

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРИХОМ ВИДОВ РОДА *JUGLANS*, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Сорокопудов В.Н., Назарова Н.В., Кузнецова Т.А., Колесников Д.А.

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

Трихомы играют важное значение в поддержании водного баланса и в регулировании температуры листа, также они выполняют защитную роль по отношению к возбудителям болезней, способствуют опылению в фазу цветения, оказывают влияние на фотосинтез. Важное значение имеет идентификация трихом в систематическом отношении, в том числе для определения видов. Проведен анализ литературных данных о трихомах растений семейства *Juglandaceae*. Описано разнообразие и морфофункциональные особенности трихом растений рода *Juglans*: *J. regia* L., *J. manshurica* Max., *J. siboldiana* Maxim., *J. cjhdiiformis* Max., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. rupestris* Engelm., произрастающих в Белгородской области. Предложена единая классификация трихом рода *Juglans*, включающая имеющиеся сведения, а также впервые описанные типы трихом, что имеет систематическое значение. Новые типы трихом выделены на основе особенностей формы, размеров и числа клеток. Описано распределение трихом на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе листовой пластинки, а также микрорельеф поверхности трихом.

Ключевые слова: *Juglans*, железистые и нежелезистые трихомы, головчатые трихомы, пельтатные железки, микрорельеф.

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTIC TRIXOM OF KINDS OF SORT *JUGLANS* GROWING IN THE CONDITIONS OF THE SOUTH OF CENTRAL RUSSIAN UPLAND

Sorokopudov V.N., Nazarova N.V., Kuznetsova T.A., Kolesnikov D.A.

The Belgorod state university, Russia, 308015, Belgorod, Victory street, 85, E-mail: sorokopudov@bsu.edu.ru

Trikhoma play importance in maintenance of water balance and in regulation of temperature of a leaf, also they carry out a protective role in relation to causative agents of diseases, promote pollination in a flowering phase, have impact on photosynthesis. Identification trikhomy in the systematic relation, including for definition of types has importance. The analysis of the literary data about excrescences family *Juglandaceae* plants is carried out. A variety and the morphological features трихом plants of sort *Juglans* is described: *J. regia* L., *J. manshurica* Max., *J. siboldiana* Maxim., *J. cjhdiiformis* Max., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. rupestris* Engelm., growing in the Belgorod region. Uniform classification excrescence sorts *Juglans*, including available cramp, and also for the first time the described types excrescence is offered that has regular value. New types excrescence are allocated on the basis of features of the form, the sizes and number of cells. Distribution excrescence on inferior and an abaxial false skin of a sheet plate, and also a surface microrelief excrescence is described.

Keywords: *Juglans*, glandular and notglandular excrescences, capitate excrescence, peltathy pieces of iron, a microrelief.

Введение

У растений из сем. *Juglandaceae* поверхность листьев и перикарпия покрыта железистыми и нежелезистыми трихомами нескольких морфологических типов. Одни авторы выделяют 4 основных типа [2], другие – 6, при этом учитывается внутривидовая, сезонная, географическая и экологическая изменчивость, распределение на адаксиальной и абаксиальной поверхностях листовой пластинки [8]. Несмотря на то, что существует единая база данных о трихомах и генах вовлеченных в синтез метаболитов трихом [6], в работах разных авторов основные типы трихом имеют разные обозначения. Важное значение имеет идентификация трихом в систематическом отношении [6], в том числе для определения

ископаемых видов [7,10]. Трихомы играют важное значение в поддержании водного баланса и в регулировании температуры листа [4,12], так же они выполняют защитную роль по отношению к возбудителям болезней, способствуют опылению в фазу цветения, оказывают влияние на фотосинтез [12].

Цель настоящего исследования – идентифицировать трихомы поверхности листа интродуцированных в Белгородскую область видов рода *Juglans*, обобщить и дополнить существующие классификации.

Материалы и методы. Объектами исследования стали растения семи видов рода *Juglans*, произрастающих в Ботаническом саду БелГУ, 2001 года посадки: *J. regia* L., *J. manshurica* Max., *J. siboldiana* Maxim., *J. cjhdiiformis* Max., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. rupestris* Engelm. Контроль – растения вида *J. regia* L., произрастающий в течение длительного времени в Белгородской области.

Учитывалось происхождение видов. Для исследования отбирались листья с годовичных приростов (7-й от основания прироста) с учетом их морфологического адреса, освещенности в утренние часы. Консервация листьев проводилась общепринятым способом в смеси: спирт, вода, глицерин (1:1:1) [3]. Приготовление препаратов эпидермиса проводилось по модифицированной методике [3].

Изучение эпидермиса и его структур проводилось с помощью СМ «Биолам С 13», Микромед-5, бинокюляра 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, число клеток, измеряли морфологические параметры, распределение на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе листовой пластинки. Рассчитывали площадь пельтатных трихом и коэффициент их эксцентричности [4].

Результаты и обсуждение

У представителей семейства *Juglandaceae* вегетативные и репродуктивные органы покрыты морфологически разнообразными трихомами [2]. А.Тachtadjan характеризует растения семейства *Juglandaceae* наличием на поверхности листьев погруженных пельтатных трихом и нежелезистых волосков [11. David L. Dilcher (1986), использует особенности листовой поверхности для идентификации растений в палеоботанике [7]; автор описывает типы трихом известных растений семейства *Juglandacea*, он выделяет три типа трихом: простые одноклеточные («simple»), большие и маленькие пельтатные трихомы («large» and «small pellate»). Пельтатные трихомы характерны для растений семейства *Juglandaceae* [15]. David L. Dilcher отмечает их у растений трех родов *Alforoa*, *Oreomunnea*, *Engelhardia* [13].

Растения родов *Alforoa*, *Oreomunnea* могут отличаться наличием или отсутствием простых одноклеточных трихом [10].

Для описания разнообразия и морфофункциональных особенностей трихом в роде *Salvia* Е.В. Байкова [1] использует маркировку, которую мы применяем в нашем исследовании - пояснения: Г1 – ножка 2-хклеточная, головка 2-4-хклеточная; Г2 – ножка 5-клеточная, головка 8-9-клеточная; Г3 – ножка 8-9-клеточная, головка 4-6-клеточная.

В настоящем исследовании проводится классификация типов трихом рода *Juglans*, учитываются известные варианты классификаций, дополняются существующие сведения, дается характеристика различным подтипам (морфологические параметры, распределение) (табл. 2). Учитываются такие характеристики как число клеток в структурах трихом, разветвленность.

Таблица 2 - Трихомы абаксиальной поверхности листа видов рода *Juglans*

	Нежелезистые				Железистые					
	Однорядные		Пучковые		Головчатые			Пельтатные		
	Простые	Сложные	Сложные	Много-лучевые	Маленькие	Большие		маленькие	большие	
	КП1	КС1	ПУ2	ПУ1	Г1	Г2	Г3	4-кл. Ж1	6-8-кл. Ж2	Много-кл. Ж3
Абаксиальный эпидермис листа										
<i>J. cinerea</i>	+		+	+	+	+	+	+		+
<i>J. siboldiana</i>	+		+	+	+	+		+	+	+
<i>J. manshurica</i>	+	+	+			+		+		+
<i>J. rupestris</i>		+				+	+	+		+
<i>J. cjhdiiformis</i>		+	+		+	+	+			+
<i>J. regia</i>										+
<i>J. nigra</i>	+					+		+		+
Адаксиальный эпидермис листа										
<i>J. cinerea</i>	+		+		+	+	+	+		+
<i>J. siboldiana</i>	+		+	+		+	+	+		+
<i>J. manshurica</i>	+		+					+		+
<i>J. rupestris</i>								+		+
<i>J. cjhdiiformis</i>		+	+				+			+
<i>J. regia</i>										+
<i>J. nigra</i>						+		+		+

Нежелезистые одноклеточные трихомы (рис. 2), которые похожи по описанию на «игольчатые» [16], обнаружены на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе ореха серого, серповидно изогнуты (рис. 1, КП1) (длина $319,23 \pm 44,13$ мкм). У ореха Зибольда кроющие одноклеточные трихомы располагаются на абаксиальном и адаксиальном эпидермисе редко, только на жилках (длина $327,39 \pm 25,84$ мкм). У ореха маньчжурского располагаются равномерно на абаксиальном и на адаксиальном эпидермисе (длина $373,88 \pm 44,32$ мкм). На абаксиальном эпидермисе ореха черного редко встречаются одноклеточные кроющие трихомы конической формы, длина $91,19 \pm 10,11$ мкм.

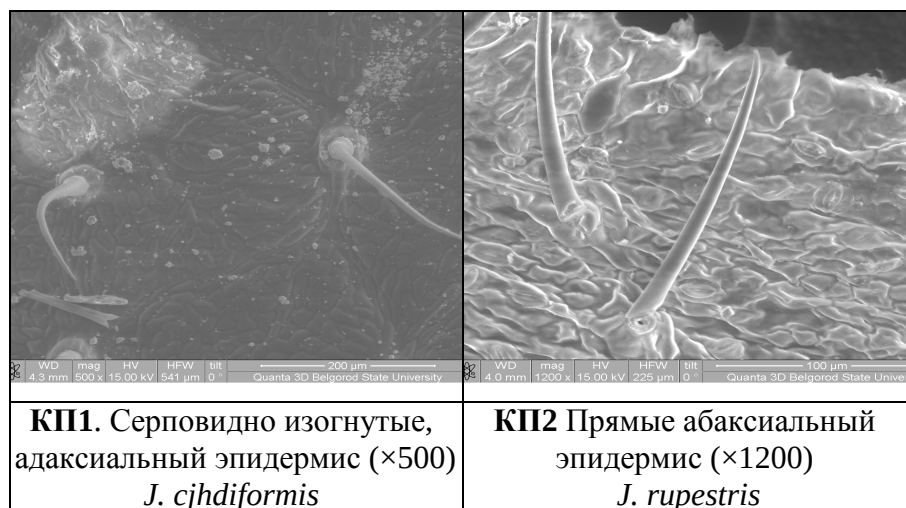
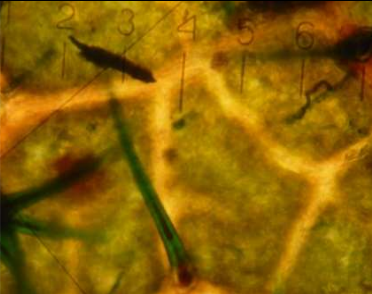
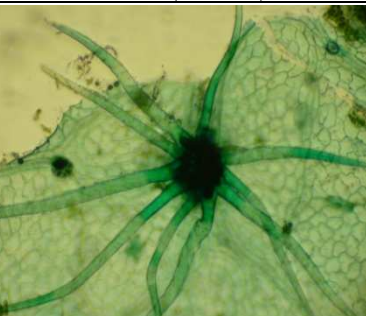
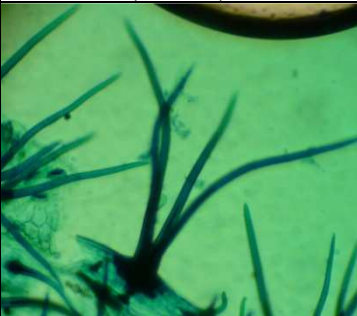
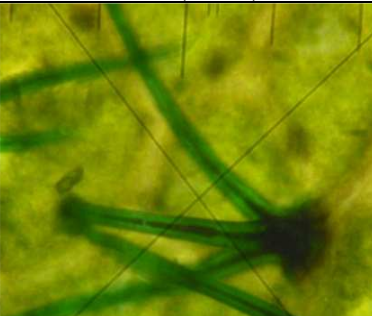


Рис.1. Форма нежелезистых одноклеточных трихом растений рода *Juglans*

Сложные однорядные неветвистые конические волоски у основания изогнутые обнаружены на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе ореха сердцевидного (рис. 2, КП), длина от 122 до 200 мкм. На адаксиальном эпидермисе они распределены равномерно. На абаксиальном эпидермисе их концентрация больше на жилках. У ореха скального многоклеточные однорядные трихомы обнаружены только на абаксиальном эпидермисе. Они прямые, распределены равномерно, длина $150,56 \pm 15,5$ мкм.

Гр.	Тип	Подтип		
Нежелезистые	Неветвистые волоски			
		Простые (одноклеточные) конические изогнутые КП1 (×2240)	Простые (одноклеточные) конические прямые КП2 (×1120)	Сложные однорядные неветвистые конические КС1 (×800)
	Пучковатые			
		Многочучевые ПУ1 (×800)	Сложные пучковатые ПУ2 (×1000)	Сложные пучковатые ПУ2 (×1600)

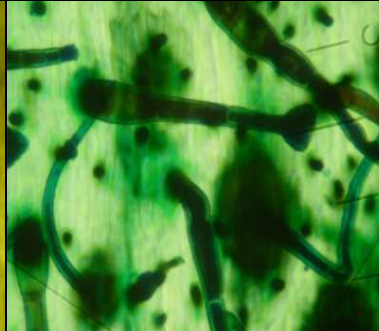
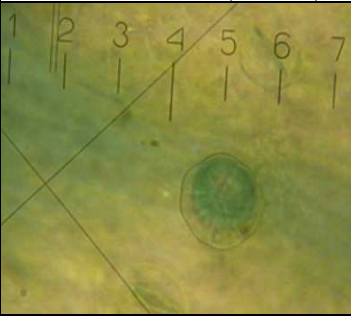
Железистые	Головчатые неветвистые волоски			
		Ножка из 2 конических клеток, головка 2-4 клетки Г1 (×2100)	Ножка из 5 конических клеток. Головка 8-9-клеточная Г2 (×2100)	Ножка из 8-9 конических клеток. Головка 4-6-клеточная Г3 (×1000)
	Пельтатные железки			
		4-х клеточная Ж1 (×2000)	6-8-клеточная Ж2 (×2000)	Многоклеточная Ж3 (×1600)

Рис. 2. Морфологическая классификация трихом рода *Juglans*

Нежелезистые одиночные трихомы («Solitary»), длиной 450-1600 мкм, описанные James Hardin (1984) [8], не были обнаружены.

Нежелезистые сложные пучковатые трихомы и многолучевые имеют вид нескольких одноклеточных и многоклеточных однорядных нежелезистых трихом, имеющих общее основание (рис. ПУ 2). Длина ответвлений варьирует от 125 до 560 мкм. Диаметр многоклеточного основания $47,24 \pm 2,50$ мкм. У сложных пучковых трихом число ответвлений 2-8 шт., у многолучевых – 8-15 шт.

Пучковые трихомы обнаружены на абаксиальном эпидермисе ореха серого, Зибольда, маньчжурского, сердцевидного. Многолучевые трихомы обнаружены на жилках на адаксиальной и абаксиальной поверхностях ореха Зибольда.

Длина самого большого ответвления пучковой трихомы у ореха серого $553,04 \pm 143,11$ мкм (число ответвлений $5,3 \pm 0,503$), у ореха Зибольда – $302,48 \pm 76,83$ мкм (число ответвлений $7,10 \pm 1,13$), у ореха маньчжурского – $498,44 \pm 129,45$ мкм (число ответвлений $3,40 \pm 0,340$). Обнаружена высокосignificant линейная корреляция между длиной ответвлений и их числом ($r=0,833$).

James Hardin отметил на поверхности эпидермиса листьев растений *Carya tomentosa* приподнятые пучковые трихомы, которые находятся на многоклеточном основании [15]. Для всех видов нами отмечены только сидячие пучковые трихомы.

Основные клетки эпидермиса, прилегающие к основанию трихом, обнаруживают иную форму и размеры, чем остальные клетки эпидермиса. Они имеют трапецевидную форму. Своими малыми основаниями они примыкают к основанию волоска, создавая вид радиального расположения антиклинальных оболочек клеток, образующих ребра трапеции. Клетки у основания волоска, покрыты кутикулой, внешне напоминая «валик», диаметр валика – $50,05 \pm 10,5$ мкм.

Головчатые трихомы обнаружены на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе всех видов ореха, кроме грецкого.

Головчатые трихомы на короткой ножке (рис. 2, Г1). Орех серый имеет на адаксиальной и абаксиальной поверхности листа маленькие головчатые трихом, ножка двуклеточная, головка имеет от 2-х до 4-х клеток. Их концентрация больше на жилках.

На абаксиальном эпидермисе ореха Зибольда на жилках обнаружены головчатые трихомы на двуклеточной ножке. Головки крупные, в них от 6 до 12 клеток, большая их часть повреждена. Орех сердцевидный имеет трихомы с двуклеточной ножке, 3-4-х клеточной головкой на абаксиальном эпидермисе.

Головчатые трихомы на длинной ножке из 5 клеток (длина $120,42 \pm 15,70$ мкм), 3-4 клеточной головкой (диаметр $93,1 \pm 3,17$ мкм) расположены на абаксиальном и адаксиальном эпидермисе ореха серого (рис. 2, Г2). На абаксиальном эпидермисе они обнаруживаются только на жилках. У ореха Зибольда такие железистые трихомы обнаружены на абаксиальном эпидермисе на жилках (длина ножки $54,37 \pm 3,14$ мкм, диаметр головки $77,10 \pm 5,58$ мкм). Орех черный имеет головчатые трихомы на ножке из 6 клеток (длина $115,17 \pm 20,15$ мкм), головка из 7-8 клеток (диаметр $57,48 \pm 5,87$ мкм) на адаксиальном эпидермисе (только на жилках) и на абаксиальном эпидермисе (равномерно расположены) (рис. 2, Г3). Орех скальный имеет данный подтип железистых трихом на абаксиальном и адаксиальном эпидермисе. Число клеток в ножке варьирует от 3 до 7 (длина $56,35 \pm 8,24$ мкм), большая часть головок разрушена. Орех маньчжурский имеет головчатые трихомы на длинной ножке на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе, расположенные только на жилках. Длина ножки $44,69 \pm 5,45$ мкм, диаметр головки $64,49 \pm 11,11$ мкм. На адаксиальном и абаксиальном эпидермисе ореха сердцевидного головчатые трихомы имеют в ножке 3-5 клеток.

Пельтатные трихомы характерны для растений семейства *Juglandacea*. В литературе название этого типа трихом имеет ряд синонимов the «peltate glands», «resin dots», «scales» и «lepidote scales». Они встречаются с разной частотой у всех изученных нами видов. Отмечены 4-х, 8-клеточные (маленькие), а также многоклеточные (большие) пельтатные трихомы. У ореха серого четырехклеточные пельтатные трихомы отмечены на адаксиальном

эпидермисе редко, на абаксиальном эпидермисе – равномерно. У ореха Зибольда мелкие пельтатные железки на адаксиальном эпидермисе редко встречаются, а на абаксиальном – четырех- и восьмиклеточные ($S\ 509,17 \pm 38,54\ \text{мкм}^2$) (табл. 3). У ореха черного мелкие пельтатные трихомы обнаружены на абаксиальном и адаксиальном эпидермисе, диаметр $400,74 \pm 39,20\ \text{мкм}$. У ореха маньчжурского мелкие пельтатные трихомы располагаются на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе редко. Многоклеточные пельтатные трихомы отмечены у всех изучаемых видов рода *Juglans*. У ореха грецкого отмечен только этот подтип трихом, $2,96 \pm 0,249$ штук на $1\ \text{мм}^2$ абаксиального эпидермиса. Наибольшая площадь многоклеточных пельтатных трихом отмечена у ореха маньчжурского, Зибольда, а наименьшая у ореха сердцевидного, грецкого и скального. Наиболее округлую форму имеют пельтатные трихомы ореха Зибольда и грецкого, что соответствует большей их наполненности секретом.

Таблица 3 - Характеристика многоклеточных пельтатных трихом растений рода *Juglans*

Вид	Площадь пельтатных железок, $\times 10^3\ \text{мкм}^2$	Площадь субкутикулярной полости пельтатных железок, мкм^2	Коэффициент эксцентричности пельтатной железки	Коэффициент эксцентричности субкутикулярной полости железки
<i>J. cinerea</i>	$9,845 \pm 0,321$ *	$5,5095 \pm 0,244$ **	$0,495 \pm 0,027^*$	$0,505 \pm 0,032^{**}$
<i>J. siboldiana</i>	$10,045 \pm 0,203$ **	$4,259 \pm 0,290$ **	$0,325 \pm 0,030$	$0,420 \pm 0,035$
<i>J. manshurica</i>	$11,876 \pm 0,131$ **	$3,592 \pm 0,129$ **	$0,424 \pm 0,017$	$0,227 \pm 0,016$
<i>J. rupestris</i>	$3,363 \pm 0,410$ **	$1,112 \pm 0,133$ *	$0,560 \pm 0,039^{**}$	$0,558 \pm 0,046$
<i>J. cjhdiiformis</i>	$0,758 \pm 0,056$ **	$0,339 \pm 0,010$ **	$0,508 \pm 0,029^*$	$0,500 \pm 0,027$
<i>J. regia</i>	$1,858 \pm 1,338$	$0,162 \pm 0,117$	$0,389 \pm 0,032$	$0,494 \pm 0,047$

На поверхности пельтатных трихом кутикулярный слой более толстый, он формирует особый рельеф. Чаше всего многоклеточные пельтатные трихомы имеют радиальные складки вдоль антиклинальных стенок (орех серый, сердцевидный). У ореха черного кутикула более тонкая, восковой налет на поверхности эпидермы не выражен. Кутикула в большей степени спадает вокруг субкутикулярной полости (рис. 4 Б).

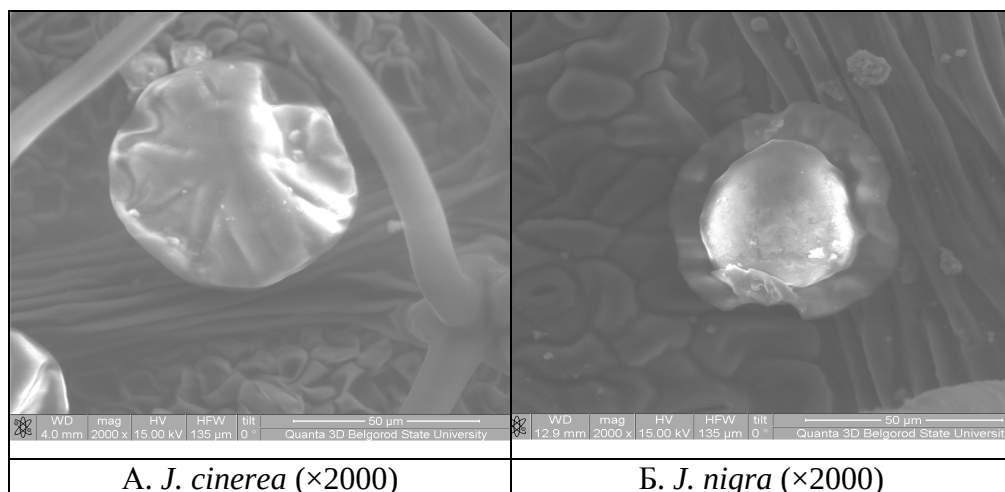


Рис. 4. Рельеф поверхности кутикулярного слоя пельтатных трихом абаксиальной поверхности листа растений рода *Juglans*

По-видимому, складчатость кутикулы является следствием сжатия имевшейся в головке субкутикулярной полости. Особенности поверхностного рельефа обусловлены не только локализацией и размером субкутикулярной полости, но также толщиной кутикулы. Очевидно, что более толстая кутикула препятствует образованию складок [2].

В отсутствии внешних воздействий поверхность пельтатных трихом остается целостной, в противном случае приподнятая кутикула полностью отрывается и оторванный секреторный продукт оказывается снаружи [13]. Существует мнение [14] о том, что факторами, вызывающими разрыв кутикулы, является высокая температура, низкая влажность воздуха и механическое давление. Такой же механизм секреции, сопровождающийся отрывом кутикулы, наблюдается в пельтатных железах листьев *R. americanum* [8], *Ocimum basilicum* [9] и в трихомах завязи *Zeheria mantana* [11].

Функции трихом, расположенных на поверхности околоплодников и способных синтезировать вторичные метаболиты, многообразны. В период цветения эфирные масла, входящие в состав секрета, капли слизи, а также яркое окрашивание привлекают насекомых-опылителей. Фенольные и терпеноидные соединения защищают вегетативные и генеративные органы от фитопатогенов, как это было установлено для растений из других систематических групп [11]. Трихомы играют определенную роль как в механической защите плодов от травоядных насекомых, так и в предотвращении иссушения их поверхности [3].

Заключение

Листья растений видов *J. regia*, *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cjhdiiformis*, *J. nigra*, *J. cinerea*, *J. rupestris* опушены. Трихомы, расположенные на абаксиальной и адаксиальной поверхности листа классифицируют на две группы: железистые и нежелезистые. К нежелезистым трихомам относятся простые (одноклеточные) конические трихомы, которые по форме делятся на прямые и серповидно изогнутые. Также среди нежелезистых трихом

впервые описаны многоклеточные однорядные конические трихомы. К этой же группе трихом относятся пучковые сложные с 5-7-ю ответвлениями и многолучевые с 8-15 ответвлениями (обнаружены только на листьях *J. siboldiana* и на абаксиальной поверхности листа *J. cinerea*). К группе железистых трихом относятся головчатые трихомы: маленькие (с двухклеточной ножкой, 2-4-клеточной головкой), большие (с 5-клеточной ножкой, 8-9-клеточной головкой и трихомы с 8-9-клеточной ножкой и 4-6-клеточной головкой). К железистым трихомам относятся пельтатные железки, среди которых выделены маленькие 4-х клеточные железки, 6-8-клеточные железки и большие многоклеточные железки.

Поверхность волосков не образует складок, однако на ней хорошо выявляется микрорельеф, спирально ориентированный по отношению к вертикальной оси клеток. Многоклеточные пельтатные трихомы морфологически отличаются. На поверхности эпидермиса листьев *J. nigra* с недостаточно выраженным восковым налетом кутикула «спадает», субкутикулярная полость хорошо выражена. Особенности поверхностного рельефа обусловлены не только локализацией и размером субкутикулярной полости, но и также толщиной кутикулы.

Исследования выполнены в рамках реализации государственного задания Министерства образования и науки РФ Белгородским государственным национальным исследовательским университетом на 2013 год (№ проекта 5.1739.2011).

Список литературы

- 1.Байкова Е.А. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции / Е.А. Байкова. – Новосибирск: Наука, 2006. – 248 с.
- 2.Муравник Л.Е. Трихомы перикарпия у видов JUGLANS (JUGLANDACEAE): сканирующая микроскопия, флуоресцентная микроскопия и гистохимия / Л.Е. Муравник // Цитология, том 50, № 7, 2008, С. 636-642.
- 3.Резанова Т.А. Морфо-анатомические и экологические особенности *RIBES AMERICANUM* MILL. при интродукции на Юге Среднерусской возвышенности. Диссертация на соискание степени кандидата наук. Саратов, 2010. – 192 с.
- 4.Резанова Т.А. Морфологическая классификация трихом *Ribes americanum* Mill. (*Grossulariaceae*) / Т.А. Резанова, В.Н. Сорокопудов, Д.А. Колесников // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Естественные науки. – 2010. - № 9 (80), вып.11.- С. 5-10.
- 5.Фурст Т.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования тканей. М.: Наука, 1979, 155 с.

6. Dai X. TrichOME: A Comparative Omics Database for Plant Trichomes / Xinbin Dai, Guodong Wang, Dong Sik Yang, Yuhong Tang, Pierre Broun, M. David Marks, Lloyd W. Sumner, Richard A. Dixon and Patrick Xuechun Zhao // *Plant Physiology*. – 2010. – 152: P. 44-54.
7. Dilcher D. L. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: leaves of the engelhardiidae (Juglandaceae) / David L. Dilcher and Steven R. Manchester // *Bot. Gaz.* – 1986. – 147 (2): P. 189-199.
8. Hardin J. Atlas of Foliar Surface Features in Woody Plants, II. Broussonetia, Morus, and Maclura of North America / James W. Hardin // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. – (Jul. - Sep., 1981). – Vol. 108, No. 3. – P. 338-346.
9. Ioannidis D. UV-B is required for normal development of oil glands in *Ocimum basilicum* L. (Sweet Basil) / D. Ioannidis, L. Bonner, C.B. Johnson. // *Ann. Bot.* – 2002. – 90: P. 453-460.
10. Jähnichen H. Blätter und Früchte von Engelhardia Lesch. ex Bl. (Juglandaceae) aus dem europäischen Tertiär / Dr. Hellmut Jähnichen, Dr. Dieter H. Mai, Dr. Harald Walther // *Journal Botanical Taxonomy and Geobotany*. – 1977. – Vol. 88, Issue 5-6. – P. 323-363.
11. Machado S. R. Ovary peltate trichomes of *Zeheria mantana* (Begoniaceae): developmental ultrastructure and secretion in relation to function / S. R. Machado, E.A. Grigorio, E. Guimaraes // *Ann. Bot.* – 2006. – 97: P. 357-369.
12. Wagner G. Secretion Trichomes: More Than Just Hairs / George J. Wagner // *Plant Physio.* – 1991, 96. – P. 675-679.
13. Weigend M. Phylogeny and classification in the genus Ribes (Grossulariaceae) based on 5S-NTS sequences and morphological and anatomical data / M. Weigend, M. Motley, T. Weigend, O. Mohr // *Bot. Jahrb. Syst.* – 2002. – 124:163 – P. 182.
14. Werker E. Structure of glandular hairs and identification of the main components of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae / E. Werker, U. Ravid, E. Putievsky // *Israel J. Bot.* – 1985. – 34: Pp. 31-45.

Рецензенты:

Ткаченко И.К., д.с.-х.н., профессор, профессор кафедры анатомии и физиологии живых организмов Биолого-химического факультета Белгородского государственного университета Министерства образования и науки РФ, г. Белгород.

Лазарев А.В., д.б.н., доцент, профессор кафедры биотехнологии и микробиологии Биолого-химического факультета Белгородского государственного университета Министерства образования и науки РФ, г. Белгород.