

БИОЛОГИЯ

УДК 581.1

ПРОБЛЕМА ЦЕЛОСТНОСТИ РАСТЕНИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ РАЗВИТИЯ БИОЛОГИИ

С.А. Степанов

Саратовский государственный университет,
кафедра микробиологии и физиологии растений
E-mail: StepanovSA@info.sgu.ru

Рассматриваются существующие гипотезы целостности растения. Предлагается новая концепция целостности на основе существования многих автономных блоков и особой роли склеренхимы в жизни растения.

Ключевые слова: системы регуляции, апикальные меристемы, автономные блоки, склеренхима.

Problem of Integrity of a Plant at the Present Stage of Development of Biology

S.A. Stepanov

The existing hypotheses of integrity of a plant are considered. It is offered new to the concept of integrity on the basis of existence of many independent blocks and special role sclerenchyma in life of a plant.

Key words: systems of regulation, apical meristems, independent blocks, sclerenchyma.

Целостность – динамическое единство всех частей растения. На вопрос, каким образом достигается целостность растительного организма, в настоящее время существуют различные варианты ответов [1–8]. Различие суждений о природе и механизмах целостности растения образно выразил член-кор. РАН Ю.В. Гамалей (1997), «...феномен растений как формы жизни остается, как и прежде, загадочным».

На этапе развития клеточной теории строения животных и растений М. Ферворн (1863–1921) отмечал, что животный организм можно представить как монархическое государство клеток, тогда как растение – республиканское государство клеток [9]. Одной из основ данного утверждения явилось открытие у животных нервной системы и отсутствие подобной системы у растений.

На современном этапе развития биологи считают, что целостность растения обеспечивается: 1) посредством гормонов – ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, этилена, абсцизовой, жасминовой, салициловой кислот, браунинстероидов, коротких пептидов [10–13]; 2) за счёт наличия в клетках потенциалов покоя (ПП); 3) при участии распространяющихся на различное расстояние по отдельным тканям биоэлектрических потенциалов – потенциала действия (ПД), вариабельного потенциала (ВП), микроритмов [14, 15].



Существующие в настоящее время концепции целостности представлены:

1) несколькими гипотезами, в которых растение определяется как организм. В некоторых из этих гипотез предлагается рассматривать в качестве центра интеграции частей растения апикальные меристемы побега и корня [1, 6], зону перехода от побега к корню [2] или узлы стебля [7];

2) гипотезой об организации высших растений как микроорганизменных экосистем, возникших путем эндо- или экзосимбиоза и надстраивающих тело растения подобно экологической нише по мере собственного размножения [5]. В этом случае клетка не является элементарной единицей. Предлагается выделение особого, сетевого (надклеточного) уровня структуры растений, поделенного на отдельные блоки-домены [5, 16]. Рассматриваемая парадигма основывается преимущественно на данных электронной, конфокальной микроскопии.

Одной из первых организменных концепций целостности растения явилась гипотеза В.В. Полевого (1975, 1981) о доминирующих центрах, в качестве которых выступают апексы побега и корня, контролирующие все процессы на уровне клетки, тканей и органов (рис. 1). В определенной степени данная концепция явилась реанимацией взглядов Ч. Дарвина на особую роль верхушки побега [17, 18].

Второй по времени представления из организменных концепций целостности явилась гипотеза О.П. Зубкус о кибернетических принципах организации растения [2], которая, очевидно, была настолько нетривиальна в тот момент, что статья, поступившая в редакцию журнала «Известия Сиб. отд. АН СССР» в 1973 г., была опубликована только в 1979 г. Согласно гипотезе О.П. Зубкус (1979) в растении можно выделить шесть элементов, обеспечивающих интеграцию клеток, тканей и органов (рис. 2).

Следующей из организменных концепций целостности растения является гипотеза о донорно-акцепторной структуре растения с выделением в ней подобных единиц. В структуре растения, как и в донорно-акцепторной

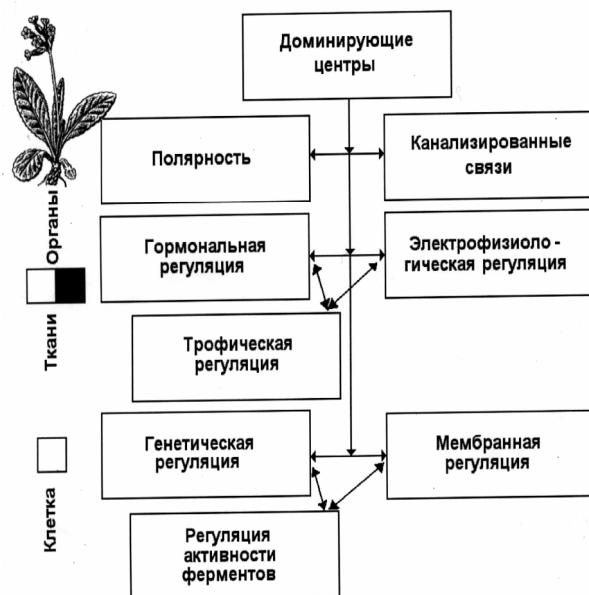


Рис. 1. Системы регуляции гомеостаза растения на разных уровнях его организации – клетка, ткани, органы [17]

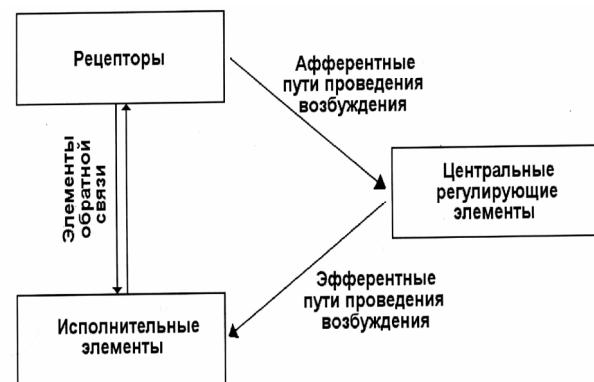


Рис. 2. Элементы системы регуляции гомеостаза растения [2]

единице, можно выделить следующие элементы: 1 – акцептор; 2 – донор, 3 – аттрагирующий фактор, 4 – транспорт ассимилятов, 5 – систему сигналов, 6 – исполнительные механизмы эндогенной регуляции, 7 – фонды ассимилятов, 8 – контроль развития и старения донорного листа, 9 – систему функциональных связей [4].

В гипотезе, отрицающей организменную природу растения, целостность рассматривается через призму взаимодействия многоклеточных зукариотных систем с доменной организацией структуры. Считается [5], что широкие возможности вегетативного



размножения – очень сильный аргумент против организменной концепции растения.

По мнению Ю.В. Гамалея [5, 16], после публикации данных конфокальной микроскопии о существовании подвижного эндоплазматического континуума, не поделенного на клетки, их интерпретация в качестве самостоятельных структурных единиц растения стала уязвимой. Как отмечается в работе [16], для преодоления противоречий новых данных с классической клеточной теорией может быть привлечена концепция клеточно-сетевой организации высших растений. Эта концепция предполагает существование у растений внутриклеточной распределительной сети (пищевого тракта). В работе [16] обосновывается, что на структурную единицу в мире растений более всего претендует популяция. Сами же растения следует рассматривать не как организм, а как клеточную систему или даже экосистему, в которой роль бактериальных и грибных компонентов велика и еще не достаточно изучена.

При всей убедительности и насыщенности фактами существующих гипотез об основах целостности растения [1, 2, 4, 5] вне поля зрения исследователей остался значительный массив данных, позволяющих иначе представить картину интеграции клеток, тканей и органов растения на всех этапах его онтогенеза.

Предлагаемую концепцию можно рассматривать как гипотезу о множественности автономных блоков, каждый из которых постепенно по мере дифференциации клеток приобретает черты автономности по схеме О.П. Зубкус [2], и особой роли склеренхимы в растении [7, 8].

Во-первых, следует обратить внимание на метамерный принцип организации структуры побега растения, где каждый из метамеров состоит из нескольких элементов – узла, междуузлия, листа и боковой почки; к элементам метамера можно отнести и придаточные корни, хорошо выраженные у некоторых растений [19]. Образование метамеров осуществляется за счет деятельности конуса нарастания побега [20], а также, по мнению некоторых исследователей [21], латеральной

меристемы – камбия. Исходя из особенностей образования метамеров, следует предположить, что принципы целостности для однодольных, у которых, как правило, отсутствует камбий, и двудольных растений, вероятно, различны. Для однодольных растений характерен блочный принцип интеграции вдоль продольной оси побега, где можно выделить блок в пределах одного метамера или же совокупности нескольких метамеров, для двудольных – блочная и сетевая (радиальная) интеграции. Сетевой принцип организации целостности, вероятно, наиболее выражен у древесных форм двудольных растений и построен на интеграции нескольких метамеров или цилиндромеров [21], образованных камбием.

Во-вторых, следует обратить внимание на разновозрастность метамеров. В образующихся конусом нарастания метамерах последовательно вычленяются структурные элементы и соответственно элементы системы интеграции – рецепторы, афферентные и эфферентные пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы, эффекторы, элементы обратной связи между эффектором и рецептором [2]. В дифференцированных метамерах присутствуют все шесть элементов системы регуляции гомеостаза по О.П. Зубкус (1979). Учитывая различие метамеров по выраженной структурных элементов и развитию системы регуляции целостности, следует предположить, что степень их автономности в онтогенезе растения будет постепенно изменяться – от полной зависимости от ранее дифференцированных метамеров, и в этом случае они выступают как акцепторные элементы донорно-акцепторной системы [4], до почти полной независимости от них, что объясняет отсутствие обмена ассимилятами между зрелыми метамерами [5, 6].

В-третьих, что вызывает сомнение, это признание за апикальными меристемами побега и корня роли доминирующих центров [1, 6], контролирующих многие физиологические процессы в дифференцированных клетках, тканях и органах растения (см. рис. 1). Парадоксальна ситуация контроля физиоло-



гии зрелых клеток, тканей и органов растения клетками меристематическими, находящимися на разных стадиях дифференциации. Более вероятна взаимозависимость меристематических и дифференцированных клеток, но большая регулирующая функция принадлежит всё же зрелым клеткам. Все меристематические ткани, на наш взгляд, следует рассматривать как исполнительные, эффекторные элементы системы регуляции целостности.

Наличие большого числа доминирующих центров – апикальных меристем [1, 6] у многих растений не способствует целостности организма, а скорее, должно приводить к его дезинтеграции. В случае удаления апекса побега также логично было ожидать гибели всего растения, однако в случае наличия почек в других метамерах всегда отмечается их развертывание с одновременным отмиранием одного или более метамеров, близких к конусу нарастания главного побега [22].

В отдельных схемах интеграции клеток, тканей и органов растений отмечены элементы [1, 2] или фазы [3, 23] раздражимой системы, т.е. способности организма целесообразно отвечать на внешние и внутренние воздействия. Более быстро раздражимость проявляется в изменении биоэлектрической активности клеток [24], биоэлектрических потенциалов [14, 25], распространяющихся по тканям, где особая роль отводится проводящим тканям [25]. Однако проводящие ткани могут быть представлены комплексом разных клеток – флоэмы, ксилемы, склеренхимы. До сих пор является дискуссионным вопрос: по каким из этих клеток потенциалы действия распространяются быстрее? На наш взгляд, можно сделать ряд предположений относительно возможной структурной, анатомической организации ткани, по которой ПД распространяется быстрее, и, следовательно, эта ткань может быть определена как интегрирующая или нервная.

1. Наиболее целесообразно расположение клеток нервной ткани в составе проводящего пучка, в комплексе флоэмы и ксилемы, так как позволяет быстро осуществлять

контроль за транспортными потоками метаболитов и некоторых физиологически активных веществ.

В ряде работ отмечено, что при действии стрессоров распространение по стеблю высшего растения (на примере *Glycine max*) ритмических ПД происходит с парадоксально высокой скоростью – от нескольких метров до нескольких десятков метров в секунду [24]. Столь высокая скорость проведения ПД до сих пор считалась исключительной «привилегией» нервной ткани животных.

2. Клетки, входящие в состав проводящего пучка, служащие в основном проводниками биоэлектрического сигнала, должны иметь хорошо выраженную прозенхимную форму с целью уменьшения величины сопротивления в точках межклеточных контактов.

3. Другие типы клеток нервной ткани, также тяготеющие к проводящим тканям, должны обеспечивать генерацию биоэлектрического сигнала или же его трансформацию. Такие типы клеток вследствие этого могут отличаться значительным морфологическим разнообразием. В стебле наиболее вероятное их расположение в основании узлов.

4. Клетки нервной ткани должны иметь толстые многослойные стенки с целью стабилизации силы биоэлектрического сигнала и уменьшения сопротивления со стороны оводненных окружающих тканей.

5. Клеточная стенка таких клеток должна обладать свойствами проводника света, так как величина ПП, как и распространение ПД, имеет существенную зависимость от величины и качества света [14, 15, 17]. Многие вопросы структурной организации, биохимии и физиологии клеточной стенки привлекают в последнее время внимание многих исследователей [26, 27].

6. Клетки нервной ткани для поддержания и усиления биоэлектрического сигнала, а также для стабилизации качеств плазмалеммы и клеточной стенки, должны сопровождаться определенным запасом ионов, прежде всего Ca^{2+} , а также K^+ , Na^+ и Cl^- . По-видимому, эти ионы в той или иной форме могли



бы быть представлены в определенного типа анатомических структурах, например кристаллоносных клетках, нередко примыкающих к клеткам данной системы. В этой связи следует подчеркнуть, что Ca^{2+} в комплексной сети передачи информации служит уникальным универсальным посредником в совокупной системе внутриклеточной сигнализации [28, 29].

7. Клетки данной ткани должны иметь ряд цитологических структур и физиологических особенностей, отличающих их от остальных клеток растительного организма.

8. Клетки нервной ткани должны обеспечивать секрецию нейромедиаторов, отличаясь также активным энергетическим балансом.

Наличие различных нейромедиаторов установлено для многих растений, однако их физиологическое значение в настоящее время недостаточно выяснено [30, 31].

Имеющиеся биомедиаторы (нейротрансмиттеры) в растительном организме, на наш взгляд, должны оказывать преимущественно влияние на морфогенетические процессы, на деление, растяжение и дифференциацию клеток. Ранее их влияние на процессы деления и дифференциации клеток было отмечено для животных организмов [32].

Анализ состояния проблемы по изученности одного из типов тканей растения, в частности механической, иерархии регуляторных систем интеграции от клеток до органов [1–3, 5, 16, 23], дает нам основание для заключения, что наиболее вероятным кандидатом на роль нервной ткани у растений являются клетки склеренхимы. Одновременно они также выполняют опорную, механическую функцию [7, 8].

Понятие склеренхима является одним из наименее определенных в анатомии растений [33]. Оно введено в анатомию растений Меттениусом (Mettenius, цит. по [34]) и образовано от греческих слов «склеро» – жесткий и «энхима» – влитое, разлитое. Словообразованием подчеркивается прочность оболочек клеток склеренхимы. Представление о только механической, опорной роли склеренхимы, укоренившееся в анатомии растений, ос-

новывается на классических работах Г. Габерландта и С. Швенденера [35], проведенных в конце XIX столетия. До сих пор не существует ни одного обзора новых фактов по цитологии, анатомии и физиологии склеренхимы, как и переосмысления её функции, кроме механической, в жизни растения, за исключением небольшой сводки данных, опубликованной нами ранее [36].

Некоторые исследователи предполагали иную роль склеренхимы в теле растения и высказывали по поводу опорной функции склеренхимы ряд критических суждений. По мнению И.П. Бородина [37], не все клетки склеренхимы, встречающиеся в стебле, служат непременно для придания ему крепости; некоторые из них имеют более специальное значение. Им же отмечалось: «...едва ли, впрочем, главное назначение толстостенного луба – способствовать крепости всего стебля, эта задача возложена обыкновенно на древесину» [37]. Аналогично высказывался и В.Г. Александров, подчеркивавший, что «...механический принцип объясняет лишь одну сторону функционирования системы механических тканей. Только с этих позиций трудно объяснить, например, значение незначительного по толщине кольца лубяных волокон в древесном стволе с его солидной древесиной» [38]. В.Ф. Раздорский, развивший строительно-механические принципы в конструкции органов растения, также признавал, что значение склеренхимы для растения или его частей не во всех случаях ясно и что чисто механическую роль они играют редко [39].

По С. Швенденеру (цит. по [34]), склеренхима, кроме специфической механической функции, возможно, участвует отчасти в транспорте воды. Некоторые типы клеток склеренхимы у *Nymphaea* и *Nuphar* выполняют роль конденсаторов влаги [40].

В ряде работ высказывается мнение, что склеренхима кроме обычных механических функций, видимо, выполняет запасающую роль [41, 42].

Отдельные клетки склеренхимы, вероятно, могут функционировать как оптические волокна, т.е. вносить вклад в усовершенство-



вание распространения света в пределах мезофилла толстых и склерифицированных листьев [43]. Интересна, на наш взгляд, физическая сторона этого факта, так как здесь не исключена вероятность обнаружения неизвестного феномена влияния света, распространяющегося по оптическому волокну, на физиологические процессы в живой клетке.

Отсутствие в настоящее время полного понимания физиологической роли склеренхимы может быть связано, на наш взгляд, во-первых, с работой в рамках прежних стереотипов, во-вторых, с недостаточным пока вниманием со стороны физиологов к структурным основам жизнедеятельности растений. Результатом этого является преобладание материала по морфологическому, цитологическому описанию клеток склеренхимы и очень слабая изученность особенностей развития клеток, причинности процесса их дифференциации [36, 44, 45].

Склеренхима имеется почти у всех высших растений: у мхов, плаунов, хвоиц, голосеменных и покрытосеменных [34, 39, 46]. Хорошо выраженные прозенхимные клетки с толстыми оболочками, подобные склеренхимным клеткам высших растений, отмечены также в сердцевине слоевища у отдельных представителей бурых водорослей [47]. Лучше изучены в этом плане голосеменные и покрытосеменные растения. Склеренхима имеется во всех органах растения: листьях, стебле, корне, цветках, плодах [42].

Склеренхимные клетки отличаются большим разнообразием по форме. Наличие множества систем, предложенных для классификации клеток склеренхимы, по мнению К. Эсау [46], позволяет говорить об отсутствии точного критерия для их различия. Для них характерно значительное разнообразие по происхождению – из меристематических или других тканей. Многие исследователи отмечают, что размеры зрелых клеток склеренхимы больше размеров инициальных клеток или клеток, от которых они произошли. Очень большая длина первичных флоэмных волокон (до 0,5 м) отмечена у *Boehmeria nivea* [46].

При описании внутренней морфологии клеток склеренхимы многие исследователи указывают на наличие септ, утолщений или перегородок [42]. 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. Отсутствие внутреннего содержимого или небольшое его наличие в виде кое-где рассеянных в клеточной полости остатков объяснялось тем, что живое содержимое склеренхимных клеток часто атрофируется сейчас же по достижении ими окончательных размеров и завершении процесса вторичного утолщения. В дальнейшем склеренхимные клетки, лишенные протопlasma, функционируют как мертвые пассивные образования [33, 46, 48].

Однако представление о клетках склеренхимы как мертвых пассивных образованиях во взрослом состоянии разделялось не всеми исследователями [37, 39]. В настоящее время во многих работах установлено наличие живого протопласта в клетках склеренхимы [49, 50]. Присутствие сильных перетяжек, вздутий и сужений в длинных лубяных волокнах было отмечено еще в ранних исследованиях [34], однако значение этого факта до сих пор не получило своего объяснения.

В цитоплазме клеток склеренхимы различных видов растений отмечено наличие одного или нескольких ядер, вакуолей, многочисленных митохондрий с хорошо развитой системой крист и плотным матриксом, хлоропластов, часто с крахмальными зернами, аппарата Гольджи, рибосом, микротелец, элементов ЭПС, отдельных липидных капель [36]. Плазмалемма в волокнах склеренхимы 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. Гиа-



цитоплазма волокон склеренхимы в одних участках выглядит плотной, в других – прозрачной [51]. В некоторых клетках склеренхимы обнаружены кристаллы, содержащие кремний или кальций [52, 53].

Характерной особенностью склеренхимных клеток является очень сильное развитие многослойной клеточной стенки у отдельных их типов. Одним из интереснейших свойств, наблюдаемых в процессе роста вторичной оболочки первичных флоэмных волокон, является то, что эта оболочка не скреплена с первичной оболочкой. Последовательные слои её также не связаны друг с другом, по крайней мере, до тех пор, пока не закончится процесс дифференциации клетки [46]. В стенке клеток склеренхимы обнаружено присутствие простых и разветвленных пор, у некоторых из них – щелевидных, плазмодесм (в местах пор). Поры с плазмодесмами отмечены и на стенках, смежных с паренхимными клетками [54, 55]. В поровых каналах можно обнаружить присутствие митохондрий, липидных капель и мелких вакуолей [51].

Рост клеток склеренхимы обычно происходит интрузивно и независимо от роста других клеток [46]. Причины, вызывающие разрастание склереид и волокон по настоящее время до конца не выяснены.

Таким образом, обнаруженные сравнительно недавно некоторые особенности склеренхимы (в частности, морфологическое разнообразие клеток, активная цитоплазма, плазмодесмы, специфическая организация оболочек, развитие клеток) позволяют переосмыслить её роль в жизнедеятельности растения [7, 36]. В случае подтверждения в последующих исследованиях нашей точки зрения о функции склеренхимы как нервной ткани у растений существенным изменениям подвергнутся имеющиеся представления о морфогенезе, эволюции и систематике растений.

Библиографический список

- Полевой В.В. Регуляторные системы организмов // Вестн. Ленингр. ун-та. 1975. №15. С.104–108.
- Зубкус О.П. Особенности генерации электрических импульсов растениями // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. Биол. науки. Новосибирск, 1979. Вып.5/1. С.120–124.
- Чайлахян М.Х. Целостность организма в растительном мире // Физиология растений. 1980. Т.27, вып.5. С.917–940.
- Мокроносов А.Т., Холодова В.П. Донорно-акцепторные системы и формирование семян // Физиология семян / Под ред. К.Х. Каримова. Душанбе: Дониш, 1990. С.3–11.
- Гамалей Ю.В. Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т.44, №6. С.819–846.
- Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. 2001. Т.48, №4. С.631–643.
- Степанов С.А., Головинская О.Н. Роль меристем и склеренхимы в гомеостазе растений // Изв. Сарат. ун-та. Сер. Биол., вып. спец. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2001. С.137–142.
- Степанов С.А. Склеренхима – нервная ткань растений? // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. ст. Саратов: ЗАО «Сигма-плюс», 2006. Вып.9. С.59–65.
- Кацнельсон З.С. Сто лет учения о клетке. История клеточной теории. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 271 с.
- Bergey D.R., Howe G.A., Ryan C.A. Polypeptide signaling for plant defensive genes exhibits analogies to defense signaling in animals // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. Vol.93. P.12053–12058.
- Creelman R.A., Mullet J.E. Oligosaccharins, Brassinolides and Jasmonates: Nontraditional Regulators of Plant Growth, Development, and Gene Expression // The Plant Cell. 1997. Vol.9. P.1211–1223.
- Kende H., Zeevaart J.A.D. The Five “Classical” Plant Hormones //The Plant Cell. 1997. Vol. 9. P. 197-121.
- Staswick P.E. Storage proteins of vegetative plant tissues // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant MOI. Biol. 1994. Vol.45. P.303–322.
- Опритов В.А., Пятыгин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектротропизм у высших растений. М.: Наука, 1991. 216 с.
- Пятыгин С.С., Воденеев В.А., Опритов В.А. Сопряжение генерации потенциала действия в клетках растений с метаболизмом: современное понимание проблемы // Успехи современной биологии. 2005. Т.125, №5. С.520–528.
- Гамалей Ю.В. Клеточные системы растений // Физиология растений. 2008. Т.55, №2. С.300–311.
- Полевой В.В. Системы регуляции у растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1981. №21. С.105–109.
- Саламатова Т.С. Физиология растительной клетки. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 232 с.
- Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общей биологии. 1980. Т.41, №3. С.437–447.
- Berg A.R., Cutter E.O. Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis // Bot. Rev. 1971. Vol.31. P.7–113.

21. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журн. общей биологии. 1991. Т.52, №3. С.409–421.
22. Анюкин В.В., Степанов С.А. Морфофизиологические механизмы адаптации пшеницы при повреждении насекомыми листьев и апекса побега растения // Проблемы ботаники на рубеже ХХ–XXI веков: Тез. докл., предст. 2(Х) съезду Рус. бот. о-ва. С.-Петербург, 26–29 мая 1998 г. СПб., 1998. С.362–363.
23. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 560 с.
24. Пятыгин С.С. Электрогенез клеток в условиях стресса // Успехи современной биологии. 2003. Т.123, №6. С.552–562.
25. Пятыгин С.С., Опритов В.А., Воденеев В.А. Сигнальная роль потенциала действия у высших растений // Физиология растений. 2008. Т.55, №2. С.312–319.
26. Шарова Е.И. Клеточная стенка растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 2004. 156 с.
27. Горишкова Т.А., Николовски Н., Финаев Д.Н. Клеточная стенка растений – камень преткновения для молекулярных биологов // Физиология растений. 2005. Т.52, №3. С.443–462.
28. Авдонин П.В., Ткачук В.А. Рецепторы и внутриклеточный кальций. М.: Наука, 1994. 285 с.
29. Медведев С.С. Кальциевая сигнальная система // Физиология растений. 2005. Т.52, №2. С.282–305.
30. Роццана В.В. Биомедиаторы в растениях: ацетилхолин и биогенные амины. Пущино: ОНТИ ПНЦ АН СССР, 1991. 192 с.
31. Momonoki Y.S., Momonoki T., Whallon J.H. Acetylcholine as a signaling system to environmental stimuli in plants. 1. Contribution of Ca^{2+} in heat – stressed Zea mays seedlings // Jpn. J. Crop Sci. 1996. Vol.65. P.260–268.
32. Бузников Г.А. Нейротрансмиттеры в эмбриогенезе. М.: Наука, 1987. 232 с.
33. Яценко-Хмелевский А.А. Краткий курс анатомии растений. М.: Выш. шк., 1961. 282 с.
34. Де Бари А. Сравнительная анатомия вегетативных органов явноброчных и папоротникообразных растений. СПб.: Изд-во т-ва «Общ. польза», 1877. 699 с.
35. Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1884. 679 с.
36. Степанов С.А. Склеренхима / Саратовский госуниверситет. Саратов, 1992. 67 с. Деп. в ВИНТИ 06.05.92., №1520-В92.
37. Бородин И.П. Курс анатомии растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 312 с.
38. Александров В.Г. Анатомия растений. М.: Выш. шк., 1966. 431 с.
39. Раздорский В.Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949. 524 с.
40. Schanderl Hygo. Die physiologische Bedeutung der sog. "Sternhaare" in den Vertretern der Gattung Nymphaea und Nuphar // Z. Pflanzenphysiol. 1973. №2. S.166–172.
41. Vietez A.M. Ultraestructura de las fibras y esclereidas del anillo esclerenquimatico del floema en Castanea sativa Mill. // Ann. edatol. y agribiol. 1975. Vol.34, №1–2. P.1–10.
42. Эзая К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т.1. 218 с.
43. Karabourniotis G., Parastergiou N., Kabanopoulou E., Fasseas C. Foliar sclereids of Olea europaea may function as optical fibres // Can. J. Bot. 1994. Vol.72. P.330–336.
44. Степанов С.А. Развитие склеренхимы Populus nervirubens // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. ст. Саратов: ЗАО «Сигма-плюс», 2001. Вып.4. С.26–29.
45. Степанов С.А. Анатомия стебля и главной листовой подушки Mimosa pudica L. // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. Саратов: Научная книга, 2005. Вып.5. С.233–237.
46. Эзая К. Анатомия растений. М.: Мир 1969. 564 с.
47. Жизнь растений. Водоросли. Лишайники / Под ред. М.М. Голлербаха. М.: Просвещение, 1977. Т.3. 487 с.
48. Имс А.Д., Мак Даниэльс Л.Г. Введение в анатомию растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 332 с.
49. Dumbroff E.B., Elmore H.W. Living fibres are a principal feature of the xylem in seedlings of Acer saccharum Marsh // Ann. Bot. 1977. Vol.41, №172. P.471–472.
50. Gerhard Jurzitz. Sklerenchyma – nicht immer totes Gebebe // Mikrokosmos. 1988. Vol.77, №6. S.168–170.
51. Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М.В. Даниловой / Бот. ин-т им. В.Л.Комарова АН СССР и Ин-т леса Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск: Карелия, 1980. 456 с.
52. Parameswaran N., Schiltze R. Fine structure of chambered Crystalliferous cells in the Bark of Acacia senegal // Z. Pflanzenphysiol. 1974. Vol.71, №1. P.90–93.
53. Jalan S. A new type of idioblast in Schisandra grandiflora // J. Indian Bot. Soc. 1985. Vol.64, №2–3. P.195–197.
54. Parameswaran N., Liese W. Structure of septate fibres in bamboo // Holzforschung. 1977. Vol.31, №2. P.55–57.
55. Barnett J.R. The development of fibretracheid pit membranes in Pyrus communis L. // JAWA Bull. 1987. Vol.8, №2. P.134–142.