

СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА, ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.823:674.031.623.234

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ПОЛИМОРФИЗМ КЛЕТОК

С. А. Степанов

*Саратовский национальный исследовательский
государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Поступила в редакцию 01.04.2018 г., принята 23.04.2018 г.

В работе представлен краткий обзор информации о полиморфизме клеток склеренхимы растений, свидетельствующий о противоречивости существующих представлений. Распространенное суждение, что клетки склеренхимы в большинстве случаев лишены живых протопластов, в настоящее время опровергнуто. В некоторых из них выявлено от одного до 175 ядер, многочисленные митохондрии, вакуоли и другие органеллы. На поперечном срезе зоны флоэмы ствола тополя кроме волокон, ориентированных вдоль продольной оси, установлены другие типы клеток склеренхимы: поперечные волокна, производные клеток лучевого камбия, волокнистые склереиды. В результате продольные и поперечные волокна, волокнистые склереиды образуют общую сеть клеток, связанных друг с другом многочисленными контактами. В некоторых поперечных волокнах склеренхимы можно наблюдать тело клетки с хорошо выраженным ядром, длинные и короткие отростки. Выявлены также другие типы клеток склеренхимы флоэмы, существенно отличающиеся по форме. Склереиды в флоэме тополя встречаются в виде отдельных клеток, расположенных среди паренхимных клеток или же рядом с волокнами склеренхимы. Для этого типа склереид характерно массивное тело и толстые отростки с отходящими от них короткими отростками. Другой тип склереид имели более тонкие, нередко длинные и ветвящиеся отростки, но также с хорошо выраженным телом клетки. Число склереид последовательно увеличивается от камбия к периферии ствола тополя, где они образуют большие группы клеток, наблюдаемые как на поперечных, так и на продольных срезах. Предполагается информационное значение сети клеток склеренхимы тополя.

Ключевые слова: склеренхима, флоэмные волокна, склереиды.

DOI: 10.18500/1682-1637-2018-2-39-65

ВВЕДЕНИЕ

Растения, как и прежде, продолжают оставаться в фокусе внимания исследователей вследствие своей уникальности как формы жизни. Увеличение экспериментальных средств познания мира позволило в настоящее время проникнуть не только в лабиринты симпласта, но и за его пределы – в апопласт (пространственный континуум вне плазмалеммы), считавшийся долгое время индифферентным компонентом клеточных систем (Гэлстон и др., 1983; Гамалей, 1997; Горшкова и др., 2005). Из «мертвого деревянного ящика», в котором живёт протоплазма (Горшкова, 2007), основная часть апопласта, клеточная стенка, проявила себя как многофункциональный компартмент растительной клетки с исключительно сложными механизмами формирования и функционирования.

Среди множества типов клеток, производных меристематических тканей растения, клетки склеренхимы начали рассматривать как идеальную модель для изучения ключевых процессов роста и развития – деления, растяжения, дифференциации, формирования клеточной стенки (Снегирева и др., 2010; Wyatt et al., 2010; Carlquist, 2014). Понятие «склеренхима» относится к ткани, состоящей из клеток с вторичными и зачастую лигнифицированными стенками (Hatfield, Vermerris, 2001; Эверт, 2015). Оно было введено в анатомию растений Mettenius (Де Бари, 1877) и образовано от греческих слов «склеро» – жесткий и «енхима» – влитое, разлитое. Словообразованием подчеркивается прочность стенок клеток, представляющих склеренхиму.

Склеренхимные клетки отличаются большим разнообразием по форме. Наличие множества систем, предложенных для классификации клеток склеренхимы, позволяет утверждать, по мнению Эсау (1969), об отсутствии точного критерия для их разграничения. Наиболее часто склеренхимные клетки делят на волокна и склереиды. При этом волокна описывают как длинные клетки, а склереиды – как относительно короткие (Александров, 1966). Однако имеются многочисленные исключения из данного правила вследствие видоизменения формы склереид и волокон. Между волокнами и склереидами существуют переходные формы (Эсау, 1969; Данилова и др., 1980). Если клетку затруднительно отнести к волокнам или склереидам, может быть использован термин «волокнистые склереиды». Склереиды обладают более пористыми стенками, чем волокна, но эти различия непостоянны (Эверт, 2015).

Волокна формируют отдельные тяжи в кортексе и флоэме, обкладку вдоль проводящих пучков, но могут быть рассеяны поодиночке или группами в ксилеме и флоэме. Волокна склеренхимы в настоя-

щее время подразделяют на две большие группы – ксилемные волокна и экстраксиллярные волокна, к которым относят волокна различных систем тканей вне ксилемы (Эверт, 2015). Наблюдаются также взаимные переходы по морфологии между ксилемными волокнами и не перфорированными трахеальными элементами ксилемы, между волокнами и паренхимными клетками ксилемы (Данилова и др., 1980; Jain, Singh, 1980). На основании наличия этих переходных форм предлагается делить ксилемные волокна на два основных типа: волокнистые трахеиды и волокна либриформа (Александров, 1966; Эсау, 1969; Данилова и др., 1980).

Экстраксиллярные волокна разделяют, главным образом на основании топографии, на следующие типы: 1) флоэмные волокна; 2) коровые волокна; 3) периваскулярные волокна. По времени образования выделяют первичные и вторичные экстраксиллярные волокна (Эсау, 1969). Клеточные стенки экстраксиллярных волокон часто очень сильно утолщены (до 90% поверхности поперечного среза клетки). Вторичные стенки этих волокон имеют отчётливую слоистую структуру; отдельные слои по толщине варьируют от 0.1 до 0.2 мкм. Однако такое строение клеточной стенки характерно не для всех экстраксиллярных волокон. Вторичные стенки волокон вторичной флоэмы большинства древесных покрытосеменных и хвойных состоят из двух слоев – тонкого наружного (S_1) и толстого внутреннего (S_2) (Эверт, 2015). Для них характерно значительное различие по содержанию белков, суммарное количество которых варьирует от 0.1 до 20% сухой массы клеточной стенки (Шарова, 2004).

N. Parameswaran (1980) предлагает определять кроме обычных флоэмных волокон ещё и группу твёрдых (sclerotic) флоэмных волокон. J. Bourelly (1971) в надземных частях кенафа (*Hibiscus cannabinus* L.) выявлены три типа волокон: первичные, т.е. происходящие из первичной флоэмы; наружные вторичные – из вторичной флоэмы; внутренние перимедулярные – из внутренней флоэмы.

Волокна флоэмы и ксилемы некоторых двудольных и однодольных могут быть разделены на две и более частей поперечными стенками – септами. В таких септированных волокнах плазмодесмы связывают через септы протопласты, которые остаются живыми и в зрелых волокнах (Parameswaran, Liese, 1977; Эверт, 2015).

Другой тип волокон, которые невозможно строго отнести к ксилемным или экстраксиллярным, – желатинозные волокна. Для них характерно наличие желатинозного слоя (G-слоя) – внутреннего слоя вторичной стенки, который отличается от других слоев вторичной стенки

высоким содержанием целлюлозы и отсутствием лигнина. Микроволокна целлюлозы G-слоя ориентированы параллельно длинной оси клетки, в результате чего этот слой оказывается изотропным или отчасти способным к двойному светопреломлению при наблюдении поперечных срезов в поляризованном свете (Эверт, 2015). Будучи гигроскопичным, G-слой способен поглощать большое количество воды. Эти волокна также называют реактивными вследствие их возможной способности к сокращению в процессе развития (Mellerowicz, Gorshkova, 2012; Tomlinson et al., 2014; Carlquist, 2014).

Склерейды представляют собой обычно короткие клетки с толстой и сильно лигнифицированной вторичной клеточной стенкой, пронизанной многочисленными простыми порами. Вторичная стенка обычно выглядит многослойной, с выраженным спиралевидным строением (Roland et al., 1987, 1989). В отличие от волокон вторичные клеточные стенки склерейд некоторых растений наиболее богаты белками (Шарова, 2004).

Склерейды, также как и волокна, широко варьируют по форме. По К. Esau (1969), все склерейды можно подразделить на следующие 6 групп: 1) брахисклерейды или каменные клетки – короткие изодиаметричные склерейды, напоминающие по своей форме паренхимные клетки; 2) макросклерейды – удлиненные, палочкообразные клетки; 3) остеосклерейды, напоминающие по своей форме трубчатую кость, то есть столбчатые клетки, расширенные на концах; 4) астросклерейды, то есть звездчатые склерейды – в различной степени разветвленные клетки; 5) нитевидные – длинные, тонкие клетки, похожие на волокна; 6) трихосклерейды – ветвистые тонкостенные склерейды, напоминающие волоски растений, ответвления которых проникают в межклеточные пространства. Некоторые типы склерейд могут очень сильно ветвиться. Представленная классификация склерейд до некоторой степени произвольна и не охватывает все известные формы склерейд. Её применение кроме того ограничено благодаря полиморфизму каждой из установленных групп, наличию переходов между ними.

Склерейды могут образовывать различные по числу клеток скопления, но нередко они встречаются поодиночке среди клеток других типов. В форме изолированных клеток их называют идиобластами (Foster, 1956). Склерейды встречаются в эпидермисе, основной ткани и проводящих тканях (Эверт, 2015). Было показано, что T-образные склерейды листьев оливы (*Olea europaea*) способны проводить свет от верхнего эпидермиса к губчатой паренхиме, функционируя подобно искусственным оптическим волокнам (Karabourniotis et al., 1994).

Н. Schanderl (1973) выделил в листовом черешке у ряда видов рода *Nymphaea* и *Nyphar* из разных климатических зон пять типов склерид, в том числе и ряд новых: 1) игловидные; 2) игловидные, соединенные попарно; 3) звездообразные; 4) колоннообразные; 5) звездчатые. В листьях *Bellendena montana* обнаружены склериды сферической или червеобразной формы (Rao, Das, 1976). В листьях *Aegiceras corniculatum* определены два типа склерид: идиосклериды и палосклериды (Rao, 1971).

Т. А. Rao с соавт. (1985) в листьях *Persoonia* (P roteaceae) выделены несколько групп склерид, различающихся по форме: почти шаровидные, сучковатые, веретеновидные, пало – или ризосклериды, склероциты – скопления склерид, идиофибросклериды. Нитевидные склериды обнаружены в листьях *Memecylon*, тогда как разветвленные склериды характерны для *Lijndenia* (Melastomataceae) (Rao et al., 1983).

В перикарпии представителей рода *Tilia* обнаружены волокнистые склериды (Черник, 1984). В коре рода *Larix* М. (Pinaceae) В. М. Еремин (1981) также выявлены волокнистые склериды, округлые по форме у большинства исследованных видов. Различные по форме склериды в коре *Abies alba* Mill. показаны в исследованиях W. O. Golinowski (1971).

Волокнистые склериды в непроводящей флоэме у березы повислой найдены Н. Е. Косиченко с соавт. (1980). Очень полиморфные склериды обнаружены в женских шишках двух видов туи (Rao, Мауза, 1970). Полиморфизм склерид отмечен также в корнях *Syzygium cumini* L., где выявлены следующие типы: брахисклериды, остеосклериды, неправильные склериды, фибриллярные (нитевидные), в виде пучков из 8–16 склерид (Rao, Rao, 1972).

Таким образом, можно заключить, что вследствие разнообразия формы склерид их полная классификация представляется в данное время невозможной. Этому способствует недостаточная изученность всех видов растений по их наличию, а также разнообразию типов склерид у представителей различных групп растений. В этой связи обобщение, что большинство склерид имеют паренхимную форму (Данилова и др., 1980) не является достаточно обоснованным.

Представления относительно внутреннего содержимого склеренхимных клеток отличаются значительным разнообразием. Первоначально получило распространение суждение об отсутствии внутреннего содержимого в клетках склеренхимы, по крайней мере в тех из них, что достигли своего окончательного развития (Де Бари, 1877; Имс, Мак Даниэльс, 1935; Александров, 1966). Считалось, что клетки склеренхи-

мы в большинстве случаев лишены живых протопластов, хотя иногда во взрослой клетке и остается скудное протоплазматическое содержимое в виде сморщенных остатков цитоплазмы (Де Бари, 1877; Имс, Мак Даниэльс, 1935; Бородин, 1938; Раздорский, 1949; Курсанов, 1966). Отсутствие внутреннего содержимого или небольшое его наличие в виде кое-где рассеянных в клеточной полости остатков (Александров, 1966) объяснялось тем, что живое содержимое склеренхимных клеток часто атрофируется сейчас же по достижении ими окончательных размеров и завершении процесса вторичного утолщения (Раздорский, 1949; Яценко-Хмелевский, 1961; Тутаюк, 1980). В дальнейшем склеренхимные клетки, лишённые протопласта, функционируют как мертвые пассивные образования (Имс, Мак Даниэльс, 1935; Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969).

Отсутствие цитоплазмы в сформировавшихся клетках склеренхимы отмечено и в более поздних исследованиях (Rao, Rao, 1971; Rao, 1975; Harche, 1984; Rao, 1985), что, впрочем, может являться артефактом или следствием неправильной методики. По данным некоторых авторов клеточные полости в этих мертвых склеренхимных клетках заполнены воздухом (Де Бари, 1877; Раздорский, 1949) или реже водой (Курсанов и др., 1966). Иногда, как отмечают ряд исследователей (Де Бари, 1877; Имс, Мак Даниэльс, 1935; Курсанов и др., 1966), в полости клетки можно видеть бурый зернистый остаток содержимого, вроде таннина или слизи.

Однако представление о клетках склеренхимы, как мертвых пассивных образованиях во взрослом состоянии, разделялось не всеми исследователями (Бородин, 1938; Раздорский, 1949). Во многих экспериментах наблюдалось наличие живого протопласта как в волокнах, так и в склереидах (Schooch-Bodmer, Huber, 1951; Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969; Gibson, 1981; Jurzitza, 1988). В работе E. V. Dumbroff и H. W. Elmore (1977) отмечено, что в ксилеме стебля проростков *Acer saccharum* Marsh. живых волокон имеется меньше, чем в корне, но, однако, они составляют большинство.

У льна и конопли волокна флоэмы в уже закончивших свое развитие частях растения сохраняют живые протопласты (Эсау, 1969). У льна незадолго до конца формирования вторичной оболочки цитоплазма распределена неравномерно по длине волокна. В некоторых участках она имеет вид очень узкого постенного слоя субмикроскопической толщины, в котором почти нет крупных органелл и полость клетки занята в основном центральной вакуолью. В других участках цитоплазма образует скопления со многими органеллами, в том числе и много-

численными митохондриями, а центральная вакуоль отсутствует. В этих скоплениях наблюдаются также ядра, которых в одном волокне несколько (Данилова и др., 1980). Наличие сильных перетяжек, вздутий и сужений в длинных лубяных волокнах было отмечено ещё в ранних исследованиях (Де Бари, 1877), однако значение этого факта ещё не получило своего объяснения.

В ходе развития первичных флоэмных волокон протопласт становится многоядерным, на что ранее обратила внимание К. Esau при изучении табака (*Nicotiana tabacum* L.) и льна (Esau, 1938, 1943). Много ядер и жизнедеятельный протопласт в растущем волокне отмечает также В. Г. Александров (1966). Выявлено, что число ядер в волокнах склеренхимы возрастает, в основном, в ходе интрузивного удлинения. Ядра в волокнах имеют характерную вытянутую форму. При средней длине первичных волокон около 20 мкм, число ядер в одной клетке составляет, в среднем, 80 у льна и 54 у конопли. Максимальное число ядер в исследованных волокнах – 175 (при длине клетки 36 мкм). Такое значительное количество ядер не имеет аналогов среди других типов клеток вегетативных органов растений. Во вторичных волокнах присутствует только одно ядро (Снегирева и др., 2010). Наличие этих «добавочных» ядер обусловлено, как предполагалось ранее (Иванов, 1939), необходимостью построения толстой оболочки клетки на сравнительно большом протяжении.

Живые волокна флоэмы и ксилемы отмечены у *Coleus* (Pizzolato, Heimsch, 1975). Сравнительно большая полость с цитоплазматическим содержимым наблюдалась во флоэмных волокнах *Dalbergia* (Chouse et al., 1975). Живые протопласты обнаружены в некоторых волокнах и склереидах *Castanea sativa* Mill. (Vietez, 1975). Jurzitza J. (1988) также отмечает наличие живого протопласта и ядер в клетках склеренхимы. В зрелых склереидах корня *Gnetum ula* Brongn также присутствуют ядра (Rao, Rao, 1971). Длинные, веретеновидные ядра обнаружены G. Steiner (1980) в древесинных волокнах листовой подушки *Mimosa pudica* и *Neptunia plena*. А. М. Bendre (1975) в склереидах цветка некоторых Loganiaceae наблюдал наличие невакуолизированной плотной цитоплазмы и ядро в отдельных клетках (астро-склереидах). Е. В. Dumbroff и Н. W. Elmore (1977) установили наличие ядер в живых протопластах ксилемных волокон корней семян *Acer saccharum* March. В некоторых работах выявлено наличие ядрышек в склереидах (Peraira dos Santos, 1976; Тутаюк, 1980). Лишь в отдельных работах отмечено отсутствие ядер в клетках склеренхимы (Rao, 1975). T. D. Pizzolato и С. Heimsch (1975) наблюдали деление ядер флоэмных

волокон, иногда с цитокинезом и образованием первичной перегородки. Существуют наблюдения, что длинные волокна первичной флоэмы многоядерны, а более короткие волокна вторичной флоэмы одноядерны (Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969).

В цитоплазме волокон склеренхимы встречаются единичные хлоропласты длиной 1.0–2.5 мкм, часто с крахмальными зёрнами. Система гран в них обычно развита слабо, однако попадаются и хлоропласты, у которых в гранах насчитывается до 15 тилакоидов. В склереидах хлоропласты меньше по размеру, чем в клетках основной ткани (Данилова и др., 1980). Наличие зёрен крахмала в клетках склеренхимы отмечено также в ряде других работ (Rao, 1974; Steiner, 1980; Gibson, 1981). Наблюдалось (Dumbroff, Elmore, 1977), что отдельные типы волокон имеют большое количество крахмальных зёрен. В древесных волокнах листовой подушки *Mimosa pudica* и *Neptunia plena* крахмал отсутствовал весной и появлялся осенью (Steiner, 1980). Ранее на факт присутствия крахмальных зёрен в протопласте лубяных волокон указывал В. Г. Александров (1966). Т. D. Pizzolato и С. Heimsch (1975) отмечали наличие амилопластов в волокнах флоэмы и ксилемы *Coleus*.

В волокнах склеренхимы, как отмечалось ранее, обнаружены митохондрии, число которых в несколько раз больше, чем хлоропластов. Установлено, что митохондрии имеют хорошо развитую систему крист. В склереидах также наиболее многочисленные органеллы – митохондрии, имеющие очень плотный матрикс (Данилова и др., 1980).

В волокнах склеренхимы установлено наличие высокоактивного аппарата Гольджи. Рибосом обычно мало, встречаются отдельные липидные капли, микротельца, вакуоли типа автолитических, редкие элементы эндоплазматического ретикулума. Плазмалемма в волокнах часто отходит от оболочки и имеет очень неправильный контур, в периплазматическом пространстве можно наблюдать скопление пузырьков и трубочек, сходных по диаметру с микротрубочками, но искривленных. Гиалоплазма волокон в одних участках выглядит плотной, в других – прозрачной (Данилова и др., 1980).

Для каменистых клеток *Pyrus communis* со сформировавшейся клеточной стенкой отмечена довольно слабая вакуолизация, при этом мелкие вакуоли характеризуются признаками локального автолиза, в более крупных вакуолях содержатся плотные включения таннинов. Диктиосомы в склереидах встречаются редко, гиалоплазма выглядит довольно прозрачной, встречаются липидные капли (Häuptli, 1971).

В склереидах корня *Gnetum ula* обнаружены кристаллы, содержащие кремний (Rao, Rao, 1971). S. Jalan (1985) также показал нали-

чие в склереидах *Schisandra grandiflora* кристаллов SiO_2 . Кристаллы имели прямоугольную, пяти- или шестиугольную форму. В склереидах *Balanites aegyptiaca* (Parameswaran, Conrad, 1982) выявлено наличие многочисленных кристаллов оксалата кальция.

Таким образом, всё большее число работ свидетельствует о наличии активной цитоплазмы и ядра в клетках склереенхимы. Всё это позволяет рассматривать клетки склереенхимы не как мертвые образования, а как живые, хотя и сейчас можно согласиться с мнением А. А. Яценко-Хмелевского (1961), что вопросы участия клеток склереенхимы в процессах накопления, обмена и отложения веществ ещё ждут своего решения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все виды рода *Populus*, число которых насчитывается порядка 110, являются самыми быстрорастущими древесными породами умеренной зоны (Черепанов, 1995). Они являются удобной модельной системой формы жизни растений (Jansson, Douglas, 2007). В России и на сопредельных территориях произрастает 34 вида и 8 гибридов тополей. Для разных видов тополей характерен длительный рост в течение вегетационного периода, более интенсивный фотосинтез, высокая активность образовательных тканей по сравнению с другими видами деревьев. Среди других видов тополей *Populus nervirubens* Alb., являясь гибридом между канадским и волосистоплодным видами тополей, отличается наибольшей энергией роста (Редько, 1975; Черепанов, 1995).

Для анатомических исследований использовали семилетние образцы ствола *P. nervirubens* Alb., произрастающего на территории Ботанического сада Саратовского университета. Для фиксации объектов, взятых в феврале и марте, использовали фиксатор Навашина (Прозина, 1960), в состав которого входит хромовая кислота. Время фиксации составляло 24 часа, после чего осуществлялось промывание образцов в проточной воде. В дальнейшем объекты готовились для резки на микротоме (Jensen, 1965). Срезы окрашивались гематоксилином Гейденгайна, широко используемым для получения обзорной гистологической окраски различных тканей и выявления внутриклеточных структур (Прокопьев, Прокопьева, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для *P. nervirubens* характерна типичная для древесного двудольного растения организация стебля побега. В центральной части стебля наблюдается хорошо выраженная сердцевина, ограниченная от ксилемы перимедулярной зоной. Камбий, представленный клетками двух типов

– веретеновидными и лучевыми, отделяет ксилему от коровой части стебля, где можно выделить флоэму, коровую паренхиму, колленхиму и перидерму, или ритидом (Степанов, 2016).

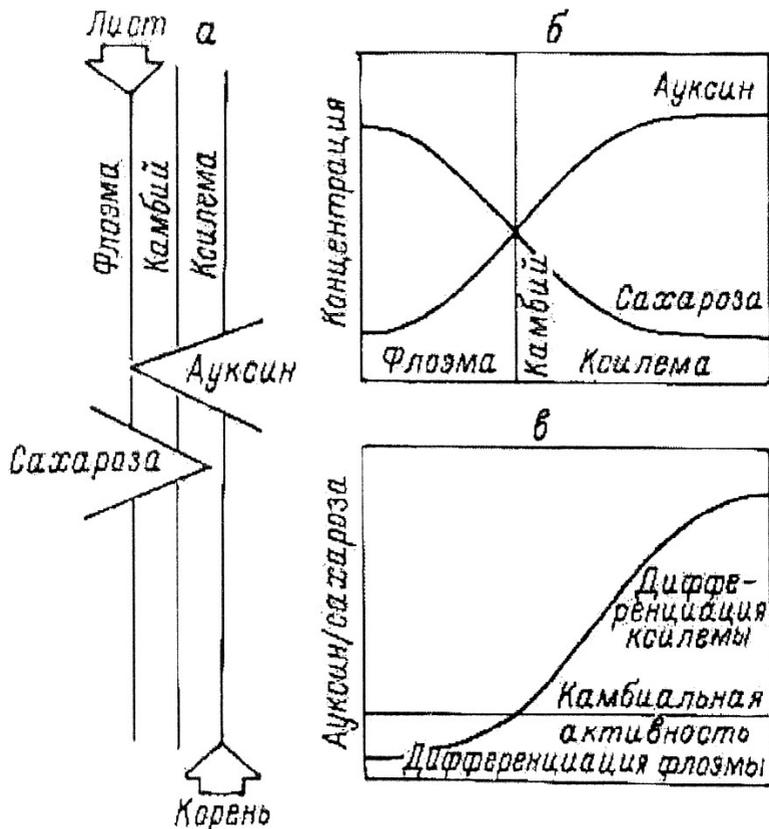


Рис. 1. Регуляция камбиальной активности в осях через состав экссудатов флоэмы и ксилемы: *а* – направления радиальных градиентов концентрации ауксина и сахарозы в зоне камбия; *б, в* – влияние градиентов ауксина и сахарозы на камбиальную активность и дифференциацию вторичных проводящих тканей (по: Warren Wilson, Warren Wilson, 1984)

Fig. 1. Regulation of cambial activity in axes through the composition of phloem and xylem exudates: *a* – directions of radial gradients of concentration of auxin and sucrose in the area of the cambium; *б, в* – effect of auxin and sucrose gradients on cambial activity and differentiation of secondary conductive tissues (by: Warren Wilson, Warren Wilson, 1984)

Структурное разделение камбием двух проводящих тканей, ксилемы и флоэмы, приводит к их относительной автономности в физиологическом плане, прежде всего гормонального и электрофизиологического статуса (Степанов, 2017). В тоже время регуляция камбиальной активности в осях ствола осуществляется под контролем качественного и количественного состава эксудатов флоэмы и ксилемы (Warren Wilson, Warren Wilson, 1984). Предполагается, что камбиальный путь развития может определяться во взаимодействии двух как минимум морфогенов, имеющих противоположно направленный радиальный градиент (рис. 1). Один из этих морфогенов – ауксин, источником которого является ксилема, а потребителем – дифференцирующаяся флоэма. Другим морфогеном выступает сахароза, поступающая из флоэмы, оказывающая влияние на камбий и дифференциацию клеток ксилемы. Концентрация сахарозы во флоэмном эксудате может достигать 10–25 %, в ксилемном – меньше 1 % (Warren Wilson, 1978; Гамалей, 1990).

Наиболее сложно организованной тканью коровой части стебля является флоэма. На поперечных срезах зона флоэма наблюдается как последовательное чередование волокон склеренхимы, имеющих хорошо развитую клеточную стенку, и тонкостенных клеток, представленных ситовидными трубками, клетками-спутниками, осевой и лучевой паренхимой, кристаллоносной паренхимой (Степанов, 2016).

В волокнах склеренхимы на поперечном срезе флоэмы тополя можно выделить срединную пластинку, первичную и вторичную клеточную стенку, полость волокна с протопластом. Как правило, между смежными волокнами наблюдаются цитоплазматические контакты. Волокна имеют различные размеры, а их клеточные стенки неравномерно окрашиваются гематоксилином Гейденгайна (рис.2). Рядом с группой волокон склеренхимы обычно расположены клетки кристаллоносной паренхимы. На продольных срезах протопласта волокна можно наблюдать зоны его сужения и расширения (рис. 3), светлые и темные участки с различными хорошо выраженными включениями в виде отдельных, разнообразных и многочисленных вакуолей и фибрилл (рис. 4).

На поперечном срезе зоны флоэмы ствола тополя кроме волокон, ориентированных вдоль продольной оси, можно наблюдать другие типы клеток склеренхимы: поперечные волокна, производные клеток лучевого камбия, волокнистые склереиды (рис. 5, 6). В результате продольные и поперечные волокна, волокнистые склереиды образуют общую сеть клеток, связанных друг с другом многочисленными контактами. В некоторых поперечных волокнах склеренхимы можно было наблюдать тело клетки с хорошо выраженным ядром, длинные и короткие отростки (рис. 7, 8).

На отдельных участках продольных срезов флоэмы ствола тополя обнаружены клетки, имеющие хорошо выраженное тело с ядром, длинные отростки, направленные параллельно волокнам склеренхимы, и перпендикулярно к ним. Эти клетки имели многочисленные контакты с другими клетками склеренхимы флоэмы (рис. 9). Выявлены также другие типы клеток склеренхимы флоэмы, существенно отличающиеся по форме (рис.10–12).

Склерейды в флоэме тополя встречаются в виде отдельных клеток, расположенных среди паренхимных клеток или же рядом с волокнами склеренхимы. Для этого типа склерейд характерно массивное тело и толстые отростки с отходящими от них короткими отростками (рис.13, 14). Другой тип склерейд имели более тонкие, нередко длинные и ветвящиеся отростки, но также с хорошо выраженным телом клетки (рис. 15). Число склерейд последовательно увеличивается от камбия к периферии ствола тополя, где они образуют большие группы клеток, наблюдаемые как на поперечных, так и на продольных срезах (рис.16). К специфическим особенностям склерейд, как отмечено ранее (Степанов, 2016), можно отнести следующее: 1. Разнообразии формы склерейд. 2. Присутствии цитоплазмы, в которой можно наблюдать светлые и темные участки, вакуоли и обязательно ядро. 3. Слоистая клеточная стенка, обычно окрашенная в желтый цвет. 4. Наличие большого числа пор. 5. Образование расширений пор в месте соединения цитоплазмы смежных склерейд; по своей форме эти участки склерейд имеют сходство с синапсами нейронов.

Волокна либриформа ксилемы *P. nervirubens* менее разнообразны. Они имеют различную длину, клеточные стенки незначительно отличаются по толщине от других клеток ксилемы, но их апикальные концы могут быть разветвлены, что указывает на интрузивный характер роста. В них хорошо выражена цитоплазма, ядра ланцетовидной формы, простые поры. В некоторых из них отмечены септы. Ксилемные волокна, как правило, расположены рядом с клетками лучевой паренхимы ксилемы, для которых характерно наличие крупных поровых полей и ядер различной формы – округлых и вытянутых, ланцетовидных.

Таким образом, проведенные исследования типологии клеток склеренхимы позволяют рассматривать флоэму как более сложно организованную ткань, отличающуюся от ксилемы большим разнообразием типов клеток. Некоторые из клеток флоэмы склеренхимы имеют хорошо выраженное тело с ядром, длинные и короткие отростки. Многочисленные контакты между разными типами клеток склеренхимы образуют совокупную сеть, имеющую, возможно, информационное значение.

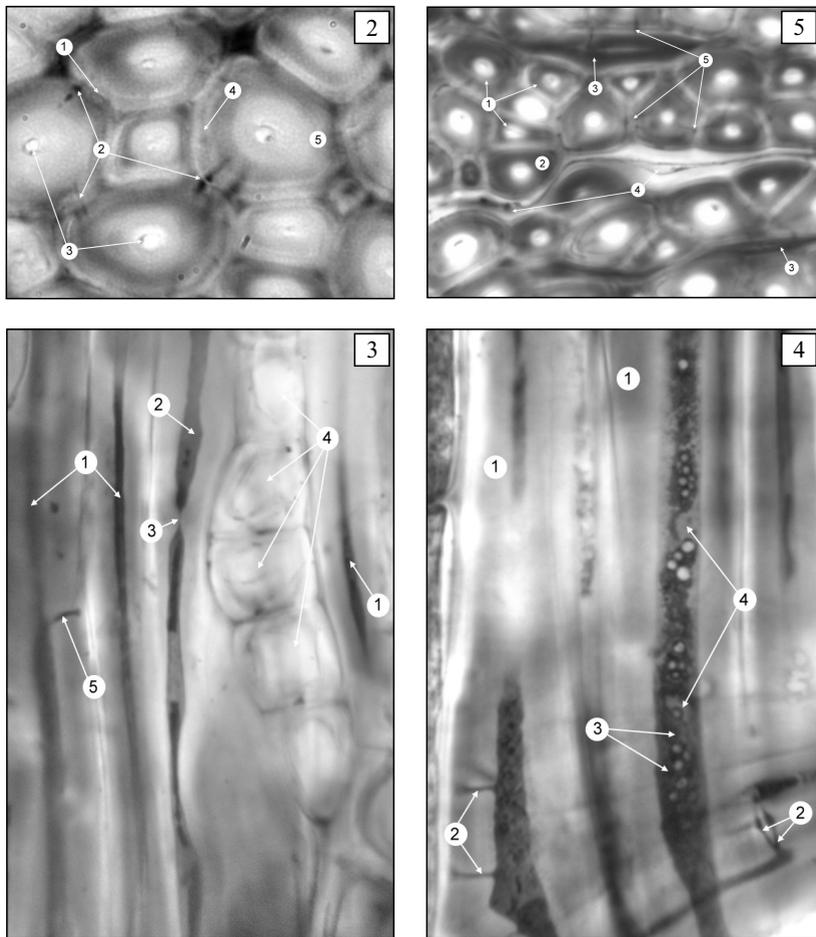


Рис. 2. Волокна склеренхимы на поперечном срезе флоэмы тополя: 1 – срединная пластинка; 2 – цитоплазматические контакты между волокнами; 3 – полость волокна; 4 – первичная клеточная стенка; 5 – вторичная клеточная стенка (увеличение $\times 1000$)

Fig. 2. Fiber sklerenhimy on cross-section of the phloem of poplar: 1 – middle plate; 2 – cytoplasmic contacts between fibers; 3 – fiber cavity; 4 – primary cell wall; 5 – secondary cell wall (scale $\times 1000$)

Рис. 3. Продольный срез зоны флоэмы ствола тополя: 1 – протопласт волокон склеренхимы; 2 – утолщение протопласта волокна; 3 – сужение протопласта волокна; 4 – клетки кристаллоносной паренхимы; 5 – пора в клеточной стенке волокна (увеличение $\times 900$)



Fig. 3. A longitudinal cut areas of the phloem of the trunk of poplar: 1 – protoplast fiber sklerenhimy; 2 – thickening of the protoplast fibers; 3 – narrowing of fiber protoplast; 4 – parenchyma cells with crystals inside; 5 – pore in the cell wall of the fiber (scale × 900)

Рис. 4. Продольный срез зоны флоэмы ствола тополя: 1 – клеточная стенка волокна склеренхимы; 2 – межклеточные контакты между смежными волокнами; 3 – светлые участки волокна; 4 – темные участки волокна (увеличение × 1000)

Fig. 4. A longitudinal cut areas of the phloem of the trunk of poplar: 1 – cell wall fiber sklerenhimy; 2 – intercellular contacts between adjacent fibers; 3 – light fiber sectors; 4 – dark fiber sectors (scale × 1000)

Рис. 5. Поперечный срез зоны флоэмы ствола тополя: 1 – волокна склеренхимы; 2 – клеточная стенка волокна; 3 – волокнистые склереиды; 4 – волокна склеренхимы, производные лучевого камбия; 5 – межклеточные контакты (увеличение × 1000)

Fig. 5. The cross-section area of phloem of the trunk of poplar: 1 – fiber sklerenhimy; 2 – cell wall fiber; 3 – fibrous sclereids; 4 – fiber sklerenhimy derived radial cambium; 5 – intercellular contacts (scale × 1000)

Рис. 6. Склеренхима флоэмы тополя: 1 – клеточная стенка волокна; 2 – протопласт волокна; 3 – клетки склеренхимы, производные лучевого камбия (увеличение × 900)

Fig. 6. The sclerenchyma phloem of poplar: 1 – cell wall fiber; 2 – fiber protoplast; 3 – cell sklerenhimy derived radial cambium (scale × 1000)

Рис. 7. Склеренхима флоэмы тополя: 1 – продольные и поперечные волокна склеренхимы; 2 – тело клетки; 3 – короткие отростки поперечных волокон склеренхимы (увеличение × 900)

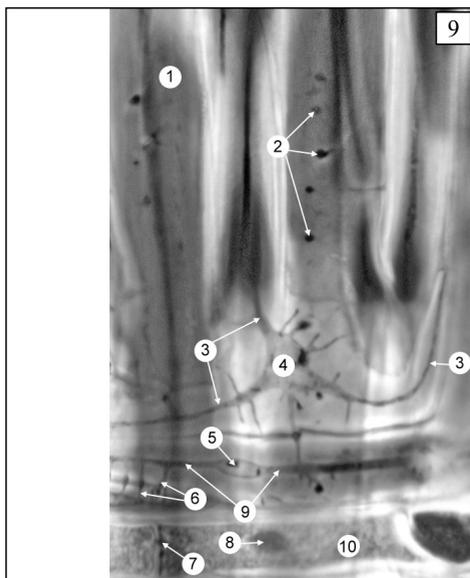
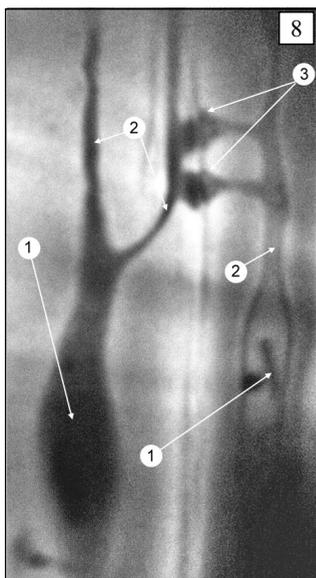
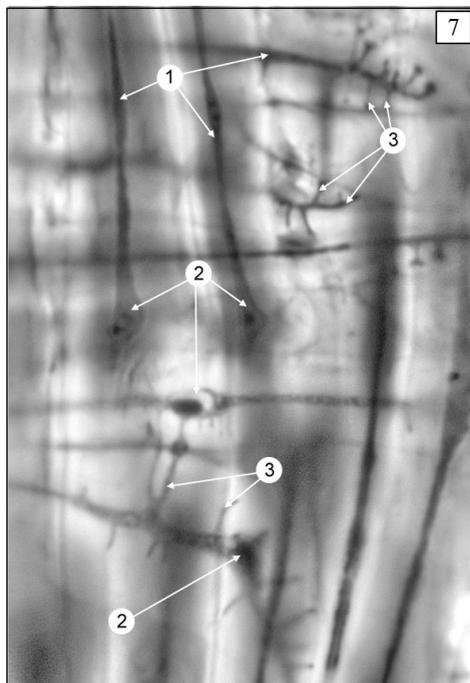
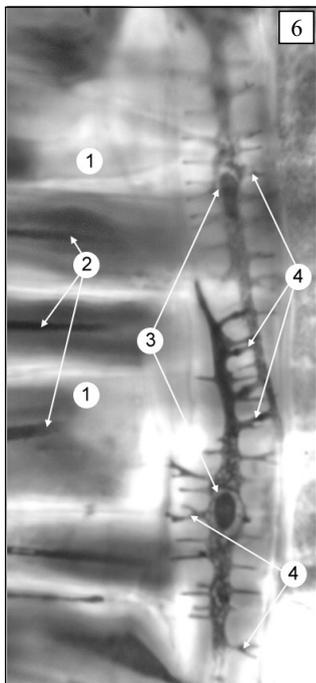
Fig. 7. The sclerenchyma phloem of poplar: 1 – longitudinal and transverse fiber sklerenhimy; 2 – cell body; 3 – short processes transverse fibers sklerenhimy (scale × 900)

Рис. 8. Клетки склеренхимы, производные лучевого камбия: 1 – тело клетки; 2 – длинные отростки клетки; 3 – межклеточные контакты смежных клеток (увеличение × 1000)

Fig. 8. Cells sklerenhimy derived radial cambium: 1 – cell body; 2 – long spines cells; 3 – intercellular contacts of adjacent cells (scale × 1000)

Рис. 9. Продольный срез флоэмы ствола тополя: 1 – волокна склеренхимы; 2 – межклеточные контакты между смежными волокнами; 3 – длинные отростки клетки; 4 – тело клетки склеренхимы; 5 – тело клетки склеренхимы, производной лучевого камбия; 6 – короткие отростки клетки склеренхимы; 7 – межклеточные контакты клеток лучевой паренхимы; 8 – ядро; 9 – длинные отростки клетки склеренхимы, производной лучевого камбия; 10 – лучевая паренхима (увеличение × 900)

Fig. 9. Longitudinal section phloem of the trunk of poplar: 1 – fiber sklerenhimy; 2 – intercellular contacts between adjacent fibers; 3 – long spines cells; 4 – cell body sklerenhimy; 5 – the cell body sklerenhimy, the derivative of the radial cambium; 6 – short processes of the cell sklerenhimy; 7 – intercellular contacts of cells of radial parenchyma; 8 – nucleus; 9 – long processes of sclerenchyma cell, the derivative of the radial cambium; 10 – the radial parenchyma of the phloem (scale × 900)



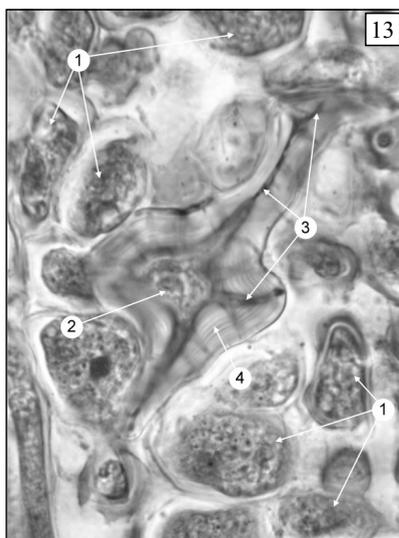
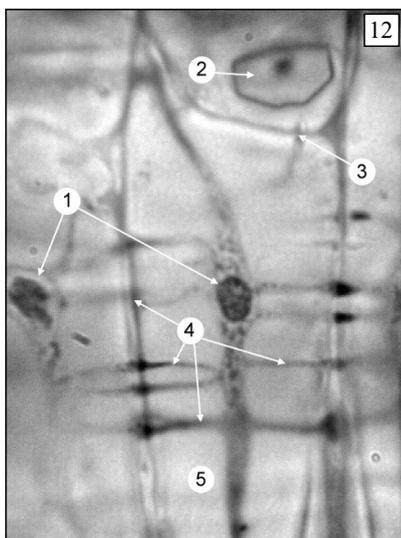
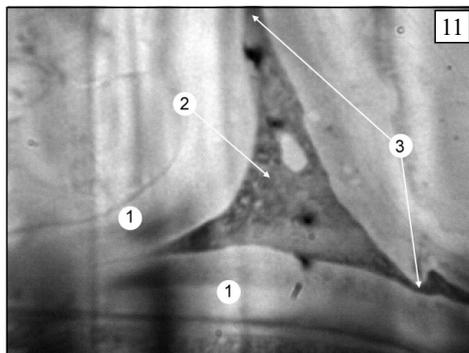
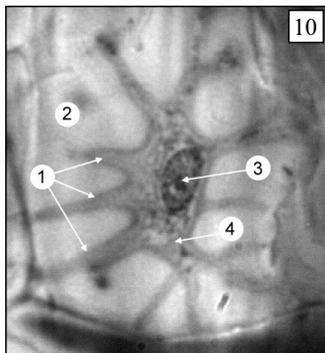


Рис. 10. Клетка склеренхимы флоэмы тополя: 1 – тяжи протопласта; 2 – клеточная стенка; 3 – ядро; 4 – тело клетки (увеличение $\times 1000$)

Fig. 10. Cell sklerenhimy phloem of poplar: 1 – strands of a protoplast; 2 – cell wall; 3 – nucleus; 4 – body cells (scale $\times 1000$)

Рис. 11. Клетка склеренхимы на продольном срезе зоны флоэмы тополя: 1 – клеточная стенка; 2 – тело клетки; 3 – длинные отростки клетки (увеличение $\times 1000$).

Fig. 11. Cell sclerenchyma on the longitudinal section of the poplar phloem zone: 1 – cell wall; 2 – cell body; 3 – long cell processes (scale $\times 1000$)

Рис. 12. Склеренхима флоэмы тополя: 1 – тело клетки склеренхимы, производной лучевого камбия; 2 – клетка кристаллоносной паренхимы; 3 – контакт между клеткой склеренхимы и клеткой кристаллоносной паренхимы; 4 – короткие отростки клетки склеренхимы (увеличение $\times 1000$)

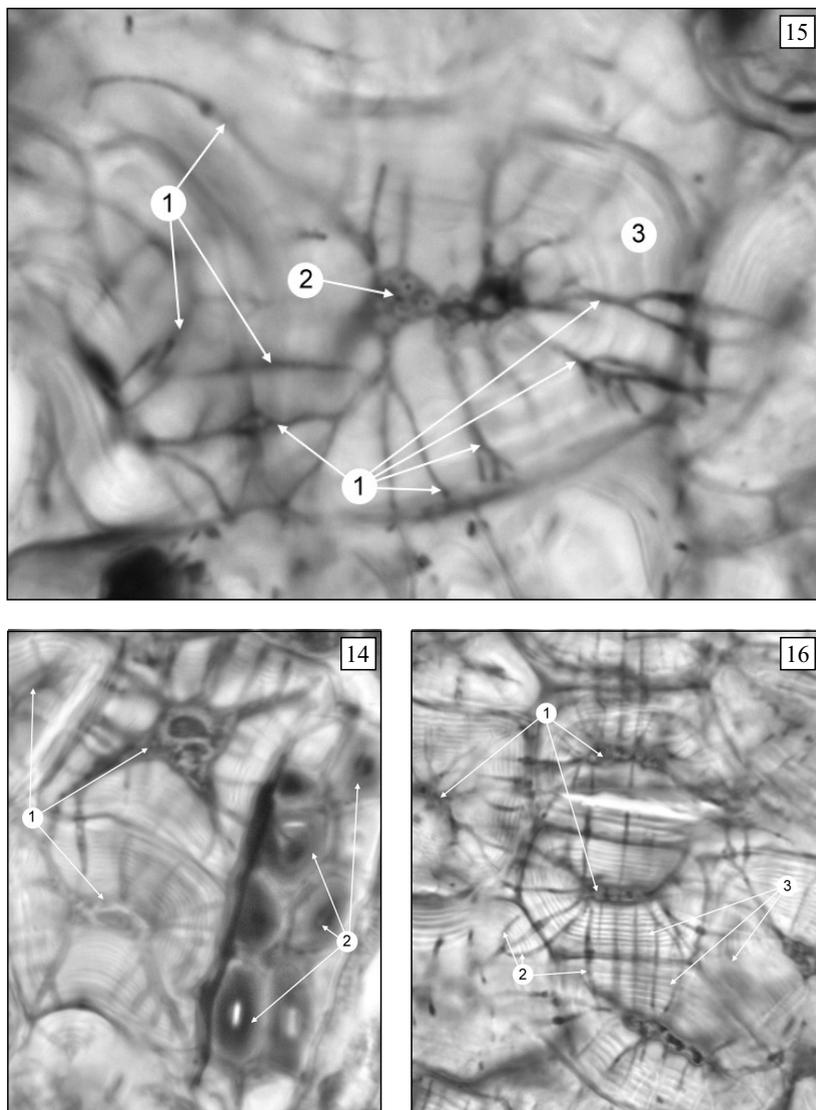


Fig. 12. The sclerenchyma phloem of poplar: 1 – cell body sklerenhimy, the derivative of the radial cambium; 2 – parenchyma cell–cristallerie; 3 – contact between cell and cell sklerenhimy–cristallerie parenchyma; 4 – short processes of the sclerenchyma cell (scale $\times 1000$)



Рис. 13. Зона флоэмы коровой части ствола тополя: 1 – паренхимные клетки; 2 – тело склереиды; 3 – отростки склереиды (увеличение $\times 900$)

Fig. 13. Area of phloem cortex part of the trunk of poplar: 1 – parenchyma cells; 2 – body sclereid; 3 – sprouts from the body of sclereids (scale $\times 900$)

Рис.14. Склеренхима флоэмы тополя: 1 – склереиды; 2 – волокна склеренхимы (увеличение $\times 900$)

Fig. 14. The sclerenchyma phloem of poplar: 1 – sclereids; 2 – fiber sklerenhimy (scale $\times 900$)

Рис. 15. Склереиды флоэмы тополя: 1 – отростки склереид; 2 – тело склереид; 3 – клеточная стенка (увеличение $\times 900$).

Fig. 15. Poplar phloem sclereids: 1 – sclereid processes; 2 – sclereid body; 3 – cell wall (scale $\times 900$)

Рис. 16. Склереиды тополя: 1 – тело клеток; 2 – отростки клеток; 3 – многослойная клеточная стенка (увеличение $\times 900$).

Fig. 16. Sclereids phloem of poplar: 1 – the body cells; 2 – processes of the cells; 3 – layered cell wall (scale $\times 900$)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров В. Г.* Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.
- Бородин И. П.* Курс анатомии растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 312 с.
- Гамалей Ю. В.* Флоэма листа: развитие структуры и функций в связи с эволюцией цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 144 с.
- Гамалей Ю. В.* Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 819 – 846.
- Горшкова Т. А., Николовски Н., Финаев Д. Н.* Клеточная стенка – камень преткновения для молекулярных биологов // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 3. С. 443 – 462.
- Горшкова Т. А.* Растительная клеточная стенка как динамичная система. М.: Наука, 2007. 426 с.
- Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р.* Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 549 с.
- Данилова М. Ф., Кашина Т. К., Мирославов Е. А., Козубова Г. М.* Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980. 456 с.
- Де Бари А.* Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрачных и папоротникообразных растений. СПб.: Из-во т-ва «Общ. польза», 1877. 699 с.
- Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
- Еремин В. М.* Анатомия коры видов рода *Larix* Mill. (Pinaceae) Советского Союза // Ботанический журнал. 1981. Т. 66, № 11. С. 1595 – 1605.
- Иванов Л. А.* Анатомия растений. Л.: Гослестехиздат, 1939. 264 с.
- Имс А. Д., Мак Даниэльс Л. Г.* Введение в анатомию растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 332 с.
- Косиченко Н. Е., Попов В. К., Ломовских Ю. А.* Особенности анатомической структуры коры различных форм березы повислой // Лесоведение. 1980. № 6. С. 36 – 45.

- Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Раздорский В. Ф., Уранов А. А.* Ботаника. Том I: Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1966. 424 с.
- Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.
- Прокотьев Н. Я., Прокотьева А. Н.* Выдающиеся анатомы и их вклад в мировую науку. Часть 3. Педагогика высшей школы. 2016. № 1. С. 17 – 21.
- Редько Г. И.* Биология и культура тополей. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 175 с.
- Раздорский В. Ф.* Анатомия растений. М.: Советская наука, 1949. 524 с.
- Снегирева А. В., Агеева М. В., Аменицкий С. И., Чернова Т. Е., Эбскамп М., Горшкова Т. А.* Интрузивный рост растений // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 3. С. 361 – 375.
- Степанов С. А.* Анатомия стебля побега *Populus nervirubens* Alb // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2016. Том 14, № 2. С. 126 – 135.
- Степанов С. А.* Нервная система растений: гипотезы и факты // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2017. Том 15, № 4. С. 31 – 56.
- Тутаюк В. Х.* Анатомия и морфология растений. М.: Высшая школа, 1980. 317 с.
- Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Черник В. В.* Развитие и строение перикарпия у представителей рода *Tilia* // Известия АН БССР. Серия биологические науки. 1984. Депонировано в ВИНИТИ 26.01.84. № 490–84. С. 17 – 28.
- Шарова Е. И.* Клеточная стенка. СПб: Изд-во СПб-го ун-та, 2004. 156 с.
- Эверт Р. Ф.* Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. М: Бином, 2015. 600 с.
- Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир. 1969. 564 с.
- Яценко-Хмелевский А. А.* Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. 282 с.
- Bendre A. M.* Floral Sclereids in Some Loganiaceae // Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB. 1975. Vol. 81. № 4. P. 174 – 180.
- Bourely J.* Contribution a l'etude anatomique de *L'Hibiscus cannabinus* L. (Malvaceae). Origine, mise en place et Viellissement des fibres phloemiennes // Revue Générale de Botanique. 1971. Vol. 78, № 923 – 925. P. 133 – 160.
- Carlquist S.* Fibre Dimorphism: Cell Type Diversification as an Evolutionary Strategy in Angiosperm Woods // Botanical Journal of the Linnean Society. 2014. Vol. 174. P. 44 – 67.
- Chouse A. K. M., Yunus M.* Intrusive Growth in the Phloem of *Dalbergia* // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1975. Vol. 102, № 1. P. 14 – 17.
- Dumbroff E. B., Elmore H. W.* Living Fibres are a Principal Feature of the Xylem in Seedlings of *Acer saccharum* Marsh // Annals of Botany. 1977. Vol. 41, № 172. P. 471 – 472.
- Esau K.* The Multinucleate Condition in Fibers of Tobacco // Hilgardia. 1938. Vol. 11. P. 427 – 434.

- Esau K.* Vascular Differentiation in the Vegetative Shoot of *Linum*. III. The Origin of Bast Fibers // *American Journal of Botany*. 1943. Vol. 30. P. 579 – 586.
- Foster A. S.* Plant Idioblasts: Remarkable Examples of Cell Specialization // *Protoplasma*. 1956. Vol. 46. P. 184 – 193.
- Jurzitza G.* Sklerenchyma – nicht immer totes Gewebe // *Mikrokosmos*. 1988. Vol. 77, № 6. S. 168 – 170.
- Gibson A. G.* Vegetative Anatomy of *Pachycornus* (Anacardiaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1981. Vol. 83, № 4. P. 273 – 284.
- Golinowski W. O.* The Anatomical of the Common Fir (*Abies alba* Mill.) Bark. 2. Quantitative Changes in Bark Tissues within the Stem // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 1971. Vol. 40, № 4. P. 569 – 598.
- Harche M.* Origine et differentiation des fibres, sousépidermiques de la feuille d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) // *Ann. Sci. Natur. Bot. Biol. Veget.* 1984. Vol. 6, № 4. P. 207 – 226.
- Hatfield R., Vermerris W.* Lignin Formation in Plants. The Dilemma of Linkage Specificity // *Plant Physiology*. 2001. Vol. 126. P. 1351 – 1357.
- Hauptli F.* Die Sklereidendifferenzierung in *Pyrus communis*: morphologische, anatomische und histochemische Untersuchungen // *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*. 1971. Bd. 81. S. 273 – 319.
- Jain D. K., Singh V.* Studies in Bignoniaceae. VII. Wood Anatomy // *Proceedings of the Indian Academy of Science (Plant Sciences)*. 1980. Vol. 89, № 6. P. 443 – 456.
- Jansson S., Douglas C. J.* Populus: A Model System for Plant Biology // *Annual Review of Plant Biology*. 2007. Vol. 58. P. 435 – 458.
- Jalan S.* A New Type of Idioblast in *Schisandra grandiflora* // *Journal of Indian Botanical Society*. 1985. Vol. 64. № 2 – 3. P. 195 – 197.
- Karabourniotis G., Papastergiou N., Kabanopoulou E., Fasseas C.* Foliar Sclereids of *Olea europaea* May Function as Optical Fibres // *Canadian Journal of Botany*. 1994. Vol. 72. P. 330 – 336.
- Mellerowicz E. J., Gorshkova T. A.* Tensional Stress Generation in Gelatinous Fibres: A Review and Possible Mechanism Based on Cell-wall Structure and Composition // *Journal of Experimental Botany*. 2012. Vol. 63. P. 551 – 565.
- Parameswaran N.* Some Remarks on the Nomenclature of Fibres, Sclereids and Fibresclereids in the Secondary Phloem of Trees // *JAWA Bulletin*. 1980. Vol. 1, № 3. P. 130 – 132.
- Parameswaran N., Conrad H.* Wood and Bark Anatomy of *Balanites aegyptiaca* in Relation to Ecology and Taxonomy // *JAWA Bulletin*. 1982. Vol. 3, № 2. P. 75 – 88.
- Parameswaran N., Liese W.* Structure of Septate Fibres in Bamboo // *Holzforsehung*. 1977. Vol. 31, № 2. P. 55 – 57.
- Peraira dos Santos A. V.* Origem e desenvolvimento de esclereideos foliares em *Erythroxylum suberosum* St. Hil. // *Ciencia e Cultura*. 1976. Vol. 28, № 10. P. 1204 – 1208.
- Pizzolato T. D., Heimsch C.* Ontogeny of the Protophloem Fibers and Secondary Xylem Fibers within Stem of *Coleus*. 1. A Light Microscope Study // *Canadian Journal of Botany*. 1975. Vol. 53. P. 1658 – 1671.

Pizzolato T. D., Heimsch C. Ontogeny of the Protophloem Fibers and Secondary Xylem Fibers within Stem of Coleus. 2. An Electronmicroscope Study // Canadian Journal of Botany. 1975. Vol. 53. P. 1672 – 1697.

Rao A. N. Foliar Sclereids in *Scorodocarpus borueensis* (Kulim) // Malaysia Forest. 1975. Vol. 38, № 3. P. 184 – 186.

Rao A. N. Further Observations on Leaf and Sclereid Anatomy in *Welwitschia mirabilis* Hook // Journal of Indian Botanical Society. 1985. Vol. 64, № 2. P. 129 – 134.

Rao A. N. Heteroblastic Condition and Two Types of Sclereids in *Adinandra dumosa* Jack. // Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB. 1974. Vol. 40, № 1. P. 30–37.

Rao A. N. Morphology and Morphogenesis of Foliar Sclereids in *Aeqiceras corniculatum* // Israel Journal of Botany. 1971. Vol. 20, № 2. P. 124–132.

Rao A. R., Rao C. K. Root sclereids of *Gnetum ula* Brongn // Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB. 1971. Vol. 37, № 4. P. 150 – 162.

Rao A. R., Rao C. R. Root Sclereids of *Syzygium cumini* L. Skeeds // Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB. 1972. Vol. 75, № 4. P. 177 – 190.

Rao A. R., Mauya S. The Polymorphic Sclereids in the Fertile Parts of Two Species of *Thuja* // Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB. 1970. Vol. 36, № 6. P. 374 – 383.

Rao T. A., Das S. On Terminal Sclereids in *Bellendena montana* R. Br. (Proteaceae) // Current Science (India). 1976. Vol. 45, № 24. P. 870 – 871.

Rao T. A., Bremer K., Naidu T. R. B. Foliar sclereids in *Memecylon* and *Lijndenia* (Melastomataceae) from Borneo, Java, Malaya and Sumatra // Nordic Journal of Botany. 1983. Vol. 3, № 3. P. 343 – 345.

Rao T. A., Poornima N., Swapna C. Foliar Sclereids in *Persoonia* R. Br. ex Knight (Proteaceae) // Current Science (India). 1985. Vol. 54, № 7. P. 350–353.

Roland J. C., Reis D., Vian B., Roy S. The Helicoidal Plant Cell Wall as a Performing Cellulose-based Composite // Biology of the Cell. 1989. Vol. 67. P. 209 – 220.

Roland J. C., Reis D., Vian B., Satiatjeunemaitre B., Mosiniak M. Morphogenesis of Plant Cell Walls at the Supramolecular Level: Internal Geometry and Versatility of Helicoidal Expression // Protoplasma. 1987. Vol. 140. P. 75 – 91.

Schanderl H. Die physiologische Bedeutung der sog. «Sternhaare» in den blatt- und blattstielgeweben von Vertretern der Gattung *Nymphaea* und *Nuphar* // Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. 1973. Bd. 70, № 2. S. 166 – 172.

Schooch-Bodmer H., Huber P. Das Spitzenwachstum der Bastfasern bei *Linum usitatissimum* und *Linum herenne* // Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft. 1951. Bd. 61. S. 377 – 404.

Steiner G. Lebende Holzfasern in den Gelenken von *Mimosa pudica* and *Neptunia plena* // Phyton. 1980. Vol. 20, № 3 – 4. S. 325 – 331.

Tomlinson P. B., Magellan T. M., Griffith M. P. Root Contraction in *Cycas* and *Zamia* Determined by Gelatinous Fibers // American Journal of Botany. 2014. Vol. 101. P. 1275 – 1285.

Vietez A. M. Ultraestructura de las fibras y esclereidas del anillo esclerenquimatico del floema en *Castanea sativa* Mill. // Ann. Edafol. Agribiol. 1975. Vol. 34, № 1 – 2. P. 1 – 10.

Warren Wilson J. The Position of Regenerating Cambia: Auxin/Sucrose Ratio and the Gradient Induction Hypothesis // Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B. 1978. Vol. 203. P. 153 – 176.

Warren Wilson J., Warren Wilson P. M. Control of Tissue Patterns in Normal Development and in Regeneration // Positional controls in plant development. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. P. 225 – 280.

Wyatt S. E., Sederoff R., Flaishman M. A., Lev-Yadun S. *Arabidopsis thaliana* as Model for Gelations Fiber Formation // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 3. С. 384 – 388.

Образец для цитирования:

Степанов С. А. Склеренхима *Populus nerrubens* Alb.: полиморфизм клеток // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2018. Т. 16, вып. 2. С. 39 – 65.
DOI: 10.18500/1682-1637-2018-2-39-65.

**THE SCLERENCHYMA *NERVIRUBENS POPULUS* ALB.:
POLYMORPHISM OF CELLS****S. A. Stepanov**

*N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Received 01 April 2018, Accepted 23 April 2018

The paper presents a brief overview of information on the polymorphism of cells sklerenhimy plants, indicating inconsistency of the existing views. The accepted judgment that the cells of the sclerenchyma in most cases deprived of living protoplasts, is now refuted. In some of them revealed from one to 175 nuclei, numerous mitochondria, vacuoles and other organelles. On cross-section area of phloem of the trunk of a poplar in addition to fibers oriented along the longitudinal axis, are installed other types of cells sklerenhimy: transverse fibers derived cells ray model of cambium, fiber sclereids. In the result of longitudinal and transverse fibers in loknyste of sclereids form a common network of cells connected with each other numerous-governmental contacts. In some transverse fibers of the sclerenchyma one can observe the body of the cell with a well-defined nucleus, long and short processes. Revealed also other types of cells sklerenhimy phloem, significantly different in form. Sclereids in poplar phloem occur in the form of separate cells located among parenchymal cells or next to the sclerenchyma fibers. This type of sclereids is characterized by a massive body and thick processes with short sprouts departing from them. Another type of sclereids had thinner, often long and branching processes, but also with a well-defined cell body. The number of sclereids increases sequentially from the cambium towards the periphery of the trunk of a poplar, where they form a large group of cells, as observed on transverse and longitudinal sections. Expected information value of a network of cells sklerenhimy poplar.

Key words: sclerenchyma, phloem fibers, sclereids.

DOI: 10.18500/1682-1637-2018-2-39-65

REFERENCE

- Aleksandrov V. G. *Plant Anatomy*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1966. 431 p. (in Russian)
- Bendre A. M. Floral Sclereids in Some Loganiaceae. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB.*, 1975, vol. 81, iss. 4, pp. 174 – 180.
- Borodin I. P. *Course of Plant Anatomy*. Moscow – Leningrad: Sel'khozgiz, 1938. 312 p. (in Russian)
- Bourelly J. Contribution a letude anatomique de *L'Hibiscus cannabinus* L. (Malvaceae). Origine, mise en place et Viellissement des fibres phloemiennes. *Revue*

Générale de Botanique, 1971, vol. 78, iss. 923 – 925, pp. 133 – 160.

Carlquist S. Fibre Dimorphism: Cell Type Diversification as an Evolutionary Strategy in Angiosperm Woods. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2014, Vol. 174, pp. 44 – 67.

Cherepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Neighboring Countries (within the Former USSR)*. St. Petersburg: Mir i Sem'ya Publ., 1995. 992 p. (in Russian)

Chernik V. V. Development and Structure of Pericarp in the *Tilia* Genus. *Proceedings of the Academy of Sciences of the BSSR. Series of Biological Sciences*, 1984, Deposited in VINITI 26.01.84. № 490–84. pp. 17 – 28. (in Russian)

Chouse A. K. M., Yunus M. Intrusive Growth in the Phloem of Dalbergia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, vol. 102, iss. 1, pp. 14 – 17.

Danilova M. F., Kashina T. K., Miroslavov E. A., Kozubova G. M. *Atlas of Ultrastructure of Plant Tissues*. Petrozavodsk: Karelia, 1980. 456 p. (in Russian)

De Bari A. *Comparative Anatomy of Vegetative Organs of Phanerogams and Fern-like Plants*. St. Petersburg: Izdatel'stvo "Obshchaya Pol'za", 1877. 699 p. (in Russian)

Dumbroff E. B., Elmore H. W. Living Fibres are a Principal Feature of the Xylem in Seedlings of *Acer saccharum* Marsh. *Annals of Botany*, 1977, vol. 41, iss. 172, pp. 471 – 472.

Eames A. J., MacDaniels L. H. *An Introduction to Plant Anatomy*. Moscow – Leningrad: Sel'khozgiz, 1935. 332 p. (in Russian)

Eremin V. M. Anatomy of the Bark of the Species of the Genus *Larix* Mill. (Pinaceae) in Soviet Union. *Botanicheskii Zhurnal*, 1981, vol. 66, iss. 11, pp. 1595 – 1605. (in Russian)

Esau K. *Plant Anatomy*. Moscow: Mir Publ., 1969. 564 p. (in Russian)

Esau K. The Multinucleate Condition in Fibers of Tobacco. *Hilgardia*, 1938, vol. 11, pp. 427 – 434.

Esau K. Vascular Differentiation in the Vegetative Shoot of Linum. III. The Origin of Bast Fibers. *American Journal of Botany*, 1943, vol. 30, pp. 579 – 586.

Evert R. F. *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development*. Moscow: Binom Publ., 2015. 600 p. (in Russian)

Foster A. S. Plant Idioblasts: Remarkable Examples of Cell Specialization. *Protoplasma*, 1956, vol. 46, pp. 184 – 193.

Galston A., Davis P., Setter R. *The Life of the Green Plant*. Moscow: Mir Publ., 1983. 549 p. (in Russian)

Gamaley Yu. V. *Floema of Leaf: Development of Structure and Functions in Connection with the Evolution of Flowering Plants*. Leningrad: Nauka Publ., 1990. 144 p. (in Russian)

Gamaley Yu. V. Supercellular Organization of Plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 1997, vol. 44, iss. 6, pp. 819 – 846. (in Russian)

Gibson A. G. Vegetative Anatomy of *Pachycornus* (Anacardiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1981, vol. 83, iss. 4, pp. 273 – 284.

Golinowski W. O. The Anatomical of the Common Fir (*Abies alba* Mill.) bark. 2. Quantitative Changes in Bark Tissues within the Stem. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 1971, vol. 40, iss. 4, pp. 569 – 598.

Gorshkova T. A. *Plant Cell Wall as a Dynamic System*. Moscow: Nauka Publ., 2007. 426 p. (in Russian)

Gorshkova T. A., Nikolovski N., Finaev D. N. Plant Cell Wall is a Stumbling Stone for Molecular Biologists. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2005, vol. 52, iss. 3, pp. 392 – 409.

Harche M. Origine et differentiation des fibres, sousépidermiques de la feuille d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.). *Ann. Sci. Natur. Bot. Biol. Veget.*, 1984, vol. 6, iss. 4, pp. 207 – 226.

Hatfield R., Vermerris W. Lignin Formation in Plants. The Dilemma of Linkage Specificity. *Plant Physiology*, 2001, vol. 126, pp. 1351 – 1357.

Hauptli F. Die Sklerendindifferenzierung in *Pyrus communis*: morphologische, anatomische und histochemische Untersuchungen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 1971, Bd. 81, S. 273 – 319.

Ivanov L. A. *Plant Anatomy*. Leningrad.: Goslestekhiadat, 1939. 264 p. (In Russian)

Jain D. K., Singh V. Studies in Bignoniaceae. VII. Wood Anatomy. *Proceedings of the Indian Academy of Science (Plant Sciences)*, 1980, vol. 89, iss. 6, pp. 443 – 456.

Jalan S. A New Type of Idioblast in *Schisandra grandiflora*. *Journal of Indian Botanical Society*, 1985, vol. 64, № 2 – 3, pp. 195 – 197.

Jansson S., Douglas C. J. Populus: A Model System for Plant Biology. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, vol. 58, pp. 435 – 458.

Jensen W. *Botanical Histochemistry*. Moscow: Mir Publ., 1965. 377 p. (in Russian)

Jurzitza G. Sklerenchyma – nicht immer totes Gewebe. *Mikrokosmos*, 1988, vol. 77, iss. 6, ss. 168 – 170.

Karabourniotis G., Papastergiou N., Kabanopoulou E., Fasseas C. Foliar Sclereids of *Olea europaea* May Function as Optical Fibres. *Canadian Journal of Botany*, 1994, vol. 72, pp. 330 – 336.

Kosichenko N. E., Popov V. K., Lomovskikh Yu. A. Features of the Anatomical Structure of the Cortex of Various Birch Forms. *Lesovedenie*, 1980, vol. 6, pp. 36 – 45. (in Russian)

Kursanov L. I., Komarnitsky N. A., Razdorsky V. F., Uranov A. A. *The Botany. Volume I: Anatomy and Morphology of Plants*. Moscow: Prosveshchenie Publ., 1966. 424 p. (in Russian)

Mellerowicz E. J., Gorshkova T. A. Tensional Stress Generation in Gelatinous Fibres: A Review and Possible Mechanism Based on Cell-wall Structure and Composition. *Journal of Experimental Botany*, 2012, vol. 63, pp. 551 – 565.

Parameswaran N. Some Remarks on the Nomenclature of Fibres, Sclereids and Fibresclereids in the Secondary Phloem of Trees. *JAWA Bulletin*, 1980, vol. 1, iss. 3, pp. 130 – 132.

Parameswaran N., Conrad H. Wood and Bark Anatomy of *Balanites aegyptiaca* in Relation to Ecology and Taxonomy. *JAWA Bulletin*, 1982, vol. 3, iss. 2, pp. 75 – 88.

Parameswaran N., Liese W. Structure of Septate Fibres in Bamboo. *Holzforsehung*, 1977, vol. 31, iss. 2, pp. 55 – 57.

Peraira dos Santos A. V. Origem e desenvolvimento de escleréides foli-

ares em *Erythroxylum suberosum* St. Hil. *Ciencia e Cultura*, 1976, vol. 28, iss. 10, pp. 1204 – 1208.

Pizzolato T. D., Heimsch C. Ontogeny of the Protophloem Fibers and Secondary Xylem Fibers within Stem of Coleus. 1. A Light Microscope Study. *Canadian Journal of Botany*, 1975, vol. 53, pp. 1658 – 1671.

Pizzolato T. D., Heimsch C. Ontogeny of the Protophloem Fibers and Secondary Xylem Fibers within Stem of Coleus. 2. An Electronmicroscope Study. *Canadian Journal of Botany*, 1975, vol. 53, pp. 1672 – 1697.

Prokop'ev N. Ya., Prokop'eva A. N. Outstanding Anatomists and their Contribution to World Science. Part 3. *Pedagogy of the Higher School*, 2016, vol. 1, pp. 17 – 21. (in Russian)

Prozina M. N. *Botanical Microelectronics*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1960. 254 p. (in Russian)

Rao A. N. Foliar Sclereids in *Scorodocarpus borueensis* (Kulim). *Malaysia Forest*, 1975, vol. 38, iss. 3, pp. 184 – 186.

Rao A. N. Further Observations on Leaf and Sclereid Anatomy in *Welwitschia mirabilis* Hook. *Journal of Indian Botanical Society*, 1985, vol. 64, iss. 2, pp. 129 – 134.

Rao A. N. Heteroblastic Condition and Two Types of Sclereids in *Adinandra dumosa* Jack. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB*, 1974, vol. 40, iss. 1, pp. 30–37.

Rao A. N. Morphology and Morphogenesis of Foliar Sclereids in *Aeqiceras corniculatum*. *Israel Journal of Botany*, 1971, vol. 20, iss. 2, pp. 124 – 132.

Rao A. R., Mauya S. The Polymorphic Sclereids in the Fertile Parts of Two Species of *Thuja*. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB*, 1970, vol. 36, iss. 6, pp. 374 – 383.

Rao A. R., Rao C. K. Root Sclereids of *Gnetum ula* Brongn. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB*, 1971, vol. 37, iss. 4, pp. 150 – 162.

Rao A. R., Rao C. R. Root Sclereids of *Syzygium cumini* L. Skeeds. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB*, 1972, vol. 75, iss. 4, pp. 177 – 190.

Rao T. A., Bremer K., Naidu T. R. B. Foliar Sclereids in *Memecylon* and *Lijndenia* (Melastomataceae) from Borneo, Jeva, Malaya and Sumatra. *Nordic Journal of Botany*, 1983, vol. 3, iss. 3, pp. 343 – 345.

Rao T. A., Das S. On Terminal Sclereids in *Bellendena montana* R. Br. (Proteaceae). *Current Science (India)*, 1976, Vol. 45, iss. 24, pp. 870 – 871.

Rao T. A., Poornima N., Swapna C. Foliar Sclereids in *Persoonia* R. Br. ex Knight (Proteaceae). *Current Science (India)*, 1985, vol. 54, iss. 7, pp. 350 – 353.

Razdorsky V. F. *Plant Anatomy*. Moscow: Soviet Science Publ., 1949. 524 p. (in Russian)

Redko G. I. *Biology and Culture of Poplars*. Leningrad: Izdatel'stvo Leningradskogo Universiteta, 1975. 175 p. (in Russian)

Roland J. C., Reis D., Vian B., Roy S. The Helicoidal Plant Cell Wall as a Performing Cellulose-based Composite. *Biology of the Cell*, 1989, vol. 67, pp. 209 – 220.

Roland J. C., Reis D., Vian B., Satiatjeunemaitre B., Mosiniak M. Morphogenesis of Plant Cell Walls at the Supramolecular Level: Internal Geometry and Versatility of Helicoidal Expression. *Protoplasma*, 1987, vol. 140, pp. 75 – 91.

Schanderl H. Die physiologische Bedeutung der sog. «Sternhaare» in den blatt- und blattstielgeweben von Vertretern der Gattung *Nymphaea* und *Nuphar*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 1973, bd. 70, № 2, S. 166 – 172.

Schooch-Bodmer H., Huber P. Das Spitzenwachstum der Bastfasern bei *Linum usitatissimum* und *Linum herenne*. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 1951, bd. 61, S. 377 – 404.

Sharova E. I. *The Cell Wall*. St. Petersburg: Izdatel'stvo St. Petersburgskogo Universiteta, 2004. 156 p. (in Russian)

Snegireva A. V., Ageeva M. V., Amenitskii S. I., Chernova T. E., Gorshkova T. A., Ebskamp M. Intrusive Growth of Sclerenchyma Fibers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 57, iss. 3, pp. 342 – 355. (in Russian)

Steiner G. Lebende Holzfasern in den Gelenken von *Mimosa pudica* and *Neptunia plena*. *Phyton*, 1980, vol. 20, iss. 3 – 4, ss. 325 – 331.

Stepanov S. A. Anatomy of the Stalk of Shoot *Populus nervirubens* Alb. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2016, vol. 14, iss. 2, pp. 126 – 135. (in Russian)

Stepanov S. A. Nervous System of Plants: the Hypotheses and Facts. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2017, vol. 15, iss. 4, pp. 31 – 56. (in Russian)

Tomlinson P. B., Magellan T. M., Griffith M. P. Root Contraction in *Cycas* and *Zamia* Determined by Gelatinous Fibers. *American Journal of Botany*, 2014, vol. 101, pp. 1275 – 1285.

Tutayuk V. Kh. *Plant Anatomy and Morphology*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1980. 317 p. (in Russian)

Vietez A. M. Ultraestructura de las fibras y esclereidas del anillo esclerenquimático del floema en *Castanea sativa* Mill. *Ann. Edafol. Agribiol.*, 1975, vol. 34, iss. 1 – 2, pp. 1 – 10.

Warren Wilson J. The Position of Regenerating Cambia: Auxin/Sucrose Ratio and the Gradient Induction Hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B*, 1978, vol. 203, pp. 153 – 176.

Warren Wilson J., Warren Wilson P. M. Control of Tissue Patterns in Normal Development and in Regeneration. In: *Positional controls in plant development*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. pp. 225 – 280.

Wyatt S. E., Sederoff R., Flaishman M. A., Lev-Yadun S. *Arabidopsis thaliana* as Model for Gelations Fiber Formation. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 57, iss. 3, pp. 384 – 388.

Yatsenko-Khmelevsky A. A. *Short Course of Plant Anatomy*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1961. 282 p. (in Russian)

Cite this article as:

Stepanov S. A. The sclerenchyma *Nervirubens populus* Alb.: polymorphism of cells. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2018, vol. 16, iss. 2, pp. 39 – 65 (in Russian). DOI: 10.18500/1682-1637-2018-2-39-65.