

БИОЛОГИЯ

УДК 581.821 УДК 581.131.3

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ТРИХОМ *RIBES AMERICANUM* Mill. (GROSSULARIACEAE)

Т.А. Резанова¹
В.Н. Сорокопудов¹
Д.А. Колесников²

¹ Белгородский
государственный
университет,
Россия, 308015, г. Белгород,
ул. Победы, 85
E-mail: Rezanova@bsu.edu.ru

² Белгородский
государственный
университет, Россия, 308034,
г. Белгород,
ул. Королева, 2а

Проведено морфологическое описание разнообразия трихом *Ribes americanum*, выделены три подтипа одноклеточных и три подтипа многоклеточных трихом, впервые описаны железистые трихомы с двумя железистыми головками. Проведены морфометрические измерения трихом, основных клеток эпидермиса у основания трихом. Выявлен различный рисунок воскового налета на поверхности смородины американской и черной, что имеет систематическое значение. Описано распределение трихом на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе листовой пластинки *Ribes americanum* по сравнению с *R. nigrum*. Описаны функциональные состояния пельтатных железок (стадии развития).

Ключевые слова: *Ribes americanum*, эпидермис, трихомы, пельтатные железки.

Введение

Роль трихом в жизни растения остается далеко не всегда ясной. Спорно значение различных волосков в регуляции водного режима растения [1]. Высказываются мнения об участии различных типов трихом в синтезе веществ гормональной природы, влияющих на ростовые процессы листа, об осуществлении одноклеточными трихомами биосинтеза гидролитических ферментов [2]. Достаточно полная классификация трихом у рода *Ribes*, включающая как железистые, так нежелезистые волоски, до сих пор не разработана. С 1907 года Янчевским проводилось описание трихом рода *Ribes* [3], и до настоящего времени классификация дополняется [4]. Однако в этих описаниях нет сведений о трихомах *Ribes americanum*. Это обусловило необходимость ее дополнения при исследовании морфологического разнообразия в роде *Ribes*. Основные группы (типов) выделялись в соответствии с классификацией трихом покрытосеменных растений в фундаментальной сводке «Handbuch der Pflanzenanatomie» [5], классификации трихом у рода *Salvia* [6].

Цель настоящей работы – расширение и детализация морфологической классификации трихом рода *Ribes* на примере *R. americanum*.

Экспериментальная часть

Материалы и методы. Объектами исследования была смородина американская 2002 года посадки, произрастающая в ботаническом саду по схеме 3×1 м. Контроль – *Ribes nigrum* ssp. *sibiricum*.

Для морфо-анатомических исследований отбирались листья с годичных приростов (4-й от основания прироста) с учетом их морфологического адреса, освещенности. Консервация листьев проводилась общепринятым способом в смеси: спирт, вода, глицерин (1:1:1). Приготовление препаратов эпидермиса происходило по модифицированной методике [7].

Изучение эпидермиса и его структур проводилось с помощью СМ «Биолам С 13», Микромед-5, бинокля МБС 10 и РЭМ Quanta 200 3D в центре коллективного пользования научным оборудованием БелГУ.

При составлении классификации учитывались признаки зрелых, полностью сформированных структур. Учитывали форму трихом, измерялись их морфометрические параметры, распределение на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе листовой пластинки.

Результаты и обсуждение

Все разнообразие трихом смородины американской и смородины черной сибирского подвида в соответствии с морфофункциональными критериями разделено на две большие группы: нежелезистые и железистые (рис. 1).

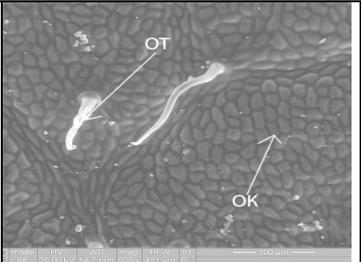
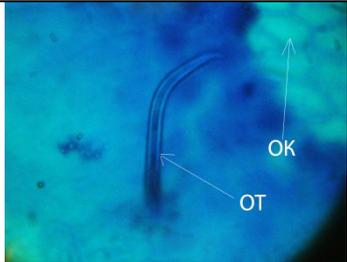
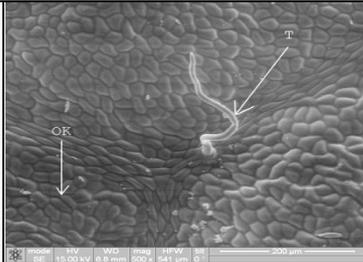
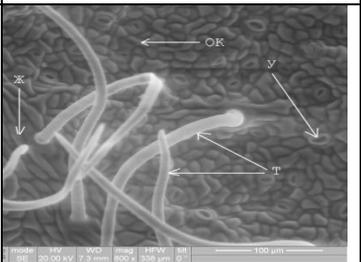
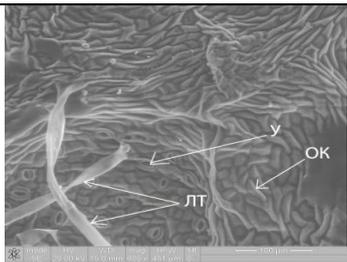
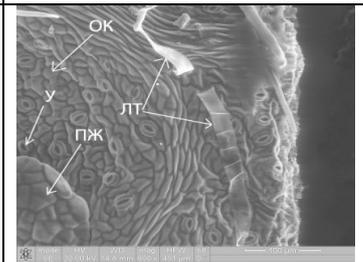
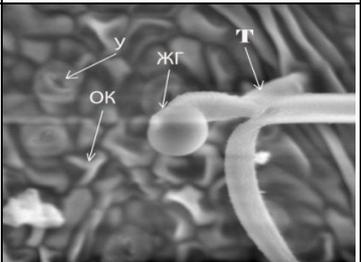
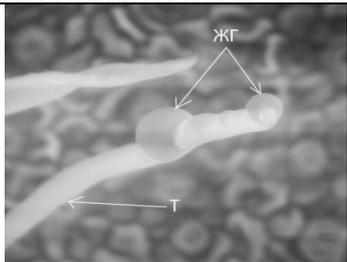
Нежелезистые	простые (одноклеточные) неветвистые волоски				
		конические прямые волоски ×600	конические короткие волоски, слегка оттянутые к верхушке ×1300	конические короткие волоски серповидно изогнутые ×500	
		сложные однорядные неветвистые волоски			
	объемные волоски ×800		узкие лентовидные волоски ×800	широкие лентовидные волоски ×800	
	Железистые		головчатые неветвистые волоски		
		волоски с одной головкой ×2000		волоски с двумя головками ×2000	пелътатные железки ×600

Рис. 1. Морфологическое разнообразие трихом у *R. americanum*

ОК – основная клетка эпидермиса; Т – трихома; ОТ – одноклеточная трихома; ЛТ – лентовидная трихома; ЖГ – железистая головка трихомы; ПЖ – пелътатная железа; У – устьице; Ж – жилка

Среди нежелезистых волосков выделяются два типа. Среди них нами выделены: одноклеточные волоски (прямые и серповидно изогнутые), многоклеточные однорядные волоски (лентовидные узкие и широкие, и объемные прямые и извитые).

Среди железистых волосков выделяются три типа: головчатые неветвистые волоски, головчатые ветвистые, пелътатные железки [6]. В отличие от этой классификации мы выделили только два типа: головчатые волоски (с одной или двумя головками), пелътатные железки.

Простые конические волоски состоят из одной вытянутой клетки, прямой или серповидно изогнутой, или с оттянутым концом. Зачастую такие трихомы можно увидеть на адаксиальном эпидермисе листьев смородины американской. Длина волоска превышает ширину волоска в 9 раз, а иногда и более чем в 10 раз. Основание волоска варьирует от 9.34 до 22.19 мкм ($V=27.87\%$), диаметр волоска в средней части от 6.6 до 13.13 мкм ($V=21.81\%$).

Клетки эпидермиса, прилегающие к основанию трихом, нередко обнаруживают иную форму и размеры, чем остальные клетки эпидермиса. Так, у смородины американской клетки эпидермиса, окружающие волосок, имеют ровные антиклинальные стенки, тогда как стенки соседних клеток волнистые. Клетки, прилегающие к основанию волосков, значительно короче других эпидермальных клеток. Клетки у основания волоска, да и сам волосок покрыт кутикулой, внешне напоминая «валик». Диаметр этого «валика» составляет от 12.76 до 26.70 мкм ($V=3.38\%$). Возможности светового микроскопа позволяют увидеть трапецевидную форму этих клеток. Своим меньшим основанием они примыкают к основанию волоска, создавая вид радиального расхождения антиклинальных оболочек клеток, образующих ребра трапеций (рис. 2).



Рис. 2. Клетки у основания волосков листа эпидермиса *R. americanum*

OK – основные клетки эпидермиса; Т – трихома; МТ – многоклеточный трихом

Вполне возможно, что клетки, прилегающие к волоскам, более молодые и последними делились, не успев вырасти, что объясняет их меньшие размеры.

Неспециализированные кроющие волоски часто являются высоко метаболически активными образованиями, которые долгое время не отмирают и остаются вполне жизнедеятельными даже на сформировавшихся листьях, обнаруживают очень сильно развитый агранулярный эндоплазматический ретикулум [2].

Конические простые волоски имеют гофрированную оболочку, на их оболочках обнаруживаются выросты – протуберанцы, которые не имеют обычные эпидермальные клетки. У основания волоска протуберанцев меньше, чем у его вершины (рис. 3). Конические простые волоски в основном можно обнаружить на адаксиальном эпидермисе листа.

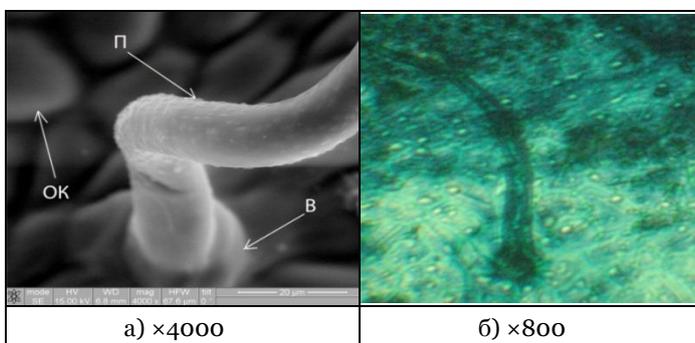


Рис. 3. Кроющие трихомы *R. americanum*: а) простой конический волосок серповидно изогнутый; б) простой конический волосок в поле зрения светового микроскопа

OK – основная клетка эпидермиса, П – протуберанцы, В – валик

Простые конические трихомы у *R. americanum* находятся в основном на адаксиальном эпидермисе, они обращены в акропетальном направлении. Наибольшая концентрация трихом у основания и по краю листа, где они располагаются плотно в ряд. *R. nigrum* не имеет трихом на адаксиальном эпидермисе.

К сложным однорядным неветвистым волоскам относятся лентовидные однорядные узкие и длинные волоски, которые расположены в основном на жилках абаксальной стороны листа. Их диаметр в средней части составляет 12.02 мкм ($V=23.65\%$).

Конические, длинные, объемные волоски имеют у основания размеры 21.72 мкм, в середине 11.90 мкм, и также они концентрируются в основном на эпидермисе нижней стороны листа в области жилок. У основания клетки эпидермиса вытянутые, по длине несколько меньше, чем клетки эпидермиса покрывающих жилки. Поверхность волоска также имеет гофрированную оболочку. Концентрация протуберанцев у основания меньше, чем на вершине волоса (рис. 4).



Рис. 4. Сложные многоклеточные однорядные неветвистые волоски *R. americanum*

ОК – основные клетки эпидермиса; МТ – многоклеточный однорядный волосок;
П – протуберанцы; В – валик

Появление лентовидных волосков на поверхности абаксального эпидермиса возможно связано с высыханием протопласта клеток трихомы, отмиранием волоска. Данное предположение нуждается в дополнительных исследованиях.

У смородины американской сложные многоклеточные однорядные неветвистые волоски располагаются на абаксальном эпидермисе не только на жилках, но и вне их. У смородины черной многоклеточные неветвистые трихомы находятся только на жилках.

Головчатые неветвистые волоски были обнаружены у смородины американской на абаксальном эпидермисе на жилках. Ножка имеет гофрированную поверхность. Головок может быть одна или две, несимметричных по форме, слегка суженых сверху. Ножка между головками гофрированная. Головка находящаяся выше – меньших размеров. Диаметр ножки в среднем 10.16 мкм ($V=2.02\%$), диаметр головки 30.73 мкм ($V=42.32\%$).

Пельтатные железки. У смородин липофильные вещества (эфирные масла) продуцируются пельтатными железками. На зеленом листе при наблюдении с помощью бинокля пельтатные железки выглядят, словно россыпь янтаря с блестящим секретом. Они имеют оттенок от зелено-желтого (смородина сибирская) до темно – красного цвета.

Формирование железистого аппарата на раннем этапе развития примордиев листьев определяется физиологическим состоянием растения и условиями среды. Он специализируется на синтезе, накоплении и хранении соединений терпеноидного характера вместе с процессами, происходящими в этих образованиях, взятых в отношении их взаимодействия, результатом которого является наличие в различных органах растения терпеноидного секрета, традиционно называемого эфирным маслом. До сих пор нет единого мнения о местах синтеза эфирного масла.

По мнению большинства авторов, развитие железки происходит постепенно и включает предсекреторную, секреторную и постсекреторную фазу [8]. Железки смородин американской и смородины черной состоят из базальной клетки-ножки и расположенных вокруг в один слой железистых клеток, образующихся в результате

антиклинальных делений. Диаметр ножек железок смородины американской – 58.21×60.94 мкм.

Молодые железки у смородина американской в начале вегетации могут быть без субкутикулярной полости. Старые железки имеют полости от светло-коричневого цвета до черного, во время полной спелости наблюдаются высохшие железки, железки с поврежденной кутикулой (рис. 5).

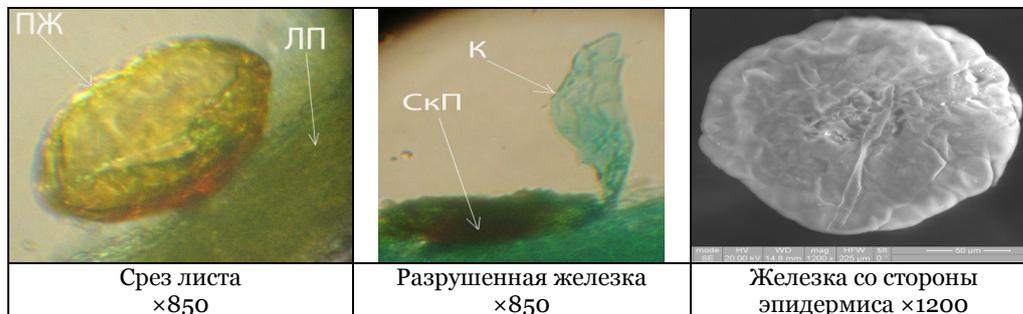


Рис. 5. Анатомическое строение пельтатных железок *R. americanum*

ПЖ – пельтатная железка; К – кутикула; ЛП – листовая пластинка;
СкП – субкутикулярная полость

При синтезе и накоплении эфирных масел кутикула постепенно растягивается, что приводит к увеличению размеров железок.

Наружная стенка клеток верхнего и нижнего слоев железок заметно утолщена и покрыта мощной кутикулой, содержащей редкие дендриты. Толщиной кутикулы, по одним данным, варьируется от 0.9 до 1.0 мкм, по другим – до 1.5 мкм. Толщина кутикулы у нижних (обращенных к эпидермису) клеток достигает 0.2-0.5 мкм. Кутикула железок смородины лишена пор и, очевидно, непроницаема для секрета, который накапливается в так называемой субкутикулярной полости. При образовании этой полости кутикула вместе с частью оболочки отделяется от верхних клеток железки и приподнимается над ним в виде купола.

У смородины американской и смородины черной рисунок воскового налета отличается, что является систематическим признаком (выявленным для форм смородины американской впервые). У смородины американской он более однородный, а у смородины черной имеет вид овальных вкраплений. Возможно, это обусловлено адаптивными механизмами, связанными с увеличением плотности кутикулы за счет вкраплений и ее толщины (рис. 6).

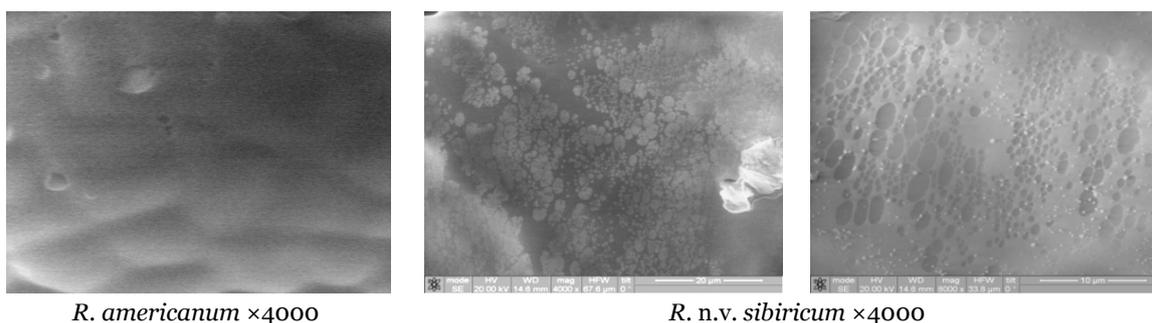


Рис. 6. Поверхность пельтатной железки

Секрет накапливается только в субкутикулярной полости, и под его давлением кутикула рвется, в результате чего он оказывается на поверхности органа. По мере увеличения субкутикулярной полости в процессе секреции кутикула не становится тоньше.

Выводы.

При изучении морфологических особенностей трихом *R. americanum* Mill. нами расширены имеющиеся представления о трихомах рода *Ribes* на примере

R. americanum. Учитывались признаки зрелых, полностью сформированных структур.

Среди простых неветвистых трихом выделены: конические прямые, конические слегка оттянутые к верхушке, конические серповидно изогнутые.

К нежелезистым сложным одноклеточным неветвистым трихомам отнесены конические длинные объемные, лентовидные длинные узкие и широкие. Среди железистых трихом впервые в роде *Ribes* описаны волоски с двумя железистыми головками (они находятся на абаксиальной поверхности на жилках).

У смородины американской рисунок воскового налета на поверхности железки более однородный, а у смородины черной он имеет овальные вкрапления, что является систематическим признаком, выявленным для *R. americanum*.

У *R. americanum* на верхнем эпидермисе располагаются простые одноклеточные трихомы. Листы *R. nigrum* не имеют на абаксиальном эпидермисе трихом. На абаксиальном эпидермисе листовой пластинки *R. americanum* располагаются многоклеточные неветвистые трихомы на жилках и вне их, у *R. nigrum* они располагаются только на жилках.

На предсекреторной стадии пельтатные железки листа *R. americanum* (в начале вегетации) могут быть без субкутикулярной полости. На секреторной стадии пельтатные железки имеют полости от светло-коричневого цвета до черного. На постсекреторной стадии пельтатные железки (полная спелость) наблюдаются высохшие железки, железки с поврежденной кутикулой.

Список литературы

1. Lauter, D. Water Loss via the Glandular Trichomes of Chickpea (*Cicer arietinum* L.) / D. J. Lauter and D. N. Munns // *Journal of Experimental Botany*. – 2009. – Vol. 37. – № 5. – P. 640–649.
2. McLellan, T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (Begoniaceae) / Tracy McLellan // *American Journal of Botany*. – 2005. – № 92. – P. 1616–162.
3. Janczewski E. Monographie des Groseilliers *Ribes* L. – Geneve: Imprimerie W. Kündig & Fils, Vieux-College, 1907. – 520 p.
4. Weigend M., Motley M., Weigend T., Mohr O. Phylogeny and classification in the genus *Ribes* (Grossulariaceae) based on 5S-NTS sequences and morphological and anatomical data // *Bot. Jahrb. Syst.* – 2002. – 124:163 – P. 182.
5. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. – Berlin, 1962. – Bd 4, T. 5. – 289 S.
6. Байкова Е.А. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции / Е.В. Байкова. – Новосибирск: Наука, 2006. – 248 с.
7. Резанова Т.А., Сорокопудов В.Н. Некоторые особенности анатомо-морфологического строения *Ribes americanum* Mill. // Биологически активные соединения природного происхождения: фитотерапия, фармацевтический маркетинг, фармацевтическая технология, ботаника. Материалы междунар. научн.-практ. конф. – Белгород: БелГУ, 2008. – С. 133–135.

MORPHOLOGICAL CLASSIFICATION OF TRICHOMES OF *RIBES AMERICANUM* MILL. (GROSSULARIACEAE)

T.A. Rezanova¹
V.N. Sorokopudov¹
D.A. Kolesnikov²

¹ *Belgorod State University,
 Pobedy Str., 85, Belgorod,
 308015, Russia*
 E-mail: Rezanova@bsu.edu.ru

² *Belgorod State University,
 Koroloeva Str, 2a, Belgorod,
 308034, Russia*

The morphological description of a variety of trichomes of *Ribes americanum* is carried out, three subtypes of unicellular trichomes and three subtypes of multicellular trichom are allocated, ferruteros trichomes with two ferruteros heads are described for the first time. Morphometric measurements of trichomes and the main cells of epidermis at the basis of trichomes are accomplished. Various patterns of a wax touch on surface of american currant and black currant are revealed, the difference has taxonomic value. Distribution of trichomes on adaxial and abaxial epidermis of leaf plate of *Ribes americanum* in comparison with *R. nigrum* is described. Functional conditions of oil-secreting glandular hairs (a development stage) are described.

Key words: *Ribes americanum*, epidermis, trichomes, oil-secreting glandular hairs.