Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 − 3. С. 133 – 170

УДК 581.823: 674.031.623.234

# СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

**С. А. Степанов**

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

Поступила в редакцию 20.04.2019 г.
После доработки 19.05.2019 г.
Принята к публикации 14.06.2019 г.

В работе представлен краткий обзор информации о генезисе клеток склеренхимы растений, свидетельствующий о роли листьев и боковой почки в индукции их дифференциации, некоторых фитогормонов, положения клеток в органе. Для анатомических исследований использовали образцы стебля и ствола *Populus nervirubens* Alb. разного возраста – одного и семи лет. В стебле однолетнего побега тополя клетки склеренхимы представлены экстраксилярными волокнами и склереидами, расположенными как правило одиночно в коровой паренхиме под феллодермой или же рядом с волокнами. В коре стебля семилетнего побега *P. nervirubens* комплексы клеток мягкого луба чередуются с группами волокон твёрдого луба, которые пересекают клетки лучевой паренхимы флоэмы, часть из которых дифференцируются в волокнистые склереиды различной формы. Между группами волокон твёрдого луба часть клеток паренхимы мягкого луба дифференцируется в склереиды, которые связаны с волокнами. Во внешней части коры некоторые клетки феллодермы и феллемы дифференцируются в склереиды, волокна склеренхимы утрачивают большую часть поровых каналов. Рассматривается модель системы интеграции фитомеров двудольного древесного растения, в которой обращается внимание на осевую и радиальную интеграцию клеток и тканей за счёт деятельности апекса побега и камбия, а также значение градиента ауксина и ионов калия. В случае механического давления эластичной пленки на стебель побега *P. nervirubens* и при механическом повреждении стебля изменяется его анатомо-морфологическая структура, определяемая регенерационной способностью камбия и феллогена, их производных в отношении прилагаемого воздействия. Отмечена дедифференциация волокон склеренхимы клетками феллодермы и образование склереид в паренхиме каллуса.

© Степанов С. А., 2019

**Ключевые слова**: склеренхима, волокна, склереиды, генезис клеток, феллодерма.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170

В ранее представленной работе по анатомии склеренхимы ствола *Populus nervirubens* Alb. было отмечено явление существенного полиморфизма клеток твёрдого луба и склереид. В некоторых клетках можно было наблюдать морфологически хорошо выраженные части − тело клетки с ядром, длинные и короткие отростки (Степанов, 2017). Особенности инициации и развития клеток склеренхимы, по мнению S. Lev-Yadun (2001, 2010), отчасти напоминает рост аксонов и дендритов животных, способствуя таким образом многообразию их формы (Эсау, 1969).

Принимая во внимание, что генезис клеток склеренхимы в стволе *P. nervirubens* возможен из меристематических тканей, камбия и феллогена, как и из уже дифференцированных клеток, представляло интерес рассмотреть этот процесс как в естественных условиях, так и при экспериментальных воздействиях. Однако прежде следует обратиться к имеющейся информации относительно генезиса клеток склеренхимы у разных видов растений.

Как установлено в большинстве исследований, причём сравнительно давно (Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969), развитие одного из типов клеток склеренхимы, склереид, происходит вне связи с общим ростом органа. Некоторые авторы к признанию такой особенности роста склереид относятся с достаточной долей осторожности. К примеру, А. А. Яценко-Хмелевский (1961) выражается об этом следующим образом: «в ряде случаев склереиды растут совершенно независимо от процессов роста соседних клеток». К. Эсау (1969) говорит об этом же так: «… рост склереид, которые приобретают резко отличную от связанных с ними паренхимных клеток форму, происходит в значительной степени независимо». Эти оговорки – «в ряде случаев», «в значительной степени» − не позволяют говорить о данной особенности склереид с достаточной долей уверенности. Однако, в другом месте своей известной работы «Анатомия растений» К. Эсау (1969) говорит более утвердительно, а именно: «… у некоторых растений рост склереид никак не координирован с ростом других клеток».

Для волокон склеренхимы также помимо роста, который коррелирует с ростом других тканей (согласованный рост), характерен, оче-

видно, и какой-то «независимый» от них тип роста. И для волокон склеренхимы признание независимого, некоррелируемого роста проводится также с оговорками – «по-видимому», «какой-то» (Яценко-Хмелевский, 1961; Александров, 1966; Эсау, 1969).

В отдельных, современных работах наличие независимого, интрузивного роста продемонстрировано достаточно убедительно (Снегирева и др., 2010). Краткий обзор этих данных представлен (Эзау, 1980; Горшкова, 2009). Наличие несогласованного интрузивного роста можно выявить на поперечных срезах стеблей и корней по внешнему виду мелких клеток (растущих кончиков волокон), располагающихся среди более широких, не удлиняющихся частей молодых волокон (Эзау, 1980).

По данным N. Parameswaran (1980) флоэмные волокна и твёрдые (sclerotic) флоэмные волокна обладают способностью к несогласованному (интрузивному) росту, тогда как склереиды не способны к такому типу роста. Интрузивный рост волокон отмечен в работе A. K. Chouse, M. Yunus (1975). Рост волокон в большинстве случаев биполярный, при этом концы волокон остаются неодревесневшими (Teichman, 1989). Иногда наблюдается, когда волокно растёт одним концом (Khan, Khan, 1983). Наличие интрузивного роста у волокон склеренхимы с одного конца отмечено R. Aloni (1976), на обоих концах волокна − в исследованиях A. G. Sangster и D. W. Parry (1981).

Биполярный интрузивный рост обнаружен в онтогенезе нитевидных склереид корня *Sysygium cumini* (L.) Skeeds. Впоследствии рост склереид становиться униполярным (Rao, Rao,1972). Другие типы склереид обнаруживают симпластический (согласованный) рост или комбинации симпластического и интрузивного роста (Rao, 1975).

Таким образом, очевидно, что наличие согласованного (симпластического) и несогласованного (интрузивного) роста определяется типом клеток склеренхимы, их возрастом, положением в теле растения. Причины, вызывающие разрастание склереид и волокон, до настоящего времени известны очень плохо (Яценко-Хмелевский, 1961; Горшкова, 2009; Snegireva et al., 2015). Небольшое число работ позволяет, однако, дать небольшую характеристику причинности такого роста.

Ранее предполагалось (Александров и др., 1951), что от веществ, находящихся в сосудистых элементах, исходят стимулы к образованию склереид. Вещества, обуславливающие дифференциацию склереид и волокон, содержаться в той части сосудистых пучков, где залегает

флоэма. R. Aloni (1976) показал возможную роль листьев в индукции дифференциации лубяных волокон, которые регенерировали в его экспериментах с *Coleus blumei* позднее проводящих тканей.

В опытах с горохом наблюдалось, что при удалении верхушки боковой почки волокна не развиваются. На этом основании было сделано заключение (Aloni, Gad Alexander,1982), что стимулирующее действие оказывает вещество, образующееся в листовом зачатке, которое, однако, как показали эксперименты, не тождественно ИУК, стимулирующей только развитие сосудов ксилемы. В тоже время, некоторые эксперименты показали (Эзау, 1980), что на развитие склереид в листе оказывает влияние уровень ауксина. При высокой концентрации ауксина развитие склереид ускорялось, при низкой концентрации гормона клеточные стенки оставались тонкими и не одревесневали. Обработка гиббереловой кислотой вызывала увеличение длины и диаметра первичных флоэмных волокон конопли, джута и кенафа. Изменялся также наклон щелевидных пор, их частота, длина и ширина. Увеличение длины волокон у обработанных гиббереловой кислотой растений сопровождалось удлинением междоузлий. Предполагается, что в развитии склеренхимы большую роль играет её положение, о чём свидетельствует, например, дифференциация склереид вблизи обнаженной поверхности в случае нанесения надрезов на листьях *Camellia* и *Fagraea* (Эзау, 1980).

В ряде работ (Wilbur, Riopel, 1971; Pizzolato, Heimsch, 1975) была прослежена дифференциация склереид *in vitro*. В культуре клеток *Pelargonium hortorum* дифференциация склереидных элементов начиналось через 2 недели при определенной критической массе клеток, причём склереиды были всегда связаны с прилегающей к ним группой мелких клеток, в которых наблюдали накопление крахмала. Распределение склереид при их дифференциации в культуре было не случайным. Максимум их был отмечен в зоне дна конического сосуда, куда помещались клетки предварительно (Wilbur, Riopel, 1971). В каллусе, по данным В. Г. Александрова с соавт. (1951), склереиды являются производными паренхимы, или меристемы, возникшей из этих паренхимных клеток.

Ряд авторов отмечают (Эсау, 1969; Эниня, 1972), что начальной стадией образования вторичных лубяных волокон является появление кристаллов оксалата кальция в некоторых клетках лубяной паренхимы.

Одиночные кристаллы в многокамерных волокнах, образующих обкладку вокруг флоэмных волокон, обнаружены в отдельных исследованиях (Савельева, 1972, 1981; Самсонова, 1975). По мнению H. J. Arnoff (1982), образование подобных кристаллов является одним из механизмов регуляции концентрации кальция. G. Scurfield с соавторами (1973) определили, что у *Populus deltoides* кристаллы представлены также $CaCO_3$.

В коре *Acacia senegal* N. Parameswaran, R. Schultze (1974) наблюдали, что вокруг пучков волокон располагаются кристаллоносные клетки, имеющие удлиненную форму и разделенные на несколько камер, в каждой из которых находится также по кристаллу моногидрата оксалата кальция. Ими же отмечено, что клеточные стенки таких кристаллоносных клеток, прилегающие к флоэмным волокнам, утолщены, содержат лигнин и иногда выглядят пластинчатыми. Противоположные клеточные стенки тонкие. Каждый кристалл в такой клетке окружен чехлом, который отделен от плазмалеммы тонким пластинчатым слоем.

Интересный факт выявлен в исследованиях T. D. Pizzolato и C. Heimsch (1975). У *Pelargonium zonale* растущий кончик протофлоэмного волокна проколол паренхимную клетку с кристаллом и рос дальше внутри клетки. Однако в большинстве случаев во время несогласованного (интрузивного) роста кончики волокон изгибаются или расщепляются и растут дальше, минуя клетку.

В некоторых работах установлено, что формирование клеток склеренхимы может происходить в течение всего онтогенеза или в конце фазы роста органа. J. Bourely (1971) при изучении *Hibiscus cannabinus* L. наблюдал, что первое волокно в корне начинает дифференцироваться через 260 часов жизни растения, причём больше всего волокон образуется в гипокотиле. У *Monstera deliciosa* трихосклереиды корня быстрее созревали выше зоны растяжения (Hinchee Maud, 1983).

Предполагается, что формирование склереид представляет собой, по-видимому, непрерывный процесс, что подтверждается, по мнению A. R. Rao и C. K. Rao (I971), одновременным присутствием в корнях *Gnetum ula* Brongn склереид, находящихся на разных стадиях развития − от инициалей до зрелых склереид. У *Camellia petioles* наблюдалось (Boyd et al., 1982), что инициали склереид отличались от соседних клеток крупными, центрально расположенными ядрами и имели густую цитоплазму с множеством клеточных органелл − митохондрий, ЭПР,

телец Гольджи и рибосом. По мере роста в склереидах уменьшалось число пластид, очертания ядра становились волнистыми.

F. Hauptly (1971) при изучении дифференциации склереид в плодах *Pyrus communis* наблюдал через две недели после цветения во внутренней паренхиме коры плода наличие небольших группы клеток с более толстыми стенками и большими размерами, чем окружающие клетки. По мере развития плодов будущие склереиды росли быстрее обычных клеток паренхимы. В стенках формирующихся склереид образовывались более 20 поровых каналов, после чего клеточная стенка вскоре одревесневала. Во внутренней части коры группы склереид увеличивались за счёт прилегающих клеток паренхимы. При развитии склереид в формирующихся плодах *Pyrus communis* в них наблюдалась сильная активность β-глюкозидазы и кислых фосфатаз. Характерно, что в молодых склереидах *Larix decidue* Mill. также отмечена активность β-глюкозидазы и пероксидазы (Orr, 1982).

У *Coleus*, имеющего у основания апекса в угловых секторах стебля по 5 − 6 тяжей прокамбия, дифференциация волокон происходила от края прокамбия к центру. Волокна вначале отличаются от клеток паренхимы только большей длиной. Рост волокон в длину и толщину вызывало облитерацию других элементов первичной флоэмы. Ядро волокон делится несколько раз, иногда с цитокинезом и образованием первичной перегородки. Волокна по мере развития сливаются в более крупные группы, раздавливая разделяющие их клетки. Выявлено, что во вторичной ксилеме волокна созревают скорее, чем в протофлоэме. Вторичное утолщение оболочки волокна начинается со второй клетки от камбия (Pizzolato, Heimsch,1975).

В некоторых исследованиях показано (Juniper et al., 1981), что формирование клеточной стенки происходит параллельно с удлинением клетки. После прекращения роста клетки вокруг первичной клеточной стенки появляется ещё три слоя − вторичная клеточная стенка. Вторичное утолщение распространяется от средней части клетки по направлению к концам и завершается после прекращения её роста (Эзау,1980). A. J. Mia (1985) также обнаружено, что на ранних этапах развития в склереидах узла стебля *Rauwolfia serpentina* имеется малое число слоев вторичной оболочки, затем число слоев и общая толщина стенок возрастает. Отмечено, что пока волокно растет, в его цитоплаз-

ме обнаруживается вращательное движение, что связано, по некоторым данным (Эзау, 1980), с межклеточным транспортом веществ.

В работе R. Aloni (1976) по изучению регенерации флоэмных волокон вокруг раны было установлено, что волокна регенерируются в беспорядке, не образуя вначале правильного тяжа. По данным A. Rodriguez с соавт. (1986) в четырехнедельных побегах лещины (*Corylus avellana* L.) наблюдается прерывистая склеренхима, в однолетних − непрерывная, а уже в двулетних она имеет крупные сильно лигнифицированные кольца. Склеренхима молодых побегов лещины состояла преимущественно из пучков волокон без склереид, но уже в двулетних отмечались преимущественно склереиды, которые в некоторых случаях соединяясь, образовывали блоки.

У некоторых видов рода *Pinus* первичная кора почти не содержит склереид. У пихт в коре склереиды появляются на более поздних этапах онтогенеза. Лишь единичные склереиды встречаются в коре однолетнего возраста, большей частью они обнаруживаются в двулетних побегах и с этого времени количество их длительное время увеличивается (Еремин, 1978).

У березы клетки склеренхимы в первый год функционирования флоэмы не образуются. Они формируются на 2 − 3 год и в последующем уже и в непроводящем лубе в результате удлинения клеток лубяной паренхимы, а затем сильного утолщения и одревеснения их оболочек. У молодых деревьев до 10 лет волокнистые склереиды более мелкие и длинные, напоминающие волокна и располагаются более или менее разобщенными группами. У деревьев старше 10 лет склереиды представлены главным образом одним из типов − каменистыми клетками (Косиченко и др., 1980). В коре трехлетних ветвей акации белой наблюдались лишь отдельные группы склереид, а в пятилетних − группы склереид больших размеров (Савельева, 1981).

По сравнению с побегами в корнях склерификация начинается обычно на 1 − 2 года позднее. С возрастом число волокон в проводящей флоэме корней древесных пород растений уменьшалось, и в проводящей флоэме двенадцатилетнего корня можно было наблюдать только единичные волокна (Савельева, 1972).

При изучении коры молодых корней белой акации Т. Е. Савельевой (1981) отмечено, что формирование флоэмных волокон происходит ежегодно, однако общая площадь групп флоэмных волокон, как

и в однолетнем побеге акации, составляет около 40% площади всей коры. I. Hitoschi (1981) наблюдал у *Larix leptolepis* Gonf., что в годичном приросте флоэмы предыдущего года процесс дифференциации волокон склеренхимы начинается с мая, о чём свидетельствует увеличение ядра и всей клетки, вследствие чего соседние ситовидные клетки сдавливаются. Затем начинается интенсивное утолщение и лигнификация клеточной стенки.

При изучении коры *Abies alba* Mill. обнаружено, что склереиды, разделяющие первичную кору и вторичную флоэму, начинают формироваться у трехлетних сеянцев и этот процесс продолжается 4 − 6 лет. Отмечен интересный факт, в частности, при дифференциации внутренних слоев перидермы в коре ствола *A. alba* склереиды предварительно энзиматически разрушались (Golinowski, 1971).

Наблюдениями ряда авторов (Peraira, 1976; Harche, 1984) в листьях установлена иная закономерность развития склеренхимы. В листьях, как правило, склереиды развиваются к концу фазы роста листьев, а волокна дифференцируются первыми на абаксиальной стороне листа. Инициали склереид отличались увеличенными удлиненными ядрами с хорошо различимым ядрышком.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования различных видов тополей и их гибридов являются актуальными в разных странах мира (Царев, 1985). Считается, что они являются удобной модельной системой формы жизни растений (Jansson, Douglas, 2007). Для разных видов тополей характерен длительный рост в течение вегетационного периода, более интенсивный фотосинтез, высокая активность образовательных тканей по сравнению с другими видами деревьев. Эти, как и другие особенности тополей, предопределили, что из древесных растений одним из первых был секвенирован геном одного из видов, *Populus trichocarpa* (Зеленин, 2003; Кулуев и др., 2013). Среди других видов тополей *P. nervirubens*, являясь гибридом между канадским и волосистоплодным видами тополей, отличается наибольшей энергией роста (Редько, 1975; Черепанов, 1995).

Для анатомических исследований использовали образцы стебля и ствола *P. nervirubens*, произрастающего на территории Ботанического сада Саратовского университета, разного возраста: одного и семи лет. С целью определения влияния механического давления на актив-

ность латеральных меристем (камбия и феллогена) и дифференциацию других тканей на стебель побега однолетнего возраста *P. nervirubens* накладывалось эластичное кольцо из нескольких слоев полиэтиленовой пленки. Данный метод, в отличие от используемого ранее в работе C. I. Brown и K. Sax (1962), позволяет избежать нарушения целостности стебля. Оценка влияния механических разрушений коры стебля на последующую регенерацию клеток и тканей осуществлялась на однолетних образцах, взятых через 30 – 45 дней после выпадения града. Для фиксации объектов, взятых в марте, мае и июле 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 по методике, описанной ранее (Дженсен, 1965; Степанов, 2016). Срезы окрашивались красителями альциановым синим и гематоксилином Гейденгайна, широко используемым для получения обзорной гистологической окраски различных тканей и выявления внутриклеточных структур (Дженсен, 1965; Прокопьев, Прокопьева, 2016).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось ранее (Степанов, 2016), для *P. nervirubens* характерна типичная для древесного двудольного растения организация стебля побега, где можно наблюдать участки сердцевины, ксилемы и коры. В стебле однолетнего побега тополя типичные клетки склеренхимы, т. е. с хорошо выраженными клеточными стенками, представлены экстраксилярными волокнами (твердый луб) и склереидами, расположенными как правило одиночно в коровой паренхиме под феллодермой (рис. 1), или же рядом с волокнами (рис. 2).

Для склереид, завершивших дифференциацию, характерно наличие толстой многослойной клеточной стенки с хорошо выраженными поровыми каналами, цитоплазмы с ядром. Рядом с ними, как правило, располагаются двухкамерные клетки паренхимы с заключенными в них кристаллами (рис. 3).

Волокна склеренхимы представлены в коровой части поперечного среза стебля в виде группы клеток, образующих два прерывистых круга. Одна группа волокон расположена ближе к камбию и возникла, вследствие этого, очевидно позднее другой группы волокон, обращенных к феллодерме.

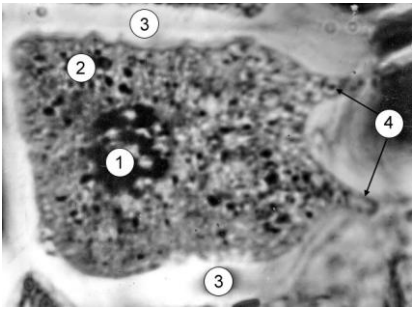


**Рис. 1.** Диффренциация склереиды из клетки коровой паренхимы стебля *Populus nervirubens:* 1 – ядро, 2 – цитоплазма, 3 – клеточная стенка, 4 – апикальные отростки клетки (увеличение × 900).

**Fig. 1.** Scleroid differentiation from the cow parenchyma stem cell *Populus nervirubens*: 1 – nucleus, 2 – cytoplasm, 3 – cell wall, 4 – apical processes of the cell (scale × 900).

Клетки флоэмы, а именно ситовидные трубки, клетки-спутники, паренхимные клетки разной формы (прозенхимной и паренхимной), образуют в совокупности комплекс клеток мягкого луба. Он агрегируется между камбием и волокнами склеренхимы первого, ближнего круга, а также между камбием и волокнами второго круга (рис. 2).

Клетки лучевой паренхимы флоэмы, производные лучевого камбия, наиболее развиты в зоне между камбием и вторым, более удаленным, кругом волокон склеренхимы (рис. 2, 4). Для них характерно наличие ядер с ядрышками, хорошо выраженной зернистой цитоплазмы. На расстоянии 5 − 6 клеток от зоны камбия может наблюдаться возрастание числа клеток по обе стороны от радиальной оси стебля, что способствует увеличению их доли от объема коры (рис. 4, 5). На продольных срезах стебля *P. nervirubens* в зоне флоэмы отмечено, что клетки лучевой паренхимы расположены перпендикулярно волокон склеренхимы (рис. 6), а также клеток паренхимы флоэмы разной формы (паренхимной и прозенхимной), расположенных вдоль ситовидных трубок (рис. 7).

Производными лучевого камбия в сторону ксилемы, как можно наблюдать на рис. 2, являются клетки лучевой паренхимы ксилемы, которые в совокупности с клетками лучевой паренхимы флоэмы образуют целостный комплекс, обеспечивающий транспорт метаболитов поперёк продольной оси стебля. Лучевая паренхима *P. nervirubens* является однорядной (рис. 8) и гетероцеллюлярной, т. к. можно выделить два типа клеток – лежачих, ориентированных радиально (рис. 9), и стоячих, ориентированных вертикально (рис. 10).

Выявлено, что волокна ксилемы могут иметь разное число апикальных концов, но не менее двух, рост которых, очевидно, является интрузивным. Для них, так же как и для лучевой паренхимы ксилемы, характерно наличие пор, число которых, однако, меньше (см. рис. 8).

На поперечных срезах стебля семилетнего побега *P. nervirubens* можно наблюдать, что комплексы клеток мягкого луба чередуются с группами волокон склеренхимы (твёрдый луб). Число волокон в группах может быть различным, так же как и диаметр клеток (рис. 11). Группы волокон пересекают клетки лучевой паренхимы флоэмы, некоторые из которых дифференцируются в волокнистые склереиды различной формы (рис. 12), что ранее было отмечено при описании полиморфизма клеток склеренхимы (Степанов, 2018).

Между группами волокон твёрдого луба часть клеток паренхимы мягкого луба дифференцируется в склереиды, которые граничат непосредственно с волокнами. Склереиды агрегируются по мере удаления от камбия во все большие

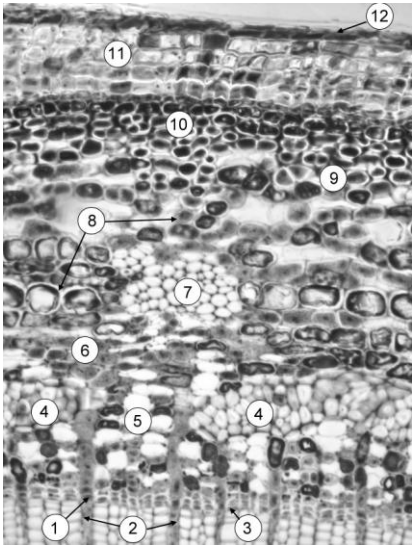


**Рис. 2.** Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens*: 1 − лучевой камбий, 2 – лучевая паренхима ксилемы, 3 – веретеновидный камбий, 4 – твердый луб, ближний к камбию; 5 – мягкий луб, 6 – лучевая паренхима флоэмы, 7 – твердый луб, удаленный от камбия, 8 – клетки коровой паренхимы, 9 – колленхима, 10 – феллодерма, 11 – феллема, 12 – эпидермис (увеличение × 400).

**Fig. 2.** Cross-section of the stem of the annual shoot *P. nervirubens*: 1 – ray cambium, 2 – beam parenchyma xylem, 3 − spindle-shaped cambium, 4 – solid bast, near to cambium, 5 – soft bast, 6 – beam parenchyma phloem, 7 – solid bast, remote from cambium, 8 – cow parenchyma cells, 9 – collenchyma, 10 – phelloderma, 11 – phellem, 12 – epidermis (scale × 400).

комплексы клеток, отличающихся значительным разнообразием по форме. Вокруг групп волокон и комплексов склереид дифференцируются клетки кристаллоносной паренхимы, что ранее также было отмечено (Степанов, 2018)

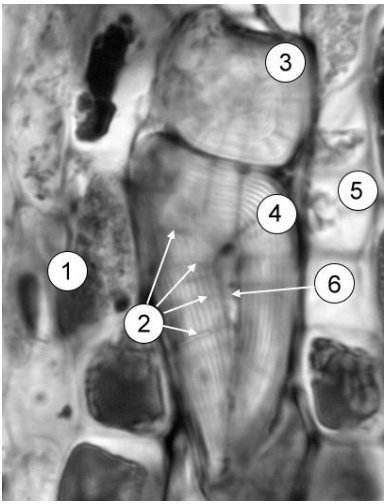


**Рис. 3.** Склереиды в коровой части стебля однолетнего побега *P. nervirubens*: 1 − паренхимные клетки коры, 2 – поровые каналы, 3 – клеточная стенка, 4 – слоистость клеточной стенки, 5 – паренхима с кристаллами, 6 – цитоплазма клетки (увеличение × 500).

**Fig. 3.** Scleroids in the cow part of the stem of the annual shoot *P. nervirubens*: 1 − parenchymal cells of the cortex, 2 – pore channels, 3 – cell wall, 4 – cell wall stratification, 5 – parenchyma with crystals, 6 – cytoplasm of the cell (scale × 500).

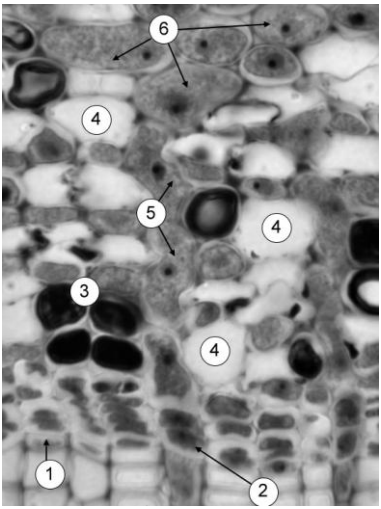


**Рис. 4.** Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне мягкого луба коры: 1 – веретеновидный камбий, 2 – лучевой камбий, 3 – паренхима флоэмы, 4 – ситовидные трубки, 5 – лучевая паренхима флоэмы, 6 – клетки, производные лучвой паренхимы флоэмы (увеличение × 500).

**Fig. 4.** A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* in the area of soft inner bark: 1 – fusiform cambium, 2 – beam cambium, 3 – phloem parenchyma, 4 – sieve tubes, 5 – radial parenchyma phloem, 6 – cells, derivatives of the radial phloem parenchyma (scale × 500).

Клетки лучевой паренхимы флоэмы, расположенные в коровой части стебля, могут подвергаться различным модификациям, а часть из них модифицируется (рис. 13). Особенно сильной модификации подлежат клетки ритидома, представленные клетками коровой паренхимы, волокнами склеренхимы, склереидами, колленхимы и феллодермы, а также феллемы. Некоторые клетки феллодермы и феллемы дифференцируются в склереиды (рис. 14, 15). Волокна склеренхимы утрачивают большую часть поровых каналов, а в склереидах может наблюдаться сморщивание цитоплазмы или же образование в центре клетки овального пузырька, интенсивно окрашенного в желтый или коричневый цвет (рис. 16, 17).

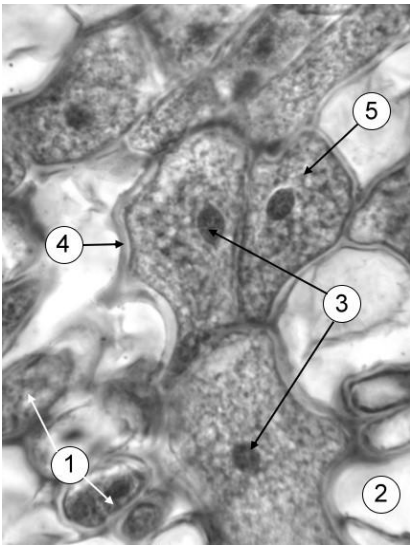


**Рис. 5.** Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне флоэмы коры: 1 − паренхима флоэмы, 2 – ситовидные трубки, 3 – ядра клеток лучевой паренхимы флоэмы, 4 – клеточная стенка, 5 – цитоплазма (увеличение × 500).

**Fig. 5**. A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* in the area of phloem bark: 1 − parenchyma of phloem, 2 – sieve tubes, 3 – nuclei of cells of radial parenchyma phloem, 4 – cellular wall, 5 – cytoplasm (scale × 500).

Кроме гормональных и иных факторов неизвестной природы, влияющих на дифференциацию склеренхимы, следует также принимать во внимание градиент некоторых ионов вдоль продольной и поперечной оси стебля *P. nervirubens*. На ряде видов растений показано существование апикального градиента калия. Механизмом его поддержания является процесс циркуляции калия, осуществляющийся в осевых органах, в части корня и нижнего яруса стебля. Циркуляция калия в осевых органах является общим свойством сосудистых растений.

Важным, активно регулируемым звеном транспортной цепи следует считать мембранный перенос иона из симпласта в апопласт и, наоборот, из апопласта в симпласт (Залялов, 1979; Armstrong, Kirkby, 1979; Зялалов, Ганиев, 2000).

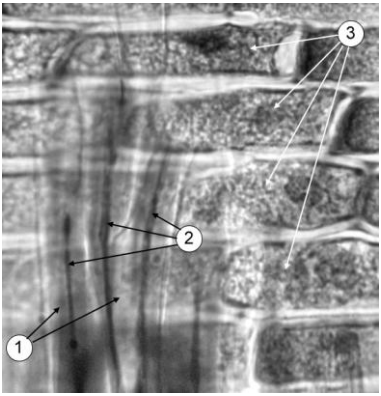


**Рис. 6.** Продольный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне флоэмы коры: 1 – волокна склеренхимы, 2 – цитоплазма волокон, 3 − лучевая паренхима флоэмы (увеличение × 500).

**Fig. 6.** Longitudinal cut of stem of annual escape Populus nervirubens in the area of phloem bark: 1 – fiber sklerenhimy, 2 – cytoplasm of the fibers, 3 − radial parenchyma phloem (scale × 500).

Согласно Д. Кларксон (1978) около 70% его находится в растениях в ионной форме и около 30% адсорбировано клеточными структурами. Он поддерживает тургорное состояние клеток, участвует в транспорте углеводов предположительно через работу K-Na насосов. Его присутствие необходимо во многих метаболических реакциях. Разная концентрация $K^+$ внутри и снаружи клеточных мембран обеспечивают работу электрогенных насосов. К является наиболее подвижным элементом в растениях и, как отмечается (Мушенко, Тернавский, 1989), за один год минеральный состав растения обновляется до десятка раз.

Многие элементы могут как усиливать, так и снижать поглощение других элементов. Для $K^+$ таким элементом является $Ca^{++}$. Повышенные его концентрации снижают проницаемость клеточных мембран для ионов К+, предположительно (Юрин и др., 1991), за счет понижения потенциала в примембранном слое, так как двухвалентные катионы более эффективно экранируют поверхностные заряды, чем одновалентные. Однако следует учитывать, что кальций − не циркулирующий и не подверженный реутилизации элемент (Полевой, 1989).

Концентрация $K^+$ в растениях зависит не только от почвенных условий, но и от погоды. Как повышенные, так и пониженные температуры вызывают ее возрастание. На содержание $K^+$ в растениях влияют и условия их освещения. Различия по концентрации $K^+$ в разных органах одного и того же растения достигают 17-ти кратной величины (Барбер, 1988).

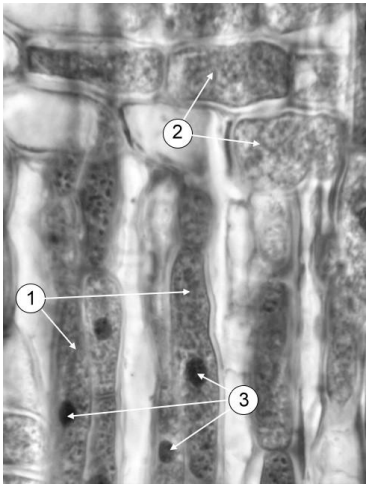


**Рис. 7.** Продольный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне флоэмы коры: 1 − клетки флоэмы прозенхимной формы, 2 − клетки лучевой паренхимы, 3 – ядра клеток флоэмы (увеличение × 500).

**Fig. 7.** Longitudinal cut of stem of annual escape Populus nervirubens in the area of phloem bark: 1 − phloem cells prostheses forms, 2 − cells of ray parenchyma, 3 – nuclei of phloem cells (scale × 500).

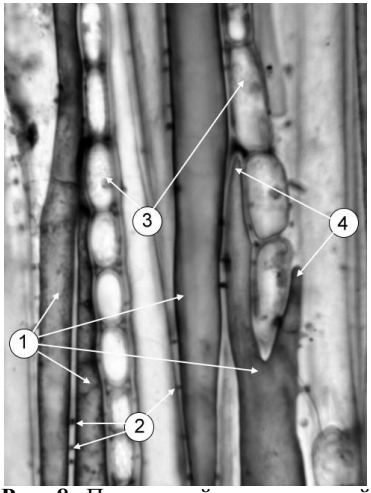


**Рис. 8.** Продольный тангентальный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне ксилемы: 1 – волокна ксилемы, 2 – поровые каналы, 3 – клетки лучевой паренхимы, 4 – апикальный концы волокон ксилемы (увеличение × 400).

**Fig. 8.** Longitudinal tangential cut stem annual escape *P. nervirubens* in the zone of xylem: 1 – fiber xylem, 2 – pore channels, 3 – cells of ray parenchyma, 4 – apical ends of the fibers of the xylem (scale × 400).

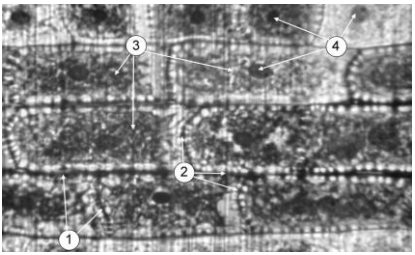


**Рис. 9.** Клетки лучевой паренхимы ксилемы: 1 − клеточная стенка, 2 – поровые каналы, 3 – цитоплазма, 4 –ядра клеток (увеличение × 500).

**Fig. 9.** Xylem ray parenchyma cells: 1 − cell wall, 2 – pore channels, 3 – cytoplasm, 4 − cell nuclei (scale × 500).

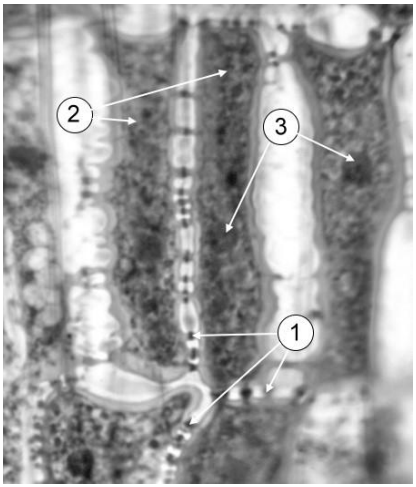


**Рис. 10.** Клетки лучевой паренхимы ксилемы: 1 – поровые каналы, 2 – цитоплазма, 3 – ядро (увеличение × 500).

**Fig. 10.** Xylem ray parenchyma cells: 1 – pore channels, 2 – cytoplasm, 3 – nucleus (scale × 500).

Как следует из обобщенной схемы процессов, участвующих в дальнем транспорте веществ у растений по ксилеме и флоэме (рис. 18), восходящий поток ионов $K^+$ и $Cl^-$ по ксилеме сопровождается нисходящим потоком ионов $K^+$ по клеткам флоэмы, а регулятором этого явления выступают донорно-акцепторные отношения между органами растения. Взаимосвязь между этими разнонаправленными потоками обеспечивают переходные клетки (Полевой, 1989). Согласно Р. Ф. Эверта (2015), передаточные (переходные) клетки – это специализированные паренхимные клетки, содержащие выросты клеточной стенки, которые значительно увеличивают площадь поверхности плазматической мембраны. Они широко распространены в теле растения, но лучше изучены в семядолях и листьях многих травянистых двудольных, в тканях репродуктивных структур, в различных железистых структурах. Применительно к двудольным растениям, включая древесные жизненные формы, схема не учиты-

вает вклад камбия в регуляцию дальнего транспорта веществ. В тоже время известно (Эверт, 2015), что вторичная ксилема состоит из двух отдельных систем клеток – осевой и лучевой, тесно связанных друг с другом по происхождению, строению и функции. Живые клетки лучей и осевой системы связаны друг с другом многосленными плазмодесмами. Эта сеть при участии клеток лучевой паренхимы ксилемы и флоэмы связывает вместе клетки сердцевины, флоэмы и коры (Sauter, 2000). С учётом данного обстоятельства и собственных исследований (Степанов, 2018), нами предлагается модель системы интеграции фитомеров двудольного древесного растения (рис. 19).

В отличие от однодольных растений, для которых характерно отсутствие латеральных меристем камбия и феллогена, система регуляция разнообразных физиологических процессов у двудольных растений принципиально отличается большей интегрированностью фитомеров побега.

Ключевым моментом приобретения автономности фитомером является, согласно рассматриваемой ранее гипотезы (Степанов, 2016), образование клеток склеренхимы в виде волокон, как это наблюдается первоначально у *Populus nervirubens* или же склереид, что отмечено у *Quercus robur* L. (Галеновская, Кондратьева-Мельвиль, 1971). В дальнейшем, по мере развития фитомера за счёт новообразования веретеновидным и лучевым камбием клеток ксилемы и флоэмы (Bossinger, Spokevicius, 2018) происходит усиление интеграции с клетками сердцевины и коры стебля, включая, как это наблюдалось у *P. nervirubens*, образование в лучевой паренхиме флоэмы волокнистых склереид, связанных с волокнами склеренхимы. Кроме этого, образуются дополнительные группы склереид в мягком лубе (рис. 19).

Усиление интеграции фитомеров формирующегося побега древесного растения происходит вследствие образования новых листьев и пазушных почек и установления системы донорно-акцепторных отношений между ними. В зрелом фитомере, как можно предположить, основным акцептором остается камбий (рис. 19).

Однако по мере инициации камбием и развития всё новых клеток ксилемы и флоэмы происходит трансформация ранее образованных клеток по мере удаления от камбиальной зоны. Этому способствуют механические нагрузки, возникающие между клетками (Brown, Sax, 1962), что приводит к замещению перидермы комплексом клеток ритидома.

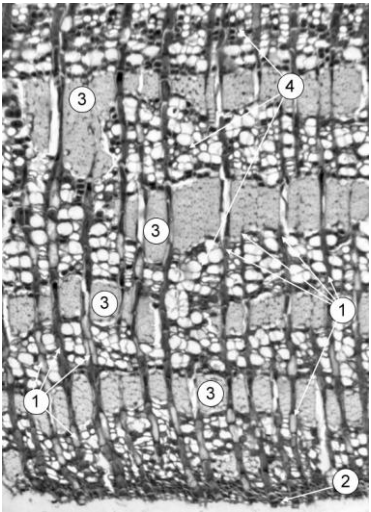


**Рис. 11.** Поперечный срез стебля семилетнего побега *P. nervirubens*: 1 – лучевая паренхима флоэмы, 2 – камбий, 3 – волокна склеренхимы, 4 – soft lub (увеличение × 400).

**Fig. 11.** A cross-section of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens*: 1 – radial phloem parenchyma, 2 – cambium, 3 – fiber sklerenhima, 4 – phloem (scale × 400).

Как показали исследования, наложение эластичного давящего кольца на стебель однолетнего побега *P. nervirubens* вызывает морфологические и анатомические изменения в его структуре, характер которых соответствует некоторым ранее высказанным мнениям о роли механического давления в регуляции роста и дифференциации тканей (Brown, Sax, 1962; Lintilhac, Vesecky, 1984). Внешним проявлением механического воздействия в эксперименте являлось изменение диаметра стебля непосредственно в зоне давления, а также выше и ниже этой зоны (рис. 20).

Механическое давление проявляется и в анатомической структуре стебля, прежде всего изменении абсолютных значений развития комплексов тканей – коры, ксилемы и сердцевины, в этих участках. Однако доля этих комплексов тканей почти не изменяется (рис. 21), что связано с различными морфогенными «восстановительными» процессами, происходящими в этих участках стебля с участием кроме образовательных тканей, камбия и феллогена, также ранее дифференцированных клеток.

В зоне давления отмечена активация деления клеток сердцевины. Увеличивается число клеток с крупным ланцетовидным ядром, с гранулированной, хорошо прокрашиваемой гематоксилином цитоплазмой. Анализ структуры ксилемных производных камбия показал, что процесс их дифференциации в зоне давления почти не изменяется. Отмечается лишь меньшее одревеснение и мелкоклеточность. Однако

выше и ниже зоны давления клетки ксилемной паренхимы, волокна существенно утолщаются, их клеточные стенки многослойны.

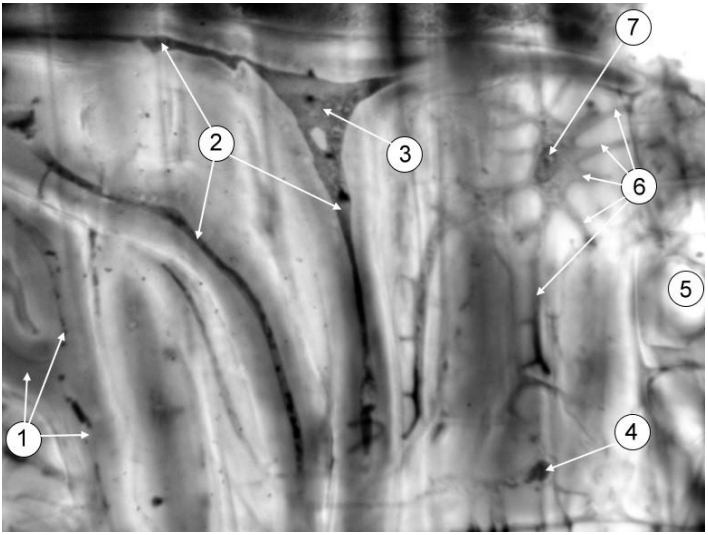


**Рис. 12.** Продольный срез стебля семилетнего побега *P. nervirubens* в зоне твёрдого луба: 1 − волокна склеренхимы, 2 – длинные отростки волокна, 3 – тело волокна, 4 – волокнистые склереиды, 5 − кристаллоносная паренхима, 6 – короткие отростки склереиды, 7 – ядро клетки (увеличение × 400).
**Fig. 12.** A longitudinal cut of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens* in the area of solid lub: 1 − fiber sklerenhimy, 2 – long spines fibers, 3 – body of fiber, 4 – fibrous sclereids, 5 − cristallerie parenchyma, 6 – short processes sclereits, 7 − the cell nucleus (scale × 400).

Более драматичные явления наблюдаются в коре стебля. В частности, изменяется число рядов клеток феллемы по радиусу стебля − вместо четырех-пяти клеток в контроле, в зоне давления отмечается лишь один ряд. Феллодерма в зоне давления представлена не одним, двумя рядами клеток, что наблюдалось у контрольных растений, а большим числом клеток. Твердый луб в зоне давления представлен меньшим числом слоев. Некоторые группы волокон склеренхимы были окружены скоплением клеток феллодермы, которые, возможно, участвуют в делигнификации волокон, что визуально наблюдается

в изменении толщины их клеточных стенок на участках, прилегающих к феллодерме (рис. 22). Подобное явление ранее отмечалась при дифференциации перидермы в коре ствола *Abies alba*, где склереиды предварительно лизировались (Golinowski, 1971).

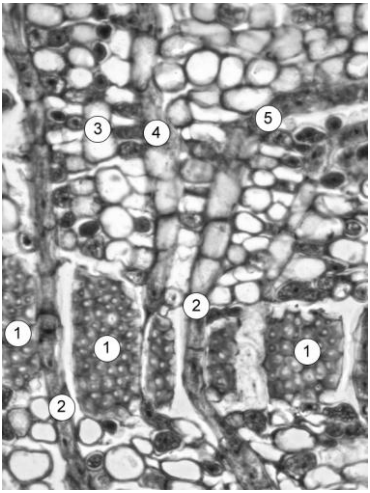


**Рис. 13.** Поперечный срез стебля семилетнего побега *P. nervirubens*: 1 − волокна склеренхимы, 2 – лучевая паренхима флоэмы, 3 − паренхимные клетки коры, 4 − редуцированные клетки лучевой паренхимы, 5 – клетки, производные лучевой паренхимы флоэмы (увеличение × 400).

**Fig. 13.** A cross-section of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens*: 1 − fiber sklerenhima, 2 − ray parenchyma phloem, 3 − parenhimnye cages crust, 4 − reduced radial parenchyma cells, 5 – cells, derivatives of the radial parenchyma of the phloem (scale × 400).

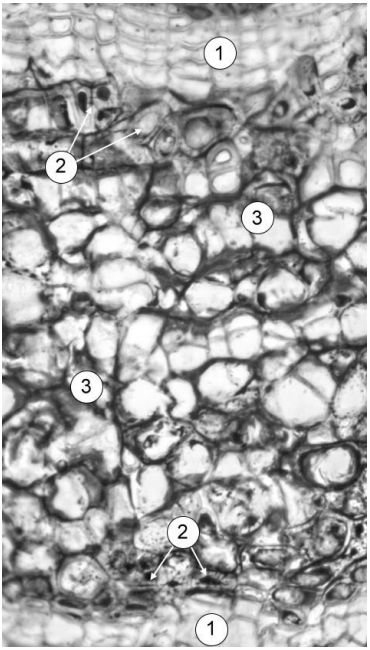


**Рис. 14.** Участок ритидома стебля семилетнего побега *P. nervirubens*: 1 – феллема, 2 – склереиды, 3 – коровая паренхима (увеличение × 400).

**Fig. 14.** Plot rhytidome of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens*: 1 – phellema, 2 – sclereids, 3 – cell cow parenchyma (scale × 400).

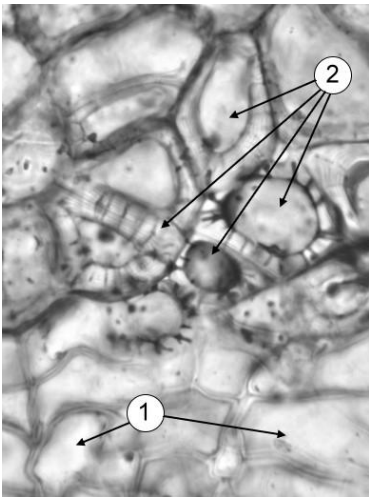


**Рис. 15.** Участок ритидома стебля семилетнего побега *P. nervirubens*: 1 – феллема, 2 – склереиды (увеличение × 400).

**Fig. 15.** Plot rhytidome of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens*: 1 – phellema, 2 – sclereids (scale × 400).

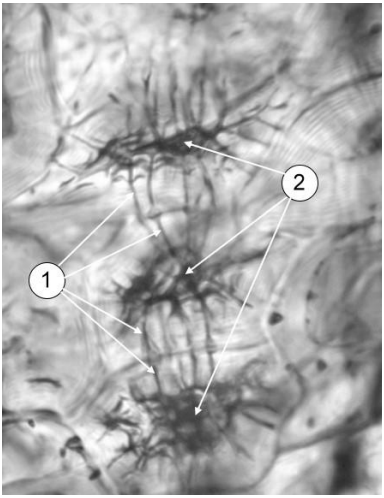


**Рис. 16.** Деструкция склереид ритидома стебля *P. nervirubens*: 1 – поровые каналы, 2 – цитоплазма (увеличение × 400).

**Fig. 16.** Destruction of sclereids rhytidome of the stem of *P. nervi-rubens*: 1 – pore channels, 2 – cytoplasm (scale × 400).

Выше и ниже зоны механического давления отмечено изменение активности клеток лучевого камбия и лучевой паренхимы флоэмы, образующих значительное число клеток, имеющих преимущественно шарообразную форму и расположенных беспорядочно. Среди них локально дифференцируются склереиды. Феллоген «восстанавливает» число клеток феллемы по радиусу стебля до 4 − 5, что характерно для контрольных растений, но активно продолжает продуцировать клетки феллодермы.

Регенерационная активность отдельных тканей, представленных в коре стебля, наблюдается и в случае его механического повреждения, что отмечено нами после выпадения града в летний период, пробившим кору до ксилемы стебля. После повреждения часть клеток ксиле-

мы и флоэмы модифицируется в процессе дедифференцировки, активизируется деление клеток веретеновидного и лучевого камбия, клеток лучевой паренхимы ксилемы и флоэмы, феллогена и феллодермы. В образующейся паренхиме каллуса дифференцируются склереиды (рис. 23, 24).

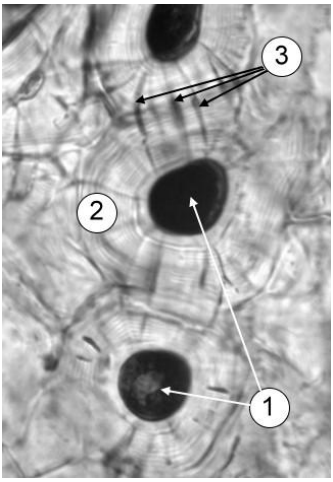


**Рис. 17.** Деструкция склереид ритидома стебля *P. nervirubens*: 1 – полость клетки, 2 – клеточная стенка, 3 – поровые каналы (увеличение × 400).

**Fig. 17.** Destruction of sclereids rhytidome of the stem of *P. nervirubens*: 1 – cell cavity, 2 – cell wall, 3 – pore channels (scale × 400).

В ходе регенерации новообразованные склереиды отличаются от склереид в коре стебля контрольных растений. В частности, для них характерна толстая, но менее слоистая клеточная стенка, а поровые каналы более широкие, некоторые из них разветвленны. В склереидах отмечено наличие цитоплазмы и ядра ланцетовидной формы (рис. 24).

Таким образом, как в случае механического давления эластичной пленки на стебель побега *P. nervirubens,* так и при механическом повреждении стебля изменяется его анатомо-морфологическая структура, определяемая регенерационной способностью образовательных тканей, камбия и феллогена, и их производных в отношении прилагаемого воздействия.

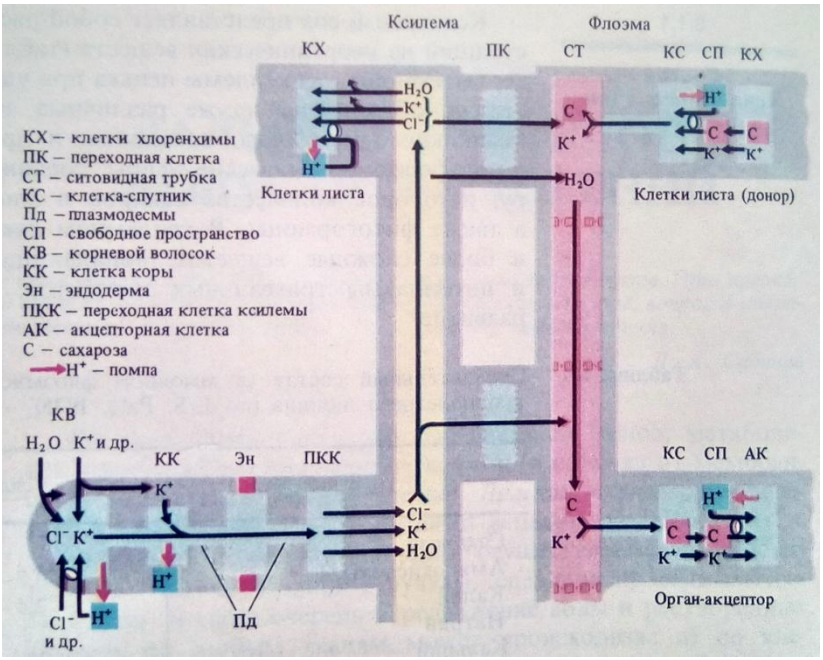


**Рис. 18.** Обобщенная схема процессов, участвующих в дальнем транспорте веществ у растений по ксилеме и флоэме (Полевой, 1989).
**Fig. 18.** Generalized scheme of processes involved in long-range transport of substances in plants by xylem and phloem (Polevoy, 1989).

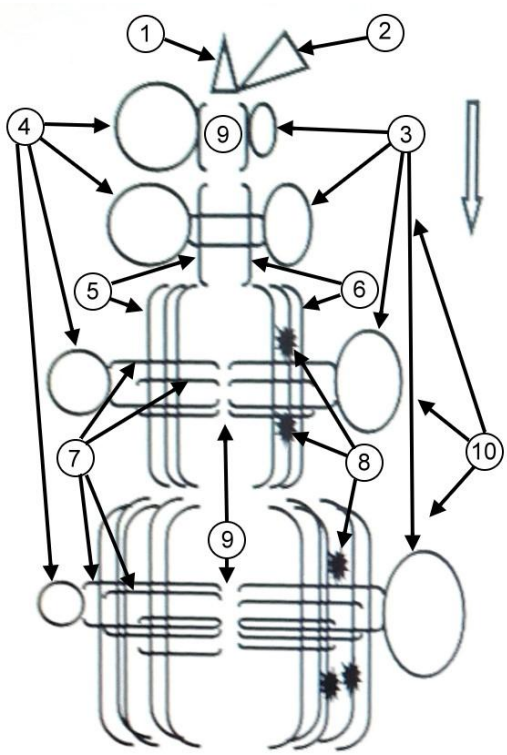


**Рис. 19.** Модель системы интеграции фитомеров двудольного древесного растения. 1 − конус нарастания побега, 2 – лист, 3 – кора стебля, 4 − сердцевина стебля, 5 – ксилема, 6 – флоэма, 7 – лучевая паренхима ксилемы и флоэмы, 8 – склереиды, 9 – камбий, 10 – фитомеры побега, ↓ − направление транспорта ауксина.

**Fig. 19.** Model of the system of integration of phytomers of dicotyledonous woody plants. 1 − the cone of increase of a shoot, 2 – leaf, 3 – stem bark, 4 − heart of the stem, 5 – xylem, 6 – phloem, 7 – radial parenchyma of the xylem and phloem, 8 – sclereids, 9 – cambium, 10 – phytomera escape, ↓ − the direction of auxin transport.

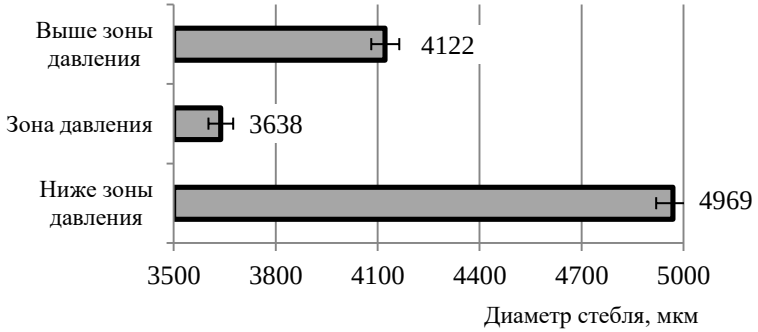


**Рис. 20.** Изменение диаметра стебля *P. nervirubens* под влиянием механического давления.
**Fig. 20.** Changing the diameter of the stem *P. nervirubens* under the influence of mechanical pressure.

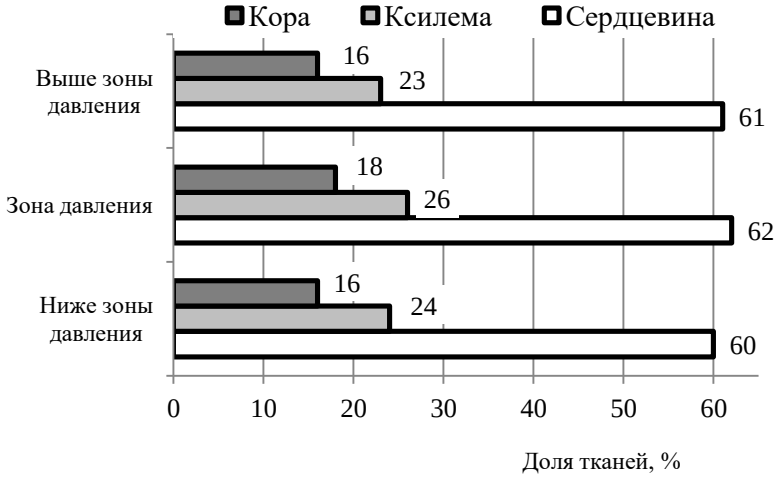


**Рис. 21.** Изменение доли тканей стебля *Populus nervirubens* под влиянием механического давления.
**Fig. 21.** Changes in the proportion of stem tissues of *Populus nervirubens* under the influence of mechanical pressure.

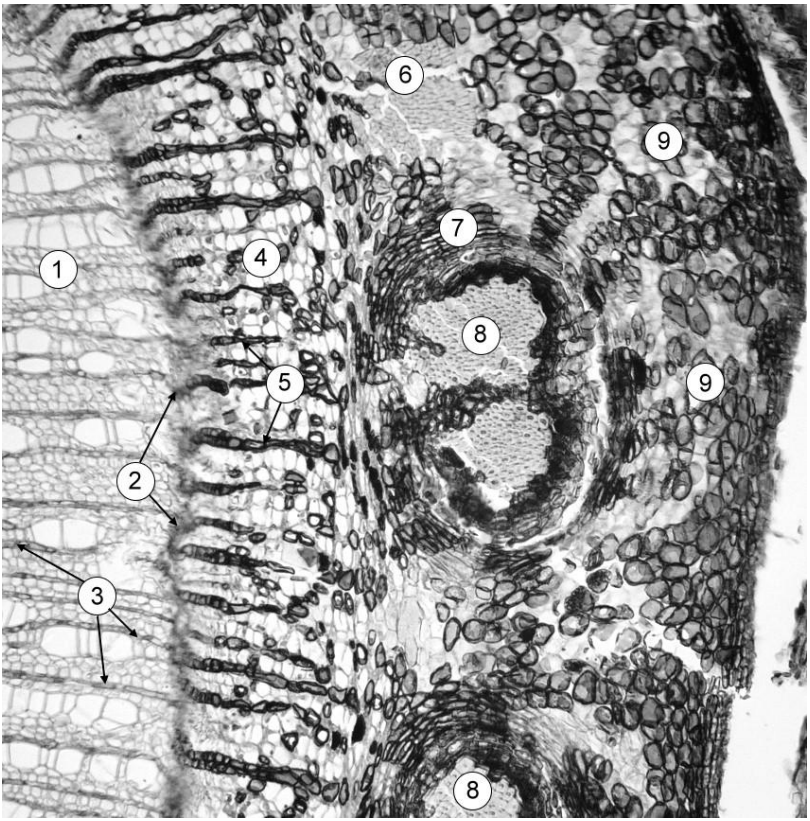


**Рис. 22.** Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* на участке механического давления эластичной плёнки: 1 – ксилема, 2 – камбий, 3 – лучевая паренхима ксилемы, 4 – мягкий луб, 5 − лучевая паренхима флоэмы, 6 − волокна склеренхимы, 7 – кольцо клеток феллодермы вокруг волокон склеренхимы, 8 – волокна с делигнифицированными клетками, 9 – феллодерма (увеличение × 400).

**Fig. 22.** A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* on a plot of the mechanical pressure elastic films: 1 – the xylem, 2 – cambium, 3 ray parenchyma of xylem, 4 – soft bast, 5 − radial parenchyma phloem, 6 – fiber sklerenhimy, 7 − ring cells Heloderma around sklerenhimy fiber, 8 – fiber delignification cells, 9 – phelloderma (scale × 400).

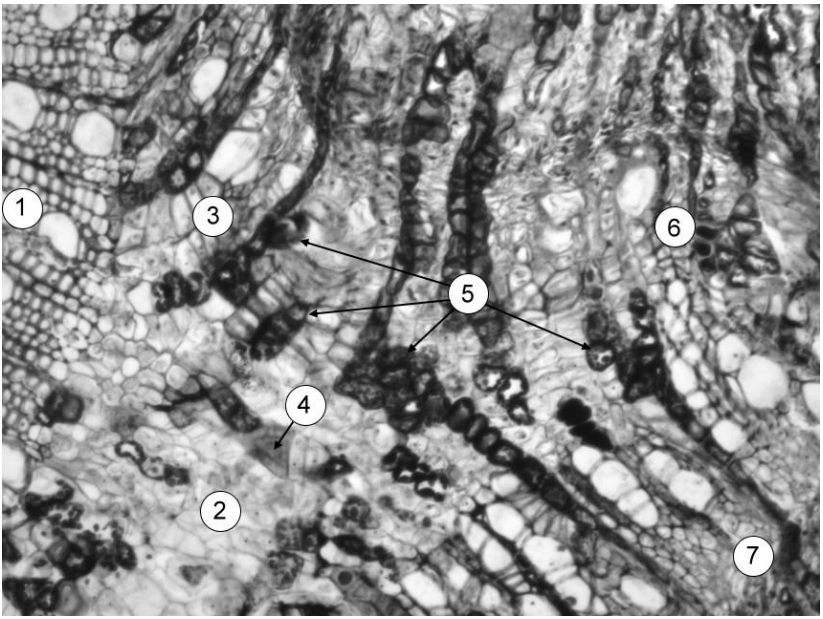


**Рис. 23.** Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* на участке образования каллуса из-за механического повреждения градом: 1 – ксилема, 2 − клеетки каллуса, 3 – модифицированные клетки ксилемы, 4 – склереида, 5 − лучевая паренхима флоэмы, 6 – феллодерма, 7 − паренхимные клетки ксилемы (увеличение × 400).

**Fig. 23.** A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* on the site of the formation of callus due to the mechanical damage due to hail: 1 – xylem, 2 – cells of callus, 3 – modified xylem cells, 4 – sclereids, 5 – radial parenchyma phloem, 6 − phelloderma, 7 − parenhimnye cells xylem (scale × 400).

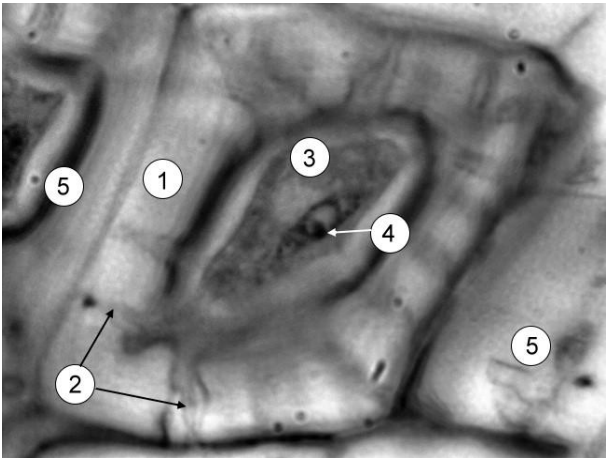


**Рис. 24.** Склереиды каллуса из-за механического повреждения градом стебля однолетнего побега *P. nervirubens*: 1 − клеточная стенка склереиды, 2 – поровые каналы, 3 – цитоплазма, 4 – ядро, 5 – смежные склереиды (увеличение × 600).
**Fig. 24.** Sclereids callus due to mechanical damage hail stem annual escape *P. nervirubens*: 1 − cell wall of sclereids, 2 – pore channels, 3 –cytoplasm, 4 – nucleus, 5 – connecting sclereids (scale × 600).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александров В. Г.* Анатомия растений. М.: Высшая школа,1966. 431 с.

*Александров В. Г., Савченко М. И., Деметрадзе Т. Я.* О структурных изменениях тканей, возникающих под влиянием веществ, стимулирующих рост и развитие // Труды Бот. ин-та им. В.Л.Комарова. Сер. VII, вып. 2: Морфология и анатомия растений. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 99 − 111.

*Барбер С. А.* Биологическая доступность питательных веществ в почве. М.: Агропромиздат, 1988. 376 с.

*Галеновская З. В., Кондратьева-Мельвиль Е. А.* Развитие верхушечной вегетативной почки дуба *Quercus robur* L. // Вестник Ленинградского государственного университета. 1971. № 9. С. 50 − 57.

*Горшкова Т. А*. Биогенез растительных волокон. М.: Наука, 2009. 260 с.

*Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.

*Еремин В. М.* Анатомия коры видов рода *Pinus* (Pinaceae) Советского Союза // Ботанический журнал. 1978. Т. 63, № 5. С. 649 − 663.

*Зеленин А. В.* Геном растений // Вестник Российской академии наук. 2003. Т. 73, № 9. С. 797 – 806.

*Зялалов А. А.* О рециркуляции калия в стебле в связи с транспортом воды // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 3. С. 579 – 583.

*Зялалов А. А., Ганиев И. Г.* Циркуляция калия в тепличных томатах в зависимости от субстрата возделывания // Агрохимия. 2000. № 11. С. 10 – 13.

*Кларксон Д.* Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 368 с.

*Косиченко Н. Е., Попов В. К., Ломовских Ю. А.* Особенности анатомической структуры коры различных форм березы повислой // Лесоведение. 1980. № 6. С. 36 − 45.

*Кулуев Б. Р., Сафиуллина М. Г., Князев А. В., Чемерис А. В.* Морфологический анализ трансгенных растений табака, экспрессирующих ген PnEXPA3 тополя черного // Онтогенез. 2013. Т. 44, № 3. С. 166 – 173.

*Мушенко Н. М., Тернавский А. М.* Корневое питание растений. Киев: Выща школа, 1989. 204 с.

*Полевой В. В.* Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.

*Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.

*Прокопьев Н. Я., Прокопьева 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.

*Савельева Т. Е.* Сравнительная анатомия коры молодых корней и побегов белой акации // Лесоведение. 1981. № I. С. 79 − 83.

*Савельева Т. Е.* Сравнительно-анатомические особенности коры корней и ветвей некоторых древесных пород // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1972. № 8. С.64 − 68.

*Самсонова Т. Н.* Диагностические признаки строения коры некоторых видов кленов // Криминалистика и судебная экспертиза: Респ. межвузовский сб. науч. и науч.-метод. работ. 1975. Вып. 11. С. 329 − 341.

*Снегирева А. В., Агеева М. В., Аменицкий С. И., Чернова Т. Е., Эбскамп М., Горшкова Т. А.* Интрузивный рост волокон склеренхимы // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 3. С. 361 – 375.

*Степанов С. А.* Анатомия стебля побега *Populus nervirubens* Alb. // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государтвенного университета. 2016. Т. 14, № 2. С. 126 – 135.

*Степанов С. А.* Нервная система растений: гипотезы и факты // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государтвенного университета. 2017. Т. 15, № 4. С. 31 − 56.

*Степанов С. А.* Склеренхима *Populus nervirubens* Alb.: полиморфизм клеток // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2018. Т. 16, № 2. С. 39 − 65.

*Царев А. П.* Сортоведение тополя. Воронеж : Изд-во ВГУ, 1986. 152 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

*Эверт Р. Ф.* Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. М.: Бином, 2015. 600 с.

*Эзау К.* Анатомия семенных растений. Т. 1. М.: Мир, 1980. 218 с.

*Эниня В. К.* Образование вторичных лубяных волокон в бархате амурском // Наука − практике фармации: Сб. ст. науч. сотрудников фармац. фак. Риж. мед. ин-та. Рига: М-во здравоохранения ЛатвССР. Риж. мед. ин-т., 1974. С. 93 − 95.

*Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

*Юрин В. М., Соколик А. И., Кудряшов А. П.* Регуляция ионного транспорта через мембраны растительных клеток. Минск: Навука і тэхніка, 1991. 272 с.

*Яценко-Хмелевский А. А.* Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. 282 с.

*Aloni R.* Regeneration of phloem fibres round a wound: a new experimental system for studyng the physiology of fibre differentiation // Annals of Botany. 1976. Vol. 40, № 166. P. 395 − 396.

*Aloni R., Gad Alexander E.* Anatomy of the primary phloem fiber system in *Pisum sativum* // American Journal of Botany. 1982. Vol. 69, № 6. P. 979 − 984.

*Armstrong M. G., Kirkby E. A.* Estimation of potassiu recirculation in tomato plants by comparison of the rates of potassium and calcium accumulation in the tops with their fluxes in the xylem stream // Plant Physiology. 1979. Vol. 63. P. 1143 –1157.

*Arnoff H. J.* Three systems of biomineralization in plants with comments on the associated organic matrix // Biological Mineralization and Demineralization. Dahlem Workshop Reports. Vol 23. Berlin, Heidelberg: Springer, 1982. P. 199 − 218.

*Bossinger G, Spokevicius A. V.* Sector analysis reveals patterns of cambium differentiation in poplar stems // Journal of Experimental Botany. 2018. Vol. 69. P. 4339 – 4348.

*Bourely J.* Contribution a letude anatomique de L'*Hibiscus cannabinus* L. (Malvaceae). Origine, mise en place et. Viellisement des fibres phloemiennes // Revue générale de botanique. 1971. Vol. 78, № 923 − 925. P. 133 − 160.

*Boyd D. W., Harris W. M., Murry L.* Sclereid development in Camellia petioles // American Journal of Botany. 1982. Vol. 69, № 3. P. 339 − 347.

*Brown C. I., Sax K.* The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues // American Journal of Botany. 1962. Vol. 49. P. 683 − 691.

*Chouse A. K. M., Mohd Y.* Intrusive growth in the phloem of Dalbergia // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1975. Vol. 102, № 1. P. 14 − 17.

*Ernst O.* Morphologische and physiologische alterung von Sekundarum Rindengewebe in Larix decidue Miel. // Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. 1982. Bd. 127, № 2. S. 89 − 166.

*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, sousepiderrniques de la feuille d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) // Annales des sciences naturelles. Botanique et biologie végétale. Ser. 2. 1984. Vol. 6, № 4. P. 207 − 226.

*Hauptli F.* Die sklereidendifferenzierung in *Pirus communis*. Morphologische, anatomische und histochemische untersuchungen // Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft. 1971. Bd. 81. S. 273 − 319.

*Hinchee Maud A. W.* The quantitative distribution of trichosclereids and raphide crystal cells in Monstera deliciosa // Botanical Gazette. 1983. Vol. 144, № 4. P. 513 − 518.

*Hiroki N., Hiroshi S., Hiroshi H.* Development and structure of the phloem fibers in the secondary phloem of *Populus euramericana* // Journal of the Japanese Wood Research Society. 1977. Vol. 23, № 6. P. 267 − 272.

*Imagawa H.* Study on the seasonal development of the secondary phloem in *Larix leptolepis* // Research Bulletins of the College Experiment Forests. 1981. Vol. 38, № 1. P. 31 − 44.

*Jansson S., Douglas C. J.* Populus: a model system for plant biology // Annual Review of Plant Biology. 2007. Vol. 58. P. 435 – 458.

*Juniper B.E., Lawton June R., Harris P. J.* Cellular organelles and cell-wall formation in fibres from the flowering stem of *Lolium temulentum* L. // New Phytologist. 1981. Vol. 89, № 4. P. 609 − 619.

*Khan S., Khan M. J. H.* The extent of apical growth of the bast fibres over their mother initials in some trees of Myrtaceae // Bulletin − Societe Botanique de France. 1983. Vol. 130, № 2. P. 103 − 107.

*Lev-Yadun S.* Intrusive growth − the plant analog to dendrite and axon growth in animals // New Phytologist. 2001. Vol. 150. P. 508 − 512.

*Lev-Yadun S.* Plant fibers: initiation, growth, model plants, and open questions // Russian Journal of Plant Physiology. 2010. Vol. 57, № 3. C. 305 − 315.

*Lintilhac P. M., Vesecky T. B.* Mechanical stress and cell wall orientation in plants. 2. The applications of controlled directional stress to growing plants with a discussion of the nature of the wound reaction // American Journal of Botany. 1984. Vol. 68. P. 1222 − 1230.

*Mia A. J.* Fine structure of the secondary walls of sclereids of Rauwolfia serpentina // Texas Journal of Science. 1985. Vol. 37, № 4. P. 359 − 369.

*Parameswaran N.* Some remarks on the nomenclature of fibres, sclereids and fibre-sclereids in the secondary phloem of trees // JAWA Bulletin. 1980. Vol. 1, № 3. P. 130 − 132.

*Parameswaran N., Schltze R.* Fine structure of chambered Crystalliferous cells in the Bark of *Acacia senegal* // Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. 1974. Vol. 71, № 1. P. 90 − 93.

*Peraira dos Santos A. V.* Origem e deselvolvimento 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.

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

*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.

*Rodriguez A., Albuerne M., Sauchez-Tamez R.* Histology hasel (*Corylus avellana* L.) shoots in relation to rooting // Phyton. 1986. Vol. 46, № 1. P. 27 − 31.

*Sangster A. G., Parry D. W.* Ultrastructure of silica deposits in higher plants // Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems. New York: Springer-Verlag, 1981. P. 383 − 407.

*Sauter J. J.* Photosynthate allocation to the vascular cambium: facts and problems // Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Oxford: BIOS Scientific, 2000. P. 71 − 83.

*Scurfield G., Michell A. J., Silva S. R.* Crystals in woody stems // Botanical Journal of the Linnean Society. 1973. Vol. 66, № 4. P. 277 − 289.

*Snegireva A., Chernova T., Ageeva M., Lev-Yadun S., Gorshkova T.* Intrusive growth of primary and secondary phloem fibres in hemp stem determines fibre-bundle formation and structure // AoB Plants. 2015. Vol. 7. P. plv061.

*Teichman von I.* Reinterpretation of the pericarp of *Rhus lancea* (Anacardiaceae) // South African Journal of Botany. 1989. Vol. 55, № 3. P. 383 − 384.

*Thompson D. P., Heimsch C.* A striking example of intrusive growth in protophloem fibers of Pelargonium // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1975. Vol. 102, № 2. P. 54 − 55.

*Wilbur F. H., Riopel J. L.* The role of cell interaction in the growth and differentiation of Pelargonium hortorum cells in vitro. 2. Cell interaction and differentiation // Botanical Gazette. 1971. Vol. 132, № 3. P. 193 − 202.

---

**Образец для цитирования:**
*Степанов С. А.* Склеренхима *Populus nervirubens* Alb.: генезис клеток // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 − 3. С. 133 – 170.
DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170.

# THE *POPULUS NERVIRUBENS* ALB. SCLERENCHYMA: GENESIS OF CELLS

**S. A. Stepanov**

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

Received April 20, 2019; Revised May 05, 2019; Accepted June 14, 2019

The paper presents a brief overview of information on the Genesis of plant sclerenchyma cells, indicating the role of leaves and lateral buds in the induction of their differentiation, some phytohormones, the position of cells in the body. For anatomical studies, samples of the stem and trunk of *Populus nervirubens* Alb. were used different age: one and seven years. In stem annual escape poplar cells sklerenhima presented extradinarily fibers and sclereids located generally solitary cow in the parenchyma under phelloderma or near the fibers. In the cortex of the stem of the seven-year-old *P. nervirubens* shoot, soft cell bast cell complexes alternate with groups of solid bast fibers that intersect the cells of the phloem parenchyma parenchyma, some of which differentiate into fibrous sclereids of various shapes. Between groups of fibers of hard bast, a part of the cells of the soft bast parenchyma is differentiated into sclereids, which are associated with fibers. In the outer part of the cortex, some cells of phelloderm and phelleme differentiate into sclereides, the sclerenchyma fibers lose most of the pore channels. A model of the phytomere integration system of a dicotyledon woody plant is considered, in which attention is paid to the axial and radial integration of cells and tissues due to the activity of the apex shoot and cambium, as well as the value of the auxin and potassium gradient. In the case of mechanical pressure of an elastic film on the stem of the shoot of *P. nervirubens* and in case of mechanical damage to the stem, its anatomical and morphological structure is determined, determined by the regeneration ability of the cambium and phellogen, their derivatives in relation to the applied impact. Dedifferentiation of sclerenchyma fibers by phelloderm cells and the formation of sclereids in callus parenchyma were noted.
**Key words:** sclerenchyma, fibers, sclereides, cell genesis, phelloderm.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170

## REFERENCES

Aleksandrov V. G. *Plant anatomy*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1966. 431 p. (In Russian).

Aleksandrov V. G., Savchenko M. I., Demetradze T. Ya. About structural tissue changes that occur under the influence of substances that stimulate the growth and development // *Proceedings of the V. L. Komarov Botanical Institute, Ser. VII, iss. 2: Morphology and anatomy of plants*. Moskow – Leningrad: USSR Academy of Sciences Publishing House, 1951. pp. 99 − 111. (In Russian).

Aloni R. Regeneration of phloem fibres round a wound: a new experimental system for studyng the physiology of fibre differentiation. *Annals of Botany*, 1976, vol. 40, iss. 166, pp. 395 − 396.

Aloni R., Gad Alexander E. Anatomy of the primary phloem fiber system in *Pisum sativum*. *American Journal of Botany*, 1982, vol. 69, iss. 6, pp. 979 − 984.

Armstrong M. G., Kirkby E. A. Estimation of potassiu recirculation in tomato plants by comparison of the rates of potassium and calcium accumulation in the tops with their fluxes in the xylem stream. Plant Physiology, 1979, vol. 63, pp. 1143 –1157.

Arnoff H. J. Three systems of biomineralization in plants with comments on the associated organic matrix. In: *Biological Mineralization and Demineralization. Dahlem Workshop Reports. Vol 23.* Berlin, Heidelberg: Springer, 1982. pp. 199 − 218.

Barber S. A. *Biological availability of nutrients in soil.* Moskow: Agropromizdat, 1988. 376 p. (in Russian).

Bossinger G, Spokevicius A. V. Sector analysis reveals patterns of cambium differentiation in poplar stems. *Journal of Experimental Botany*, 2018, vol. 69, pp. 4339 – 4348.

Bourely J. Contribution a letude anatomique de L'*Hibiscus cannabinus* L. (Malvaceae). Origine, mise en place et. Viellisement des fibres phloemiennes. *Revue générale de botanique*, 1971, vol. 78, iss. 923 – 925, pp. 133 − 160.

Boyd D. W., Harris W. M., Murry L. Sclereid development in Camellia petioles. *American Journal of Botany*, 1982, vol. 69, № 3, pp. 339 − 347.

Brown C. I., Sax K. The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. *American Journal of Botany*, 1962, vol. 49, pp. 683 − 691.

Cherepanov S. K. *Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR).* St. Petersburg: Mir I Sem'ya, 1995. 992 p. (in Russian).

Chouse A. K. M., Mohd Y. Intrusive growth in the phloem of Dalbergia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, vol. 102, № 1, pp. 14 − 17.

Enina V. K. Formation of secondary bast fibers in *Phellodendron amurense.* In: *Science − for practice of pharmacy*. Riga: Ministry of Health of Latvia, Riga medical institute, 1974. pp. 93 − 95. (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).

Ernst O. Morphologische and physiologische alterung von Sekundarum Rindengewebe in Larix decidue Miel. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 1982, bd. 127, № 2, s. 89 − 166.

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

Esau K. *Plant Anatomy*. *Vol. 1*. Moscow: Mir Publ., 1980. 218 p. (in Russian).

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).

Galenovskaya Z. V., Kondratieva-Melvil E. A. Development of the apical vegetative bud of *Quercus robur* L. // Bulletin of Leningrad State University. 1971. № 9. С. 50 − 57.

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. *Biogenesis of plant fibers.* Moskow: Nauka Publ., 2009. 260 p. (in Russian).

Harche M. Origine et differentiation des fibres, sousepiderrniques de la feuille d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.). *Annales des sciences naturelles. Botanique et biologie végétale. Ser. 2*, 1984, vol. 6, iss. 4, pp. 207 − 226.

Hauptli F. Die sklereidendifferenzierung in *Pirus communis*. Morphologische, anatomische und histochemische untersuchungen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 1971, bd. 81, s. 273 − 319.

Hinchee Maud A. W. The quantitative distribution of trichosclereids and raphide crystal cells in *Monstera deliciosa*. *Botanical Gazette*, 1983, vol. 144, iss. 4, pp. 513 − 518.

Hiroki N., Hiroshi S., Hiroshi H. Development and structure of the phloem fibers in the secondary phloem of *Populus euramericana*. *Journal of the Japanese Wood Research Society*, 1977, vol. 23, iss. 6, pp. 267 − 272.

Imagawa H. Study on the seasonal development of the secondary phloem in *Larix leptolepis*. *Research Bulletins of the College Experiment Forests*, 1981, vol. 38, iss. 1, pp. 31 − 44.

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).

Juniper B.E., Lawton June R., Harris P. J. Cellular organelles and cell-wall formation in fibres from the flowering stem of *Lolium temulentum* L. *New Phytologist*, 1981, vol. 89, iss. 4, pp. 609 − 619.

Khan S., Khan M. J. H. The extent of apical growth of the bast fibres over their mother initials in some trees of Myrtaceae. *Bulletin − Societe Botanique de France*, 1983, vol. 130, iss. 2, pp. 103 − 107.

Klarkson D. *Ion transport and plant cell structure*. Moscow: Mir Publ., 1978. 368 p.

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).

Kuluev B. R., Safiullina M. G., Knyazev A. V., Chemeris A. V. Morphological analysis of transgenic tobacco plants expressing the pnexpa3 gene of black poplar (Populus nigra). *Russian Journal of Development Biology*, 2013, vol. 44, iss. 3, pp. 129 − 134.

Lev-Yadun S. Intrusive growth − the plant analog to dendrite and axon growth in animals. *New Phytologist*, 2001, vol. 150, pp. 508 − 512.

Lev-Yadun S. Plant fibers: initiation, growth, model plants, and open questions. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 57, iss. 3, pp. 305 − 315.

Lintilhac P. M., Vesecky T. B. Mechanical stress and cell wall orientation in plants. 2. The applications of controlled directional stress to growing plants with a discussion of the nature of the wound reaction. *American Journal of Botany*, 1984, vol. 68, pp. 1222 − 1230.

Mia A. J. Fine structure of the secondary walls of sclereids of *Rauwolfia serpentine*. *Texas Journal of Science*, 1985, vol. 37, iss. 4, pp. 359 − 369.

Mushengko N. N., Ternavsky A. M. *Root food of bushes*. Kiev: Vyshcha Shkola, 1989. 204 p. (in Russian).

Parameswaran N. Some remarks on the nomenclature of fibres, sclereids and fibre-sclereids in the secondary phloem of trees. *JAWA Bulletin*, 1980, vol. 1, iss. 3, pp. 130 − 132.

Parameswaran N., Schltze R. Fine structure of chambered Crystalliferous cells in the Bark of *Acacia senegal*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 1974, vol. 71, iss. 1, pp. 90 − 93.

Peraira dos Santos A. V. Origem e deselvolvimento de esclereideos foliares 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.

Polevoy V. V. *Plant Physiology*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1989. 464 p.

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

Prozina M. N. *Botanical microtechnology*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1960. 254 p.

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

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.

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

Rodriguez A., Albuerne M., Sauchez-Tamez R. Histology hasel (*Corylus avellana* L.) shoots in relation to rooting. *Phyton*, 1986, vol. 46, iss. 1, pp. 27 − 31.

Samsonova T. N. Diagnostic characters of the structure of the bark of some types of maples. *Criminalistics and forensic examination: Republican interuniversity collection of scientific and methodological works*, 1975, vol. 11, pp. 329 − 341. (in Russian).

Sangster A. G., Parry D. W. Ultrastructure of silica deposits in higher plants. In: *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems*. New York: Springer-Verlag, 1981. pp. 383 − 407.

Sauter J. J. Photosynthate allocation to the vascular cambium: facts and problems. In: *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*. Oxford: BIOS Scientific, 2000. pp. 71 − 83.

Savelyeva T. E. Comparative anatomical features of the bark of roots and branches of some tree species. *Scientific reports of higher school. Biological sciences*, 1972, vol. 8, pp. 64 − 68. (in Russian).

Savelyeva T. E. Comparative anatomy of the bark of young roots and shoots of acacia. *Lesovedenie*, 1981, vol. I, pp. 79 − 83. (in Russian).

Scurfield G., Michell A. J., Silva S. R. Crystals in woody stems. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1973, vol. 66, iss. 4, pp. 277 − 289.

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).

Snegireva A., Chernova T., Ageeva M., Lev-Yadun S., Gorshkova T. Intrusive growth of primary and secondary phloem fibres in hemp stem determines fibre-bundle formation and structure. *AoB Plants*, 2015, vol. 7, pp. plv061.

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).

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).

Teichman von I. Reinterpretation of the pericarp of *Rhus lancea* (Anacardiaceae). *South African Journal of Botany*, 1989, vol. 55, iss. 3, pp. 383 − 384.

Thompson D. P., Heimsch C. A striking example of intrusive growth in protophloem fibers of Pelargonium. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, vol. 102, iss. 2, pp. 54 − 55.

Tsarev P. *Selection of varieties of poplar*. Voronezh: Publishing house of Voronezh state University, 1986. 152 p. (in Russian).

Wilbur F. H., Riopel J. L. The role of cell interaction in the growth and differentiation of Pelargonium hortorum cells in vitro. 2. Cell interaction and differentiation. *Botanical Gazette*, 1971, vol. 132, iss. 3, pp. 193 − 202.

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

Yurin V. M., Sokolik A. I., Kudryashov A. P. *Regulation of ionic transport through membranes of plant cells*. Minsk: Science and technology, 1991. 272 p. (in Belarus).

Zelenin A.V. Plant genome. *Vestnik of the Russian Academy of Sciences*, 2003, vol. 73, iss. 9, pp. 797 – 806. (in Russian).

Zyalalov A. A. On recycling of potassium in the stalk, in connection with the transport of water. *Fiziologiya Rastenii*, 1979, vol. 26, iss. 3, pp. 579 – 583.

Zyalalov A. A., Ganiyev I. G. Circulation of potassium in hothouse tomatoes depending on cultivation substrate. *Agrokhimiya*, 2000, vol. 11, pp. 10 – 13.

---

**Cite this article as:**
Stepanov S. A. The *Populus nervirubens* Alb. sclerenchyma: genesis of cells. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 − 3, pp. 133 – 170. (in Russian). DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170.