



ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Экология растений / Ecology of plants

Оригинальная статья / Original article

УДК 581.4:581.5

DOI:10.18470/1992-1098-2017-3-53-63

МОРФОЛОГИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ ТКАНИ ЛИСТЬЕВ И ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *INULA*

Аида Я. Тамахина*, Анжела А. Гадиева

Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет,
Нальчик, Россия, aida17032007@yandex.ru

Резюме. Цель. Данная работа посвящена изучению морфологии выделительной ткани листьев и вторичных метаболитов некоторых представителей рода *Inula* (*Inula britannica* L., *Inula aspera* Poir., *Inula germanica* L.), произрастающих в фитоценозах предгорной и степной зон Кабардино-Балкарской Республики. **Методы.** Объектом исследования служили листья среднего яруса растений, собранные в фазу полного цветения в августе 2015-2016 гг. Для идентификации вторичных метаболитов применяли общепринятые гистохимические тест-реакции. **Результаты.** Морфологическая структура железистых трихом типична для семейства *Asteraceae*. Волоски расположены на крупных жилках и в межжилковой области абаксиальной, реже адаксиальной поверхности листа. Общее количество железистых трихом снижается в ряду *I. britannica* L. – *I. aspera* Poir. – *I. germanica* L. Железистые трихомы расположены на абаксиальной поверхности листа и имеют видовые морфологические особенности. Количество железистых трихом на 1 мм² листовой поверхности варьирует от 1 (*I. germanica* L.) до 16-ти (*I. aspera* Poir.). В листьях *I. germanica* L. формируются эндогенные выделительные структуры: схизогенные вместилища, идиобласты, млечники. Вторичными метаболитами *I. britannica* L. являются эфирные масла, *I. germanica* L. – эфирные масла, смолы, оксалат кальция, каучук, *I. aspera* Poir. – эфирные масла, смолы, полисахариды. **Заключение.** Морфологические особенности выделительной ткани и химический состав вторичных метаболитов листьев представителей рода *Inula* L. обусловлены влиянием абиотических условий мест произрастания и связаны с экологической стратегией видов. Различия в морфологии железистых структур могут использоваться для микродиагностики видов рода *Inula* L.

Ключевые слова: *Inula britannica* L., *Inula aspera* Poir., *Inula germanica* L., лист, выделительная ткань, вторичные метаболиты.

Формат цитирования: Тамахина А.Я., Гадиева А.А. Морфология выделительной ткани листьев и вторичные метаболиты некоторых представителей рода *Inula* // Юг России: экология, развитие. 2017. Т.12, N3. С.53-63. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-3-53-63

MORPHOLOGY OF EXCRETORY TISSUE OF LEAVES AND SECONDARY METABOLITES OF SOME SPECIES FROM *INULA* GENUS

Aida Ya. Tamakhina*, Angela A. Gadiyeva

Kabardino-Balkarian state agricultural university,
Nalchik, Russia, aida17032007@yandex.ru

Abstract. Aim. This work is devoted to studying the morphology of the excretory tissue of leaves and secondary metabolites of some species from *Inula* genus (*Inula britannica* L., *Inula aspera* Poir., *Inula germanica* L.) grown in plant communities of the foothill and steppe zones of the Kabardino-Balkar Republic. **Methods.** As



object of a research served the leaves of an average tier of plants collected in a phase of the complete blossoming in August, 2015-2016. Applied the standard histochemical test reactions to identification of secondary metabolites. **Results.** Morphological structure of non-glandular trichomes are typical of the *Asteraceae* family. Hairs are located on large veins and interveinal region abaxial, rarely adaxial surface of the leaf. The total number of non-glandular trichomes decreases among *I. britannica* L. – *I. aspera* Poir. – *I. germanica* L. Glandular trichomes are located on the abaxial surface of the leaf and have morphological species characteristics. The number of glandular trichomes per 1 mm² of the leaf surface varies from 1 (*I. germanica* L.) to 16 (*I. aspera* Poir.). In the leaves of *I. germanica* L. are formed endogenous secretory structures: schizogenous intercellular space, idioblast, latex vessel. The secondary metabolites of *I. britannica* L. are essential oils, *I. germanica* L. – essential oils, resins, calcium oxalate, rubber, *I. aspera* Poir. – essential oils, resins, polysaccharides. **Conclusion.** Morphological features of secretory tissue and chemical composition of secondary metabolites in the leaves of the genus *Inula* L. due to the influence of abiotic conditions and associated with the ecological strategy of the species. Differences in the morphology of glandular structures can be used for micro-diagnostics species of the genus *Inula* L.

Keywords: *Inula britannica* L., *Inula aspera* Poir., *Inula germanica* L., leaf, secretory tissue, secondary metabolites.

For citation: Tamakhina A.Ya., Gadiyeva A.A. Morphology of excretory tissue of leaves and secondary metabolites of some species from *Inula* genus. South of Russia: ecology, development. 2017, vol. 12, no. 3, pp. 53-63. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2017-3-53-63

ВВЕДЕНИЕ

Межвидовые и внутривидовые различия в морфологии выделительной ткани растений и химической природе синтезируемых и аккумулируемых продуктов вторичного метаболизма формируются под влиянием абиотических условий мест произрастания растений, которые, в свою очередь, влияют на молекулярно-генетические процессы формирования листа и его эпидермы [1; 2].

Несмотря на большое разнообразие и внутривидовой полиморфизм, морфология выделительных структур листьев и химический состав продуктов метаболизма в целом типичны для определенных видов, родов и семейств, что используется как диагностический показатель для целей систематики. Так, для видов семейства *Asteraceae* характерно присутствие на обеих сторонах листа простых волосков с длинной конечной клеткой и овальных эфиромасличных железок, состоящих из восьми выделительных клеток, расположенных в два ряда и четыре яруса [3]. В секрет трихом многих представителей семейства *Asteraceae* входят фенольные соединения и терпеноиды [4; 5].

Одним из фармакологически значимых родов семейства *Asteraceae* является

девясил (*Inula* L.). Род объединяет виды с разными типами экологических стратегий, значительно различающиеся по экологическим условиям произрастания. В листьях отдельных видов девясила обнаружены и количественно определены флавоноиды, дубильные вещества, эфирные масла, сесквитерпеновые лактоны, что обусловило их широкое применение в медицине (официальной, народной, ветеринарной) и пищевой промышленности [6]. Имеются данные о морфолого-анатомическом строении листа девясила высокого (*I. helenium* L.), применяемого в официальной медицине [7]. Однако морфологические особенности выделительной ткани листьев малоизвестных видов девясила не исследованы.

В связи с вышеизложенным, *цель работы* состояла в морфологическом изучении выделительной ткани и веществ вторичного метаболизма листьев видов девясила, различающихся по условиям экологического оптимума и типу экологической стратегии, – девясил британский (*Inula britannica* L.), девясил шероховатый (*Inula aspera* Poir.) и девясил германский (*Inula germanica* L.).



МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На территории Северного Кавказа виды *I. britannica* L. и *I. aspera* Poir. обитают от низменности до среднего пояса гор, *I. germanica* L. – в степях на низменности и аридных котловинах нижнего горного пояса. Основными местами обитания *I. britannica* L. являются влажные места (приречные луга, берега водоемов, сырые поляны и лесные опушки), *I. aspera* Poir. – районы со степным климатом, *I. germanica* L. – типчаково-разнотравно-ковыльные степи на карбонатных почвах [6; 8].

По отношению к водному режиму исследуемые виды относятся к двум экологическим группам: мезофиты (*I. britannica* L., *I. aspera* Poir.) и мезоксерофиты (*I. germanica* L.) [9; 10]. По степени солеустойчивости виды подразделяются на гликогалофиты (*I. britannica* L., *I. aspera* Poir.), выдерживающие слабое засоление, и эвгалофиты (*I. germanica* L.).

Виды *I. britannica* L. и *I. aspera* Poir. по характеру ареала (на территории Северного Кавказа – сплошной) и встречаемости в фитоценозах (обычные) проявляют признаки эксплерентности. Дизъюнктивный ареал распространения, границы которого определяются эдафическими (меловые почвы) и антропогенными (распахивание типичных степей) факторами, и спорадическая встречаемость *I. germanica* L. у границ ареала свидетельствуют об экологической патиентности и уязвимости вида.

Сбор листьев проводился в условиях экологического оптимума для каждого из изучаемых видов, так как при этом количественные признаки находятся под контролем стабилизирующей формы естественного отбора и близки к модальному

значению. Растительное сырье девясилы британского отбирали на берегу водоема в городском парке «Атажукинский сад» г. Нальчик (предгорная зона Кабардино-Балкарской Республики, почва – выщелоченный чернозем), девясилы шероховатого и германского – в районе села Алтуд (степная зона Кабардино-Балкарской Республики, почва – чернозем южный карбонатный с содово-сульфатным засолением и, местами, с высоким содержанием карбоната кальция). Сбор листьев осуществляли в августе 2015-2016 гг. со среднего яруса 20-ти растений каждого вида в фазу полного цветения, соответствующей стадии активной секреции трихом.

Морфологию экзогенных и эндогенных выделительных структур изучали на абаксиальной и адаксиальной поверхности листьев, обесцвеченных в растворе хлоралгидрата, просветленных в глицерине и окрашенных метиленовым синим. Для идентификации вторичных метаболитов применяли гистохимические тест-реакции с хлоридом железа – на фенольные соединения, с суданом III – на изопреноиды (эфирные масла, смолы, политерпены), с суданом черным Б (после фиксации по Чиаччио) – на сесквитерпеновые лактоны, с тимолом (реакция Молиша) – на полисахариды [11; 12]. Для исследования использовали световой микроскоп Биомед С1 и цифровой фотоаппарат Canon (разрешение матрицы 8 Мп). Учитывали форму и размеры трихом, их количество на 1 мм², характер распределения на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе листовой пластинки. Измерения проводили в 20 полях зрения с общим увеличением микроскопа 150х и 450х.

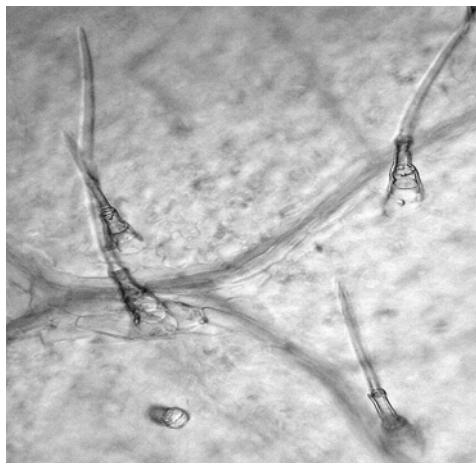
ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Трихомы листьев *I. britannica* L., *I. aspera* Poir., *I. germanica* L. в соответствии с морфофункциональными критериями разделены на две группы: нежелезистые и железистые. Морфологическая структура нежелезистых трихом типична для семейства *Asteraceae*. Это многоклеточные однорядные волоски с двух- или трехкле-

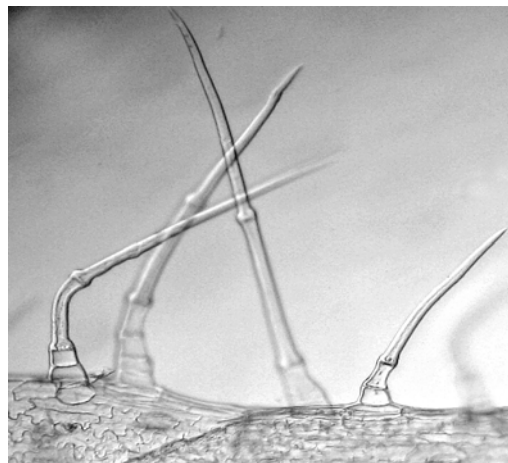
точным расширенным основанием и удлинённой, легко отламывающейся конечной частью. Волоски расположены на крупных жилках и в межжилковой области преимущественно абаксиальной поверхности (рис. 1а), а также по краям листа (рис. 1б). Длина волосков значительно варьирует как между видами, так и в пре-

делах одного вида: 130-269 мкм ($\bar{x}=234$ мкм) – *I. germanica* L., 174-565 мкм ($\bar{x}=382$ мкм) – *I. britannica* L., 217-435

мкм ($\bar{x}=426$ мкм) – *I. aspera* Poir.



a/a



b/b

Рис. 1. Нежелезистые трихомы на поверхности (а) и по краям (б) листа
Fig. 1. Non-glandular trichomes on a leaf surface (a), on the leaf edge (b)

Железистые трихомы девясила германского расположены вблизи жилок (рис. 2а). Их формирование происходит путем последовательных периклиальных и поперечных делений. Результатом такого деления является формирование удлиненной клетки-ножки и многоклеточной головки из 16-18 клеток (рис. 2б). Железистые трихомы девясила шероховатого представлены головчатыми волосками на пятиклеточной ножке с одноклеточной овальной головкой, окруженной общей кутикулой (рис. 2в). Они равномерно распределены в межжилковых областях абаксиальной поверхности листа. Основным морфологическим типом железистых трихом девясила британского являются двурядные волоски, сформированные четырьмя парами выделительных клеток. Они располагаются более или менее равномерно на эпидермисе абаксиальной поверхности листа (рис. 2г). Вторым морфологический тип железистых трихом встречается на поверхности жилок – головчатые волоски, состоящие из 4-х нежелезистых клеток ножки и одной секреторной клетки головки (рис. 2д).

Общее количество трихом, в том числе отдельно нежелезистых и железистых, у видов девясила значительно варьирует (табл. 1). Наибольшей степенью опушения обеих сторон листовой пла-

стинки характеризуются листья девясила британского, а наименьшей – девясила германского. Количество нежелезистых трихом на 1 мм² абаксиальной поверхности варьирует от 2 (*I. germanica* L.) до 40 (*I. britannica* L.), на адаксиальной – от 1 (*I. germanica* L.) до 9 (*I. aspera* Poir.). Общее количество нежелезистых трихом снижается в ряду *I. britannica* L. – *I. aspera* Poir. – *I. germanica* L. При этом на абаксиальной стороне листьев количество кроющих трихом превышает аналогичный показатель адаксиальной поверхности в 6,8 (*I. britannica* L.); 3,5 (*I. aspera* Poir.) и 1,7 (*I. germanica* L.) раза. Железистые трихомы у всех видов формируются на нижней стороне листьев. Количество железистых трихом на 1 мм² листовой поверхности варьирует от 1 (*I. germanica* L.) до 16-ти (*I. aspera* Poir.). Общее количество трихом, в том числе отдельно нежелезистых и железистых, у видов девясила значительно варьирует (табл. 1). Наибольшей степенью опушения обеих сторон листовой пла-

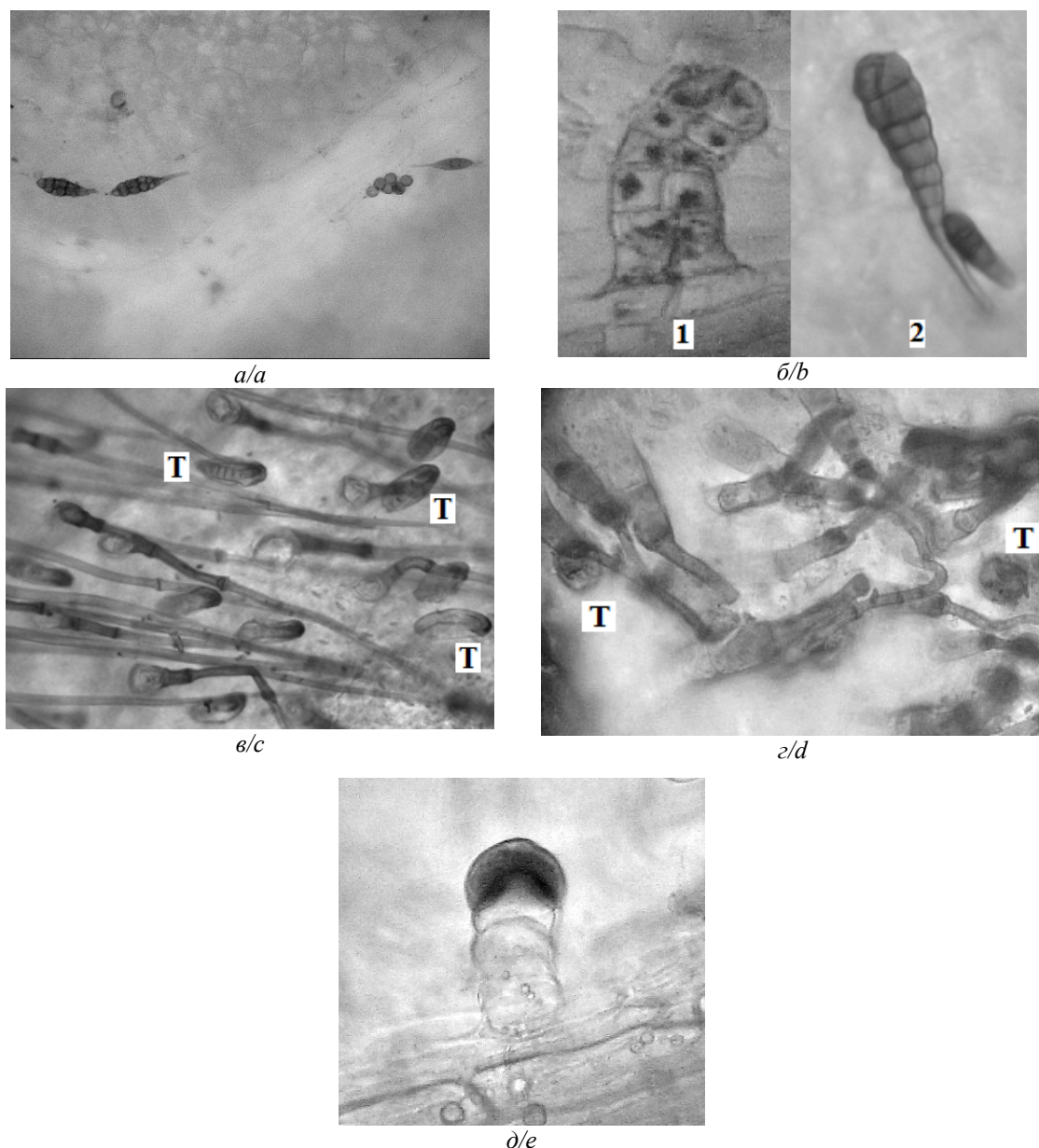


Рис. 2. Железистые трихомы (Т) *I. germanica* L. (а, б), *I. aspera* Poir. (в), *I. britannica* L. (г, д): 1 – трихом на стадии деления, 2 – сформированный трихом
Fig. 2. Glandular trichomes (Т) *I. germanica* L. (а, б), *I. aspera* Poir. (в), *I. britannica* L. (д, е): 1 – the trichomes under division, 2 – formed trichomes

Общее количество нежелезистых трихом снижается в ряду *I. britannica* L. – *I. aspera* Poir. – *I. germanica* L. При этом на абаксиальной стороне листьев количество кроющих трихом превышает аналогичный показатель адаксиальной поверхности в 6,8 (*I. britannica* L.); 3,5 (*I. aspera* Poir.) и 1,7 (*I. germanica* L.) раза. Железистые трихомы у всех видов формируются на нижней стороне листьев. Количество железистых трихом на 1 мм² листовой по-

верхности варьирует от 1 (*I. germanica* L.) до 16-ти (*I. aspera* Poir.).

В составе секрета железистых (*I. britannica* L., *I. germanica* L.) и нежелезистых (*I. aspera* Poir.) трихом выявлены компоненты, характерные в целом для семейства *Asteraceae*, – эфирные масла, содержащие сесквитерпеновые лактоны и фенольные вещества (флавоноиды). Факт окрашивания содержимого трихом метиленовым синим, относящимся к группе базофиль-



ных красителей, свидетельствует о преобладании в составе эфирного масла окисленных компонентов (сесквитерпеновые лактоны, флавоноиды, фенольные кислоты). Железистые трихомы *I. germanica* L. синтезируют эфирные масла (на начальных стадиях формирования) и олеосмолы (сформированные). Секрет железистых трихом *I. aspera* Poir. образован полисахаридной слизью, в состав которой входят нейтральные сахара (секрет не окрашивается метиленовым синим); содержимое многочисленных нежелезистых волосков заполнено эфирным маслом, выделяющимся наружу при отламывании конечной клетки.

ридной слизью, в состав которой входят нейтральные сахара (секрет не окрашивается метиленовым синим); содержимое многочисленных нежелезистых волосков заполнено эфирным маслом, выделяющимся наружу при отламывании конечной клетки.

Таблица 1

Количество трихом на эпидермисе абаксиальной (1) и адаксиальной (2) стороны листа

Table 1

The number of trichomes on epidermis abaxial (1) and adaxial (2) side of leaf

Виды Species	Количество железистых трихом, шт./мм ² The number of glandular trichomes, PCs/mm ²		Количество нежелезистых трихом, шт./мм ² The number of non-glandular trichomes, PCs/mm ²	
	1	2	1	2
<i>Inula germanica</i> L.	1,1±0,3	-	2,2±0,6	1,3±0,4
<i>Inula britannica</i> L.	10,6±2,4	-	39,6±4,2	5,8±2,1
<i>Inula aspera</i> Poir.	15,7±1,3	-	30,5±2,7	8,6±2,3

Помимо экзогенных выделительных образований в листьях *I. aspera* Poir. и *I. germanica* L. выявлены эндогенные структуры: схизогенные вместилища, накапливающие и выделяющие смолы (у обоих видов) (рис. 3а); идиобласты – неспециализированные кристаллоносные клетки (рис. 3б) и млечники с каучуком (*I. germanica* L.) (рис. 3в).

Установленные особенности выделительной ткани листьев свидетельствуют о широком спектре её адаптивных возможностей, определяющих специализацию представителей рода *Inula* L. к нормальным условиям мест произрастания. В распределении трихом на поверхности листьев исследованных видов установлены общие закономерности: на абаксиальной поверхности формируется большее количество нежелезистых трихом по сравнению с адаксиальной; железистые трихомы характерны для абаксиальной поверхности листьев.

Нежелезистые трихомы всех видов морфологически сходны, однако их количество варьирует в широких пределах с максимумом у мезофитов (*I. britannica* L., *I. aspera* Poir.) и минимумом у мезоксерофитов (*I. germanica* L.) Повышенная опушенность листьев является проявлением

ксероморфного строения листьев [13; 14] и увеличивает адаптивные возможности растений. Кроющие (нежелезистые) трихомы растений выполняют важные функции: защищают хлоренхиму от перегрева, влияют на формирование микроклимата вблизи поверхности листовой пластинки [3], способствуют увеличению или снижению интенсивности транспирации [15]. Следовательно, значительное количество нежелезистых волосков на обеих сторонах листовой пластинки является одним из признаков эксплерентности видов *I. britannica* L. и *I. aspera* Poir. Слабое развитие трихомного аппарата листьев *I. germanica* L. свидетельствует об ином биохимическом механизме засухоустойчивости (толстая восковая кутикула эпидермиса, накопление растворимых сахаров в мезофилле и др.) [16].

Неспециализированные кроющие волоски часто являются высоко метаболически активными образованиями [17]. Поэтому можно предположить, что в экологических условиях, отклоняющихся от нормы, эти структуры способны к синтезу и выделению эфирных масел у видов, не синтезирующих данные вещества в нормальных условиях (*I. germanica* L.).

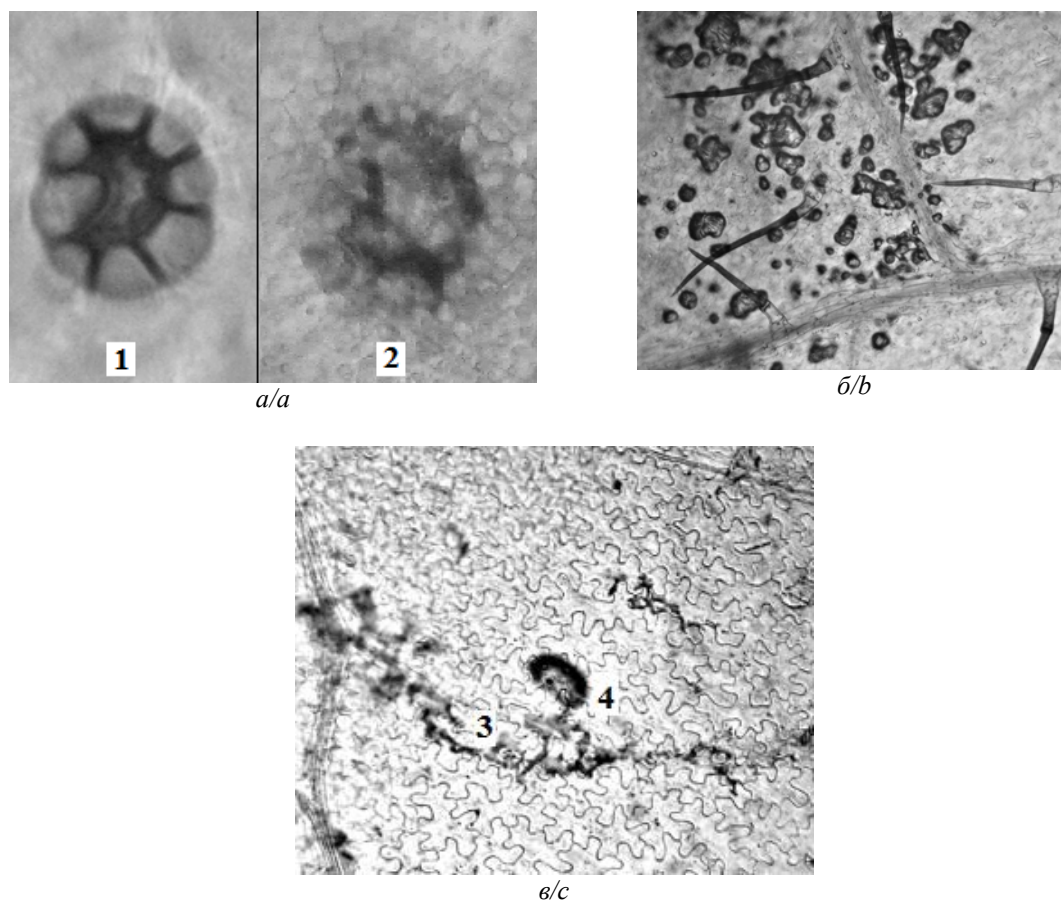


Рис. 3. Эндогенные выделительные структуры листьев: *а* – смоляной ход (1 – *I. germanica* L., 2 – *I. aspera* Poir.); *б* – кристаллы оксалата кальция; *в* – млечники (3) и глобула каучука (4)

Fig. 3. Endogenous secretory structures of leaves: *a* – pitch course (1 – *I. germanica* L., 2 – *I. aspera* Poir.); *b* – crystals of calcium oxalate; *c* – latex vessel (3) and globule rubber (4)

Виды девясила значительно отличаются по количеству и морфологии железистых трихом. Максимальная их концентрация отмечена на абаксиальной поверхности листьев *I. britannica* L. и *I. aspera* Poir. Весьма небольшое количество железистых трихом имеет *I. germanica* L., что, по-видимому, компенсируется активным функционированием эндогенных выделительных структур листьев. Вариативность морфологии железок, вероятнее всего, обусловлена биохимическим составом синтезируемого и выделяемого секрета – эфирных масел (*I. britannica* L.), олеосмол (*I. germanica* L.) и полисахаридной слизи (*I. aspera* Poir.).

Установленные различия в химическом составе продуктов вторичного метаболизма исследованных видов девясила свидетельствуют о неодинаковых биохимических типах адаптации [18].

Синтез флавоноидов и эфирных масел является неспецифической реакцией на стрессовое воздействие окружающей среды [19]. Эфирные масла и флавоноиды являются аттрактантами или детеррентами для насекомых; играют роль антибактериального и фунгицидного барьера [4; 20; 21], уменьшают теплопоглощение солнечных лучей; участвуют в аллелопатии [15]. Полисахаридные слизи, выделяемые железками *I. aspera* Poir., способствуют удержанию воды на поверхности листьев, предохраняют растение от высыхания [22].

Специфическими продуктами метаболизма являются олеосмолы, оксалат кальция, каучук. Олеосмолы, выделяемые железистыми трихомами *I. germanica* L. и схизогенными вместилищами *I. germanica* L. и *I. aspera* Poir., снижают нагревание



листьев для уменьшения транспирации и предотвращения угнетения фотосинтеза [15]. Адаптация выделительной ткани *I. germanica* L. к меловым почвам проявляется в синтезе оксалата кальция и накоплении кристаллов неспециализированными клетками мезофилла листа. Кристаллы оксалата кальция активно вовлекаются в процессы детоксикации избытка поступившего в растения кальция [23], участвуют в осморегуляции, формировании ионного гомеостаза, обеспечении жесткости тканей [24; 25], защите от патогенов и травоядных [26; 27], детоксикации ионов тяжелых металлов [28; 29]. Основная функция каучука – герметизация повреждений тканей листа [20].

Видовые различия в качественном и количественном составе вторичных метаболитов, синтезируемых выделительными структурами листьев девясила, по-видимому, тесно связаны с экологической стратегией растений. Биохимическая адаптация S-стратегов к условиям, отклоняющимся от экологического оптимума, состоит в поддержании окислительных путей в активном состоянии и переходе на альтернативные биохимические пути био-

синтеза. В основе биохимической адаптации R-стратегов лежит усиление синтеза соединений вторичного обмена, выполняющих защитную функцию (фенольные соединения), и шикимовой кислоты – предшественника фенольных соединений в биосинтезе по шикиматному пути [30].

Результаты проведенных исследований позволяют предположить наличие связи между количеством нежелезистых и железистых трихом листа, секретирующих определенные вторичные метаболиты, и стратегическими качествами видов девясила. В соответствии с нашей гипотезой видам *I. britannica* L. и *I. aspera* Poir., характеризующимся густым опушением, высокой концентрацией железистых трихом, выделяющих фенольные вещества и полисахариды, свойственна эксплерентность. Небольшая концентрация железистых и нежелезистых трихом на поверхности листьев, синтез политерпенов и накопление сверхпредельного количества солей в мезофилле листьев, инициируемые определенным типом воздействия, обуславливают патиентность *I. germanica* L.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологические особенности выделительной ткани и химический состав вторичных метаболитов листьев представителей рода *Inula* L. обусловлены влиянием абиотических условий мест произрастания и связаны с экологической стратегией видов. Синтез неспецифических вторичных метаболитов и повышенная опушенность листьев являются признаками эксплерентности растений, а слабое

развитие трихомного аппарата, синтез специфических вторичных метаболитов – признаками патиентности. Установленные различия в морфологии выделительных структур могут быть диагностическими признаками видов рода *Inula* L. Микродиагностическое значение на уровне вида имеют форма железистых трихом, друзы оксалата кальция, глобулы каучука.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Николаевская Т.С., Федоренко О.М. Особенности опушения листовой пластинки у растений северных популяций *Arabidopsis lyrata* subsp. *Petraea* и *Arabidopsis Thaliana* // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. №5. С. 59–70.
2. Torii K.U. Two-dimensional spatial patterning in developmental systems // Trends in Cell Biology. 2012. N22. P. 438–446. DOI: 10.1016/j.tcb.2012.06.002.
3. Лотова Л.И. Ботаника: морфология и анатомия высших растений. Москва: URSS, 2017. 512 с.
4. Костина О.В., Муравник Л.Е. Структура и химический состав трихом у двух видов *Doronicum* (Asteraceae) // Modern Phytomorphology. 2014. N5. С. 167–171.
5. Appezato-da-Glória B., Da Costa F.B., Silva V.C., Gobbo-Neto L., Rehder V.L.G., Hayashi A.H. Glandular trichomes on aerial and underground organs in *Chrysolaena* species (Vernonieae – Asteraceae): Structure, ultrastructure and chemical composition // Flora. 2012. Vol. 207. P. 878–887. DOI: 10.1016/j.flora.2012.10.003
6. Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейство Asteraceae (Compositae) / Отв. ред. П.Д. Соколов. Санкт-Петербург: Наука, 1993. 352 с.



7. Митрофанова И.Ю., Яницкая А.В., Землянская И.В. Морфолого-анатомические особенности надземной части девясила высокого // Волгоградский научно-медицинский журнал. 2012. N3(35). С. 20–23.
8. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа // Определитель. Т.3. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1980. 175 с.
9. Шабанова Г.А. Степная растительность Республики Молдова. Кишинев: Есо-TIRAS (Tipogr. «Elan Poligraf»), 2012. 240 с.
10. Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А. Сосудистые растения Белоярского леса (Ульяновское Заволжье): экологический аспект // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2013. Т. VII. N2. С. 50–76.
11. Бобков Ю.Г., Бабаян Э.А. и др. Государственная Фармакопея СССР: Вып. 1. Общие методы анализа. Москва: Медицина, 1987. 336 с.
12. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Москва: Изд-во Московского университета, 2004. 313 с.
13. Бирюлева Э.Г., Петришина Н.Н. Эпидермальные структуры и анатомия вегетативных органов *Melissa officinalis* в связи с эфирномасличностью // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2014. Вып. 10. С. 88–93.
14. Кузнецова Т.А. Адаптационные изменения листовой поверхности *Ribes nigrum* L. в зависимости от различных условий водообеспеченности // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2015. N9(206). Вып. 31. С. 29–36.
15. Рощина В.В., Рощина В.Д. Выделительная функция высших растений. LAP Lambert Academic Publishing. 2012. 476 с.
16. Тамахина А.А., Назранов Х.М., Локьяева Ж.Р. Адаптационные особенности девясила германского (*Inula germanica* L.) // Вестник КрасГАУ. 2016. N11(122). С. 122–130.
17. McLellan T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (Begoniaceae) // American Journal of Botany. 2005. Vol. 92. N10. P. 1616–1623. doi: 10.3732/ajb.92.10.1616
18. Иванова Н.А., Юмагулова Э.Р. Биохимические особенности растений олиготрофных болот в условиях Среднего Приобья // Естественные науки. 2012. N4(41). С. 20–26.
19. Баяндина И.И., Загурская Ю.В. Взаимосвязь вторичного метаболизма и химических элементов в лекарственных растениях // Сибирский медицинский журнал (Иркутск). 2014. Т. 131, N8. С. 107–111.
20. Борисова Г.Г., Еρμοшин А.А., Малева М.Г., Чукина Н.В. Основы биохимии вторичного обмена растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 2014. 128 с.
21. Szyndler M.W., Haynes K.F., Potter M.F., Corn R.M., Loudon C. Entrapment of bed bugs by leaf trichomes inspires microfabrication of biomimetic surfaces // Journal of the Royal Society Interface. 2013. Vol. 10, iss.83. P. 1742–5662. DOI: 10.1098/rsif.2013.0174
22. Оводов Ю.С. Полисахариды цветковых растений: структура и физиологическая активность // Биоорганическая химия. 1998. Т. 24. N7. С. 483–501.
23. Zindler-Frank E., Honow R., Hesse A. Calcium and oxalate content of the leaves of *Phaseolus vulgaris* at different calcium supply in relation to calcium oxalate crystal formation // Journal of Plant Physiology. 2001. Vol. 158. N2. P. 139–144. DOI: 10.1078/0176-1617-00045
24. Hudgins J.W., Krekling T., Franceschi V.R. Distribution of calcium oxalate crystals in the secondary phloem of conifers: a constitutive defense mechanism? // New Phytologist. 2003. Vol. 159. Iss. 3. P. 677–690. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00839.x
25. Nakata P.A. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants // Plant Science. 2003. Vol. 164. Iss. 6. P. 901–909. DOI: 10.1016/S0168-9452(03)00120-1
26. Ruiz N., Ward D., Saltz D. Calcium oxalate crystals in leaves of *Pancratium sickenbergeri*: constitutive or induced defense? // Functional Ecology. 2002. Vol. 16. Iss. 1. P. 99–105. DOI: 10.1046/j.0269-8463.2001.00594.x
27. Dias B.B.A., Cunha W.G., Morais L.S., Vianna G.R., Rech E.L., de Capdeville G., Aragão F.J.L. Expression of an oxalate decarboxylase gene from *Flammulina* sp. in transgenic lettuce (*Lactuca sativa*) plants and resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* // Plant Pathology. 2006. Vol. 55. Iss. 2. P. 187–193. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2005.01342.x
28. Seuntjens P., Nowack B., Schulin R. Root-zone modeling of heavy metal uptake and leaching in the presence of organic ligands // Plant and Soil. 2004. Vol. 265. Iss. 1-2. P. 61–73. DOI:10.1007/s11104-005-8470-8
29. Бу В.З., Кучаева Л.Н., Попова Н.Ф., Осмоловская Н.Г. Роль оксалата кальция в механизмах адаптации растений рода *Amaranthus* к условиям Zn и Cd стресса // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий», Петрозаводск, 21-26 сентября, 2015. 116 с.
30. Рахманкулова З.Ф., Федяев В.В., Подашевка О.А., Усманов И.Ю. Альтернативные пути дыхания и вторичный метаболизм у растений с разными типами адаптивных стратегий при дефиците элементов минерального питания // Физиология растений. 2003. Т. 50. N2. С. 231–237.



REFERENCES

1. Nikolaevskaya T.S., Fedorenko O.M. The leaf trichome morphology features of two arabidopsis plants (*A. lyrata* ssp. *Petraea* and *A. Thalliana*) in northern populations. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]. 2014, no. 5, pp. 59–70. (In Russian)
2. Torii K.U. Two-dimensional spatial patterning in developmental systems. *Trends in Cell Biology*. 2012, no. 22, pp. 438–446. DOI: 10.1016/j.tcb.2012.06.002.
3. Lotova L.I. *Botanika: morfologiya i anatomiya vysshikh rastenii* [Botany: morphology and anatomy of higher plants]. Moscow, URSS Publ., 2017, 512 p.
4. Kostina O.V., Muravnik L.E. Structure and chemical content of the trichomes in two *Doronicum* species (Asteraceae). [Modern Phytomorphology]. 2014. no. 5. pp. 167–171. (In Russian)
5. Appezzato-da-Glória B., Da Costa F.B., Silva V.C., Gobbo-Neto L., Rehder V.L.G., Hayashi A.H. Glandular trichomes on aerial and underground organs in *Chryso-laena* species (Vernonieae – Asteraceae): Structure, ultrastructure and chemical composition. *Flora*. 2012, vol. 207, pp. 878–887. DOI: 10.1016/j.flora.2012.10.003
6. Sokolov P.D., ed. *Rastitel'nye resursy SSSR: tsvetkovye rasteniya, ikh khimicheskii sostav, ispol'zovanie. Semeistvo Asteraceae (Compositae)* [Plant resources of USSR: flowering plants, their chemical composition and use. Family Asteraceae (Compositae)]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1993, 352 p.
7. Mitrofanova I.Yu., Yanitskaya A.V., Zemlyanskaya I.V. Morphologic and anatomical features of *Inula Helenum* L. *Herb. Volgogradskii nauchno-meditsinskii zhurnal* [Volgograd scientific and medical journal]. 2012. no. 3(35). pp. 20–23. (In Russian)
8. Galushko A.I. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'* [Flora of the North Caucasus. Determinant]. Rostov-on-Don, Rostov University Publ., 1980, vol. 3. 175 p.
9. Shabanova G.A. *Stepnaya rastitel'nost' Respubliki Moldova* [Steppe vegetation of Republic of Moldova]. Kishinev, Eco-TIRAS (Tipogr. «Elan Poligraf») Publ., 2012. 240 p.
10. Rakov N.S., Saksonov S.V., Senator S.A. Vascular plants of forest Beloyarskiy (Ulyanovsk region): the ecological aspect. *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy* [Phytodiversity of Eastern Europe]. 2013, vol. VII, no. 2. pp. 50–76. (In Russian)
11. Bobkov Yu.G., Babayan E.A. and others. *Gosudarstvennaya Farmakopeya SSSR: Vyp. 1. Obshchie metody analiza* [State Pharmacopoeia of the USSR: Vol. 1. General methods of analysis]. Moscow, Meditsina Publ., 1987. 336 p.
12. Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhailova Kh.Kh., Il'ina G.M., Chubatova N.V. *Spravochnik po botanicheskoi mikrotekhnike* [Reference book on the botanical microequipment]. Moscow, Moscow University Publ., 2004. 313 p.
13. Birulova E.G., Petrishina N.N. Epidermal structure and anatomy of vegetative organs of *Melissa officinalis* in connection with essential-oil productivity. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana* [Optimization and Protection of Ecosystems]. 2014, iss. 10. pp. 88–93. (In Russian)
14. Kuznetsova T.A. Adaptations of the leaf surface of black currants depending on the conditions of water supply. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki* [Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences]. 2015, no. 9 (206). iss. 31. pp. 29–36. (In Russian)
15. Roshchina V.V., Roshchina V.D. *Vydelitel'naya funktsiya vysshikh rastenii* [Secretory function of the higher plants]. LAP Lambert Academic Publishing, 2012, 476 p.
16. Tamakhina A.Ya., Nazranov Kh.M., Lokiyaeva Zh.R. Adaptation features of German elecampane (*Inula germanica* L.). *Vestnik KrasGAU* [Bulletin of KrasGAU]. 2016, no. 11(122). pp. 122–130. (In Russian)
17. McLellan T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (Begoniaceae). *American Journal of Botany*. 2005, vol. 92. no. 10. pp. 1616–1623. doi: 10.3732/ajb.92.10.1616
18. Ivanova N.A., Yumagulova E.R. Biochemical characteristics of oligotrophic wetland plants in the middle Ob. *Estestvennye nauki* [Natural sciences]. 2012, no. 4(41). pp. 20–26. (In Russian)
19. Bayandina I.I., Zagurskaya Yu.V. The relationship of secondary metabolism and chemical elements in medicinal plants. *Sibirskij Medicinskii Zhurnal* (Irkutsk) [Siberian Medical Journal (Irkutsk)]. 2014, vol. 131. no. 8. pp. 107–111. (In Russian)
20. Borisova G.G., Ermoshin A.A., Maleva M.G., Chukina N.V. *Osnovy biokhimii vtorichnogo obmena rastenii* [The fundamental biochemistry of secondary metabolism of plants]. Ekaterinburg, Ural University Publ., 2014. 128 p.
21. Szyndler M.W., Haynes K.F., Potter M.F., Corn R.M., Loudon C. Entrapment of bed bugs by leaf trichomes inspires microfabrication of biomimetic surfaces. *Journal of the Royal Society Interface*. 2013, vol. 10, iss. 83. pp. 1742–5662. DOI: 10.1098/rsif.2013.0174.
22. Ovodov Yu.S. Polysaccharides of Phanerogams: Their Structure and Physiological Activity. *Bioorganicheskaya Khimiya* [Russian Journal of Bioorganic Chemistry]. 1998, vol. 24, no. 7. pp. 483–501. (In Russian)
23. Zindler-Frank E., Honow R., Hesse A. Calcium and oxalate content of the leaves of *Phaseolus vulgaris* at different calcium supply in relation to calcium oxalate crystal formation. *Journal of Plant Physiology*. 2001, vol. 158, no. 2. pp. 139–144. DOI: 10.1078/0176-1617-00045
24. Hudgins J.W., Krekling T., Franceschi V.R. Distribution of calcium oxalate crystals in the secondary phlo-



em of conifers: a constitutive defense mechanism? *New Phytologist*. 2003, vol. 159, iss. 3. pp. 677–690. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00839.x

25. Nakata P.A. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science*. 2003, vol. 164, iss. 6. pp. 901–909. DOI: 10.1016/S0168-9452(03)00120-1

26. Ruiz N., Ward D., Saltz D. Calcium oxalate crystals in leaves of *Pancratium sickenbergeri*: constitutive or induced defense? *Functional Ecology*. 2002, vol. 16, iss. 1. pp. 99–105. DOI: 10.1046/j.0269-8463.2001.00594.x

27. Dias B.B.A., Cunha W.G., Morais L.S., Vianna G.R., Rech E.L., de Capdeville G., Aragão F.J.L. Expression of an oxalate decarboxylase gene from *Flammulina* sp. in transgenic lettuce (*Lactuca sativa*) plants and resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*. *Plant Pathology*. 2006, vol. 55, iss. 2. pp. 187–193. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2006.01342.x

28. Seuntjens P., Nowack B., Schulin R. Root-zone modeling of heavy metal uptake and leaching in the presence of organic ligands. *Plant and Soil*. 2004. Vol.

265. Iss. 1-2. pp. 61–73. DOI:10.1007/s11104-005-8470-8

29. Vu V.Z., Kuchaeva L.N., Popova N.F., Osmolovskaya N.G. Rol' oksalata kal'tsiya v mekhanizmax adaptatsii rastenii roda *Amaranthus* k usloviyam Zn i Cd stressa [Oxalate role in mechanisms of *Amaranthus* plants adaptation to Zn and Cd stress]. *Tezisy dokladov Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii «Rasteniya v usloviyakh global'nykh i lokal'nykh prirodno-klimaticheskikh i antropogennykh vozdeistvii», Petrozavodsk, 21-26 sentyabrya, 2015* [Book of Abstracts of the All-Russian Conference «Plants under Global and Local Natural-Climatic and Human Impacts», Petrozavodsk, 21-26 September 2015]. Petrozavodsk, 2015, 116 p. (In Russian)

30. Rakhmankulova Z.F., Fedyaev V.V., Podashevka O.A., Usmanov I.Yu. Alternative Respiration Pathways and Secondary Metabolism in Plants with Different Adaptive Strategies under Mineral Deficiency. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2003, vol. 50, no. 2, pp. 231–237. (In Russian)

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Аида А. Тамахина* – д.с.-х.н., профессор кафедры плодовоощеводства и виноградарства, Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет, тел. +7(8662) 40-41-07, ул. Ленина, 1в, Нальчик, 360030 Россия, e-mail: aida17032007@yandex.ru

Анжела А. Гадиева – к.б.н., старший преподаватель кафедры плодовоощеводства и виноградарства, Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет, г. Нальчик, Россия.

Критерии авторства

Аида Я. Тамахина собрала материал, участвовала в анализе полученных данных, подготовила рукопись к печати и несет ответственность за плагиат. Анжела А. Гадиева проводила литературный обзор по изучаемой теме, участвовала в анализе полученных данных.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 31.03.2017

Принята в печать 05.05.2017

AUTHORS INFORMATION

Affiliations

Aida Ya. Tamakhina* – Doctor of Agriculture, Professor, Department of Fruit growing, Vegetable growing and Wine growing, Kabardino-Balkarian state agricultural university, 1v, Lenin St., Nalchik, 360030, Russia. tel.: +7(8662) 40-41-07, e-mail: aida17032007@yandex.ru

Angela A. Gadiyeva – Candidate of Biological Sciences, senior lecturer, Department of Fruit growing, Vegetable growing and Wine growing, Kabardino-Balkarian state agricultural university, Nalchik, Russia.

Contribution

Aida Ya. Tamakhina collected material, participated in making the data analysis, prepared the manuscript for publication and is responsible for avoiding the plagiarism. Angela A. Gadiyeva scanned the literature, participated in making the data analysis.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Received 31.03.2017

Accepted for publication 05.05.2017