые, в разрезе округлые, вначале густо опушенные, по мере взросления голые, с редкими, малозаметными линзочками; почки красновато-коричневые, узкояйцевидные, вершина коротко заостренная; чешуи голые или по краю опушенные. Черешок 1,2–2 см, вначале опушенный, постепенно голый; прилистники рано опадающие, шиловидные, 5–6 мм, пленчатые, слабоопушенные; листовая пластинка продолговатая, продолговато-ланцетная или обратно-ланцетная, (3–5–12 × 2–4,5 см), середина приподнята абаксиально и вдавлена адаксиально, боковые жилки в числе 8–16 пар, малозаметные, на обеих сторонах листа имеются серовато-коричневые трихомы по средней жилке, основание листа от клиновидного до ширококлиновидного, край цельный или волнистый, вершина острая или круто заостренная (Kalkman, 1973).

Photinia Lindl. и *Stranvaesia* Lindl. принадлежат к подтрибе *Malinae* Reveal (ранее *Pyrinae* Dumort.) трибы *Maleae* Small семейства Rosaceae Juss. (Wang et al., 2024). Род *Stranvaesia* выделен в 1837 г. по признакам 4- или 5-локулярной завязи и «дегисцентных» (растрескивающихся) плодов и многими авторами признается самостоятельным родом (Lindley, 1837; Rehder, 1940; Lu, Spongberg, 2003). Однако некоторые признаки, которые, как предполагается, являются диагностическими для *Stranvaesia*, встречаются и у видов *Photinia*. Сравнительный анализ обоих диагностических признаков – числа карпелл и состояния плодов при созревании – у *Stranvaesia davidiana* и двух видов *Photinia* – *P. integrifolia*

Lindl. и *P. davidsoniae* Rehder et E. H. Wilson (Kalkman, 1973) продемонстрировал существенную изменчивость числа карпелл, а предположительно дегисцентные плоды у *Stranvaesia* Корнелис Калкман объяснил уплотнением плодоносящих экземпляров в гербарном прессе, поскольку в Ботаническом саду Лейдена у культивируемых экземпляров *S. davidiana* никогда не наблюдалось дегисцентных плодов. Эти заключения позволили К. Калкману объединить виды рода *Stranvaesia* с родом *Photinia*, что было принято рядом ученых (Robertson et al., 1991; Guo et al., 2011). Явных различий в анатомических признаках древесины у вечнозеленых видов *Stranvaesia* и *Photinia* также не было обнаружено (Zhang, 1992).

Дальнейшие молекулярно-генетические исследования показали, что оба рода – и *Stranvaesia*, и *Photinia* – являются немонафилетичными (Sun et al., 2018; Liu et al., 2019), и в рамках *Photinia* s. l. и родственных родов авторы выделили шесть клад: *Aronia*, *Heteromeles*, *Photinia* s. str., *Pourthiaea*, *Stranvaesia*, а также новый род *Phippsiomeles*, состоящий из центральноамериканских видов, ранее относимых к *Photinia*. Анализ молекулярной филогении с участием *Photinia* spp. и *Stranvaesia davidiana* показал, что *S. davidiana* должна быть перенесена в *Photinia* (Guo et al., 2011; Zhang et al., 2017), что и закреплено в базе данных POWO.

Перенос вечнозеленого вида *Photinia davidiana* в группу с листопадными видами *Photinia* с одновременным перемещением двух листопадных видов *Photinia* в род *Stranvaesia*, ранее включавший только вечнозеленые кустарники, нуждается, по нашему мнению, в подтверждении макро- и микроморфологическими методами. Это тем более необходимо, так как на филогенетическом древе виды *Stranvaesia* формируют самостоятельную кладу с сильной (95) бутстреп-поддержкой, а сами авторы пишут, что слабое филогенетическое разрешение *Photinia* s. l. может быть связано с ограниченным числом вы-

борок таксонов и недостаточной информативностью участков для выбранных молекулярных маркеров (Liu et al., 2019).

В связи с неоднозначностью таксономического положения *Photinia davidiana* целью настоящей работы является подробное исследование микроморфологических особенностей листовой пластинки данного вида с использованием комплекса методов микроскопии.

Материалы и методы

В анализ включены молодые (начинающие разворачиваться) и зрелые листья четырех культивируемых в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН (ГБС РАН, г. Москва) и ботаническом саду Мадрида (Royal Botanic Garden, Испания) представителей *Photinia davidiana*: А – ГБС РАН, экземпляры выращены из семян, собранных в г. Дрезден; Б – ГБС РАН (447621), экземпляры выращены из семян, полученных из г. Любляна, Словения, в 2017 г.; В – ГБС РАН (20170211), экземпляры выращены из семян, полученных из ботсада Берлин-Далем, Германия, в 2017 г.; Г – Royal Botanic Garden, г. Мадрид, Испания (рис. 1).

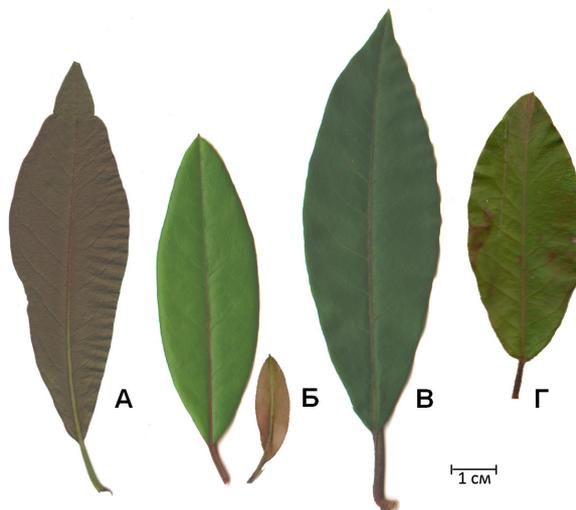


Рис. 1. Листья *Photinia davidiana*. А – ГБС РАН, экземпляры, выращенные из семян, собранных в г. Дрезден; Б – ГБС РАН, экземпляры, выращенные из семян, полученных из г. Любляна; В – ГБС РАН, экземпляры, выращенные из семян, полученных из ботсада Берлин-Далем; Г – Royal Botanic Garden, г. Мадрид. Масштаб: 1 см.

Изучены также гербарные образцы, хранящиеся в Гербарии Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА): “Japan. Honshu.

Miyagi Pref., Sendai-shi, Izumi-ku, Nijinooka; cultivated in Ohashi's Garden. Originally a tree of ca. 2 m tall transplanted from the nursery of Biological Institute of Tohoku University at Aobayama in 1988. The tree was imported from the Wash. Arb. in Seattle by Prof. Kankichi Sohma in 1974 through seed exchange. 3 June 2004. Н. Ohashi 68601” / «Япония. Хонсю. Префектура Мияги, Сендай-ши, Идзуми-ку, Ниджинока; выращивался в саду Охаси. Дерево высотой около 2 м было пересажено из питомника Биологического института Университета Тохоку в Аобаяме в 1988 г., куда в свою очередь было завезено в 1974 г. из arboretuma Вашингтон-парка в Сиэтле профессором Канкичи Сома, посредством обмена семенами. 3 июня 2004 г. Х. Охаси № 68601» (TUS, МНА); “Japan. Honshu. Miyagi Pref., Sendai-shi, Izumi-ku, Nijinooka; cultivated in Ohashi's Garden. Originally transplanted from the nursery of Biological Institute of Tohoku University at Aobayama in 1988. The tree was imported from the Wash. Arb. in Seattle by Prof. Kankichi Sohma in 1974 through seed exchange. 6 June 2007. Н. Ohashi & Yukie Ohashi 71606” / «Гербарный образец, собранный с того же самого деревца, культивируемого в саду Охаси. 6 июня 2007 г. Х. Охаси и Ю. Охаси. № 71606» (TUS, МНА).

Нативные листья и гербарный материал исследовали с использованием цифрового электронного микроскопа Keyence VHX-1000E (Япония).

Для исследования методом сканирующей электронной микроскопии замороженных образцов (криоСЭМ) фрагменты края листовой пластинки и прилистников наклеивали на медную пластинку 2 × 4 см с тонким слоем термопасты АлСил-3 либо КПТ-8 (Ryabchenko, Babosha, 2012). Использовался сканирующий электронный микроскоп LEO-1430 VP (Carl Zeiss, Германия) в режиме высокого вакуума при –25...–30 °С со столиком замораживающей приставки «Deben CoolStage», смонтированным в камере микроскопа.

Автофлуоресценцию нативных листьев исследовали с использованием лазерного сканирующего конфокального микроскопа Olympus FV1000D. Конфокальные изображения получали при возбуждении автофлуоресценции светом 405 и 473 в синем (425–460 нм), зеленом (485–530 нм) и красном (560–660 нм) каналах.

Размер устьиц определяли на репликах (Hilu, Randall, 1984) с листьев срединной формации. Объем пробы соответствовал 50 устьицам. Чис-

ло устьиц подсчитывали в поле зрения микроскопа 325×250 мкм. Форму устьиц рассчитывали, как отношение длины полярной оси (L) к длине экваториального диаметра (D). Округлыми считают устьица, если L/D находится в пределах от 1,0 до 1,4 эллиптическими – 1,5–2. Площадь устьиц рассчитывали по формуле площади эллипса $S = \pi * L * D / 4$.

Результаты

Листовые пластинки изученных образцов различались по форме и размерам (рис. 1). У экземпляров германского происхождения (семена из Дрездена и Берлина) листовые пластинки крупнее, а верхушка и основание листовой пластинки более острые, чем у экземпляров словенского и испанского происхождения.

У всех образцов молодые, только разворачивающиеся листья длиной до 1,5 см, имели бордовые: основание прилистников, черешок, среднюю жилку и край, листовая пластинка также имела красноватый оттенок (рис. 2). Черешок сильно опушен.

Листовая пластинка *P. davidiana* цельнокраяняя, со специфической, характерной для жестколистных растений гиалиновой каймой/краем (рис. 5А), состоящей из 2–3 слоев почти бесцветных толстостенных клеток. Клетки эпидермиса на обеих сторонах пластинки кубоидные, редко тетраэдные, расположены плотно. Очертания антиклинальных стенок клеток адаксиального эпидермиса почти прямые (рис. 3А), а абаксиального варьируют от редко-волнистых до крупно-извилистых (рис. 3Б, В).

Листья гипостоматические: устьица расположены на нижней стороне листа. У всех образцов устьица мелкие, округлой формы. По морфологическим особенностям высокоспециализированные замыкающие клетки устьиц (Miroslavov, 1974), как считает Э. Страсбургер (Zitte et al., 2007), являются типичными идиобластами эпидермиса, от остальных его клеток они отличаются формой, величиной и др. (рис. 3Б, В). Хорошо выражен устьичный диморфизм. Среди устьиц выделялись более крупные одиночные первичные устьица (рис. 3Б–Г). Обычно они располагались в центре основной массы более мелких «вторичных» устьиц, но на некотором расстоянии от них (рис. 3Б, В). Все образцы имели сходные размеры устьиц, форму и плотность размещения (табл. 1, рис. 3).

Поверхность эпидермиса на абаксиальной стороне листовой пластинки, за исключением клеток устьиц, почти гладкая, а на адаксиальной имеет специфический микрорельеф в виде мощных складок (микротяжей) кутикулярной природы (рис. 3В, Г). Микротяжи длинные, извилистые, часто переходят из клетки в клетку, переплетаясь между собой и образуя сетчатую структуру над антиклинальными стенками. На абаксиальной стороне мощные радиальные складки отмечены только в области первичных устьиц (рис. 3В, Г). Замыкающие клетки практически всех устьиц имели наружное и внутреннее краевые кольца, представляющие собой выросты кутикулы (рис. 3Д, Е).

Для адаксиальной и абаксиальной сторон пластинки характерны короткие (200–400 мкм) простые одноклеточные трихомы, которые сохранялись на протяжении всей жизни листа, однако у зрелых листьев опушение более редкое, чем у молодых. Распределение трихом на поверхности неравномерное: наиболее густое опушение отмечалось на средней жилке с обеих сторон (рис. 4А), в основании и на краях пластинки (рис. 4Б, В, 5Б). При конфокальной микроскопии стенки простых трихом флуоресцируют желтым.

У *P. davidiana* обнаружены ранее неописанные для этого вида многоклеточные секреторные структуры – коллетеры, расположенные на верхушке листовой пластинки (рис. 4Г, Д, 5В, Г). На прилистниках *P. davidiana* коллетеры имелись как на верхушке, так и по их краю (рис. 5Д). На поверхности коллетеры молодых листьев иногда были видны капли секрета. По мере старения листа терминальные коллетеры высыхали, иногда наблюдали живые боковые коллетеры в основании прилистников (рис. 5Е–Ж). При конфокальной микроскопии многоклеточная пальцевидной (у прилистников) и округлой (на верхушке пластинки) формы головки коллетеры имела оранжевое или коричневое окрашивание. Ножка представлена всего несколькими слоями клеток, которые интенсивно флуоресцировали благодаря присутствию веществ фенольной природы в их клеточных стенках.

Таким образом, микроморфологические признаки листа *P. davidiana* в пределах вида достаточно стабильны, что дает возможность использования их в качестве дополнительных таксономических признаков.

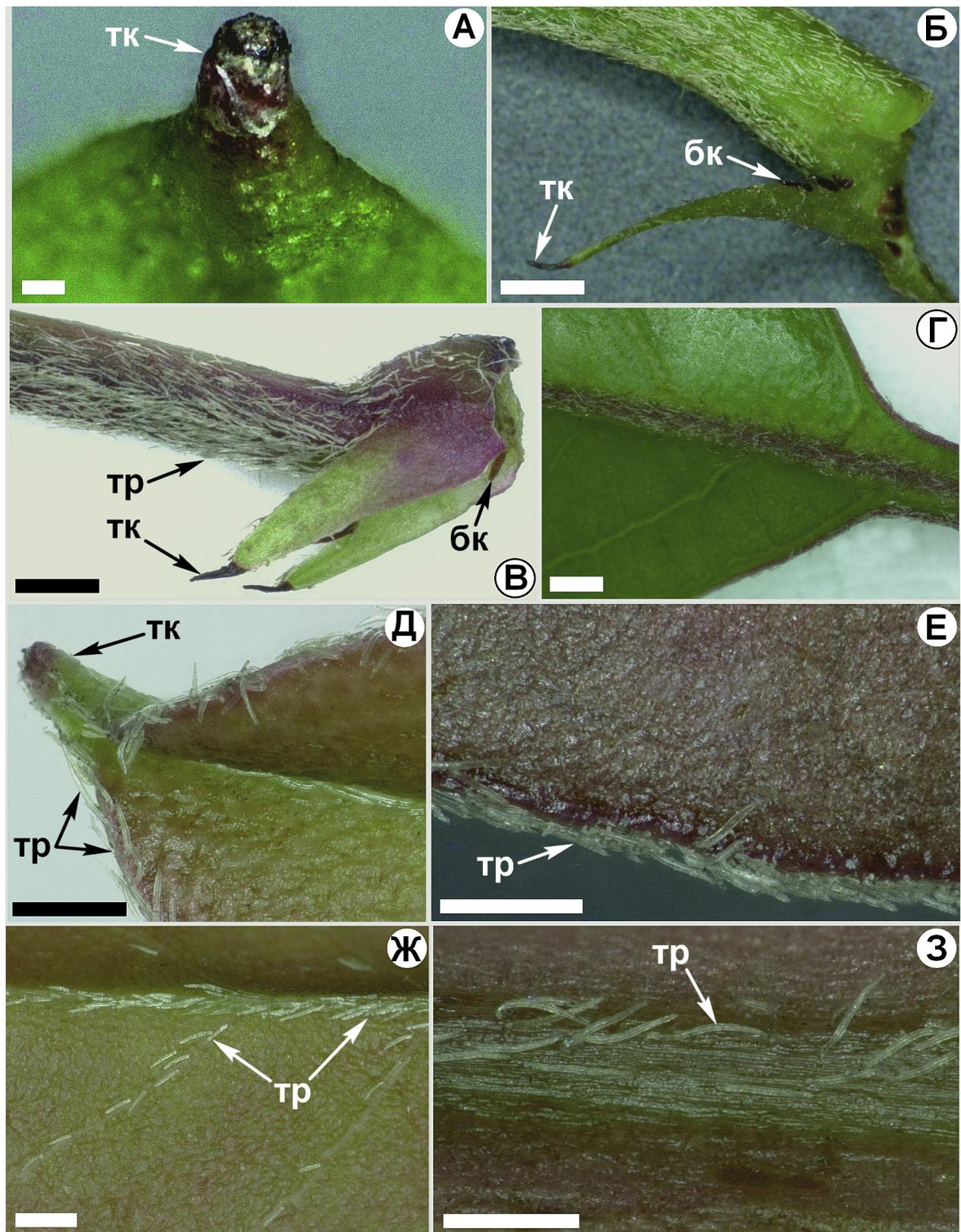


Рис. 2. Лист *Photinia davidiana* (А, Б – зрелый; В-З – молодой. Световая микроскопия): А – терминальная коллетера листовая пластинки; Б – боковые коллетеры в основании прилистников; В – окрашенные прилистники и сильно опушенный черешок; Г – бордовые средняя жилка и край листовых пластинок; Д – листовая пластинка с терминальной коллетерой; Е, Ж – опушения края, средней и боковых жилок листовой пластинки на абаксиальной стороне; З – опушение средней жилки листовой пластинки на адаксиальной стороне. Условные обозначения: бк – боковая коллетера; тк – терминальная коллетера; тр – трихома. Масштаб: А-100 мкм; Б-Г – 1000 мкм; Д-З – 500 мкм.

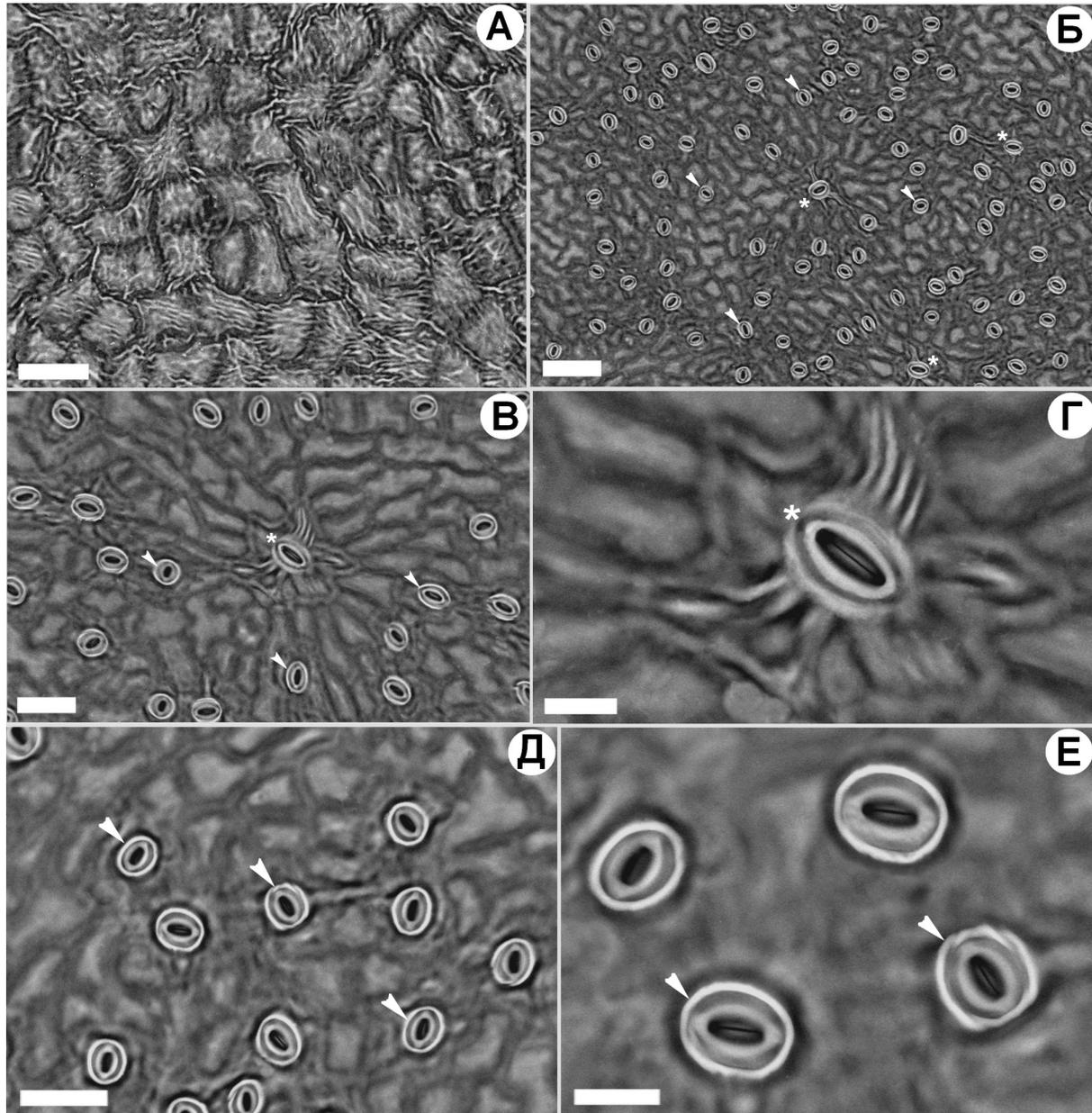


Рис. 3. Микроморфология поверхности листовой пластинки *Photinia davidiana* (микрографии СЭМ). А – кутикулярная складчатость на адаксиальной стороне; Б, В – устьичный диморфизм на абаксиальной поверхности, первичная устьица с выраженными радиальными кутикулярными тяжами; Г – первичная устьица крупным планом; Д – вторичные устьица с краевыми околоустьичными кольцами; Е – вторичные устьица крупным планом. Условные обозначения: астериксом обозначены первичные устьица, стрелкой обозначены вторичные устьица. Масштаб: А – 60 мкм; Б – 100 мкм; В – 50 мкм; Г, Е – 20 мкм; Д – 50 мкм.

Обсуждение

Согласно литературным данным, по ряду анатомо-морфологических признаков *P. davidiana* с вечнозелеными листьями сходен с изученными нами ранее листопадными видами *Pourthiaea villosa* (Thunb.) Decne. (= *Photinia villosa* (Thunb.) DC.) и *Pourthiaea arguta* (Wall. ex Lindl.) Decne. (= *Photinia arguta* Wall. ex Lindl.), культивируемые в дендрарии ГБС РАН (Vinogradova, Kuklina, 2014; Vinogradova et al., 2024). У всех этих

видов гипостоматические листья, с верхушечным зубцом, который завершается коллетерой. Общей чертой микроморфологии является устьичный диморфизм и радиальные кутикулярные тяжи, которые хорошо заметны только у более крупных первичных устьиц. Следует отметить, что эти признаки встречаются и у других представителей *Pyrinae* (Rosaceae) (Babosha et al., 2020, 2022, 2023; Kumachova et al., 2021, 2023; Pautov et al., 2022, 2023).

Таблица 1

Параметры устьиц образцов *Photinia davidiana*

Происхождение образца	Длина полярной оси, мкм (L)	Экваториальный диаметр, мкм (D)	L/D	Площадь устьица, мкм ²	Число устьиц на мм ²
1. Дрезден	$22,1 \pm 0,2$ 19,2–25,1	$20,2 \pm 0,2$ 17,2–25,7	$1,1 \pm 0,0$ 0,9–1,4	$350,8 \pm 4,6$ 274,1–444,9	246 ± 17 193–313
2. Любляна	$24,3 \pm 0,2$ 21,5–31,4	$20,8 \pm 0,2$ 17,6–27,0	$1,2 \pm 0,0$ 0,9–1,5	$398,0 \pm 6,1$ 325,0–529,9	294 ± 7 278–302
3. Берлин-Далем	$24,9 \pm 0,3$ 19,2–34,8	$19,9 \pm 0,2$ 13,8–26,1	$1,3 \pm 0,0$ 1,0–1,7	$391,5 \pm 8,4$ 207,0–711,6	290 ± 15 253–314
4. Мадрид	$24,2 \pm 0,3$ 18,8–29,0	$20,8 \pm 0,3$ 16,5–28,5	$1,2 \pm 0,0$ 0,9–1,5	$397,6 \pm 7,7$ 257,8–590,4	304 ± 22 228–380

Примеч.: в числителе – среднее значение \pm Std. error; в знаменателе – амплитуда изменчивости.

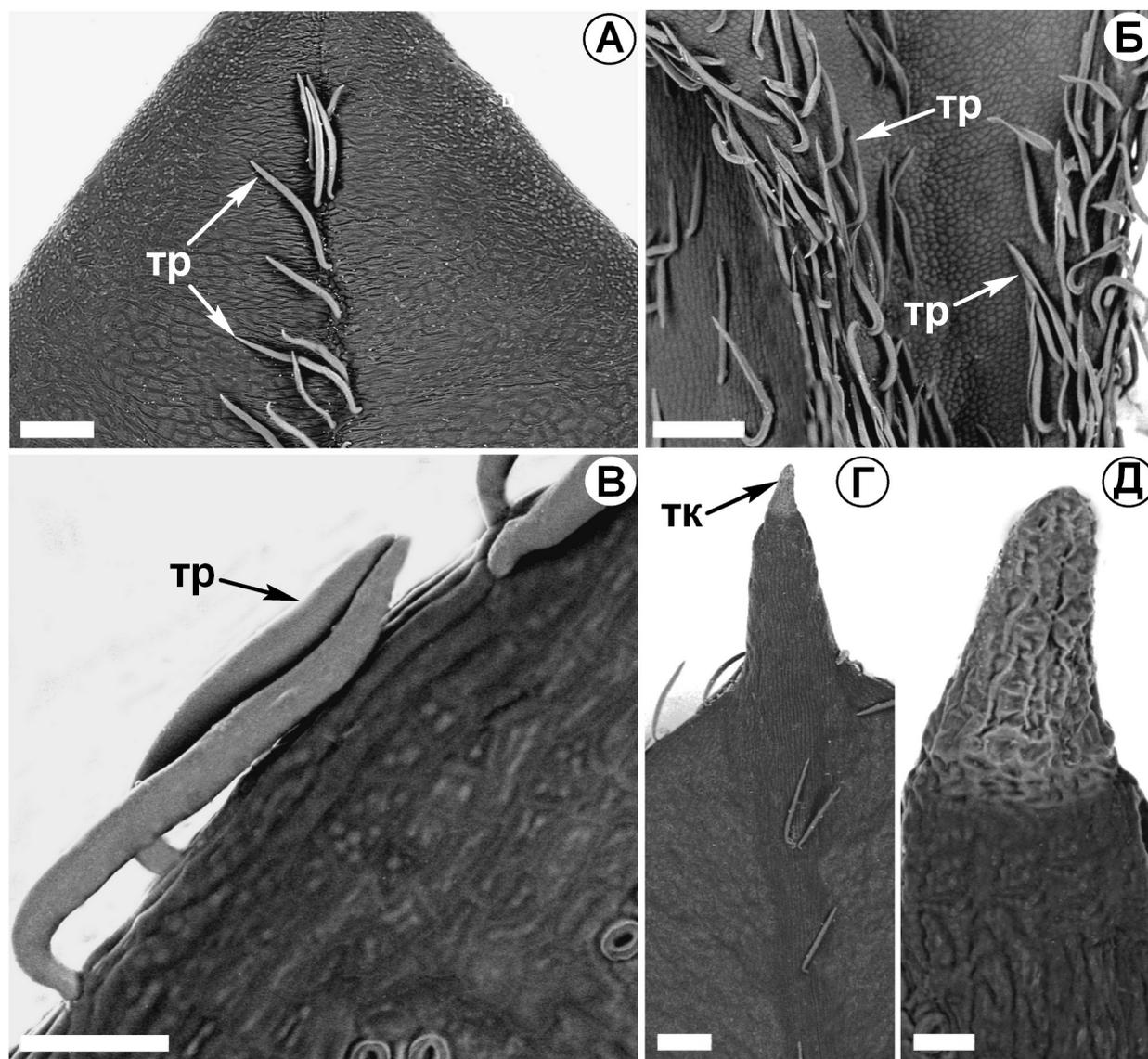


Рис. 4. Трихомы и коллетеры на листовой пластинке *Photinia davidiana* (СЭМ): А – простые трихомы на главной жилке адаксиальной поверхности; Б, В – простые трихомы в основании и по краю листовой пластинки, соответственно; Г – терминальная коллетера; Д – терминальная коллетера на стадии секреции крупным планом. Условные обозначения: тк – терминальная коллетера; тр – трихома. Масштаб: А, Б – 200 мкм; В – 100 мкм; Г – 200 мкм; Д – 40 мкм.

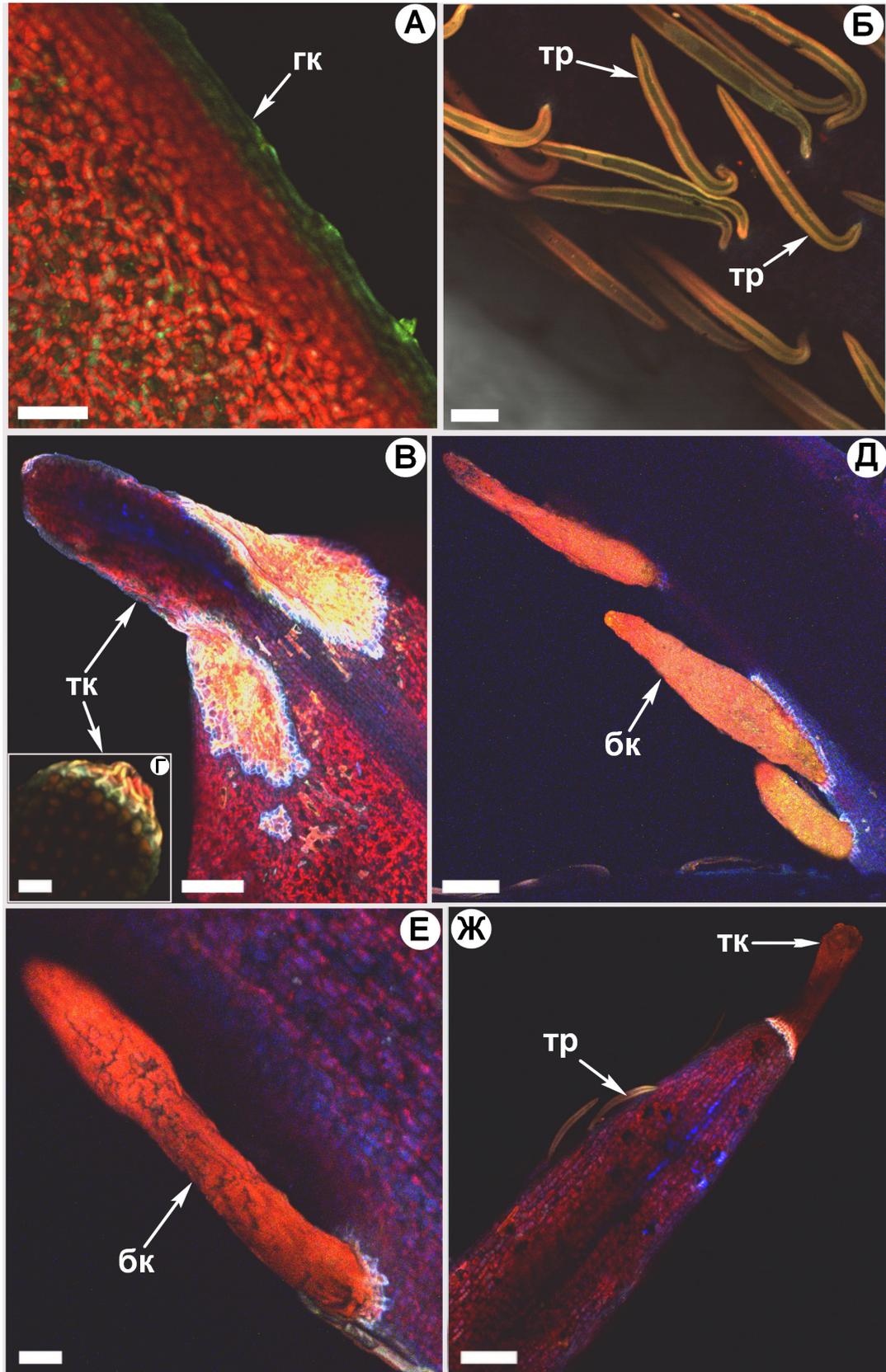


Рис. 5. Микроморфология листа *Photinia davidiana* (конфокальная микроскопия). А – край листовой пластинки с гиалиновой каймой; Б – простые трихомы; В – коллетера на апикальном зубце листовой пластинки, видна ярко флуоресцирующая зона абсцисии в основании ножки; Г – высыхающая терминальная коллетера; Д, Е – боковые коллетеры на прилистниках; Ж – коллетера на верхушке прилистника. Условные обозначения: бк – боковая коллетера; гк – гиалиновая кайма; тк – терминальная коллетера; тр – трихома масштаб: А – 50 мкм; Б – 1000 мкм; В – 200 мкм; Г – 40 мкм; Д – 200 мкм; Е – 50 мкм; Ж – 200 мкм.

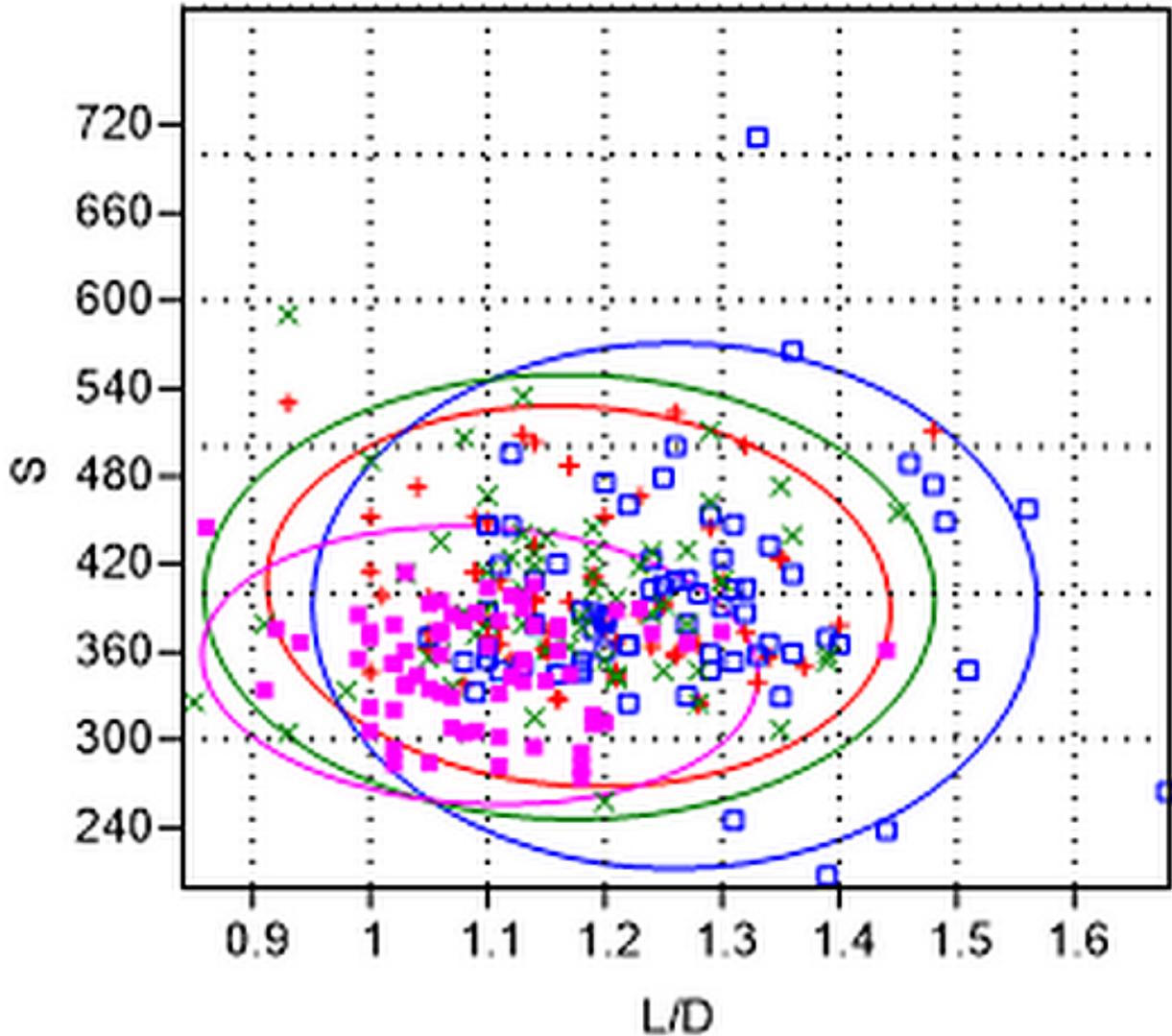


Рис. 6. Статистически недостоверное различие параметров устьиц четырех изученных образцов *Photinia davidiana*. L/D – соотношение полярной оси и диаметра устьица; S – площадь устьица. Фиолетовый цвет – образец (А) из Дрездена; красный цвет – образец (Б) из Любляны; синий цвет – образец (В) из Берлин-Далема; зеленый цвет – образец (Г) из Мадрида. Эллипсами соответствующего цвета обозначена 95%-я доверительная область.

Вместе с тем, у этих таксонов имеются существенные различия в выраженности кутикулярных складок на адаксиальной стороне листовой пластинки и в размере устьиц (табл. 2). У *P. davidiana* листовая пластинка цельнокрайняя, соответственно отсутствуют боковые коллетеры, свойственные *Pourthiaea arguta* и *P. villosa*. У *P. villosa* устьица более крупные, с длиной полярной оси 17,2–33,8 (в среднем $25,1 \pm 0,4$) мкм и экваториальным диаметром 13,1–26,4 (в среднем $18,0 \pm 0,4$) мкм, эллиптической формы ($L/D = 1,4$). У *P. arguta* устьица еще крупнее: длина полярной оси 20,6–35,7 (в среднем $26,7 \pm 0,6$) мкм, а экватори-

альный диаметр 13,2–26,1 (в среднем $18,6 \pm 0,4$) мкм, эллиптической формы ($L/D = 1,5$). Число устьиц у обоих видов меньше, чем у *P. davidiana*.

Недавние молекулярные исследования подтверждают выделение четырех родов в группе растений, аффилированных с *Photinia* (собственно *Photinia*, *Pourthiaea*, *Stranvaesia* и *Weniomeles*) (Zhang et al., 2023; Wang et al., 2024). В этих исследованиях род *Photinia* тесно связан с кладами, объединяющими *Heteromeles* и *Cotoneaster*, а род *Pourthiaea*, в который входят *P. arguta* и *P. villosa*, помещают в группу, включающую *Chaenomeles*, *Cydonia* и *Pseudocydonia*.

Таблица 2

Сравнительная характеристика макро- и микроморфологических признаков листьев *Photinia davidiana* и близких видов – *Pourthiaea villosa* и *Pourthiaea arguta*

<i>Photinia davidiana</i>	<i>Pourthiaea villosa</i>	<i>Pourthiaea arguta</i>
Вечнозеленый кустарник	Листопадный кустарник	Листопадный кустарник
Молодые листья с красноватым оттенком	Молодые листья зеленые с красноватым краем	Молодые листья зеленые с красноватым краем
Листья цельнокрайние	Край листа мелкопильчатый	Край листа пильчато-зубчатый
Коллетеры на листьях только терминальные	Имеются коллетеры на зубцах по краю листа	Имеются коллетеры на зубцах по краю листа
Кутикулярные складки на адаксиальной поверхности листа хорошо выражены	Кутикулярные складки на адаксиальной поверхности листа слабо выражены	Кутикулярные складки на адаксиальной поверхности листа слабо выражены
Клетки эпидермы кубовидные	Клетки эпидермы неправильной формы	Клетки эпидермы неправильной формы
Боковые стенки клеток эпидермы ровные	Боковые стенки клеток эпидермы волнистые	Боковые стенки клеток эпидермы волнистые
Устьица средние, 24 × 20 мкм	Устьица средние, 25 × 18 мкм	Устьица средние, 27 × 19 мкм
Устьица округлые, L/D = 1,2–1,3	Устьица эллиптические, L/D = 1,4	Устьица эллиптические, L/D = 1,5
Среднее число устьиц в поле зрения микроскопа 20–25 шт.	Среднее число устьиц в поле зрения микроскопа 11–15 шт.	Среднее число устьиц в поле зрения микроскопа 9–11 шт.
Устьичный диморфизм имеется	Устьичный диморфизм имеется	Устьичный диморфизм имеется
Околоустьичные кутикулярные тяжи хорошо выражены у первичных устьиц	Околоустьичные кутикулярные тяжи хорошо выражены у первичных устьиц	Околоустьичные кутикулярные тяжи хорошо выражены у первичных устьиц

Заключение

Таким образом, макро- и микроморфологические данные демонстрируют различия между вечнозеленой *Photinia davidiana* и листопадными видами, относимыми ранее к тому же роду, а ныне включенными в род *Pourthiaea*, по окраске молодых листьев, выраженности кутикулярных тяжей на адаксиальной стороне листа, наличию/отсутствию боковых коллетер, форме эпидермальных клеток, по очертанию стенок эпидермальных клеток, форме и количеству устьиц,

выраженности диморфизма устьиц. Обнаруженные нами отличия подтверждают положение листопадных и вечнозеленых видов, аффилированных с *Photinia*, на филогенетическом дереве, построенном по молекулярным данным.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ГБС РАН № 122042700002-6. Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП «Гербарий ГБС РАН», грант № 075-15-2021-678.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- 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. *Biol. Bull.* 47(4): 352–363. DOI: 10.1134/S1062359020040032
- Babosha A., Kumachova T., Ryabchenko A., Komarova G.** 2022. Microrelief of the leaf epidermis and stomatal polymorphism of *Malus orientalis*, *Pyrus caucasica* and *Mespilus germanica* in mountains and plains. *Flora* 291: 152074. DOI: 10.1016/j.flora.2022.152074
- Babosha A. V., Ryabchenko A. S., Kumachova T. Kh.** 2023. Micromorphology of the leaf epidermis surface in some *Pyrinae* species (Rosaceae). *Bot. Zhurn.* 108(1): 23–36. [In Russian] (**Бабоша А. В., Рябченко А. С., Кумахова Т. Х.** Микроморфология поверхности эпидермы листьев некоторых видов *Pyrinae* (Rosaceae) // Бот. журн., 2023. Т. 108, № 1, С. 23–36). DOI: 10.31857/S0006813623010027
- Guo W., Yu Y., Shen R. J., Liao W. B., Chin S. W., Potter D.** 2011. A phylogeny of *Photinia* sensu lato (Rosaceae) and related genera based on nrITS and cpDNA analysis. *Pl. Syst. Evol.* 291: 91–102. DOI: 10.1007/s00606-010-0368-0

- Hilu K. W., Randall J. L.** 1984. Convenient method for studying grass leaf epidermis. *Taxon* 3(3): 413–415. DOI: 10.1002/j.1996-8175.1984.tb03896.x
- Kalkman C.** 1973. The Malesian species of the subfamily *Maloideae* (Rosaceae). *Blumea* 21(2), 413–442.
- Kumachova T., Babosha A., Ryabchenko A., Ivanova T., Voronkov A.** 2021. Leaf Epidermis in Rosaceae: Diversity of the Cuticular Folding and Microstructure. *Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol. Sci.* 91: 55–470. DOI: 10.1007/s40011-021-01244-z
- Kumachova T. Kh., Babosha A. V., Ryabchenko A. S., Voronkov A. S.** 2023. Colleters in leaves of *Mespilus germanica* L. (Rosaceae): micromorphology, histochemistry and fluorescence. *Micron*. 175: 103537. DOI: 10.1016/j.micron.2023.103537
- Lindley J.** 1837. *Stranvaesia glaucéscens*. Grey-leaved *Stranvaesia*. *Botan. Register*. 10.
- Lingdi Lu, Spongberg S. A.** 2024. *Stranvaesia* Lindley. In: *Flora of China*. 9: 119. Available at: http://efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=131653 (Accessed 24 January 2024).
- Liu B. B., Hong D. Y., Zhou S. L., Xu C., Dong W. P., Johnson G., Wen J.** 2019. Phylogenomic analyses of the *Photinia* complex support the recognition of a new genus *Phippsiomeles* and the resurrection of a redefined *Stranvaesia* in *Maleae* (Rosaceae). *J. Syst. Evol.* 57(6): 678–694. DOI: 10.1111/jse.12542
- Lu L. T., Spongberg S. A.** 2003. *Photinia* Lindley. In: Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong (eds.). *Flora of China*. Vol. 9. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. Pp. 46–434.
- Miroslavov E. A.** 1974. *Struktura i funktsii epidermisa lista pokrytosemennykh rasteniy* [Structure and functions of the epidermis of angiosperm leaves]. Leningrad: Nauka. 184 pp. [In Russian] (**Мирславов Е. А.** Структура и функции эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 184 с.).
- Pautov A. A., Bauer S. M., Ivanova O. V., Krylova E. G., Sapach A. N., Ivanova Yu. O., Yakovleva O. V., Trukhmanova G. R., Pautova I. A.** 2023. Effect of the peristomatic ring on stomatal movements in *Populus mexicana* Wesm. ex DC. (Salicaceae). *Bot. Zhurn.* 108(12):1083–1092. [In Russian] (**Паутов А. А., Бауэр С. М., Иванова О. В., Крылова Е. Г., Санац Ю. О., Иванова А. Н., Яковлева О. В., Трухманова Г. Р., Паутова И. А.** Влияние перистоматического кольца на устьичные движения у *Populus mexicana* Wesm. ex DC. (Salicaceae) // Бот. журн., 2023. Т. 108, № 12. С. 1083–1092). DOI: 10.31857/S0006813623120086
- Pautov A. A., Sapach Yu. O., Trukhmanova G. R., Yakovleva O. V., Krylova E. G., Pautova I. A.** 2022. Structural diversity of stomatal and peristomal rings. *Bot. Zhurn.* 107(9): 869–884. [In Russian] (**Паутов А. А., Санац Ю. О., Трухманова Г. Р., Яковлева О. В., Крылова Е. Г., Паутова И. А.** Структурное разнообразие устьичных и перистоматических колец // Бот. журн., 2022. Т. 107, № 9. С. 869–884). DOI: 10.31857/S0006813622090083
- Rehder A.** 1940. *Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America exclusive of the subtropical and warmer temperature regions*. 2nd edn. New York: Macmillan. 996 pp.
- Robertson K. R., Phipps J. B., Rohrer J. R., Smith P. G.** 1991. A synopsis of genera in *Maloideae* (Rosaceae). *Syst. Bot.* 16: 376–394. DOI: 10.2307/2419287
- Ryabchenko A. S., Babosha A. V.** 2012. *Using thermal compound as adhesive and heat-conducting composition when analyzing biological samples on scanning electron microscope using freezing attachments*. RU patent 2445660.
- Sun J., Shi S., Li J., Yu J., Wang L., Yang X., et al.** 2018. Phylogeny of *Maleae* (Rosaceae) based on multiple chloroplast regions: implications to genera circumscription. *Hindawi BioMed Res. Int.* Article ID 7627191. DOI: 10.1155/2018/7627191
- Vidal J. E.** 1965. Notes sur quelques Rosacées asiatiques (II) (*Photinia*, *Stranvaesia*). *Adansonia* 5(2): 221–238.
- Vinogradova Yu. K., Babosha A. V., Ryabchenko A. S., Kumachova T. Kh.** 2024. Micromorphology of the leaf structures of *Aronia* Medik. and *Pourthiaea* Decne (Rosaceae). *Trees* 38: 1509–1532. DOI: 10.1007/s00468-024-02570-1
- Vinogradova Yu. K., Kuklina A. G.** 2014. *Aronia mitschurinii: from origination to naturalization*. Moscow: GEOS. 137 pp. [In Russian] (**Виноградова Ю. К., Куклина А. Г.** Арония Мичурина: от создания до натурализации. М.: ГЕОС, 2014. 137 с.).
- Wang H., Li X.-Y., Jiang Y., Jin Z.-T., Ma D.-K., Liu B., Xu C., Ge B.-J., Wang T., Fan Q., Jin S.-H., Liu G.-N., Liu B.-B.** 2024. Refining the phylogeny and taxonomy of the apple tribe *Maleae* (Rosaceae): insights from phylogenomic analyses of 563 plastomes and a taxonomic synopsis of *Photinia* and its allies in the Old World. *PhytoKeys* 242: 161–227. DOI: /10.3897/phytokeys.242.117481
- Zhang L., Morales-Briones D. F., Li Y., Zhang G., Zhang T., Huang C. H., Guo P., Zhang K., Wang Y., Wang H., Shang F. D., Ma H.** 2023. Phylogenomics insights into gene evolution, rapid species diversification, and morphological innovation of the apple tribe (*Maleae*, Rosaceae). *New Phytol.* 40(5): 2102–2120.
- Zhang S. D., Jin J. J., Chen S. Y., Chase M. W., Soltis D. E., Li H. T., et al.** 2017. Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. *New Phytol.* 214(3): 1355–1367. DOI: 10.1111/nph.14461
- Zhang S. Y.** 1992. Systematic wood anatomy of the Rosaceae. *Blumea* 37(1): 81–158.
- Zitte P., Weiler E. W., Kadereith J. W., Brezinski A., Koerner K.** 2007. *Botanika. Uchebnik dlya vuzov. T. 1. Kletchnaya biologiya. Anatomiya. Morfologiya* [Botany. Schoolbook. T. 1. Cell biology. Anatomy. Morphology]. Moscow: Академия. 362 pp. [In Russian] (**Зитте П. Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В., Брезински А., Кёрнер К.** Ботаника. Учебник для вузов. Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. М.: Академия, 2007. 362 с.).