# АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

# НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

## С. А. Степанов

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

Поступила в редакцию 20.09.2017 г.

Нервная система растений: гипотезы и факты. – Степанов С. А. – В работе анализируются представления исследователей о природе интеграции клеток и органов растения в период формирования нейронной доктрины организации нервной системы животных. Отмечен вклад Ч. Дарвина в развитии учения о фитогормонах и электрофизиологии растений. Рассматриваются существующие в настоящие время гипотезы интеграции, базирующиеся на различных экспериментальных фактах. Отмечено, что дополнительным импульсом к решению проблемы интеграции явилось создание в 2005 г. нового направления физиологии растений - нейробиологии растений. Существенным недостатком всех гипотез является исключение фитомерного принципа организации структуры побега растения. На основании исследования последовательности заложения конусом нарастания и развития отдельных элементов фитомеров побега пшеницы предлагается рассматривать каждый из фитомеров как относительно автономную систему. Степень автономности фитомеров определяется наличием и степенью зрелости компонентов системы управления - рецепторов, путей проведения возбуждения, центральных регулирующих элементов, эффекторов и элементов обратной связи между рецепторами и эффекторами. В онтогенезе растения степень их относительной автономности постоянно трансформируется. Все образовательные ткани предлагается рассматривать как исключительно исполнительные элементы, а склеренхиму в качестве центральных регулирующих элементов системы интеграции клеток и органов растения. В работе обращено внимание на критические замечания по поводу признания за склеренхимой только механической, опорной функции. Отмечено множество нерешенных вопросов относительно происхождения, роста и развития, организации клеточной стенки и

#### С. А. Степанов

структуры цитоплазмы клеток склеренхимы – волокон и склереид. При изучении анатомии стебля *Populus nervirubens* L. среди различных типов клеток склеренхимы обнаружены клетки, аналогичные по форме нейронам животных, имеющие расширенные участки цитоплазмы (тело), длинные и короткие отростки.

**Ключевые слова**: фитомер, онтогенез, склеренхима, флоэмные волокна, склереиды, нейробиология растений.

Nervous system of plants: the hypotheses and facts. – Stepanov S. A. – In work representations of researchers about the nature of integration of cages and bodies of a plant in formation of the neural doctrine of the organisation of nervous system of animals are analyzed. Darvin's contribution to doctrine development about phytohormones and electrophysiology of plants is noted. There are considered existing in the present time of a hypothesis of the integration, based on the various experimental facts. It is noticed, that an additional impulse to the decision of a problem of integration was creation in 2005 of a new direction of physiology of plants - neurobiology plants. An essential lack of all hypotheses is the exception of a phytomeasured principle of the organisation of structure of runaway of the plant. On the basis of sequence research formation the cone of increase and development of separate elements phytomers wheat runaway offers to consider each of phytomers as rather independent system. Autonomy degree phytomers is defined by presence and degree of a maturity of components of the control system receptors, ways of carrying out of excitation, the central regulating elements, executive elements and feedback elements between receptors and executive elements. In ontogeny plants degree of their relative autonomy is constantly transformed. All educational fabrics are offered to be considered as executive elements and sclerenchyma as the central regulating elements of system of integration of cages and plant bodies. In work the attention to critical remarks concerning the recognition for sclerenchyma only mechanical, basic function is paid. The set of unresolved questions concerning an origin, growth and development, the organisation of the cellular wall and structure of cytoplasm of cages sclerenchyma – fibres and sclereids is noted. At studying of anatomy of stalk Populus nervirubens L. among various types of cages sclerenchyma the cages similar under the form neurons of animals, the having expanded sites cytoplasms (body), long and short shoots are found out.

**Key words**: phytomer, ontogeny, sclerenchyma, phloem fibres, sclereids, neurobiology plants.

DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-31-56

Первое десятилетие XX столетия завершилось окончательным триумфом клеточной теории Шлейдена и Шванна. В научных дискуссиях по поводу анатомической организации нервной системы животных, в виде сросшихся отростков нервных клеток, образующих единый синцитий (ретикулярная теория), или же в виде отдельных нерв-

ных клеток, нейронов, победила нейронная доктрина (Кацнельсон, 1963; Bullock et al.,2005; De Felipe, 2010). В знак признания трудов о строении нервной системы двум крупнейшим нейроанатомам, итальянцу Камилло Гольджи (1843 — 1926) и испанцу Сантьяго Рамон-и-Кахаль (1852 — 1934) в 1906 г. была вручена Нобелевская премия по физиологии и медицине (Golgi, 1906; Ramón-y-Cajal, 1906).

В растениях, также как и в животных организмах, мы можем наблюдать различное число (до 80) разнообразных клеток (Полевой, 2001), объединяемых в ткани — устойчивый комплекс клеток, обладающих одним или несколькими сходными признаками (морфологическими, топографическими, физиологическими) и общностью происхождения (Haberlandt, 1914). Следуя принципу функционального назначения тканей, предложенному Г. Габерландтом (1854 — 1945), в растениях выделяют различные ткани: 1) образовательные; 2) покровные; 3) проводящие; 4) механические; 5) ассимилирующие; 6) абсорбционные; 7) секреторные и выделительные; 8) проветривающие или вентиляционные; 9) запасающие (Лотова, 2007).

Обязательным условием жизни растений является постоянный рост, обеспечиваемый за счёт деятельности различных образовательных тканей — меристем, отличающихся способностью к делению клеток. Они составляют лишь небольшую часть всего растения, но обеспечивают образование его новых органов в течение всей жизни (Иванов, 2011; Эверт, 2015), продолжительность которой у некоторых видов составляет несколько сотен и тысяч лет, ограничиваясь преимущественно за счёт экологических факторов (Гэлстон и др., 1983; Полевой, 1989).

Многообразие типов клеток и тканей, представленных в разных органах растения – стебле, листьях, почках, корне, цветках, плодах с семенами – предполагает координацию их деятельности. Однако до настоящего времени не существует объективного понимания механизмов координации, позволяя говорить (Гамалей,1997), что « ... феномен растений как формы жизни остается, как и прежде, загадочным». На этапе развития клеточной теории строения животных и растений М. Ферворн (1863 – 1921) постулировал, что животный организм можно представить как монархическое государство клеток, тогда как растение – республиканское государство клеток (Кацнельсон, 1963). Одной из основ данного утверждения явилось открытие у животных

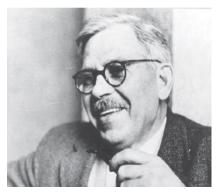
нервной системы и отрицание подобной системы у растений (Дарвин, 1941; Пятыгин, 2008; De Felipe, 2010).

На современном этапе развития биологии принято рассматривать, что интеграция клеток и органов растения обеспечивается: 1) посредством гормонов - ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, этилена, абсцизовой, жасминовой, салициловой кислот, брассиностероидов, пептидов (Медведев, 2012; Kende, Zeevaart, 1997; Creelman, Mulletl, 1997; Czyzewicz et al., 2013); 2) за счёт различных видов биоэлектрической активности – потенциала покоя (ПП), потенциала действия (ПД), вариабельного потенциала (ВП), микроритмов (Опритов и др., 1991; Пятыгин, 2008). Впервые идея о гормональной (химической) регуляции в растениях была высказана Ч. Дарвином в 1880 г. на основе анализа ростовых движений (тропизмов) в его книге «Способность к движению у растений» («The Power of Movements in Plants»). Анализируя реакцию проростков канареечника канарского (*Phalaris canariensis* L.) на свет, Ч. Дарвин и его сын Фрэнсис установили, что изгиб проростка происходит в случае поглощения света верхушкой колеоптиля. По их мнению, причиной ростового изгиба (при одностороннем освещении) является «некоторый стимул, который перемещается из верхней части колеоптиля в нижнюю» (Дарвин, 1941).

Во второй половине XIX века под влиянием бурно развивающейся электрофизиологии животных (Гальвани, Вольта, 1937) были проведены первые исследования электрических явлений, сопровождающих возникновение и распространение возбуждения у высших растений. Стимулом к проведению подобных исследований послужило изучение Ч. Дарвином насекомоядных растений – росянки и венериной мухоловки. Ему всегда доставляло большое удовлетворение, отмечает Н. Г. Холодный (1882 – 1953), возможность «поднять растение на высшую ступень в системе живых существ». В одном из своих писем к известному американскому ботанику Аза Грею (1810 - 1888), Ч. Дарвин, упоминая о росянке (Drosera), говорит, что это «удивительное растение или, скорее даже, очень умное животное» (Дарвин, 1948). Он начал свои исследования над насекомоядными растениями с наблюдений в природе над росянкой летом 1860 г. Только спустя 15 лет, когда накопленные им данные частично уже были подтверждены другими исследователями, Ч. Дарвин подвел итоги всей своей многолетней работе в книге «Insectivorous Plants» (1875). «Промедление в

этом случае, как и при работе над всеми другими моими книгами» — пишет он в своей «Автобиографии» (Дарвин, 1959) — «было для меня большим преимуществом, так как по истечении, столь большого промежутка времени человек может почти так же хорошо критиковать свою собственную работу, как и чью-нибудь чужую».

Основателями электрофизиологии растений являются Д. С. Бэрдон-Сандерсон (1828 -1905), Г. Мунк (1839 – 1912), Н. Ф. Леваковский (1833 – 1896). Ч. Дарвин отмечал: «Д-р Бэрдон Сандерсон прочел в Королевском институте лекцию (напечатанную в «Nature» 14 июня 1874 года), где в первый раз было вкратце упомянуто о моих наблюдениях способнонал стью Drosera и Dionaea к стоящему пищеварению» (Дарвин, 1948). Поэтому неудиви-



**Рис. 1.** Гунар Иван Исидорович (30.07.1906 – 2.03.1984)

тельно, что первые электрофизиологические исследования проводились преимущественно на насекомоядных или локомоторных растениях: венериной мухоловке и мимозе (Леваковский, 1867; Опритов и др., 1991).

В 1960 — 1970-е годы было выявлено существование ПД у обычных растений, не обладающим локомоторной активностью. Существенный вклад в это открытие внесли исследования И. И. Гунара (рис. 1) и его учеников (Гунар, 1953; Гунар, Синюхин, 1962). В 1964 г. под его руководством в СССР был осуществлен перевод и издание избранных произведений по раздражимости растений Д. Ч. Боса (1858 1937). В серии электрофизиологических исследований, осуществленных им (Бос, 1964), впервые было установлено, что существует специальный канал проведения возбуждения, локализованный в проводящих пучках — клетках наружной и внутренней флоэмы.

# Гипотезы интеграции органов растений

Существующие в настоящее время гипотезы интеграции можно разделить на две основные парадигмы:

1. Растения не являются организмами, и могут быть определены «как многоклеточные зукариотные системы». Согласно Ю. В. Гамалею (1997), «тело растений слабо дифференцировано, возможность его вегетативного размножения любой частью и практически в любом возрасте подтверждает отсутствие дифференциации и специализации органов и тканей в сравнимой мере с животными». В этом случае отсутствует необходимость в наличии у растений особой, специализированной нервной системы. Рассматриваемая парадигма основывается преимущественно на данных электронной, конфокальной микроскопии.



Рис. 2. Схема системы интеграции у вегетирующего высшего растения:  $\mu_{\kappa}$  — цитокинины (Полевой, 2001)

2. Растение определяется как организм, в котором выделяют один или несколько командных центров интеграции. Эта парадигма представлена несколькими гипотезами, в которых такими центрами рассматриваются апикальные меристемы побега и корня (Полевой, 1975), зона перехода от побега К (Зубкус, 1979), зона перехода (transition-zone) корня (Baluška et а1., 2004), узлы стебля (Степанов, Головинская, 2001).

Одной из первых организменных концепций интеграции органов растения явилась гипотеза В. В. Полевого (1975, 1981) о доминирующих центрах (центрах управления), в качестве которых выступают апексы побега и корня, контролирующие все процес-

сы на уровне клетки, тканей и органов (рис. 2). Предполагается (Полевой, 2001), что «интегрирующая функция доминирующих центров осуществляется путем формирования полярности, канализированных связей, регуляторных контуров и осцилляции».

Важнейшую роль в обеспечении интеграции органов растения играют регуляторные контуры (Полевой, 2001), компонентами которых

являются: 1) сенсорные зоны; 2) ткани, осуществляющие дальний транспорт эндогенных сигналов (каналы связи), 3) эффекторные ткани и органы; 4) обратные связи. В определенной степени данная концепция явилась реанимацией взглядов Ч. Дарвина (1809 – 1882) на особую роль апикальной меристемы. В частности им отмечалось (Дарвин, 1941), что « ... кончик корешка, наделенный способностью направлять движения соседних частей, действует подобно мозгу одного из низших животных, находящемуся в переднем конце тела, воспринимающему впечатления от органов чувств и дающему направление различным движениям».

Другая концепция интеграции органов растения предложена О. П. Зубкус (1979). Электрофизиологические исследования особенностей генерации и распространения электрических импульсов в разных частях побега и корневой системы различных обычных, не локомоторных видов растений показало, что возцентром интеграции можным



**Рис. 3.** Элементы системы регуляции гомеостаза растения (Зубкус, 1979)

является зона перехода между побегом и корнем. Принимая во внимание работу Н. Винер (1968), ею было сформулировано предположение (Зубкус, 1979), что система интеграции органов растений имеет общие принципы с животным организмом. Обязательными компонентами подобной системы являются шесть элементов: рецепторы, эфферентные пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы, афферентные пути проведения возбуждения, исполнительные элементы (эффекторы) и элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами (рис. 3).

Дополнительным импульсом к определению возможной нервной системы растений явилось создание в 2005 г. научного общества нейробиологов растений, инициаторами которого выступили Stefano Mancuso (Флорентийский университет) и Frantisek Baluska (Институт клеточной и молекулярной ботаники Боннского университета) (рис. 4). Основными целями общества являются: выявление структуры действующих в высших растениях информационных сетей, изучение про-

цессов передачи импульсов и механизмов преобразования и обработки информации (Baluška et al.,2005; Baluška, Mancuso, 2009).



Рис. 4. Стефано Манкузо, профессор Флорентийского университета, Италия

Несмотря на существующие критические замечания относительно методики отдельных исследований и их интерпретации со стороны инициаторов общества нейробиологов, следует, на наш взгляд, признать плодотворность привлечения внимания физиологов растений к проблемам поведения и сигналинга растения. Этим целям соответствовало проведение в июне 2016 г. в г. Санкт-Петербурге 4-го международного симпозиума (Proceedings of Fourth International Symposium on Plant Signaling and Behavior, 2016).

При всей убедительности и насыщенности фактами существующих

гипотез об основах интеграции органов растения вне поля зрения исследователей остался значительный массив данных, позволяющих представить другую концепцию интеграции на различных этапах онтогенеза растения.

# Гипотеза множественности автономных блоков побега растения

Прежде всего, следует обратить внимание на фитомерный принцип организации структуры побега растения, где каждый из фитомеров состоит из нескольких элементов — узла, междоузлия, листа и боковой почки; к элементам фитомера можно отнести и придаточные корни, хорошо выраженные у некоторых растений (Шафранова, 1980). Представление об организмах, составленных из повторных стандартных блоков, содержащих области деления клетки, ранее было развито У. Бэтсоном (1861 — 1926). У высших растений повторный блок (модуль) определяется как фитомер, соответствуя модели «стебель-лист», предложенной R. Rutishauser, R. Sattler (1985). Фитомер имеет фундаментальное значение в развитии растения (Forster et al., 2007). Образование фитомеров осуществляется за счет деятельности конуса нарастания побега (Abbe, Pinney, 1951; Williams, 1975), в цитогистологиче-

ских зонах которого происходит деление клеток и вычленение в ходе соответствующих пластохронов фитомеров (Williams, 1975; Kwiatkowska, 2004).

Последующий рост и развитие каждого фитомера осуществляется относительно скоординировано с ростом и развитием конуса нарастания побега, морфогенезом других новообразованных фитомеров (Степанов и др., 2005; Nakajima, Benfey, 2002). Поэтому, второе, на что следует обратить внимание при разработке концепции интеграции органов растения, это возрастное различие фитомеров в процессе его роста и развития.

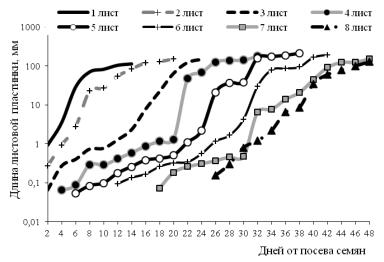


Рис. 5. Рост листовых пластинок яровой пшеницы Саратовская 36

При изучении морфогенеза одного из элементов фитомеров, в частности листьев яровой мягкой пшеницы (Степанов и др., 2001) были выявлены следующие особенности:

1. С момента прорастания зародыша зерновки некоторое время, специфичное для каждого из листьев, рост идет более медленными темпами. Эта тенденция прослеживается до тех пор, пока примордий листа не достигнет длины примерно 1 мм, что соответствует завершению лаг-фазы роста (рис. 5). Одной из возможных причин подобной

тенденции является дифференциация определенного числа проводящих пучков листа за этот период и завершение фазы апикального роста листа. Другой возможной причиной может быть доминирование процесса компартментализации некоторых структур клеток, определяющего динамику роста многоклеточной системы. В частности, показано (Асланиди и др., 1996), что размеры всех функциональных компартментов (как дифференцированных, так и пролифирирующих) у самых различных организмов практически одинаковы и определяются величиной порядка 1 мм. Эта величина отражает расстояние, на котором эффективны не только электрические взаимодействия, но также и энергетическая кооперация между клетками посредством ионных потоков через проницаемые контакты.

- 2. Завершение роста первого листа совпадает по времени с ускорением роста третьего листа, второго листа ускорением роста четвертого листа и т.д., что можно определить как эстафетный принцип роста листьев. В его основе, вероятно, лежит специфика развития проводящих тканей (флоэмы и ксилемы). В частности, анатомические исследования показали (Patrick, 1972), что проводящая система одного из листьев, например, первого листа непосредственно «входит» в аналогичную систему второго и третьего листьев, тогда как объединение с другими листьями происходит при участии особого типа проводящих пучков узлов побега пшеницы, т.е. опосредованно.
- 3. В случае удаления пластинки 1-го листа происходит изменение скорости роста других листьев, роста и развития конуса нарастания побега (Щеглова, Степанов, 2003).

На основании исследования последовательности заложения конусом нарастания и развития отдельных элементов фитомеров побега пшеницы, можно предположить, что каждый из фитомеров является относительно автономной системой. В процессе инициации и развития элементов фитомеров (узла, междоузлия, листа, почки, корня), формируются элементы системы управления — рецепторы, пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы исполнительные элементы (эффекторы) и элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами. Степень автономности фитомеров, по нашему мнению, определяется наличием и степенью зрелости компонентов системы управления (рис. 6).

В онтогенезе растения степень их относительной автономности будет постепенно изменяться – от полной зависимости от ранее диф-

ференцированных фитомеров, и в этом случае они выступают как акцепторные элементы донорноакцепторной системы (Мокроносов, Холодова, 1990; Нат Вуипд-Kook, Lucas, 2014), до почти полной независимости от них. что объясняет отсутствие обмена ассимилятами между зрелыми фитомерами (Гамалей, 1997; Полевой, 2001). Вызывает сомнение признание за апикальными меристемами побега и корня роли доминирующих центров, контролирующих многие физиологические процессы в дифференцированных клетках, тканях и органах растения. Парадоксальна ситуация контроля физиологии зрелых клеток и органов растения клетками меристематическими, находящихся на разных стадиях дифференциации. Более



Рис. 6. Модель системы интеграции фитомеров растения. Каждый из фитомеров побега представляет модуль, регулируемый 6-ю элементами: рецепторы, афферентные и эфферентные пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы, эффекторы, элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами. В онтогенезе растения степень автономности фитомеров определяется зрелостью её 6-и элементов.

вероятна взаимозависимость меристематических и дифференцированных клеток, где большая регулирующая функция принадлежит всё же зрелым клеткам. Все меристематические ткани, на наш взгляд, следует рассматривать как исключительно исполнительные, эффекторные элементы системы интеграции растения (Степанов, 2008).

Изучение последовательности развития элементов отдельных фитомеров (узел → лист → междоузлие → почка → корни) позволяет считать, что центральные регулирующие элементы, как наиболее важные элементы системы интеграции, расположены в узле стебля пшеницы, где объединяются проводящие пучки смежных фитомеров. Исходя из особенностей образования и развития фитомеров разных видов растений (Серебрякова, 1971; Хохряков, 1982; Мазуренко, Хохряков,

1991) следует предположить, что системы интеграции органов для однодольных, у которых, как правило, отсутствует камбий, и двудольных растений имеют свою специфику. Однодольным растениям свойственен блочный принцип интеграции вдоль продольной оси побега, для двудольных — блочной и сетевой (радиальной) интеграции. Наиболее выражен блочно-сетевой принцип интеграции, вероятно, у древесных форм двудольных растений, построенный на совокупности нескольких фитомеров и цилиндромеров (Мазуренко, Хохряков, 1991), образованных камбием.

В настоящее время в качестве тканей, по которым распространяются потенциалы действия в побеге растений, рассматриваются клетки флоэмы, в частности ситовидные трубки (Volkov, 2000). Однако следует учитывать, что их основная функция заключается в транспорте ассимилятов, а клеточные стенки незначительны по толщине. Наиболее предпочтительно, на наш взгляд, рассматривать в качестве центральных регулирующих элементов (см. рис. 6), обеспечивающих хранение, переработку и передачу информации, клетки склеренхимы (волокна и склереиды), отличающихся от других клеток растения хорошо развитой клеточной стенкой (Эверт, 2015; Gorshkova et al., 2012). Укоренившееся представление об этой ткани, как только механической (Haberlandt, 1884), следует подвергнуть ревизии.

# Тайны склеренхимы

Понятие склеренхима является одним из наименее определенных в анатомии растений (Яценко-Хмелевский, 1961). Оно введено в анатомию растений Меттениусом (Mettenius, цит. по Де Бари, 1877) и образовано от греческих слов «склеро» — жесткий и «енхима» — влитое, разлитое. Словообразованием подчеркивается прочность оболочек клеток склеренхимы. Представление о только механической, опорной роли склеренхимы, укоренившееся в анатомии растений, основывается на классических работах Г. Габерландта и С. Швенденера (Haberlandt, 1884), проведенных в конце XIX столетия.

Некоторые исследователи предполагали другую роль склеренхимы в теле растения и высказывали по поводу опорной функции склеренхимы ряд критических суждений. По мнению И. П. Бородина (1938), не все клетки склеренхимы, встречающиеся в стебле, служат непременно для придания ему крепости; некоторые из них имеют более специальное значение. Им же (Бородин, 1938) отмечалось: «... едва

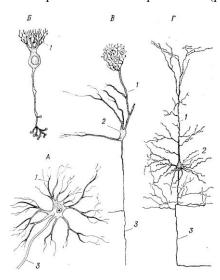
ли, впрочем, главное назначение толстостенного луба — способствовать крепости всего стебля, эта задача возложена обыкновенно на древесину». Аналогично высказывался и В. Г. Александров (1966), подчеркивавший, что « ... механический принцип объясняет лишь одну сторону функционирования системы механических тканей. Только с этих позиций трудно объяснить, например, значение незначительного по толщине кольца лубяных волокон в древесном стволе с его солидной древесиной». В. Ф. Раздорский (1949), наиболее 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.

По С. Швенденеру (цит. по Де Бари, 1877) склеренхима, кроме специфической механической функции, возможно, участвует отчасти в транспорте воды. Некоторые типы клеток склеренхимы у *Nymphaea* и *Nuphar* выполняют роль конденсаторов влаги (Schanderl, 1973). В ряде работ высказывается мнение, что склеренхима кроме обычных механических функций, возможно, выполняет запасающую роль (Эзау, 1980; Vietez, 1975). Отдельные клетки склеренхимы, вероятно, могут функционировать как оптические волокна, способствуя распространению света в мезофилле толстых и склерифицированных листьев (Karabcurniotis et al., 1994).

Склеренхима имеется почти у всех высших растений: у мхов, плаунов, хвощей, голосеменных и покрытосеменных (Де Бари, 1877; Раздорский, 1949; Эсау, 1969). Хорошо выраженные прозенхимные клетки с толстыми оболочками, подобные склеренхимным клеткам высших растений, отмечены также в сердцевине слоевища у отдельных представителей бурых водорослей (Голлербах, 1977). Лучше изучены в этом плане голосеменные и покрытосеменные растения. Склеренхима наблюдается во всех органах растения: листьях, стебле, корне, цветках, плодах (Эзау, 1980).

Склеренхимные клетки отличаются большим разнообразием по форме. Наличие множества систем, предложенных для классификации клеток склеренхимы, позволяет утверждать, по мнению К. Эсау (1969), об отсутствии точного критерия для их разграничения. 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* (Эсау, 1969). Многие склеренхимные клетки по форме очень похожи на нейроны животных организмов (рис. 7).



**Рис. 7.** Морфология нейронов:  $A - \Gamma$  – типы нейронов; I –дендриты; 2 – тело клетки; 3 – аксон (Куффлер, Николс, 1979)

Представления относительвнутреннего содержимого склеренхимных клеток отличаются значительным разнообрази-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 коегде 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 функционируют протопласта, как мертвые пассивные образо-

вания (Де Бари, 1877; Имс, Мак Даниэльс, 1935; Эсау, 1969).

Однако представление о клетках склеренхимы, как мертвых пассивных образованиях во взрослом состоянии, разделялось не всеми исследователями (Бородин, 1938; Раздорский, 1949). В настоящее время во многих работах установлено наличие живого протопласта в клетках склеренхимы (Dumbroff, Elmore, 1977; Jurzitza, 1988; Эверт, 2015). Присутствие сильных перетяжек, вздутий и сужений в длинных лубяных волокнах было отмечено ещё в ранних исследованиях

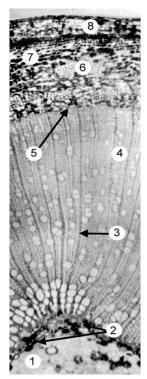
(Де Бари, 1877), однако, значение этого факта до сих пор не получило своего объяснения.

Многие исследователи указывают на наличие септ, утолщений или перегородок в волокнах склеренхимы (Эзау, 1980). В цитоплазме клеток склеренхимы различных видов растений установлено наличие одного или нескольких (более 10) 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 (Снегирева и др., 2010; Lev-Yadun, 2010). Плазмалемма в волокнах склеренхимы часто отходит от оболочки и имеет неправильный контур, в периплазматическом пространстве можно наблюдать скопление пузырьков и трубочек, сходных по диаметру с микротрубочками, но искривленных. Гиалоплазма волокон склеренхимы в одних участках выглядит плотной, в других — прозрачной (Данилова, 1980). В некоторых клетках склеренхимы обнаружены кристаллы, содержащие кремний или кальций (Parameswaran, Schltze, 1974; Jalan, 1985).

Характерной особенностью склеренхимных клеток является очень сильное развитие многослойной клеточной стенки у отдельных их типов. Одним из интереснейших свойств, наблюдаемых в процессе роста вторичной клеточной стенки первичных флоэмных волокон, является то, что эта стенка не сцементирована с первичной клеточной стенкой. Последовательные слои её также не связаны друг с другом, по крайней мере, до тех пор, пока не заканчивается процесс окончательного формирования клетки (Эсау, 1969). В клеточной 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 (Рагамезwaran, Liese, 1977; Barnett, 1987). В поровых каналах можно обнаружить присутствие митохондрий, липидных капель и мелких вакуолей (Данилова, 1980).

Рост клеток склеренхимы обычно происходит интрузивно и независимо от роста других клеток (Эсау, 1969). Интрузивный рост растительных клеток отчасти напоминает рост аксонов и дендритов животных (Lev-Yadun, 2001). Причины и механизмы, вызывающие разрастание склереид и волокон склеренхимы, до настоящего времени плохо изучены.

#### С. А. Степанов



Исследование интрузивного роста первичных флоэмных волокон льна-долгунца (Linum usitatissimum L.) показало, что на стадии координированного роста в клеточных стенках между волокнами и между волокнами и паренхимой имеются плазмодесмы. На стадии интрузивного роста в хлоропластах сильнее развита система гран, чем при координированном росте; появляются крахмальные зерна. В цитоплазме наблюдаются скопления митохондрий и активный шероховатый эндоплазматический ретикулум. Однако самой особенностью отличительной интрузивно растущих волокон является существенное возрастание числа ядер - до 77 шт. в одной клетке, что не имеет аналогов среди других типов клеток вегетативных органов растений (Снегирёва и др., 2010).

В сериях экспериментов с использованием методов культивирования *in vitro* и ЯМР было обнаружено (Снегирёва и др., 2010), что механическое повреждение части интрузивно растущих волокон останавливает интрузивное удлинение волокон, удаленных от места повреждения. Предполагается (Снегирёва и др., 2006), что должна существовать биоэлектрическая составляющая сигнальных систем в координации развития растительных волокон.

# Склеренхима древесного растения *Populus* nervirubens Alb.

Представляющие интерес особенности анатомии клеток склеренхимы выявлены нами при изучении одного из видов тополей (*Populus nervirubens* Alb.). Для анатомических

исследований использовали однолетние и семилетние образцы ствола *P. nervirubens* Alb., произрастающего на территории Ботанического

сада Саратовского университета. Для фиксации объектов, взятых в феврале и марте, использовали фиксатор Навашина (Прозина, 1960), в состав которого входит хромовая кислота. Время фиксации состав-

ляло 24 часа, после чего осуществлялось промывание образцов в проточной воде. В дальнейшем объекты готовились для резки на микротоме (Дженсен, 1965). Срезы окрашивались гематоксилином по Гейденгайну, широко используемым для получения обзорной гистологической окраски различных тканей и выявления внутриклеточных структур (Прокопьев, 2016).

Для Populus nervirubens L. характерна типичная для древесного двудольного растения организация стебля побега. В центральной части стебля наблюдается хорошо выраженная сердцевина, отграниченная от ксилемы перимедулярной зоной (Степанов, 2016). Камбий разделяет ксилему от коровой части стебля, где различают участки проводящей и не проводящей флоэмы, коровую паренхиму, колленхиму и покровные ткани (рис. 8).

На поперечных срезах зона флоэма наблюдается как последовательное чередование полос мягкого и твёрдого луба, пересекаемых клетками лучевой паренхимы, в которых имеется хорошо выраженное ядро и цитоплазма, интенсивно окрашиваемая гема-

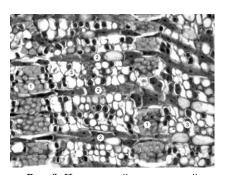
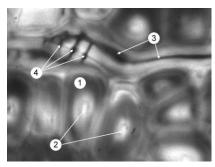


Рис. 9. Поперечный срез коровой части ствола тополя:

1 – волокна склеренхимы (твёрдый луб); 2 – лучевая паренхима;

3 – флоэма (мягкий луб) (увеличение × 200)



**Рис. 10.** Поперечный срез волокон склеренхимы:

I – клеточная стенка; 2 – цитоплазма волокна; 3 – склерифицированная клетка лучевой паренхимы;
 4 – контакты между смежными клетками (увеличение × 1000)

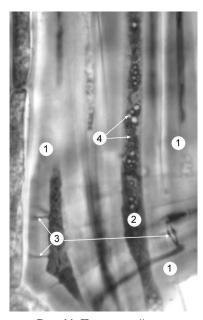


Рис. 11. Продольный срез волокон склеренхимы: 
1 — клеточная стенка; 2 — цитоплазма волокна; 3 — контакты между смежными волокнами; 4 — светлые и темные участки цитоплазмы волокна (увеличение × 1000)

токсилином по Гейденгайну. Мягкий луб в коре побега Populus nervirubens L. представлен ситовидными трубками, клеткамиспутниками, клетками флоэмной паренхимы – лучевой и осевой, клетками кристаллоносной паренхимы, твёрдый луб – флоэмными волокнами и склереидами (рис. 9). Число полос твёрдого луба во флоэме стебля однолетних образцов тополя составляло от 2 до 3 шт. по направлению от камбия к перидерме, отмечены небольшие группы склереид, некоторые из которых находились в контакте с волокнами флоэмы. Во флоэме ствола семилетних образцов тополя число полос твердого луба в направлении от камбия к ритидому достигало 17 – 19 шт., что позволяет считать, что ежегодно одновременно с клетками мягкого луба образуется 2 – 3 кольца слоёв твёрдого луба.

Флоэмные волокна на поперечном срезе ствола тополя располагаются группами с различным числом отдельных волокон в каждой из

них. Ширина отдельных волокон на поперечном срезе может отличаться по осям клетки. Между ними на отдельных участках среза наблюдались волокнистые склереиды с хорошо выраженными контактами смежных клеток (рис. 10). Возможно, подобные клетки дифференцируются из клеток флоэмной паренхимы или же непосредственно из клеток лучевого камбия.

В клеточной стенке флоэмного волокна на поперечном срезе установлено наличие нескольких слоёв, причём более светлый слой находиться ближе к центру волокна (рис. 10). На продольных срезах

стебля выявлено, что отдельные волокна склеренхимы располагаются

со смещением относительно друг друга вдоль оси стебля.

К специфическим особенностям флоэмных волокон можно отнести следующее: 1. Наличие мелких или крупных пор, расположенных под косым или прямым углом к продольной оси волокна. Поры могут отмечаться небольшими группами или единично. 2. Присутствие цитоплазмы, в которой можно наблюдать светлые и темные участки, вакуоли. 3. Наличие рядом с волокнами, как правило, по периферии групп волокон, клеток кристаллоносной паренхимы, содержащих кристаллы, возможно. оксалата кальция (рис. 11, 12). Каждая клетка кристаллоносной паренхимы разделена на две камеры, в одной из которой находится цитоплазменный отросток из прилегающего флоэмного волокна, в другой камере - непосредственно кристалл (рис. 12).

Во флоэме ствола семилетних образцов тополя наблюдаются большие группы склереид, число которых возрастает к периферии ствола. К специфическим особенностям склереид можно отнести следующее: 1. Разнообразие формы склереид. 2. Присутствие цитоплазмы,

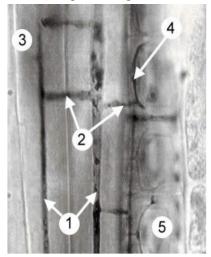


Рис. 12. Флоэмные волокна: 1 — цитоплазма, 2 — поры клеточной стенки, 3 — клеточная стенка; 4 — цитоплазменный тяж в клетке кристаллоносной паренхимы, 5 — кристалл (увеличение × 900)

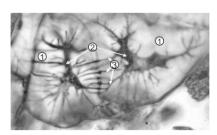


Рис. 13. Склереиды коровой части ствола тополя: I — клеточная стенка; 2 — тело клетки; 3 — отростки клеток (увеличение  $\times$  1000)

в которой можно наблюдать светлые и темные участки, вакуоли и обязательно ядро. 3. Слоистая клеточная стенка, обычно окрашенная в желтый цвет. 4. Наличие большого числа пор. 5. Образование расширений пор в месте соединения цитоплазмы смежных склереид; по своей форме эти участки склереид имеют сходство с синапсами нейронов. 6. Наличие рядом с склереидами клеток кристаллоносной паренхимы (рис. 13). Отмечено наличие склереид также в коровой паренхиме, колленхиме и ритидоме.

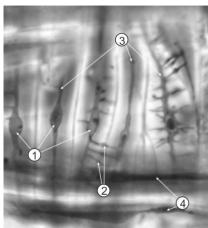


Рис. 14. Различные типы клеток склеренхимы на продольном срезе твёрдого луба:

1 — тело клетки, 2 — контакты между смежными клетками,

3 — отростки клеток, 4 — волокна (увеличение × 1000)

Ha серии продольных срезов твёрдого луба, в зоне пересечения флоэмных волокон с клетками флоэмного наблюдались нами впервые группы волокнистых склереид, имеющих хорошо выраженное расширение участка цитоплазмы, названное нами телом клетки, и длинные короткие отростки. В клетки всегла отмечалось наличие одного ядра. Волокнистые склереиды имели многочисленные контакты друг флоэмными другом волокнами (рис. 14). Ещё большее разнообразие волокнистых склереид нами наблюлалось на продольных срезах флоэмы тополя в зоне объединения флоэмных волокон

и склереид. Некоторые волокнистые склереиды имели хорошо выраженное тело клетки, несколько длинных отростков, многочисленные короткие отростки (рис. 15). По своей форме они были аналогичны нейронам животных.

Волокна либриформа ксилемы *Populus nervirubens* L. имеют различную длину, клеточные стенки незначительно отличаются по толщине от других клеток ксилемы, но их апикальные концы могут быть

разветвлены, что указывает на интрузивный характер роста. В них хорошо выражена цитоплазма, ядра ланцетовидной формы, простые поры. В некоторых из них отмечены септы. Ксилемные волокна, как правило, расположены рядом с клетками лучевой паренхимы ксилемы, для которых характерно наличие крупных поровых полей и ядер различной формы — округлых и вытянутых, ланцетовидных.

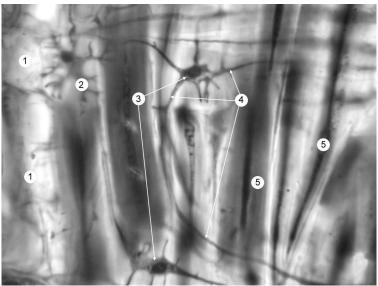


Рис. 15. Клетки склеренхимы на продольном срезе твёрдого луба: I – кристаллоносная паренхима, 2 – склереида, 3 – тело клеток, 4 – длинные отростки клетки, 5 – волокна (увеличение  $\times$  1000)

#### Заключение

В настоящее время интеграция клеток и тканей растений определяется преимущественно гормонами и различными видами электрической активности клеток. Эти компоненты физиологии растений включены в различные гипотезы и схемы интеграции, базирующихся на совокупности различных экспериментальных исследований. Тканью, ответственной за хранение, обработку и передачу информации в теле растения, возможно, является склеренхима, представленная различны-

#### С. А. Степанов

ми типами клеток. Однако прямым доказательством рассматривать клетки склеренхимы в качестве нервной системы растений может служить только открытие в них с помощью электрофизиологических методов распространяющихся электрических потенциалов — ПД и ВП. Для этого необходимо, прежде всего, преодолеть существующее предубеждение о преимущественно механической, опорной роли склеренхимы в теле растения.

## Список литературы

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

Асланиди К. Б., Вагадзе Д. М., Замятнин А. А., Пожарская Т. 3., Рочев Ю. А., Селезнева И. И., Цыганов М. А., Чайлахян Л. М. Компартментализация определяет динамику роста многоклеточной системы // Биологические мембраны. 1996. Т. 13, №3. С. 289 - 298.

Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980. 456 с.

Бородин И. П. Курс анатомии растений. М; Л.: Сельхозгиз, 1938. 312 с.

*Бос Д. Ч.* Избранные произведения по раздражимости растений. М.: Наука, 1964. Т. 1. 427 с.

*Бос Д. Ч.* Избранные произведения по раздражимости растений, М.: Наука, 1964. Т. 2. 395 с.

*Винер Н.* Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М.: Советское радио, 1968. 325 с.

*Гальвани Л., Вольта А.* Избранные работы о животном электричестве. М.; Л.: ОГИЗ Биомедгиз, 1937. 430 с.

*Гамалей Ю. В.* Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 819 - 846.

*Гунар И. И.* Проблема раздражимости растений и дальнейшее развитие физиологии растений // Известия ТСХА. 1953. Вып. 2. С. 3-26.

*Гунар И. И., Синюхин А. М.* Распространяющаяся волна возбуждения у высших растений // Докл. АН СССР. 1962. Т. 142, № 4. С. 954 – 956.

 $\Gamma$ элстон A., Девис  $\Pi$ ., Сэттер P. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 552 с.

*Дарвин Ч.* Сочинения. Т. 8. Лазящие растения. Движения растений. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 543 с.

*Дарвин Ч.* Сочинения. Том 7. Различные формы цветов. Насекомоядные растения. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.  $650\,$  с.

*Дарвин Ч.* Сочинения. Том 9. Записные книжки. Дневники. Воспоминания. Жизнь Эразма Дарвина. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 734 с.

 $\ensuremath{\textit{Де Бари A}}$ . Сравнительная анатомия вегетативных органов явнобрачных и папоротникообразных растений. СПб.: «Общ. Польза», 1877. 699 с.

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

Жизнь растений. Водоросли. Лишайники М., 1977. Т. 3. 487 с.

3убкус О. П. Особенности генерации электрических импульсов растениями // Известия Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. науки. Вып. 5/1. С. 120 – 124.

Иванов В. Б. Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.

*Имс А. Д., Мак Даниэльс Л. Г.* Введение в анатомию растений. М; Л.: Сельхозгиз, 1935. 332 с.

Кациельсон 3. С. Клеточная теория в её историческом развитии. Ленинград: МЕДГИЗ, 1963. 344 с.

Куффлер С., Николс Дж. От нейрона к мозгу. М.: Мир, 1979. 439 с.

*Леваковский Н. Ф.* О движении раздражимых органов растений: дис ... магистра Н. Леваковского. Харьков: Тип. И. Д. Гинзбурга, 1867. 98 с.

 $\mathit{Лотова}\ \mathit{Л}.\ \mathit{U}.$  Ботаника. Морфология и анатомия высших растений. М.: КомКнига, 2007. 512 с.

*Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 3. С. 409 - 421.

Медведев С. С. Физиология растений. СПб: БХВ-Петербург, 2012. 512 с.

Мокроносов А. Т., Холодова В. П. Донорно-акцепторные системы и формирование семян // Физиология семян. Душанбе: Дониш, 1990. С. 3 – 11.

*Опритов В. А., Пятыгин С. С., Ретивин В. Г.* Биоэлектрогенез у высших растений. М.: Наука, 1991. 216 с.

*Полевой В. В.* Регуляторные системы организмов // Вестник Ленингр. унта. 1975. № 15. С. 104 - 108.

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

Полевой В. В. Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 631 - 643.

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.

Пятыгин С. С. Распространяющиеся электрические сигналы в растениях // Цитология. 2008. Т. 50, № 2. С. 154 – 159.

*Раздорский В. Ф.* Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 357 с.

Снегирева А. В., Чернова Т. Е., Анисимов А. В., Воробьев В. Н., Горшкова Т. А. Биоэлектрическая составляющая сигнальных систем в координации развития растительных волокон // Сигнальные системы клеток растений: роль в адаптации и иммунитете: Сб. тез. Казань: Физтех Пресс, 2006. С. 207.

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.

#### С. А. Степанов

Степанов С. А., Головинская О. Н. Роль меристем и склеренхимы в гомеостазе растений // Изв. Сарат. гос. ун-та. Сер. Биология. Спецвыпуск. 2001. С. 137-142.

Степанов С. А., Коробко В. В., Щеглова Е. К. Метамерные особенности роста и развития листьев пшеницы // Вестн. Баш. ун-та. 2001. № 2 (1). С. 162 - 163.

Степанов С. А., Коробко В. В., Даштоян Ю. В. Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы // Изв. Сарат. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 33 – 36.

*Степанов С. А.* Проблема целостности растения на современном этапе развития биологии // Изв. Сарат. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2008. Т. 8, Вып. 2. С. 50 - 57.

*Степанов С. А.* Анатомия стебля побега *Populus nervirubens* Alb. // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. Том 14, вып. 2. С. 126 - 135.

*Хохряков А. П.* Уровни полимерации в эволюции растений // Известия АН СССР. Сер. Биология. 1982. № 5. С. 722 - 737.

*Шафранова Л. М.* О метамерности и метамерах у растений // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 3. С. 437 - 447.

*Щеглова Е. К., Степанов С. А.* Донорно-акцепторные отношения метамеров побега в онтогенезе пшеницы // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2003. Вып. 2. С. 274-280.

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., 1980. 218 с.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

 $\mathit{Яценко-Хмелевский}\ A.\ A.\$ Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. 282 с.

*Abbe E. C., Pinney B. O.* The growth of the shoot apex in maize: external features // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38, № 9. P. 251 – 258.

Baluška F., Volkmann D., Menzel D. Plant synapses: actin-based adhesion domains for cell-to-cell communication  $/\!/$  Trends Plant Sci. 2005. Vol. 10. P. 106-111.

*Baluška F., Mancuso S.* Plant neurobiology. From stimulus perception to adaptive behavior of plants, via integrated chemical and electrical signaling // Plant Signaling & Behavior. 2009. Vol. 4, N 6. P. 475 – 476.

Baluška F., Mancuso S., Volkmann D., Barlow P. W. Root apices as plant command centres: the unique 'brain-like' status of the root apex transition zone // Biologia. 2004. Vol. 59 (Suppl. 13). P. 9 – 17.

Barnett J. R. The development of fibretracheid pit membranes in Pyrus communis L. // JAWA Bull. 1987. Vol. 8, № 2. P. 134 – 142.

Bullock T. H., Bennett M. V. L., Johnston D., Josephson R., Marder E., Fields R. D. The Neuron Doctrine, Redux // Science. 2005. Vol. 310. P. 791 – 793.

*Creelman R. A., Mulletl J. E.* Oligosaccharins, Brassinolides, and Jasmonates: Nontraditional Regulators of Plant Growth, Development, and Gene Expression // The Plant Cell. 1997. Vol. 9. P. 1211 – 1223.

Czyzewicz N., Yue K., Beeckman T., Smet I. D. Message in a bottle: small signalling peptide outputs during growth and development // J. Exp. Bot. 2013. Vol. 64,  $N_2$  17. P. 5281 – 5296.

De Felipe J. From the connectome to the synaptome: an epic love story // Science. 2010. Vol. 330. P. 1198-1201.

*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.

Forster B. P., Franckowiak J. D., Lundqvist U., Lyon J., Pitkethly I., Thomas W. T. B. The Barley Phytomer // Ann. Bot. 2007. Vol. 100, № 4. P. 725 – 733.

*Golgi C.* The neuron doctrine – theory and facts. (Nobel prize lecture). <a href="http://nobelprize.org/nobel\_prizes/medicine/laureates/1906/golgi-lecture.html">http://nobelprize.org/nobel\_prizes/medicine/laureates/1906/golgi-lecture.html</a>>.

Gorshkova T., Brutch N., Chabbert B., Deyholos M., Hayashi T., Lev-Yadun S., Mellerowicz E. J., Morvan C., Neutelings G., Pilate G. Plant fiber formation: state of the art, recent and expected progress, and open questions // Critical Reviews in Plant Sciences. 2012. Vol.31, № 3. P. 201 − 228.

Haberlandt G. Physiological Plant Anatomy. London: Macmillan, 1914. 777 p.
 Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig: W. Engelmann, 1884. 679 s.

*Ham Byung-Kook, Lucas W. J.* The angiosperm phloem sieve tube system: a role in mediating traits important to modern agriculture // J. Exp. Bot. 2014. Vol. 65,  $N_2$  7. P. 1799 – 1816.

*Jalan S.* A new type of idioblast in *Schisandra grandiflora* //J. Indian Bot. Soc. 1985. Vol. 64, № 2-3. P. 195 - 197.

*Jurzitza G.* Sklerenchyma – nicht immer totes Gewebe // Mikrokosmos. 1988. Vol. 77, № 6. S. 168 - 170.

Karabcurniotis 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.

*Kende H.*, *Zeevaart J. A. D.* The Five «Classical» Plant Hormones // The Plant Cell. 1997. Vol. 9. P. 197 – 121.

Kwiatkowska D. Structural integration at the shoot apical meristem: models, measurements, and experiments // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. P. 1277 – 1293.

*Lev-Yadun S.* Plant fibers: initiation, growth, model plants, and open questions // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 3. С. 323 - 333.

#### С. А. Степанов

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

*Nakajima K., Benfey P. N.* Signaling In and Out: Control of Cell Division and Differentiation in the Shoot and Root // The Plant Cell. 2002. Vol. 14. P. 265 – 276.

*Parameswaran N., Liese W.* Structure of septate fibres in bamboo // Holzforsehung. 1977. Vol. 31, № 2. P. 55 – 57.

*Parameswaran N., Schltze R.* Fine structure of chambered Crystalliferous cells in the Bark of Acacia senegal // Z. Pflanzenphsiol. 1974. Vol. 71, № 1. S. 90 - 93.

*Patrick J. W.* Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // Austral. J. Bot. 1972. Vol. 20,  $N_2$  1. P. 65 – 78.

Proceedings of Fourth International Symposium on Plant Signaling and Behavior. Saint Petersburg: SINEL Co.Ltd., 2016. 208 p.

Ramón y Cajal S. The structure and connections of neurons. (Nobel prize lecture). http://nobelprize.org/nobel\_prizes/medicine/laureates/1906/cajal-lecture.pdf.

Rutishauser R, Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany // Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Planzengeographie. 1985. № 107. S. 415 – 455.

Schanderl H. Die physiologische Bedeutung der sog. "Sternhaare" in den Vertretern der Gattung Nymphaea and Nuphar // Z. Pflanzenphysiol. 1973. № 2. S. 166 – 172.

*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, N 1 – 2. P. 1 – 10.

*Volkov A. G.* Green plants: electrochemical interfaces // J. Electroanal. Chem. 2000. № 483. P. 150 – 156.

*Williams R. F.* The shoot apex and leaf growth: a study in quatitative biology. London; New York, Camb. Univ. Press., 1975. 256 p.