

О. В. Яковлева

О корреляции между наличием слизеобразующих клеток и некоторыми аспектами жизнедеятельности растений: факты и гипотезы

O. V. Yakovleva

On the correlation between occurrence of mucilage cells and plant functioning: evidences and propositions

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
olgayak1945@mail.ru

Всестороннее изучение слизиобразования у со- судистых растений дало возможность выявить корреляции между данными о слизиобразующих клетках, домациях, экстрафлоральных нектарниках, белоксодержащих пластидах, симбионтных грибах и бактериях, наличии в проводящей системе таких азотсодержащих соединений, как уреиды, цитруллин, аргинин, пролин. По результатам проведенных исследований сложилось представление, что отложения белка в пластидах в комплексе со слизиобразующими клетками свидетельствуют о взаимосвязи высших растений с азотфиксирующими микроорганизмами (бактериями и/или грибами). Эти микроорганизмы не обязательно являются микоризообразующими, они могут быть эндофитами, располагаться непосредственно на черешках, листьях и т. д. или находиться в особых образованиях — домациях, или экстрафлоральных нектарниках, или быть симбионтами насекомых, живущих на растении или посещающих их. Азотфиксирующие микроорганизмы у древесных двудольных чаще находятся на или в фитосинтезирующих органах (преимущественно листьях), у травянистых они связаны с репродуктивными органами (перикарпий, семенная кожура).

Ключевые слова: белоксодержащие пластиды, вегетативные органы, домации, микроорганизмы, репродуктивные органы, симбиоз, слизиобразующие клетки, экстрафлоральные нектарники, эндофиты.

Слизеобразующие клетки широко распространены в природе. Слизь имеется уже у водорослей и часто является единственным покровом клетки (Freu-Wyssling, 1976; Денисова, 1989). Ранее слизиобразующим клеткам уделялось значительное внимание, и не было ни одной сводки или учебника (де-Бари, 1877; Палладин, 1904; Haberlandt, 1924; Иванов, 1935; Имс, Мак Даниэльс, 1935; Бородин, 1938; Раздорский, 1949; Александров, 1954; Guttentberg, 1956; Küster, 1956), где о них не упоминалось бы. Относительно встречаемости слизиобразующих клеток накопилось много данных. Установлено, что виды, имеющие слизиобразующие клетки в эпидерме листьев, — преимущественно древесные растения, а в эпидерме семенной кожуры или перикарпия — травянистые (Radlkofer, 1875; Murbeck, 1919; Gregory, Vaas, 1989). Широкое распространение слизиобразующих клеток в рас-

тительном мире, приуроченность к определенным органам и тканям у представителей разных систематических групп свидетельствуют о большом биологическом значении явления слизиобразования.

Настоящее сообщение посвящено описанию результатов, полученных при выявлении взаимосвязи слизиобразующих клеток с разными структурами и явлениями.

Материалы и методика

Исследования проводили с использованием методов трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ): изучали строение белковых включений в пластидах, распределение этих пластид по органам и тканям растений, строение слизиобразующих клеток, наличие кремния в клеточных стенках и слизи вегетативных и репродуктивных органов и микроорганизмов. Для фиксации брали части разных органов растений у представителей разных семейств. Более подробно об исследованных видах и органах сообщено в статье о белковых включениях в пластидах (Яковлева и др., 2008). Материал фиксировали по общепринятой методике 3%-ным раствором глутаральдегида или формальглютаром и 2%-ным раствором четырехокси осмия. Обезвоживание проводили серией растворов ацетона возрастающих концентраций. Материал заключали в смесь аралдита и эпона. Выявление соединений кремния на ультратонких срезах проводили фтороводородной кислотой (HF) по методике E. F. Storer et al. (1965). Этот же метод позволил определить наличие в клеточных стеках веществ липидной природы. Фотографирование срезов проводили с помощью ТЭМ Tesla BS-500, Hitachi 600 и Libra 120.

Исходной концепцией при проведении исследований являлась следующая: виды с одинаковой структурой в одном органе и ткани должны иметь и другие черты сходства, например сходный тип метаболизма, основные черты которого могут выражаться в наличии тех или иных структур в растениях. На начальных этапах исследования под структурой мы понимали только слизиобразующие клетки. В дальнейшем понятие структуры расширилось, в него стали входить не только слизиобразующие клетки, а и все секреторные структуры, белоксодержащие пластиды, митохондрии,

микротела, домации, экстрафлоральные нектарники. Выявление взаимосвязи проводилось путем сопоставления данных о встречаемости слизепроизводящих клеток в листьях, семенной кожуре, перикарпии или завязи, о наличии белоксодержащих пластид в том или ином органе с литературными сведениями о распределении доматиев, экстрафлоральных нектарников, микроорганизмов, транспортных формах азота у растений. Создана база данных.

Результаты (факты) и обсуждение (гипотезы)

Слизепроизводящие клетки мы разделяем на слизевыводящие и слизесодержащие. К слизевыводящим относятся клетки, у которых слизь выводится за плазмалемму. У слизевыводящих клеток I типа слизь проходит за клеточную стенку и накапливается на ее поверхности или в межклетнике. Часто выделения таких клеток называют пектиновыми бородавками (Kisser, 1928; Potgieter, Wyk, 1992). У слизевыводящих клеток II типа (рис. 1, 4, 7; 2, 5; 3, 6) слизь остается в периплазматическом пространстве (между протопластом и клеточной стенкой). Основное различие между слизевыводящими клетками I и II типов заключается в проницаемости или непроницаемости их клеточных стенок для слизи. У клеток I типа клеточные стенки ничем не инкрустированы или в них находятся отдельные включения соединений кремния. У слизевыводящих клеток II типа клеточные стенки 1) изнутри укреплены субериновыми пластинками (например, *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco, *Annona cherimola* Mill.) или снаружи кутикулой (например, *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murray bis) Parl.); 2) пропитаны соединениями кремния в аморфной форме (*Sterculia nobilis* Sm. ex Rees, *Aesculus hippocastanum* L.) (Яковлева, 2002, 2003). К слизесодержащим относятся клетки, у которых слизь откладывается в вакуоли.

Слизевыводящие клетки встречаются во внутренних и покровных тканях разных органов. Клетки II типа во внутренних тканях представлены идиобластами, которые часто лишены цитоплазмы. Отложение слизи у идиобластов происходит по всему периметру протопласта. В покровных тканях клетки II типа разделены клеточной стенкой на 2 камеры, в одной из них сосредоточена цитоплазма, в другой — слизь (рис. 2, 5) (Яковлева, 1988, 1990, 1994, 1997, 2008; Быкова, Яковлева, 1991, 1996, 2002; Пясяцкене и др., 1991; Яковлева, Кравцова, 1999; Яковлева и др., 2002; Светлова, Яковлева, 2006). Часто такие клетки называют «клетками с ослизненными клеточными стенками» (Metcalfе, Chalk, 1979; Christodoulakis et al., 1990; Bredenkamp, 1999; Matthews, Endress, 2005). Достижением просвечивающей электронной микроскопии является установление того факта, что у подавляющего большинства видов секреция слизи — самостоятельное явление. Слизь производится аппаратом Гольджи нередко при участии эндоплазматического ретикулаума (Васильев, 1977; Baas, Gregory, 1985; Gregory, Baas, 1989; Яков-

лева, 1990; Bakker, 1992). В связи с этим клетки, содержащие слизь, правильнее называть не клетками с «ослизняющимися» клеточными стенками, а слизепроизводящими. Следует упомянуть еще и об «ослизняющихся» клетках в эпидерме семенной кожуре и плода. Слизь, которая также производится аппаратом Гольджи (Boesewinkel, 1980; Яковлева, Кравцова, 1999; Western et al., 2000), накапливается в полости этих клеток (рис. 1, 4, 7; 3, 6), а при смачивании семян водой наружная клеточная стенка разбухает, так как не содержит инкрустирующих веществ, и разрывается, и слизь из полости клетки выходит наружу (Яковлева и др., 2002; Светлова, Яковлева, 2010). Ослизнение клеточных стенок по моим наблюдениям встречается довольно редко (по крайней мере, в наземных органах покрытосеменных растений) (Яковлева, 2000a). Отложение слизи в основном происходит один раз за период развития органа, в котором находятся слизепроизводящие клетки.

На основе анализа полученных при выполнении настоящей работы данных внесены изменения в классификацию слизепроизводящих клеток, опубликованную нами ранее (Яковлева, 1988, 1990, 1991, 1994, 2000b). Эти изменения касаются разделения клеток на две группы: слизевыводящие и слизесодержащие. Ранее к слизевыводящим клеткам мы относили только те клетки, у которых слизь скапливалась на поверхности клеточных стенок или в межклетниках. Теперь к слизевыводящим мы относим клетки, у которых слизь выводится за пределы протопласта, слизевыводящие клетки I и II типа.

Основываясь на высказанной выше исходной концепции, изучение литературных источников показало следующее. У видов высших растений, имеющих слизепроизводящие клетки в листьях (Яковлева, 1989; Яковлева и др., 2008), преобладающими транспортными формами азота являются уреиды (аллантиин, аллантииновая кислота) и/или цитруллин, аргинин (Mothes, Engelbrecht, 1952; Bollard, 1957; Reuter, 1957; Mothes, 1961; Reinbothe, Mothes, 1962). При проведении этих сопоставлений слизепроизводящие клетки были обнаружены впервые у ряда видов (например, *Ailanthus glandulosa* Desf., *Pyracantha crenulata* (D. Don) M. Roem., *Alectryon exelsum* Gaert., *Aesculus indicus* (Coleb.) Wall., *Sophora japonica* L.).

Нами обнаружено также, что у видов с вышеназванными транспортными формами азота часто встречаются белоксодержащие пластиды. У видов с уреидами преобладают пластиды с гомогенными (рис. 3, 3–5) белковыми включениями, а у видов с цитруллином, аргинином — пластиды с кристаллическими (рис. 1, 1–3, 5, 6; 2, 3, 4) белковыми включениями (Яковлева и др., 2008). Считается, что уреиды встречаются у растений, вступающих в симбиотические связи с азотфиксирующими бактериями *Rhizobium* и грибами, производящими эти вещества, а цитруллин и аргинин — с *Frankia* (Брей, 1986). Именно микроорганизмы (бактерии и грибы) продуцируют вышеназванные вещества и поставляют их в транспортную систему растений.

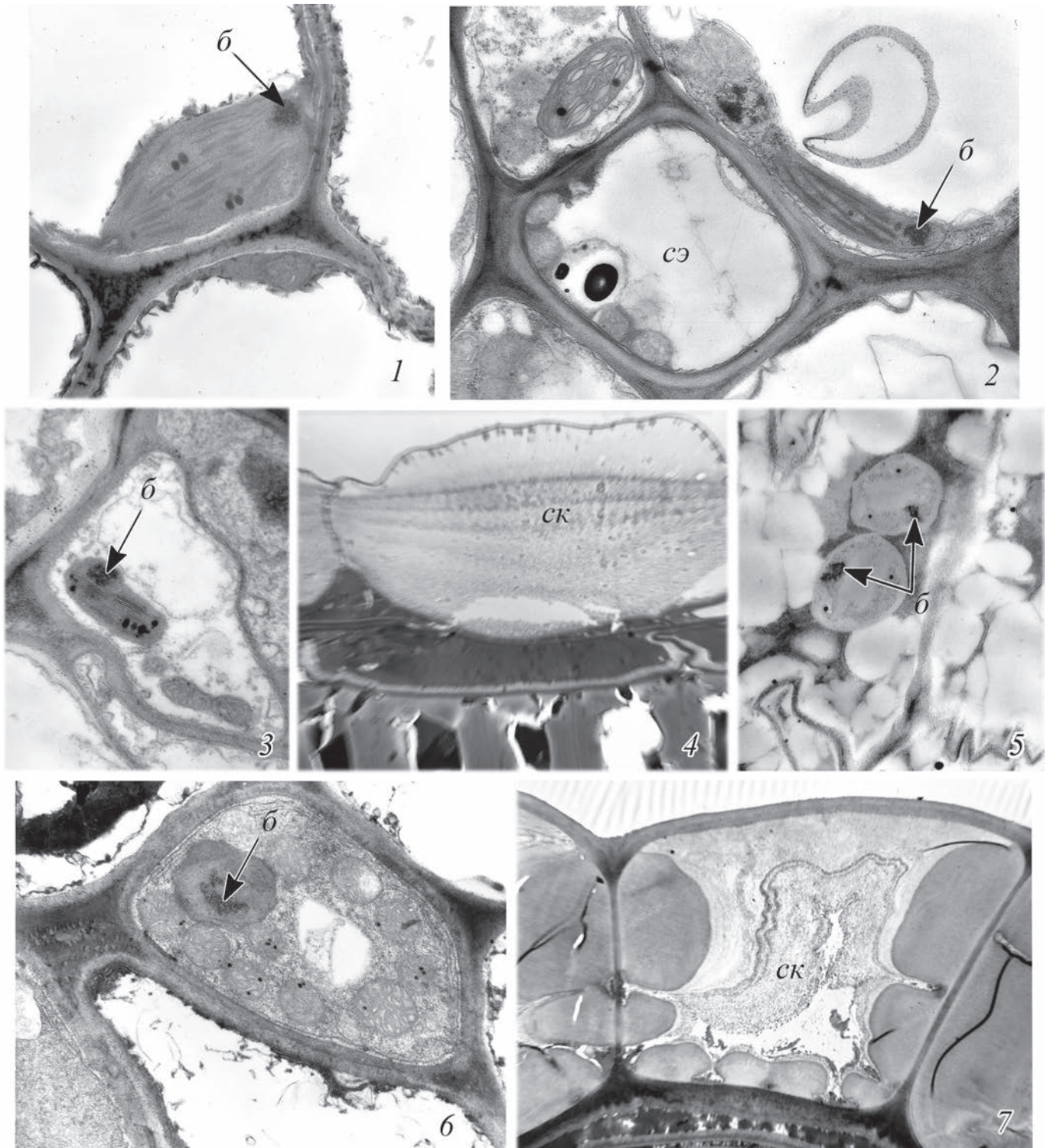


Рис. 1. Белоксодержащие пластиды и слизеобразующие клетки *Linum* и *Vaccinium*.

1–3 — кристаллический белок в пластидах клеток флоэмных групп стебля (1) и плодоножки (2, 3) *Linum austriacum*; 4 — слизеобразующая клетка экзотесты *L. austriacum*; 5 — кристаллический белок в пластидах зародыша *L. austriacum*; 6 — кристаллический белок в пластиде клетки флоэмной группы плодоножки *Vaccinium uliginosum*; 7 — слизеобразующая клетка экзотесты *V. uliginosum*. Обозначения: б — белок, г — гифа гриба, м — микроорганизмы, с — слизь, СК — слизеобразующая клетка, сэ — ситовидный элемент. Все фотографии выполнены с применением ТЭМ.

Установлено, что у одних видов слизеобразующие клетки и белоксодержащие пластиды находятся в верхней эпидерме листьев (представители семейств *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Violaceae*, *Salicaceae* — *Salix*, *Tiliaceae* и др.). У других видов слизеобразующие клетки находятся в

верхней эпидерме, а белоксодержащие пластиды в клетках околососудистой паренхимы этих же листьев (*Rosaceae* — *Sorbus*, *Fabaceae*, *Aceraceae*, *Linaceae*), черешков (*Ericaceae*, *Aceraceae*, *Hippocastanaceae*) или стеблей (*Fagaceae*, *Tiliaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Rhamnaceae*). Во всех перечисленных случаях белок-

содержащие пластиды и слизеобразующие клетки находятся в тканях, связанных с ксилемной частью пучка. Если слизеобразующие клетки находятся в семенах в экзотесте, то белоксодержащие пластиды находятся в паренхимных клетках флоэмной группы проводящего пучка листа (*Tiliaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Rhamnaceae*, *Theaceae*, *Brassicaceae*, *Sterculiaceae*, *Rosaceae*, *Linaceae*, *Aquifoliaceae*, *Solanaceae*, *Scrophulariaceae*, *Plantaginaceae*) или цветоноса (*Ericaceae*, *Brassicaceae*). Например, у видов рода *Linum* в экзотесте имеются слизеобразующие клетки (Светлова, Яковлева, 2006). Белоксодержащие пластиды встречаются у *Linum flavum* L., *L. austriacum* DC. и *L. perenne* L. во флоэмной группе листа, побега и цветоноса (рис. 1, 1–4). У *L. austriacum* такие пластиды имеются во флоэмной группе листа, побега и цветоноса, а в листе — и в клетках ксилемной группы; слизеобразующие клетки находятся как в семенной кожуре, так и в эпидерме листа (Яковлева et al., 2006; Яковлева и др., 2008; Светлова, Яковлева, 2010). У этого же вида белоксодержащие пластиды обнаружены в клетках зародыша (рис. 1, 5). У видов *Vaccinium* (рис. 1, 6, 7) и *Oxycoccus* со слизеобразующими клетками в экзотесте белоксодержащие пластиды были обнаружены в паренхимных клетках флоэмной группы листа и цветоноса (Яковлев, Яковлева, 2005).

Таким образом, сопоставление полученных данных показало, что у видов со слизеобразующими клетками в верхней эпидерме листьев (Solereider, 1899; Яковлева, 1988; Gregory, Baas, 1989; Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева и др., 2008) белоксодержащие пластиды находятся в паренхимных клетках ксилемной группы листа, черешка или стебля (Яковлева и др., 2008). У видов со слизеобразующими клетками в семенах, а именно в экзотесте, белоксодержащие пластиды находятся в паренхимных клетках флоэмы (Яковлева и др., 2008).

Следует отметить, что у ряда видов были обнаружены белоксодержащие пластиды, но слизеобразующих клеток у них не отмечалось. Казалось бы, это опровергает обнаруженные нами взаимосвязи между локализацией белоксодержащих пластид и слизеобразующих клеток. Однако, изучая литературные источники (Zimmermann, 1932; Keeler, 2014; Яковлева и др., 2008), удалось выяснить, что вместо слизеобразующих клеток у этих видов в листьях или черешках имеются внецветковые нектарники (например, *Salicaceae* — *Populus*; *Rosaceae* — *Padus*). Виды со слизеобразующими клетками в эпидерме листьев и виды с внецветковыми нектарниками являются древесными растениями и часто относятся к одному семейству (например, *Anacardiaceae*, *Aprocynaceae*, *Aquifoliaceae*, *Bombacaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Euphorbiaceae*, *Gentianaceae*, *Marcgraviaceae*, *Myrsinaceae* и др.). Обе группы видов: со слизеобразующими клетками и с экстрафлоральными нектарниками, — по-видимому, связаны тем, что в определенное время производят излишки сахаров, которые у первых под-

вергаются полимеризации, у вторых они тоже полимеризуются, но затем выделяются в виде нектара для привлечения насекомых. В литературе встречаются указания на то, что слизеобразующие клетки часто находятся у основания листьев (Gregory, Baas, 1989), т. е. в местах наиболее частого расположения внецветковых нектарников.

Как показало дальнейшее изучение литературных источников (Solereider, 1899; Sampson, McLean, 1965; Jakobs, 1966; Napp-Zinn, 1973), у видов со слизеобразующими клетками в эпидерме листьев, у основания листьев, вдоль жилок или на черешках отмечаются домации, в которых могут находиться грибы, бактерии или клещики, несущие в себе симбиотические микроорганизмы (Яковлева и др., 2008; Яковлева, 2011). Так, у *Erica arborea* Thunb. и *E. canaliculata* Andr. (рис. 2, 1–5), имеющих слизеобразующие клетки в эпидерме листьев, белоксодержащие пластиды были обнаружены в паренхимных клетках ксилемной группы черешка листа (в листьях они отсутствовали); у этих же видов только на ксилемной стороне черешка находятся бактериальные и грибные клетки (Яковлев, Яковлева, 2005). У *Vaccinium myrtillus* L. белоксодержащие пластиды были обнаружены в клетках ксилемной группы листа; слизеобразующие клетки у этого вида имеются в мезофилле листьев в виде пектиновых бородавок; из листьев этого же вида выделены грибные клетки (Гельцер, 1990). У *Plantago major* L. среди коровых клеток стебля находятся грибные клетки; в паренхимных клетках стебля, в клетках флоэмной группы листа и цветоноса находятся пластиды с гомогенными белковыми включениями; у этого же вида в вегетативных органах отмечаются значительные количества аллантина, а слизеобразующие клетки имеются в экзотесте (рис. 3, 1–6). У *Tilia cordata* Mill. слизеобразующие клетки имеются в верхней и нижней эпидермах листа (Яковлева, 1988; Яковлева и др., 2000), белоксодержащие пластиды находятся в цитоплазме этих же клеток, домации отмечаются в развилке жилок (Napp-Zinn, 1973), из листьев выделены грибы (Гельцер, 1990), а нами обнаружены грибные клетки в развилке жилок нижней эпидермы. У многих представителей сем. *Brassicaceae* слизеобразующие клетки отмечаются в экзотесте (Grubert, 1981), практически у всех изученных нами видов этого семейства белоксодержащие пластиды найдены в клетках флоэмной группы пучка (например, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Armoracia rusticana* G. Gaertn., B. Mey. et Scherb., *Cakile maritima* Scop., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Lunaria rediviva* L.); у ряда видов этого семейства отмечены бактерии в семенах (Mundt, Hinkle, 1976), показано также передвижение микроорганизмов из корней в вегетативные органы (Cooley et al., 2003).

Интересен пример с *Lonicera xylostium* L. Еще в 1988 г. я отметила у этого вида наличие слизи около проводящего пучка, которую производили эпидермальные клетки нижней эпидермы (Яковлева, 1988). Эти клетки по нашей последней классификации отно-

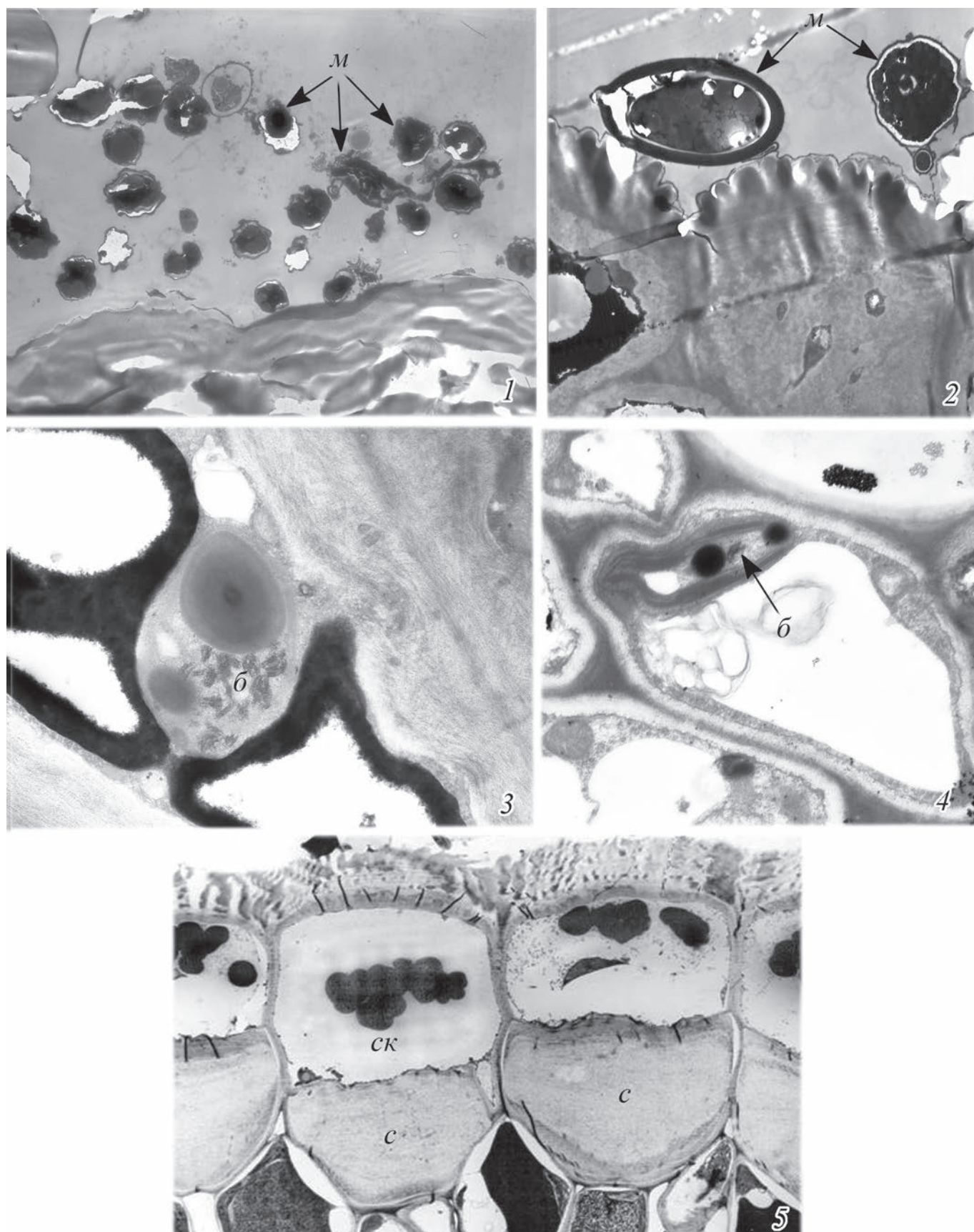


Рис. 2. Микроорганизмы, белоксодержащие пластиды и слизеобразующие клетки *Erica*.
 1, 2 — микроорганизмы на поверхности черешков листьев *Erica canaliculata* (1) и *E. arborea* (2); 3, 4 — включения кристаллического белка в пластидах паренхимных клеток черешков *E. canaliculata* (3) и *E. arborea* (4); 5 — эпидермальные слизеобразующие клетки листа *E. arborea*. Обозначения: см. рис. 1.

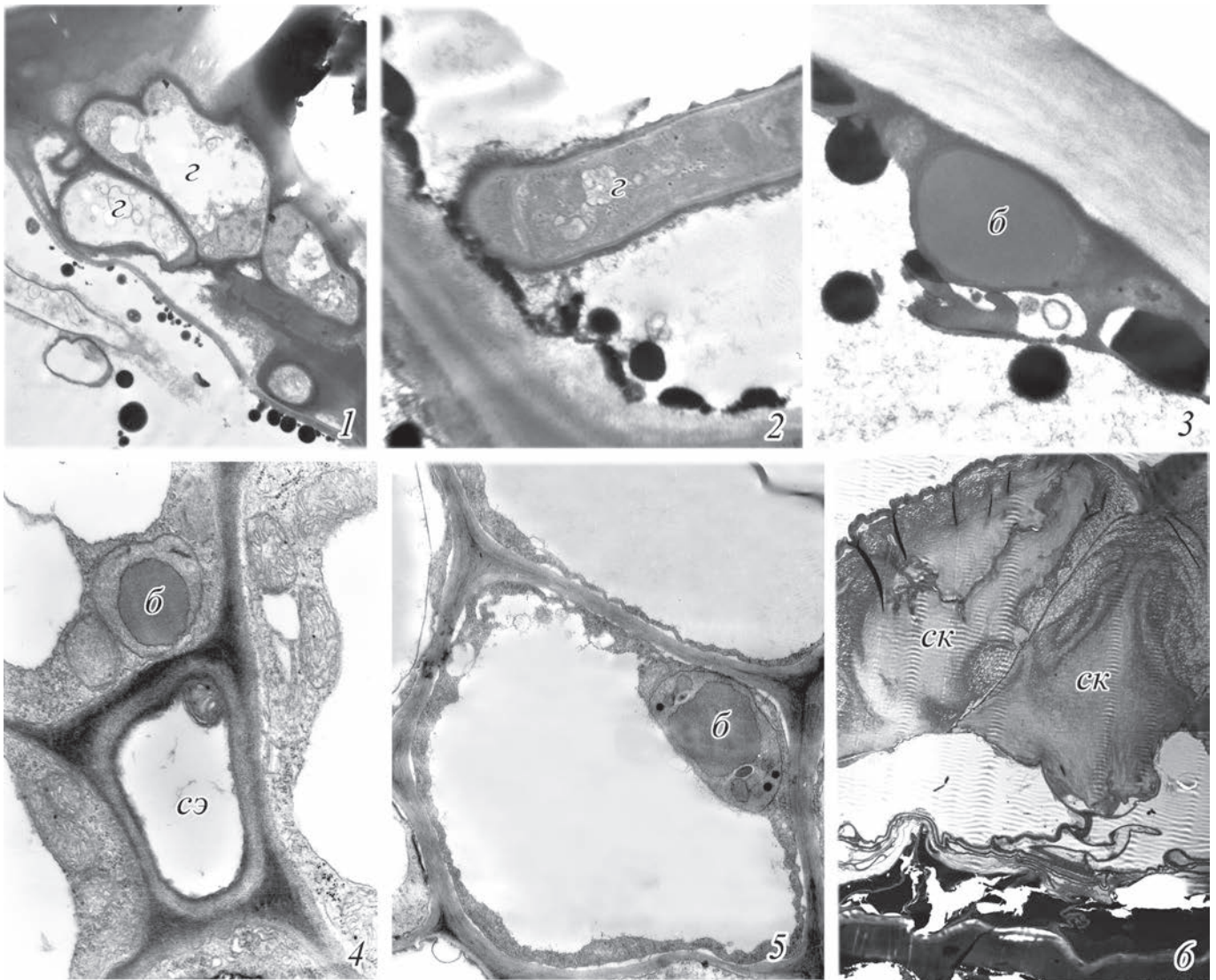


Рис. 3. Микроорганизмы, белоксодержащие пластиды и слизеобразующие клетки *Plantago major*.

1, 2 — гифы грибов в коровых клетках стебля; 3–5 — пластиды с гомогенным белком, окруженным мембраной в паренхимных клетках стебля (3), в клетках флоэмной группы листа (4) и цветоноса (5); 6 — слизеобразующие клетки экзостемы. Обозначения: см. рис. 1.

сятся к слизевыводящим клеткам I типа. Наши данные были процитированы в сводке о слизеобразующих клетках (Gregory, Baas, 1989). Авторы выразили некоторое недоумение по поводу наличия слизеобразующих клеток в листьях этого вида. До этого времени ни у одного представителя сем. *Caprifoliaceae* не отмечались слизевые клетки в эпидерме листьев. Изучая литературу о домашнихх, мы нашли данные о наличии у *L. xylosteum* домашнихх на нижней стороне листьев вдоль жилок (Lundström, 1887). Скорее всего, жители этих домашнихх и стимулируют секрецию слизи клетками нижней эпидермы у данного вида. В домашнихх многих растений (Lundström, 1887), как и в экстрафлоральных нектарниках, давно отмечается наличие слизи во внутренних тканях.

По результатам проведенных исследований сложилось представление, что отложения белка в пластидах в комплексе со слизеобразующими клетками свидетельствуют о взаимосвязи высшего растения с азот-

фиксирующими микроорганизмами (бактериями и/или грибами). Вероятно, азотфиксирующие микроорганизмы ассоциируют не со всеми видами одного рода. Известно, что у покрытосеменных (преимущественно двудольных) в эпидерме листьев слизевые клетки встречаются не у всех видов одного рода и не во всех родах одного семейства имеются виды со слизеобразующими клетками в эпидерме листьев (Radlkofer, 1877; Gregory, Baas, 1989). Существует целый ряд семейств, у представителей которых отсутствуют слизевые клетки в эпидерме листьев (Gregory, Baas, 1989; Яковлева, 20006). Следует упомянуть, что слизеобразующие клетки преимущественно встречаются у высших растений в каком-либо одном органе. Нами обнаружено, что если слизеобразующие клетки находятся в разных органах, то тип слизеобразующих клеток разный (например, *Acer platanoides* L.: в листьях II тип слизевыводящих клеток, а в завязи I тип). У *Sorbus aucuparia* L. и *S. aria* (L.) Crantz в листьях и семенной

кожуре II тип слизевыводящих клеток, внешний вид секретированной слизи разный. Возможно, что в разных органах содержатся разные азотфиксирующие микроорганизмы. Азотфиксирующие микроорганизмы не обязательно являются микоризообразующими, они могут быть эндофитами, располагаться непосредственно на черешках, листьях и т. д. или находиться в особых образованиях — домациях, или экстрафлоральных нектарниках, или быть симбионтами насекомых, живущих на растении или посещающих их. Известно, что микроорганизмы могут находиться во внутренних частях корней и стеблей не бобовых растений (Hecht-Buchholz, 1998), не вызывая при этом образования клубеньков. В ряде случаев микроорганизмы обнаруживаются в листьях, в почечных чешуях, завязи, пыльце и семенах (Schwartz, 1959; Гельцер, 1990). Бактерии могут находиться в листовых железках и почечных волосках (Stevenson, 1953).

Результаты взаимодействия между высшими растениями и микроорганизмами (белоксодержащие пластиды, слизеобразующие клетки) могут обнаруживаться на расстоянии друг от друга, но обязательно связаны пространственно посредством проводящей системы растения (Яковлева, 2011, 2013). Сведения, частично подтверждающие эти выводы, находятся и в литературных источниках (Beattie, Lindow, 1999; Chi et al., 2005).

Считается, что у растений осуществляется наследственная циклическая передача симбионтных микроорганизмов через семена (Faber, 1912; Ячевский, 1933; Humm, 1944; Schwartz, 1959; Мишустин, Шильникова, 1968; Гельцер, 1990). Согласно полученным Ф. Ю. Гельцер (1990) данным, можно предположить, что проникновение микроорганизмов в семена может происходить двумя путями: непосредственно в развивающееся семя по флоэме или межклетникам и при посредстве пыльцы при оплодотворении. Известно, что эндофитные грибы долго сохраняют свою жизнеспособность в сухом состоянии, однако без гормонального воздействия извне они не прорастают (Гельцер, 1990). В природных условиях гормональное воздействие на прорастающее семя оказывают эпифитные и ризосферные бактерии, которые обильно развиваются на прорастающих семенах (Гельцер, 1990). Нами обнаружены вегетативные клетки микроорганизмов в диаспорах ряда высших растений (Яковлева, 2005). У некоторых видов микроорганизмы погружены в слизь слизевых клеток или полостей, однако чаще микроорганизмы встречаются в клетках, не содержащих слизи. Например, у *Urtica dioica* L. грибы находятся в гидроцитах экзокарпия, расположенных среди слизеобразующих клеток. Есть виды, у которых микроорганизмы обнаружены в пространстве между перикарпием и семенной кожурой (*Plantago major*) и между семенной кожурой и зародышем (*Capsella bursa-pastoris*). У *Heldreichia rotundifolia* Boiss. и *Winkleria patrinoides* Regel грибные клетки встречены в тегмене (Карпова, Яковлева, 2010а). У *Stubendorffia*

orientalis Schrenk грибные клетки обнаружены в районе зародышевого корешка в клетках экзотесты и экзо-мезотегмена, а также в межклетниках мезотесты (Карпова, Яковлева, 2010б). Все перечисленные виды имеют слизеобразующие клетки в экзокарпии или экзотесте (Яковлева, 1997; Grubert, 1981; Яковлева, Кравцова, 1999; Карпова, Яковлева, 2010а, б; Яковлева, Иванова, 2013). Грибные и бактериальные клетки, как правило, находятся в разных структурах. Например, у *Artemisia commutata* Bess. грибы в неслизевых клетках экзокарпия, а бактерии в слизевых клетках; у *Eucommia ulmoides* Oliver бактерии в подустьичной полости экзокарпия и в полости между перикарпием и семенем, а грибы в мезокарпии, в сосудах и клетках паренхимы. Обнаруженные грибы и бактерии, скорее всего, являются организмами, которые в дальнейшем вступают в симбиотические отношения с проростками (Быкова, Яковлева, 2002). В клетках семенной кожуры *Pinguicula vulgaris* L. (особенно после 2 месяцев стратификации) нами обнаружены в значительных количествах бактерии и грибные гифы, которые отсутствовали в сухих семенах. Прорастанию таких семян предшествует процесс выделения слизи (главным образом в области микропиле и халазы), который сопряжен с просветлением семенной кожуры и позеленением зародыша (Яковлева и др., 2013). Следует упомянуть, что у *P. vulgaris* слизеобразующие клетки имеются в вегетативных органах: на листе — слизеобразующие волоски (Napp-Zinn, 1984), а внутри листа — пектиновые бородавки (Potgieter, Wyk, 1992). У *P. vulgaris* бактериальные и грибные клетки до стратификации не были обнаружены в семенных покровах. Это, вероятно, свидетельствует о том, что микроорганизмы могут запасаться в семенах не только в виде вегетативных клеток, но и в виде более мелких структур (спор и др.). Необходимость пониженных температур для прорастания семян многих растений известна давно (Николаева и др., 1985). Вероятно, что и другим видам пониженные температуры необходимы для стимуляции развития их симбионтов, запасенных в диаспорах. Мы предполагаем, что в органах растений, для развития которых необходимы пониженные температуры (прорастание семян, распускание почек, созревание пыльцевых зерен), содержатся симбионтные микроорганизмы (микоризные и/или эндофиты), которые активизируются после стратификации. Из семени они проникают в проросток, из почек после перезимовки переходят в листья, из пыльцевых зерен — в развивающееся семя. Диаспоры таких широко распространенных видов, как *Quercus robur* L., *Alnus glutinosa* Medik., *Corylus avellana* L., *Betula pendula* Roth, *Frangula alnus* Mill., *Sorbus aucuparia* Poir. и др. нуждаются в стратификации холодом для прорастания. Все перечисленные виды имеет в эпидерме листьев слизеобразующие клетки, у них имеются домации, обнаружены белоксодержащие пластиды. В диаспорах *Q. robur*, *A. glutinosa*, *B. pendula* нами обнаружены бактериальные и грибные клетки.

Известно, что грибы-эндофиты содержатся практически во всех растениях, но приурочены к определенным тканям растений. Эндофиты часто встречаются у злаков, и считается, что экологическая пластичность последних во многом объясняется ассоциацией с грибами (Каратыгин, 1993). Мы считаем, что в своих исследованиях натолкнулись не только на широко распространенную в природе микофилию — ассоциацию грибов-эндофитов с фотосинтезирующими и репродуктивными органами растений, но и на ассоциацию бактерий с этими же органами (Проворов, 2009; Rodriguez et al., 2009). По F. C. v. Faber (1912) и H. J. Humm (1944), бактерии попадают в семя по секреторным, содержащим слизь каналам или по межклетникам, часто содержащим слизи. В литературе отмечается, что микроорганизмы, находящиеся на поверхности корней или внутри отдельных органов высших растений, часто погружены в слизь, которая является производным растения хозяина (Breischet al., 1975; Guckert et al., 1975; Dong et al., 1994; Hecht-Buchholz, 1998).

Заключение

В своих исследованиях мы руководствовались высказываниями таких крупных выдающихся ученых, как А. Л. Тахтаджян и И. И. Шмальгаузен.

«Морфология, как и всякая другая наука, не может ограничиваться только сборанием фактов, и она не может собирать их без отбора, как равноценные в научном отношении. Факты сами по себе, как бы точно они ни были описаны, являются только сырым материалом науки. Факты должны быть истолкованы, т. е. собранная исследователем информация должна быть переработана с помощью общих принципов. Без переработки информации, без интерпретации и обобщения нет науки. Задача науки всегда состояла в обобщении явлений в абстрактных понятиях. Случайное накопление фактов, накопление, не связанное с теми или иными задачами и целями, не может быть главной задачей науки. Поэтому сборание фактов всегда требует той или иной теории. Без теории мы не знаем даже, что именно нужно наблюдать и описывать. Сборание информации должно быть программировано на основе теорий и гипотез, хотя бы даже самых предварительных. Лучше работать с плохими гипотезами, которые можно опровергнуть, чем без всяких гипотез, когда неизвестно, что надо доказывать или опровергать» (Тахтаджян, 1964).

«В начальном периоде развития морфологии и анатомии ученые разложили организм на отдельные части, утратили связь этих частей и представили себе эволюцию как результат независимых друг от друга изменений в отдельных признаках... Если изучение процессов дифференциации являлось до последнего времени основной задачей эволюционной морфологии и в этом отношении достигнуты большие успехи, то процессы интеграции почти полностью выпали из поля зрения исследователей морфологов... Система

взаимозависимостей не дана заранее, она сама развивается и усложняется в процессе прогрессивной эволюции организмов» (Шмальгаузен, 1969).

Учитывая вышесказанное, всестороннее изучение явления слизеобразования дало нам возможность сделать первые шаги к объединению и пониманию данных о слизеобразующих клетках, домациях, белоксодержащих пластидах, о симбионтных грибах и бактериях (микоризных и эндофитах), наличии в проводящей системе таких азотсодержащих соединений, как уреиды, цитруллин, аргинин, пролин. Это объединение не всегда дает однозначные ответы, оно указывает пути, по которым следует двигаться для познания биоразнообразия. Почему мы говорим о первых шагах? Дело в том, что данные об упомянутых структурах, с одной стороны, представляют собой самостоятельные обособленные разделы исследований, с другой стороны, данные, полученные разными методами, сильно разобщены. Например, слизеобразующие клетки отмечены у одних видов, данные о наличии домациев и экстрафлоральных нектарников приводятся для других видов, распределение белоксодержащих пластид практически не изучено (наиболее подробные сведения имеются относительно наличия этих пластид в ситовидных элементах — Behnke, 1981, 1991). Для подтверждения обнаруженных корреляций требуются целенаправленные исследования и привлечение специалистов из разных областей биологии.

Обнаруженные корреляции между наличием слизеобразующих клеток и наличием белковых включений в пластидах указывают на тесную связь высших растений с азотфиксирующими микроорганизмами, более тесную, чем мы представляли до сих пор. Существует мнение, что симбиогенез представляет собой особый способ эволюции, в основе которого лежит явление нарастающей интеграции симбионтов (Хахина, 1979; Маргелис, 1983). Считается, что только при учете симбиотрофного существования растений, т. е. обязательного участия микроорганизмов в ряде жизненно важных процессов в растительных организмах, можно решить многие не решенные ранее вопросы, касающиеся их жизнедеятельности (Гельцер, 1990). К сожалению, на настоящий момент не существует единой картины распространения и распределения микроорганизмов по органам и тканям высших растений (Каратыгин, 1993; APG, 2003; Soltis et al., 2005) и их влияния на метаболические процессы у разных классов сосудистых растений.

В связи с вышесказанным следует привести цитату из книги Б. М. Козо-Полянского «Новый принцип биологии» (1924): «По мере роста наших знаний о природе мы все более и более убеждаемся в распространенности ассоциаций или симбиоза между разными видами. Очень вероятно, что у множества растений существует симбиоз с микробами, может стать слишком мелкими для того чтобы их можно было распознать в микроскоп. Очень вероятно далее, что внезапное исчезновение одного из этих микробов, или напротив введение

его в организм производит крупную и наследственную вариацию. Согласно этой гипотезе мутация представляла бы собою не внезапное появление вида, но образование или разрушение новой ассоциации двух или нескольких ранее существовавших видов». Имеющиеся в литературе и полученные данные подтверждают, что симбиоз — явление широко распространенное и это явление может быть обнаружено по наличию в том или ином органе определенных анатомических структур и биохимических соединений.

С моей точки зрения, в биологической науке настал момент обобщения сведений, накопленных за годы исследований. В итоге выявятся критические точки, которые требуют более подробных углубленных исследований. Появятся новые идеи. Идеи могут быть хорошими или плохими, но их можно опровергнуть в процессе работы. Любая наука или область науки становятся понятными тогда, когда произведена классификация многочисленных частных результатов, полученных в данных научных областях. Классический пример — периодический закон Менделеева. Три века шло открытие и описание различных свойств соединений, но только тогда стало возможным бросить единый взгляд на эти соединения, когда была произведена их классификация. Многие открытия, открывающие новые горизонты в науке, были сделаны не при использовании новых методов, а при правильной постановке задачи исследования и толковании результатов. Например, Дж. Д. Уотсон, Ф. Крик и М. Х. Ф. Уилкинс, которые не проводили экспериментальных исследований, а собрали воедино все известные сведения о структуре ДНК, создали ее молекулярную модель.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований, при финансовой поддержке которого выполнены многие исследования (проекты №№ 97-04-49715-а, 00-04-48561-а, 04-04-49417-а, 07-04-01091-а, 10-04-00277-а, 13-04-00852). Я благодарна также Армену Леоновичу Тахтаджяну, Сергею Глебовичу Жилину, Александру Павловичу Меликяну и моему мужу Юрию Борисовичу Яковлеву за понимание и моральную поддержку моих исследований. Большую помощь и поддержку оказали мне мои соавторы О. П. Быкова, А. П. Карпова, А. Н. Иванова.

Список литературы

Александров В. Г. *Анатомия растений*. М., 1954. 499 с.
 Бари де А. *Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотных и папоротникообразных растений*. Вып. 1–2. СПб., 1877. 699 с.
 Бородин И. П. *Курс анатомии растений*. М.; Л., 1938. 312 с.
 Брей С. М. *Азотный обмен в растениях*. М., 1986. 199 с.
 Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей р. *Alcea* // *Растит. ресурсы*. 1991. Т. 27, вып. 2. С. 82–90.

Быкова О. П., Яковлева О. В. *Строение плодов и семян некоторых видов рода *Alcea* L. и выявление причин, препятствующих или способствующих прорастанию семян* // *Растит. ресурсы*. 2002. Т. 38, вып. 3. С. 20–29.
 Быкова О. П., Яковлева О. В. *Распределение слизевых клеток в тканях стебля и корня некоторых видов рода *Alcea* L.* // *Растит. ресурсы*. 1996. Т. 32, вып. 1–2. С. 59–72.
 Васильев А. Е. *Функциональная морфология секреторных клеток растений*. Л., 1977. 208 с.
 Гельцер Ф. Ю. *Симбиоз с микроорганизмами — основа жизни растений*. М., 1990. 134 с.
 Денисова Г. А. *Терпеноидсодержащие структуры растений*. Л., 1989. 141 с.
 Иванов Л. А. *Анатомия растений*. Л., 1935. 296 с.
 Имс А. Дж., Мак Даниэльс Л. Г. *Введение в анатомию растений*. М.; Л., 1935. 332 с.
 Каратыгин И. В. *Козволюция грибов и растений*. СПб., 1993. 118 с.
 Карпова А. П., Яковлева О. В. *Сравнительная характеристика семян некоторых родов трибы *Lepidieae* (*Cruciferae*)* // *Ботан. журн.* 2010а. Т. 95, № 4. С. 441–448.
 Карпова А. П., Яковлева О. В. *Строение семенной кожуры представителей рода *Stubendorffia* (*Cruciferae*)* // *Ботан. журн.* 2010б. Т. 95, № 5. С. 37–42.
 Козо-Полянский Б. М. *Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза*. Л.; М., 1924. 147 с.
 Маргелис Л. *Роль симбиоза в эволюции клетки*. М., 1983. 351 с.
 Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. *Биологическая фиксация атмосферного азота*. М., 1968. 530 с.
 Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. *Справочник по проращиванию покоящихся семян*. Л., 1985. 348 с.
 Палладин В. И. *Анатомия растений*. СПб., 1904. 198 с.
 Проворов Н. А. *Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум* // *Журн. общ. биологии*. 2009. Т. 70, № 1. С. 10–34.
 Пясякене А. А., Яковлева О. В., Вайчюнене Я. А., Абрутис А. А. *Образование слизи у видов рода *Viola* L., произрастающих в Литве* // *Растит. ресурсы*. 1991. Т. 27, вып. 1. С. 10–21.
 Раздорский В. Ф. *Анатомия растений*. М., 1949. 524 с.
 Светлова А. А., Яковлева О. В. *Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*)* // *Ботан. журн.* 2006. Т. 91, № 12. С. 1868–1875.
 Светлова А. А., Яковлева О. В. *Сравнительная характеристика слизеобразующих клеток некоторых видов рода *Linum* (*Linaceae*) флоры России* // *Растит. ресурсы*. 2010. Т. 46, вып. 2. С. 1–12.
 Тахтаджян А. Л. *Основы эволюционной морфологии покрытосеменных*. М.; Л., 1964. 236 с.
 Хахина Л. Н. *Проблема симбиогенеза. Историко-критический очерк*. Л., 1979. 156 с.
 Шмальгаузен И. И. *Проблемы дарвинизма*. Л., 1969. 493 с.
 Яковлева О. В. *Белоксодержащие пластиды и их взаимосвязь с другими структурами двудольных растений* // *Mater. Conf. Sti. "Structura si functionalitate sistemelor biologice — diversitate si universalitate (In mem. acad. Boris Matienko)"*. Chisinau, 2011. С. 33–39.
 Яковлева О. В. *Классификация и распределение слизевых клеток в растениях разного систематического положения* // *Общественно-биологические аспекты филогении растений: Тез. докл. 8-го Моск. совещ. по филогении растений*. М., 1991. С. 119–121.

- Яковлева О. В. О корреляциях слизеобразующих клеток с различными проявлениями жизнедеятельности растений // Современная ботаника в России. Тольятти, 2013. Т. 1. С. 110–111.
- Яковлева О. В. О распределении кремния в клеточных стенках и слизи у представителей разных систематических групп // Ботанические исследования в Азиатской России. Барнаул, 2003. Т. 2. С. 296–297.
- Яковлева О. В. Особенности распределения слизеобразующих клеток и их взаимосвязь с другими структурами двудольных растений // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск, 2008. Ч. 1. С. 91–94.
- Яковлева О. В. Особенности строения клеточных стенок слизеобразующих клеток растений разных уровней организации // Тез. докл. II междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 108–109.
- Яковлева О. В. Распределение слизеобразующих клеток в растительном мире // Материалы X Моск. совещ. по филогении растений. М., 2000б. С. 201–203.
- Яковлева О. В. Семейство *Viscaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 6. СПб., 2000а. С. 174–179.
- Яковлева О. В. Слизевые клетки репродуктивных органов двудольных растений // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений, 2–6 июня 1997 г. СПб., 1997. С. 150–151.
- Яковлева О. В. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 7. С. 977–987.
- Яковлева О. В. Слизевые клетки эпидермы листа древесных растений // Тез. докл. совещ. «Проблемы физиологии и биохимии древесных растений». Петрозаводск, 1989. С. 150–151.
- Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1400–1408.
- Яковлева О. В. Ультраструктура слизевых клеток эпидермы листьев *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 5. С. 52–58.
- Яковлева О. В., Быкова О. П., Колалите М. Р. Ультраструктура слизи в слизевых клетках представителей порядка *Malvales* // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 108–118.
- Яковлева О. В., Иванова А. Н. Сем. *Plantaginaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 7 (дополнения). Двудольные. *Lamiidae*. СПб., 2013. С. 188–201.
- Яковлева О. В., Иванова А. Н., Бармичева Е. М. Белковые включения в пластидах: классификация, распределение, значение для диагностики и филогении // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 10. С. 1513–1536.
- Яковлева О. В., Коробков А. А., Бойко Э. В. Особенности строения слизевых клеток в перикарпии семян некоторых видов рода *Artemisia* (*Asteraceae*) // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 9. С. 1–16.
- Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 7. С. 33–41.
- Яковлева О. В., Тутова Г. Е., Иванова А. Н. Сем. *Lentibulariaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 7 (дополнения). Двудольные. *Lamiidae*. СПб., 2013. С. 201–252.
- Ячевский А. А. Основы микологии. М.; Л. 1933. 1036 с.
- APG (*The Angiosperm Phylogeny Group*). An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
- Baas P., Gregory M. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34, № 2–4. P. 167–186.
- Bakker M. E. Oil and mucilage cells in dicotyledons: Ontogeny, ultrastructure, distribution and systematic value. Leiden, 1992. 164 p.
- Beattie G. A., Lindow S. E. Bacterial colonization of leaves: a spectrum of strategies // Phytopathology. 1999. Vol. 89, № 5. P. 353–359.
- Behnke H.-D. Distribution and evolution of forms and types of sieve-element plastids in the dicotyledons // Aliso. 1991. Vol. 13, № 1. P. 167–182.
- Behnke H.-D. Sieve-element characters // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1, № 3. P. 381–400.
- Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa of *Linum usitatissimum* L. // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29, № 1. P. 17–32.
- Bollard E. G. Translocation of organic nitrogen in the xylem // Austral. J. Biol. Sci. 1957. Vol. 10, № 3–4. P. 292–301.
- Bredenkamp Ch. L. Structure of mucilaginous epidermal cell walls in *Passerina* (*Thymelaeaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1999. Vol. 129, № 3. P. 223–238.
- Breisch H., Guckert A., Reisinger O. Etude au microscope électronique de la zone apicale des racines de maïs // La Rhizosphere. Paris, 1975. P. 55–60 (Bull. Soc. Bot. France. T. 122, suppl. 2).
- Chi F., Shen S.-H., Cheng H.-P., Jing Y.-X., Yanni Y. G., Dazzo F. B. Ascending migration of endophytic *Rhizobia*, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology // Appl. Environm. Microbiol. 2005. Vol. 71. P. 7271–7278.
- Christodoulakis N. S., Tsimbani H., Fasseas C. Leaf structural peculiarities in *Sarcopoterium spinosum*, a seasonally dimorphic subshrub // Ann. bot. 1990. Vol. 65. P. 291–296.
- Cooley M. B., Miller W. G., Mandrell R. E. Colonization of *Arabidopsis thaliana* with *Salmonella enterica* and enterohemorrhagic *Escherichia coli* O157:H7 and competition by *Enterobacter asburiae* // Appl. Environm. Microbiol. 2003. Vol. 69, № 8. P. 4915–4926.
- Dong Z. M., Canny M. J., McCully M. E., Roboredo M. R., Cabadilla C. F., Ortega E., Rodes R. A nitrogen-fixing endophyte of sugarcane stems — a new role for the apoplast // Pl. Physiol. 1994. Vol. 105, № 4. P. 1139–1147.
- Faber F. C. v. Das erbliche Zusammenleben von Bakterien und tropischen Pflanzen // Jahrb. Wiss. Bot. 1912. Bd 51. S. 285–375.
- Frey-Wyssling A. The plant cell wall. Berlin; Stuttgart, 1976. 294 p.
- Gregory M., Baas P. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons // Israel J. Bot. 1989. Vol. 38. P. 125–174.
- Grubert M. Mucilage or gum in seeds and fruits of angiosperms (a review). München, 1981. 397 p.
- Guckert A., Breisch H., Reisinger O. Etude au microscope électronique des relations mucigel-argile-microorganismes // Soil Biol. Biochem. 1975. Vol. 7, № 4/5. P. 241–250.
- Guttenberg H. von. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin, 1956. 708 S.
- Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
- Hecht-Buchholz Ch. The apoplast-habitat of endophytic nitrogen-fixing bacteria and their significance for the nitro-

- gen nutrition of nonleguminous plants // Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 1998. Vol. 161, № 5. P. 509–520.
- Humm H. J. Bacterial leaf nodules // J. New York Bot. Garden. 1944. Vol. 14. P. 193–199.
- Jacobs M. On domatia — the viewpoints and some facts. I, II, III // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C. 1966. Vol. 69, № 3. P. 275–289; 290–304; 305–316.
- Keeler K. H. World list of plants with extrafloral nectaries. 2014. Mode of access: <http://biosci-labs.unl.edu/Emeriti/keeler/extrafloral/Cover.htm>
- Kisser J. Untersuchungen über das Vorkommen und die Verbreitung von Pektinwarzen // Jahrb. Wiss. Bot. 1928. S. 206–232.
- Küster E. Die Pflanzenzelle. Jena, 1956. 986 S.
- Lundström A. N. Pflanzenbiologische Studien II. Die Anpassungen der Pflanzen an Thiere. Domatienführende Pflanzen // Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. 1887. Ser. 3. S. 1–88.
- Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in *Crossosomatales* (*Crossosomataceae*, *Stachyuraceae*, *Staphyleaceae*, *Aphloiaceae*, *Geissolomataceae*, *Ixerbaceae*, *Strasburgeriaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 147. P. 1–46.
- Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1979. Vol. 1. 276 p.
- Mothes K. The metabolism of urea and ureides // Canad. J. Bot. 1961. Vol. 39, № 7. P. 1785–1807.
- Mothes K., Engelbrecht L. Über Allantoinensäure und Allantoin. I. Ihre Rolle als Wanderform des Stickstoffs und ihre Beziehungen zum Eiweißstoffwechsel des Ahorns // Flora. 1952. Bd 139, Hf. 4. S. 586–616.
- Mundt J. O., Hinkle N. F. Bacteria within ovules and seeds // Appl. Environm. Microbiol. 1976. Vol. 32, № 5. P. 694–698.
- Murbeck S. Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. I. Vorkommen und Bedeutung von Schleimabsonderung aus Samenhüllen // Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2. 1919. Bd 15, № 10. S. 1–36.
- Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Spez. Teil. Bd 8, Tl. 2A, 1, 2. Berlin; Stuttgart, 1973, 1974. 764 S.
- Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes // Handbuch der Pflanzenanatomie. Spez. Teil. Bd 8. Tl. 2B, 1, 2. Berlin; Stuttgart, 1984. 519 S.
- Potgieter M. J., Wyk A. E. van. Intercellular pectic protuberances in plants: their structure and taxonomic significance // Bot. Bull. Acad. Sin. 1992. Vol. 33, № 3–4. P. 295–316.
- Radlkofer L. von. Monographie der *Sapindaceen* — Gattung *Serjania*. München, 1875. 392 S.
- Reinbothe H., Mothes K. Urea, ureides and guanidins in plants // Ann. Rev. Pl. Physiol. 1962. Vol. 13. P. 129–150.
- Reuter G. Die Hauptformen des löslichen Stickstoffs in vegetativen pflanzlichen Speicherorganen und ihre systematische Bewertbarkeit // Flora. 1957. Bd 145, Hf. 1–2. S. 326–338.
- Rodrigues R. J., White J. F., Arnold A. E., Redman R. S. Fungal endophytes: diversity and functional roles // New Phytol. 2009. Vol. 182, № 2. P. 314–330. DOI: 10.1111/j. 1469-8137.2009.02773.x
- Sampson F. B., McLean J. A note on the occurrence of domatia on the under side of leaves in New Zealand plants // New Zealand J. Bot. 1965. Vol. 3, № 2. P. 104–112.
- Schwartz W. Bakterien- und Actinomyceten-Symbiosen // Handb. Pflanzenphysiol. Bd 11: Heterotrophie. 1959. S. 546–576.
- Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Endress P. K., Chase M. W. Phylogeny and evolution of angiosperms. Sunderland, 2005. 370 p.
- Stevenson G. B. Bacterial symbiosis in some New Zealand plants // Ann. Bot. N. S. 1953. Vol. 17. P. 343–345.
- Stoermer E. F., Pankratz H. S., Bowen C. C. Fine structure of the diatom *Amphipleurea pellicida*. II. Cytoplasmic fine structure and frustule formation // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. P. 1067–1078.
- Western T. L., Skinner D. J., Haughn G. W. Differentiation of mucilage secretory cells of the *Arabidopsis* seed coat // Pl. Physiol. 2000. Vol. 122, № 2. P. 345–355.
- Yakovlev A. Yu., Yakovleva O. V. Peculiarities of mucilage-producing cells distribution in some *Ericaceae* // XVII Intern. Bot. Congr. (Vienna, Austria): Abstracts. 2005. P. 414.
- Yakovleva O. V. Symbiotic organisms are stored in the diaspores // XVII Intern. Bot. Congr. (Vienna, Austria): Abstracts. 2005. P. 374.
- Yakovleva O. V., Barmicheva E. M., Ivanova A. N. Protein containing plastids as markers of regeneration ability // Book of Abstr. “Plant, fungal and habitats diversity investigation and conservation”. Sofia, 20–26 June 2006. Sofia, 2006. P. 150–151.
- Zimmermann J. G. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen // Beih. Bot. Centralbl., Abt. 1. 1932. Bd 49. S. 99–196.