

УДК 633.82:[576.31+581.135.5]

КЛАСИФІКАЦІЯ, ОСОБЛИВОСТІ УЛЬТРАСТРУКТУРИ ТА ФУНКЦІОНУВАННЯ ТЕРПЕНОЇДОГЕННИХ СТРУКТУР ЕФІРООЛІЙНИХ РОСЛИН

Н.Я. ЛЕВЧИК, Д.Б. РАХМЕТОВ

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка Національної академії наук України
01014 Київ, вул. Тимірязєвська, 1
e-mail: natasha_levchik@mail.ru

На підставі літературних даних детально проаналізовано процес синтезу ефірних олій на клітинному, тканинному та органному рівнях. Обговорено значення ефірних олій у житті рослин. Розглянуто різні типи секреції та морфологічні особливості терпеноїдогенних структур ефіроолійних культур. На ультраструктурному рівні детально описано клітини, які продукують терпеноїди, етапи процесу секреції всередині клітини.

Ключові слова: секреція, класифікація рослинних виділень, ультраструктурні особливості терпеноїдних клітин, ефірні олії.

Секреція (від лат. *secretio* — відокремлення, відділення) — це утворення і виведення (відторгнення) речовин із клітини у зовнішнє середовище. Часто цей термін вживають тільки для характеристики діяльності залозистих органів [2]. Речовини, які виділяє рослинна клітина, надзвичайно різноманітні. Перш за все це продукти первинного обміну — вуглеводи, білки, гормони небілкового походження. Крім того, рослинні клітини синтезують і секретують різні продукти вторинного обміну — терпеноїди, алкалоїди, флавоноїди, таніни, лігнін. Рослини виділяють також солі та воду [26].

У відділі нових культур Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка зібрана цінна колекція ефіроолійних та лікарських рослин, що налічує понад 500 таксонів. Тут тривалий час проводиться робота з інтродукції, акліматизації, вивчення особливостей морфології, фенології, біохімічного, елементного складу нових для кліматичної зони Правобережного Лісостепу України інтродуцентів. Особливу увагу співробітники відділу приділяють дослідженню ефірних олій, отриманих із вегетативної маси рослин, відпрацьовують агротехнічні прийоми вирощування, розробляють методики культивування пряно-ароматичних рослин з метою підвищення у вегетативній масі кількісного та якісного вмісту ефірних олій. Упродовж кількох останніх років комплексно досліджують перспективні види ефіроолійних культур роду *Vitex*, які належать до родини Verbenaceae із порядку Lamiales [29].

У колекції Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка інтродуковано три види роду *Vitex*: *V. agnus-castus*, *V. cannabifolia*, *V. negundo*. Нещодавно розпочато дослідження зі встановлення алопатичних властивостей самих рослин та їхніх летких виділень, характеру їх впливу на

довкілля, а саме на: компонентний склад і мікрофлору прикореневого ґрунту; хімічний склад довколишнього повітря, яке набуває антимікробних і протифунгальних властивостей; ріст і розвиток сусідніх рослин. Однак дослідження структурної будови клітин, які продукують ефірні олії, процесів утворення й накопичення ефірних олій у самій клітині, в спеціалізованих клітинних резервуарах та особливості процесу їх виділення в навколишнє середовище серед видів роду *Vitex*, на жаль, не проводились. Із літературних джерел подібні дані відомі для інших ефіроолійних культур: *Veronica gentianoides*, *Melampyrum nemorosum* [17], *Lavandula vera* [33], *Salvia glutinosa*, *Mentha piperita* [25].

Метою нашої роботи були визначення поняття «секреція ефірних олій», аналіз за існуючими класифікаціями секреторних процесів і структур, розгляд ультраструктурної будови клітин, які секретують терпени, механізмів їх виділення та особливостей виведення секреторного продукту з клітини в навколишнє середовище.

Рослинний організм — це відкрита система, яка безперервно обмінюється речовинами та енергією з навколишнім середовищем. Щоб перебувати у стані гомеостазу, рослина в процесі онтогенезу має постійно виділяти речовини. Цікаво, що функцію виділення доволі часто виконують клітини і тканини, які морфологічно нічим не відрізняються від інших несекреторних клітин [18, 25]. Взагалі секреція відбувається в усіх живих клітинах і є частиною нормального метаболізму рослин. Вона охоплює різні етапи накопичення тимчасових відкладень в органелах і вакуолях; мобілізації ферментів, що беруть участь у синтезі та розкладанні клітинних компонентів; обміну речовин між органелами, їх транспорту від клітини до клітини [33].

Роль ефірних олій у житті самої рослини, що їх продукує, остаточно не з'ясована. За результатами численних досліджень [1, 6, 10, 24—26, 28, 33, 42, 45, 56], ефірні олії слугують для:

- захисту рослин від шкідників та поїдання їх тваринами (функція репелентів); найінтенсивніша емісія олій відбувається в першу мить після пошкодження, уражені ділянки рослинних тканин відразу ж стерилізуються;
- закриття ран у деревині, корі, захисту їх від потрапляння вологи, ураження грибними захворюваннями;
- приваблювання комах-запилувачів (функція атрактантів);
- регулювання транспірації та захисту рослин від перегрівання вдень, переохолодження вночі (багато компонентів ефірних олій, які особливо інтенсивно виділяються в атмосферу саме в спекотну погоду, мають високу теплоту випаровування, що дієво запобігає перегріванню тканин);
- зміни поверхневого натягу водних розчинів усередині рослини, пришвидшення руху соків, підвищення ефективності ензиматичних реакцій.

Одні й ті самі ефірні олії в різних поєднаннях можуть виконувати одночасно кілька важливих функцій. Отже, здатність до виділення ефірних олій є найважливішим чинником життєздатності рослин. Деякі вчені [11, 19] переконані, що ефірні олії (чи їх компоненти), незважаючи на величезні втрати їх у повітря, цілеспрямовано використовуються рослинами й поступово перетворюються на інші структурно споріднені сполуки. Однак, на думку Львова та його колег [16], ефірні олії, що утворились у рослинах, виходять із цитоплазми в спеціальні вмістища й

повторно у хімічний кругообіг не включаються, а випаровуються в повітря. Доведено, що рослина після тривалого перебування в темряві, повністю вичерпавши власні поживні ресурси, які легко мобілізуються, нездатна замінити їх на терпени. Отже, рослина не може використати ефірні олії в найгостріші періоди вуглеводного голодування. Разом з тим підтверджено факт, що в темряві вміст ефірних олій у рослині не тільки не зменшується, а й значно зростає. Світло не є необхідною умовою для їх синтезу [16].

Процес утворення та виділення ефірних олій доцільно поділити на стадії секреції та екскреції. *Секреція* — це активне виведення специфічних продуктів обміну речовин із метаболічно активних компартментів клітини в метаболічно менш активні. *Екскреція* — виділення кінцевих продуктів обміну речовин, які більше не використовуються в метаболізмі [18, 25]. Чітко розділити ці два поняття складно.

У процесі обміну речовин утворюються хімічні сполуки різного фізіологічного призначення. Одні з них використовуються рослиною як структурний або резервний матеріал, інші — накопичуються в особливих спеціалізованих вакуолях у вигляді баласту або виводяться з організму. Це можуть бути первинні продукти метаболізму — вуглеводи, деякі білки, гормони, а також вторинні продукти — терпеноїдні сполуки (ефірні олії, смоли, сапоніни та ін.) [15].

Процеси виділення відбуваються на клітинному, тканинному, органічному й організменному рівнях. Для здійснення життєдіяльності всі клітини поглинають речовини з навколишнього середовища, включають їх у метаболізм і виділяють у міжклітинне середовище чи внутрішні відсіки (компартменти) продукти розпаду (катаболізму) і синтезу (анаболізму) [26]. Повна класифікація всіх виділень не сформована досі. Однією з найбільш вдалих є класифікація рослинних виділень Зауралова (таблиця) [18, 26].

Секреторний процес у рослинах відбувається із затратами енергії, часто проти градієнта концентрації та складається з низки етапів: 1) поглинання або накопичення в клітині вихідних продуктів для утворення секрету; 2) синтез і концентрування секрету; 3) виведення сек-

Класифікація рослинних виділень [11]

Група	Підгрупа	Речовина, що виділяється
Внутрішні виділення	Накопичуються в клітині	Суберин, кутин, воски, полісахариди клітинної оболонки. Речовини вакуолей Ефірні олії, терпени, слизи ідіобластів
	Накопичуються в тканині	Ефірні олії, слизи у вмістищах. Ефірні олії, смоли у смоляних ходах Каучук і гутаперча в молочних судинах
	Локалізовані в залозках	Нектар Ефірні олії Ловчий слиз Мінеральні солі
Зовнішні виділення	Делокалізовані	Кореневі виділення Листкові леткі виділення. Виділення приймочок

рету; 4) відновлення структур клітини [26]. На клітинному рівні секрецію можуть здійснювати також спеціалізовані секреторні ідіобласти.

Розрізняють мерокринову, апокринову та голокринову секреції [18, 26, 33].

1. Мерокринова секреція включає в себе еккринову (мономолекулярну) секрецію, яка здійснюється за допомогою іонних насосів крізь мембрани; гранулокринову, за якої виділені речовини збираються в певних «мембранних упаковках» (везикулах, секреторних пухирцях, оточених мембранами, тощо) і спрямовуються всередину клітини чи в певні її компартменти, безпосередню секрецію із цистерн ендоплазматичної сітки прямо на поверхню плазмалеми.

2. Апокринова секреція відбувається відокремленням разом із секретом частини цитоплазми, наприклад під час секреції ліпідів.

3. Голокринова секреція характеризується перетворенням усієї клітини на секрет, наприклад виділення слизу клітинами кореневого чохла.

Речовини з рослинного організму можуть виділятися пасивно (амінокислоти, вуглеводи, вітаміни, алкалоїди, глікозиди) або активно, за допомогою спеціальних залозистих клітин (вода, солі, цукри, слизисті речовини, ферменти, ефірні олії). Активне виділення секрету можливе шляхом екструзії (заповнені секретом пухирці Гольджі підходять до плазмалеми, зливаються з нею і вивільнюють свій вміст, який крізь клітинну оболонку витискується назовні); шляхом активного транспорту речовин крізь цитоплазму назовні за участю переносників; шляхом фільтрації за градієнтом концентрації [7].

Морфологія структур, що виділяють терпеноїди, різноманітна [30]. Це можуть бути поодинокі клітини, їх групи, порожнини, оточені видільними клітинами. Секреторні структури розподілені більш або менш дифузно в тканинах та органах рослини, мають різне походження: одні з них — похідні протодерми (екзогенні), інші — похідні основної меристеми, васкулярних меристем — прокамію, камбію або флоєми (ендогенні) [15]. Внутрішні секреторні структури відрізняються від зовнішніх тим, що секрети, які вони виробляють, накопичуються в них, зберігаються і в потрібний момент використовуються [24].

Класифікацію терпеноїдовмісних структур на основі спільності походження та ступеня морфологічної диференціації запропонувала Денисова [8, 9].

Тип 1. Ендогенні вмістища (з накопиченням секрету всередині клітини). Спочатку це живі клітини, які після відмирання протопласта перетворюються на вмістища ефірної олії (поодинокі, група або ланцюжок ідіобластів).

Тип 2. Схізогенні ендогенні вмістища (з позаклітинним накопиченням секрету). Формуються на основі міжклітинників, поверхневі клітини перетворюються на секреторні.

Тип 3. Схізо-лізигенні вмістища. Є результатом лізису групи клітин всередині паренхіми, яка оточує порожнину, при цьому паренхімні клітини перетворюються на видільні.

Тип 4. Екзогенні залозисті утвори — похідні клітин епідерми. Це невелика група клітин, які безпосередньо утворюють ефірні олії. Включають дві групи форм: 1) залозиста епідерма та її похідні — група видільних клітин, поодинокий ідіобласт в епідермі, «епідермальна порожнина»; 2) залозисті трихоми, волоски — одноклітинний трихом, три-

хом із багатоядерною ніжкою, сидячі залозки (з одноклітинною або багатоклітинною голівкою), залозисті волоски з однорядною ніжкою (з одноклітинною або багатоклітинною голівкою).

Рослини різних родів і видів мають певні типи структур, що виділяють ефірні олії [34, 39, 46, 57], а також неоднакові кількості секреторних утворів на одиницю площі, форму та розмір [13, 22, 32]. Крім того, як ми уже зазначали, синтез компонентів ефірних олій імовірний і в неспеціалізованих клітинах [25], які знаходяться тільки в надземній частині рослини. Залозиста поверхня, що виділяє терпени, характерна для деяких суцвіть [54] та приймочки маточки багатьох квітів [13, 14, 40]. На листках вони вкривають як абаксіальну (нижню), так і адаксіальну (верхню) поверхні.

Клітини, що секретують терпеноїди, в усіх рослин мають спільні ультраструктурні особливості. Це типові секреторні клітини, в цитоплазмі яких багато органоїдів. Однак найпотужніше розвивається в них агранулярний ендоплазматичний ретикулум, представлений численними короткими трубочками. Можливо, це свідчить про його участь у синтезі терпеноїдів [8, 9, 17, 18]. Гранулярний ендоплазматичний ретикулум у цих клітинах розвинений слабо [26]. Формування секреторних клітин випереджує розвиток довколишніх тканин. Ці клітини дещо подібні до клітин меристем: вони тонкостінні, з'єднані між собою нечисленними плазмодесмами, багаті на цитоплазматичний вміст, містять великі ядра, добре розвинений пластидний апарат, що складається з багатьох лейкопластів [15], кількість і розмір яких збільшується під час активної секреції. Навколо пластид і мітохондрій збирається чимало мембран ретикулула, що формують мембранні «обкладки». За ослаблення секреції або її припинення ретикулярні футляри зникають. Терпеноїдогенні клітини багаті на мітохондрії, ніж сусідні паренхімні, можливо тому, що мітохондрії забезпечують енергією (у формі АТФ) процеси синтезу і транспорту терпеноїдів.

Ще однією особливістю секреторних клітин є наявність в їх цитоплазмі ліпідних крапель [47]. Їх кількість змінюється залежно від роду та виду рослини, активності секреторної клітини, її локалізації. Поки що не з'ясовано, яку роль вони відіграють у діяльності терпеноїдогенних клітин [5].

Апарат Гольджі в терпеноїдогенних клітинах у різних видів може бути відмінним: активним, не відрізнятися від апарату Гольджі несекреторних клітин або навіть перебувати у стані спокою під час секреції. Отримані морфологічні дані підтвердили, що апарат Гольджі не бере участі в біосинтезі секреторних терпеноїдів. Діяльність цієї органели в рослинній клітині зазвичай пов'язана із синтезом і секрецією полісахаридів [5]. Можливо, його активний стан під час секреції терпенів спричинений одночасним виділенням слизу секреторною клітиною [26].

Диктіосоми — один зі структурних видів елементів клітин, що беруть участь у секреції. Вони являють собою групу плоских дископодібних пухирців або цистерн, які по краях розгалужуються в складну систему трубочок, де формуються краплини з продуктами життєдіяльності [2, 5, 18, 27]. Диктіосоми в клітинах вищих рослин зазвичай складаються з чотирьох—восьми цистерн, зібраних разом. Вони є «центром упаковки» еукаріотичної клітини, відіграють значну роль у процесах секреції. Термін «апарат Гольджі» використовують для визначення всіх диктіосом, або тілець Гольджі, в клітині [23]. Диктіосоми мають поляр-

ну структуру, діаметр 0,2—1,5 мкм, їх чисельність у деяких рослинних клітинах досягає кількох тисяч. Від країв диктіосом відокремлюється безліч пухирців. Важливо, що цистерни апарату Гольджи можуть утворювати пухирці лише з одного боку стопки, секреторного, звідки вони поступово відриваються і зникають. З іншого боку (регенеративного) утворюються нові цистерни. Ймовірно, під час формування нових цистерн із регенеративного боку синтезується секрет, а після відривання пухирців із секреторного боку він виділяється [18].

Активність диктіосом можна оцінити за кількістю відділених ними пухирців Гольджи, вона коливається залежно від роду рослини та етапу розвитку органа, що містить терпеноїдогенні клітини. В цьому разі терпеноїдогенні клітини в стані секреції умовно можна поділити на три групи: 1) диктіосоми активні, відділяють велику кількість пухирців Гольджи (*Roza*, волоски *Mentha*); 2) диктіосоми не виявляють підвищеної активності, кількість пухирців Гольджи невелика (хвойні, залозки *Mentha*); 3) диктіосоми перебувають у стані спокою (залозки *Populus*, *Ruta*, *Monarda*) і навіть відсутні в період утворення терпеноїдів (*Salvia*) [3, 4].

У секреторних структурах терпеноїдогенні клітини диференціюються дуже рано, майже не ростуть способом розтягнення і тому мають розміри меристематичних клітин. Їм властивий також і ранній початок секреторної діяльності. На підставі того, що між терпеноїдогенними клітинами й сусідніми з ними паренхімними клітинами мало плазмодесм, можна зробити висновок, що всі етапи синтезу терпенів відбуваються саме в секреторних клітинах. Отже, основним органодом, де синтезуються терпени, є агранулярний ендоплазматичний ретикулум. Поряд з ним синтез відбувається на зовнішніх мембранах мітохондрій, пластид, ядра, причому в кожній органелі він здійснюється незалежно [26].

Електронно-мікроскопічними дослідженнями встановлено, що терпени накопичуються в ендоплазматичному ретикулумі, перинуклеарному просторі, міжмембранному просторі пластид і мітохондрій внутрішніх секреторних клітин, які помітно відрізняються від сусідніх, серед яких вони розміщені, і називаються ідіобластами. Ідіобласти (від грец. *idios* — особливий, своєрідний і *бласт*) — це поодинокі клітини рослин, які входять до складу будь-якої тканини і відрізняються від клітин цієї тканини за розміром, формою, функцією або внутрішнім вмістом, мають лігніфіковані оболонки [2]. Ідіобласти — різновид склереїд. Через накопичення великої кількості секрету ідіобласти втрачають живий вміст і окорковуються. В ідіобластах збираються терпеноїди, таніни, слизи та інші речовини [25].

Стосовно того, як саме відбувається сумісна діяльність органел під час синтезу ефірних олій у клітині, існує два погляди.

1. Синтез секреторних терпеноїдів просторово розділений, тобто частина етапів відбувається в одних органелах, решта — в інших, й отже, кожна органела є обов'язковим учасником цього процесу. Вважають, що початкові етапи здійснюються у лейкопластах, завершальні — в ендоплазматичному ретикулумі [59].

2. Синтез секреторних терпеноїдів просторово не розділений, усі його етапи здійснює кожна органела. На думку деяких дослідників [3, 4, 41], синтез пов'язаний з мембранами і тільки агранулярний ретикулум є обов'язковим його учасником (за умови, що секрет виводиться з протопласта); частка участі інших органел-пластид і мітохондрій може коли-

ватися залежно від роду й виду рослини та локалізації терпеноїдогенної клітини. При цьому різні органели здатні синтезувати різні секреторні терпеноїди. Для цитоплазми терпеноїдогенних клітин характерні мікротільця, які контролюють інтенсивність секреції, впливаючи на висхідну речовину [3–5].

Під час виходу з органоїдів у цитоплазму терпеноїди модифікуються, їх молекули стають гідрофільними або зв'язуються з білками. Згодом ефірна олія у вигляді крапель з'являється в цитоплазмі, але врешті-решт усі клітинні компоненти деградують [33]. Внутрішньоклітинний транспорт, можливо, здійснює гранулярний ендоплазматичний ретикулум, елементи якого здатні пересуватись по цитоплазмі в напрямку плазмалемі. Після проходження плазмалемі молекули вільних терпеноїдів збираються в агрегати в екстраплазматичному просторі, потім «масовим потоком» або внаслідок дифузії надходять у так званий вільний простір клітинних оболонок терпеноїдогенних клітин, звідти — в канал смоляного ходу чи в порожнину вмістища, а в залозок — у субкутикулярну порожнину або простір між клітинними оболонками [5, 42]. Далі гліколізовані терпени шляхом екскринованої секреції — мономолекулярного активного транспорту крізь мембрани, виводяться з клітини в канали смоляних ходів або назовні рослин [26, 43]. Субкутикулярна порожнина може утворюватись унаслідок зменшення розмірів секреторних клітин, на які тисне виділений секрет, або збільшення площі поверхні, що обмежує порожнину кутикули, за сталого розміру клітин. У результаті розтягнення кутикули супроводжується її стоншенням. Під тиском виділеного секрету вона розривається [5].

Вироблений залозистими клітинами секрет — ефірна олія — є сумішшю багатьох речовин [55]. Загалом з ефірних олій виділено близько 1000 органічних сполук. Серед них насичені, ненасичені, ароматичні терпенові, сесквітерпенові моно- й біциклічні вуглеводні, їх кисневі похідні — спирти, альдегіди, кетони, прості та складні ефіри, кислоти, лактони, а також гетероциклічні сполуки [5, 18, 25, 33, 37]. До складу деяких ефірних олій входять феноли, алкалоїди та інші сполуки [35, 44, 52]. Однак найхарактернішим компонентом ефірних олій є терпени [38], головним чином монотерпени (C_{10}) і сесквітерпени (C_{15}) [36]. Монотерпени — леткі ефірні олії гераніол, лимонен, ментол, камфора, α -пінен — найважливіші ароматичні речовини рослинного походження.

До складу летких олій, що виділяються ефіроолійними залозками, входять такі циклічні монотерпени, як олефіни та їх оксигеновані похідні [20, 53].

Сесквітерпени відіграють не таку важливу роль у формуванні аромату, але є найчисленнішою групою серед відомих терпенів. До них належать і доволі рідкісні сполуки: моноциклічний гермакрен, біциклічний каріофілен та ін.

Терпеноїдами є також рослинні фітогормони — абсцизова кислота ($C_{15}H_{20}O_4$), гіберелова кислота ($C_{19}H_{20}O_6$), стероїди (C_{28-30}). До складу окремої ефірної олії можуть входити десятки різноманітних терпенів [25].

Нещодавно розпочато дослідження генетичних механізмів утворення компонентів ефірних олій [48]. Методами генної інженерії можна регулювати їх синтез і накопичення в господарсько-цінних та лікарських видів — рослин цитрусових, м'яти [48–50, 58]. Ці дослідження спрямовані на внесення в геном звичайного сорту або

клону гена, який контролює синтез ферментів окремих етапів біосинтезу терпенів, наприклад лимонену [51].

Склад ефірних олій змінюється в процесі онтогенезу і залежно від виду рослини. Динаміка їх кількісного вмісту в різних рослин неоднакова: в одних видів максимум припадає на період цвітіння [13], в інших — на період бутонізації або навіть ще раніше — на період відростання. В процесі росту й розвитку рослини змінюється не тільки кількісний, а й якісний склад олії. Вміст ефірної олії залежить також від типу ґрунту, кліматичних умов, пори року, вологості, віку рослин тощо [12, 18, 21, 25, 28, 31].

Таким чином, підсумовуючи розглянутий матеріал, можна констатувати, що синтез секреторних терпеноїдів пов'язаний із цитоплазматичними мембранами; в основному він сконцентрований в елементах агранулярного ретикулула, меншою мірою — в пластидах, мітохондріях, ядрі. Синтез просторово не розділений, усі його етапи здійснюються кожною органелою. Частка участі в синтезі пластид і мітохондрій у різних рослин неоднакова. Апарат Гольджі безпосередньої участі в синтезі терпеноїдів не бере. Інтенсивність біосинтезу секрету в терпеноїдогенних клітинах регулюють мікротільця. Синтезовані терпени накопичуються в порожнинах елементів агранулярного ретикулула, а також у перинуклеарному просторі ядерної оболонки, в міжмембранному просторі оболонки пластид і мітохондрій.

Секреторний процес на рівні клітини включає низку етапів: поглинання або накопичення вихідних продуктів; синтез і концентрування секрету; виділення секрету; відновлення структур клітини.

У протопласті терпеноїди транспортуються по елементах агранулярного ретикулула; виводяться з протопласту за екскриновим типом (мономолекулярний активний транспорт крізь мембрану).

Терпеноїдогенні клітини рослин, розміщені в різних органах, під час переходу до секреції набувають подібної й доволі специфічної ультраструктури, найхарактернішою ознакою якої є сильний розвиток агранулярного ендоплазматичного ретикулула, як правило, у вигляді сітки трубок. За ультраструктурою вони подібні до стероїдних клітин тварин, на відміну від звичайних рослинних. Існує пряма кореляційна залежність між інтенсивністю секреції терпеноїдів і кількістю агранулярного ретикулула в клітині.

Терпени належать до речовин вторинного обміну. У багатьох рослин форма терпеноїдовмісних структур є таксономічною ознакою. Тому для представників кількох видів одного й того самого роду вірогідні секреторні утвори однакових типу і форми, хоча якісний склад терпеноїдів у них може відрізнятися. Кількість і компонентний склад секрету, який виділяє рослина, пов'язані з її систематичним положенням у рослинному світі.

Значення секреції для рослини багатогранне, носить пристосувальний і захисний характер. Леткі виділення алелопатично впливають на сусідні рослини.

1. *Брайон О.В., Чикаленко В.Г.* Анатомія рослин: Підручник. — К.: Вища шк., 1992. — 272 с.
2. *Биологический энциклопедический словарь* / Гл. ред. М.С. Гиляров. — 2-е изд., исправл. — М.: Сов. энциклопедия, 1989. — 864 с.

3. Васильев А.Е. О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке (данные электронной микроскопии) // Растительные ресурсы. — 1970. — 5, вып. 1. — С. 29—44.
4. Васильев А.Е. Применение метода электронной микроскопии для изучения путей синтеза и локализации эфирного масла в растительной клетке // Актуальные проблемы изучения эфирно-масличных растений и эфирных масел. — Кишинев, 1970. — С. 8—10.
5. Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. — Л.: Наука, 1977. — 208 с.
6. Гольдин Е.Б., Гольдина В.Г. Эколого-биологическое значение терпенов и их практическое использование: методологические аспекты // Экосистемы, их оптимизация и охрана. — 2011. — Вып. 4. — С. 104—111.
7. Григора І.М., Алейніков І.М., Лушина В.І. та ін. Курс загальної ботаніки. — К.: Фітосоціоцентр, 2010. — 535 с.
8. Денисова Г.А. Классификационная схема специализированных терпеноидсодержащих вместилищ растений // Ботан. журн. — 1979. — 64, вып. 1—12. — С. 11—18.
9. Денисова Г.А. Терпеноидсодержащие структуры растений. — Л.: Наука, 1989. — 141 с.
10. Зауралов О.А. О физиологическом значении эфирных масел в растениях // Растительные ресурсы. — 1975. — 11, вып. 2. — С. 289—306.
11. Зауралов О.А. Растение и нектар. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1985. — 177 с.
12. Корсакова С.П. Суточные колебания массовой доли эфирного масла некоторых представителей рода *Thymus* L. в период массового цветения на Южном берегу Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. — 2011. — 133. — С. 90—104.
13. Корчашкина Н.В. Биологические особенности роста и развития видов рода монарда (*Monarda* L.) в условиях Нечерноземной зоны Российской Федерации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Москва, 2009. — 23 с.
14. Леонтьева М.Р. Особенности нектарников, осмофоров и трихом цветка как секреторных структур у представителей семейства Scrophulariaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Москва, 2005. — 20 с.
15. Лотова Л.И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений: Учебник. — 4-е изд., доп. — М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2010. — 512 с.
16. Львов С.Д. О физиологическом значении процесса образования эфирных масел для растений // Вопросы ботаники. Т. II. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — С. 547—560.
17. Мирославов Е.А. Некоторые анатомо-морфологические особенности трихом цветка семейства норичниковых в связи с выполняемыми ими функциями // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений / Под ред. М.С. Яковлева. — М.; Л.: Наука, 1965. — С. 18—35.
18. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин: Підручник. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — С. 239—246.
19. Николаев А.Г. О биологической роли компонентов эфирных масел // IV Междунар. конгр. по эфирным маслам (Тбилиси, сент. 1968). — М.: Пищепромиздат, 1972. — Т. 2. — С. 130—136.
20. Палий А.Е., Хлытенко Л.А., Ежов В.Н., Виноградов Б.А. Сравнительный анализ летучих соединений эфирного масла и этанольного экстракта чабреца бороздчатого (*Thymus striatus* Vahl.) // Тр. Никит. ботан. сада. — 2011. — 133. — С. 159—166.
21. Палий И.Н., Ильницкий О.А. Влияние почвенного питания на формирование урожая, пигментный состав листьев и выход эфирного масла *Nepeta cataria* var. *citriodora* Beck. // То же. — С. 166—177.
22. Резанова Т.А., Сорокопудов В.Н., Колесников Д.А. Морфологическая классификация трихом *Ribes americanum* Mill. (*Grossulariaceae*) // Научные ведомости Белгород. ун-та. Сер. Естественные науки. — 2010. — 9 (80), № 11. — С. 5—10.
23. Рейвен П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2 т. Т. 1: Пер. с англ. — М.: Мир, 1990. — 348 с.
24. Романцак С.П. Анатомія покритонасінних рослин. — К.: Урожай, 1999. — 360 с.
25. Рощина В.Д., Рощина В.В. Выделительная функция высших растений. — Электронная версия <http://sam.psn.ru>: А.Б. Петров, 2012. — 416 с.
26. Саламатова Т.С., Зауралов О.А. Физиология выделения веществ растениями: Учеб. пособие. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. — 152 с.
27. Словник української біологічної термінології. — К.: КММ, 2012. — 744 с.
28. Танасиенко Ф.С. Эфирные масла. Содержание и состав в растениях. — К.: Наук. думка, 1985. — 264 с.
29. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 610 с.
30. Тутаюк В.Х. Анатомия и морфология растений: Учеб. пособие. — 2-е изд., перераб. и доп. — М.: Высш. шк., 1980. — 317 с.

31. Христова Ю.П. Исследования компонентного состава эфирных масел представителей рода *Ocimum* L. в условиях Южного берега Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. — 2011. — **133**. — С. 236—248.
32. Шелепова О.В., Воронкова Т.В., Смирнова И.М., Енина О.Л. Особенности железистого аппарата растений *Mentha arvensis* L. разного географического происхождения // Изв. Самарского науч. центра РАН. — 2012. — **14**, № 1 (7). — С. 1844—1847.
33. Эзю К. Анатомия семенных растений / Кн. 1. Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Мир, 1980. — С. 200—214.
34. Abbas A.R., Jamzad Z., Sefidkon F., Bakhshi-Khaniki Gh. The potential value of phytochemical and micromorphological characters in taxonomic treatment of genus *Vitex* L. (Lamiaceae) // Iran. J. Bot. — 2006. — **12** (1). — P. 15—35.
35. Ascensao L., Pais M.S.S. The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: Histochemistry, ultrastructure and secretion // Ann. Bot. — 1998. — **81**. — P. 263—271.
36. Beale M.H. The biosynthesis of C—C terpenoid compounds // J. Agr. Food Chem. — 1991. — **39**. — P. 387—407.
37. Berger R.G., Akkan Z., Drawert F. The essential oil of *Coleonema album* (Rutaceae) and of a photomixotrophic cell culture derived thereof // Z. Naturforsch. — 1990. — **45 C**. — P. 187—195.
38. Bohlmann J., Keeling C.I. Terpenoid biomaterials // Plant J. — 2008. — **54** (4). — P. 656—696.
39. Bourett T.M., Howard R.J., O'Keefe D.P., Hallahan D.L. Gland development on leaf surfaces of *Nepeta racemosa* // Int. J. Plant Sci. — 1994. — **155**. — P. 623—632.
40. Dumas C., Bowman R.B., Gaude T. et al. Stigma and stigmatic secretion reexamined // Phyton. — 1988. — **28**. — P. 193—200.
41. Fahn A., Benayoun J. Ultrastructure of resin ducts in *Pinus halepensis*. Development, possible sites of resin synthesis, and mole of its elimination from the protoplast // Ann. Bot. — 1976. — **40**, N 168. — P. 857—863.
42. Fahn A. Structure and function of secretory cells // Adv. Bot. Res. — 2000. — **31**. — P. 37—75.
43. Fowke L.C., Tanchak M.A., Galway M.E. Ultrastructural cytology of the endocytotic pathway in plants / C.R. Hawes, J.O.D. Colemant, D.E. Evans eds. Endocytosis, exocytosis and esicle traffic in plants. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. — P. 15—40.
44. Fridman E., Wang J., Iijima Y. et al. Metabolic, genomic and biochemical analysis of glandular trichomes from the wild tomato 363 species *Lycopersicon hirsutum* identifies a key enzyme in the biosynthesis of methylketones // Plant Cell. — 2005. — **17**. — P. 1252—1267.
45. Gershenzon J., Dudareva N. The function of terpene natural products in the natural world // Nature Chem. Biol. — 2007. — **3**. — P. 408—414.
46. Gutierrez-Alcala G., Calo L. Florence Gros A versatile promoter for the expression of proteins in glandular and non-glandular trichomes from a variety of plants // J. Exp. Bot. — 2005. — **56**, N 419. — P. 2487—2494.
47. Huang A.H.C. Oil bodies and oleisins in seeds // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1992. — **43**. — P. 177—200.
48. Lange B.M., Croteau R. Genetic engineering of essential oil production in mint // Curr. Opin. Plant Biol. — 1999. — **2**, N 2. — P. 139—144.
49. Mahmoud S.S., Croteau R.B. Metabolic engineering of essential oil yield and composition in mint by altering expression of deoxyxylulose phosphate reductoisomerase and menthofuran synthase // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 2001. — Jul 17; **98** (15). — P. 8915—8920.
50. Mahmoud S.S., Croteau R.B. Strategies for transgenic manipulation of monoterpene biosynthesis in plants // Trends Plant Sci. — 2002. — **7**, N 8. — P. 366—373.
51. Mahmoud S.S., Williams M., Croteau R. Cosuppression of limonene-3-hydroxylase in peppermint promotes accumulation of limonene in the essential oil // Phytochemistry. — 2004. — **65**, N 5. — P. 547—554.
52. Pedro L.G., Barroso J.G., Marques N.T. et al. Composition of the essential oil from sepals of *Leonotis leonurus* R. // Braz. J. Essential Oil Res. — 1991. — **3**. — P. 451—453.
53. Richardson P.M. The chemistry of the *Labiatae*: an introduction and overview // R.M. Harley, T. Reynolds eds. Advances in *Labiatae* science. — Richmond: The Royal Botanic Gardens Kew, 1992. — P. 291—297.
54. Slubatz H., Kunkel D.D., Patt J.M. et al. Pathway of terpene excretion by the appendix of *Sauromatu guttatum* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1995. — **92**, N 22. — P. 10084—10088.
55. Stojkovic D., Sokovic M., Glamoclija J. Chemical composition and antimicrobial activity of *Vitex agnus-castus* L. fruits and leaves essential oils // Food Chem. — 2011. — N 128. — P. 1017—1022.
56. Werker E. Function of essential oil secreting glandular hairs in aromatic plants of *Lamiaceae* — a review // Flav. Fragrance J. — 1993. — **8**. — P. 249—255.

КЛАССИФИКАЦИЯ, ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ

57. Werker E., Ravid U., Putievsky E. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the *Labiatae* // Israel J. Bot. — 1985. — **34**. — P. 31—45.
58. Wildung M.R., Croteau R.B. Genetic engineering of peppermint for improved essential oil composition and yield // Transgen. Res. — 2005. — **14**, N 4. — P. 365—372.
59. Wooding E.B.P., Northcote D.H. The fine structure of the mature resin canal cells of *Pinus pinea* // J. Ultrastr. Res. — 1965. — **13**, N 3. — P. 233—244.

Отримано 01.04.2013

КЛАССИФИКАЦИЯ, ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ТЕРПЕНОИДОГЕННЫХ СТРУКТУР ЭФИРОМАСЛИЧНЫХ РАСТЕНИЙ

Н.Я. Левчик, Д.Б. Рахметов

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко Национальной академии наук Украины, Киев

На основе литературных данных детально проанализирован процесс синтеза эфирных масел на клеточном, тканевом и органном уровнях. Обсуждено значение эфирных масел в жизни растений. Рассмотрены разные типы секреции и морфологические особенности терпеноидогенных структур эфиромасличных культур. На ультраструктурном уровне детально описаны клетки, продуцирующие терпеноиды, этапы процесса секреции внутри клетки.

CLASSIFICATION, PECULIARITIES OF ULTRASTRUCTURE AND FUNCTIONING OF ESSENTIAL OIL PLANTS TERPENOIDOGENOUS STRUCTURES

N.Y. Levchyk, D.B. Rakhmetov

M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine
1 Tymiriazevska St., Kyiv, 01014, Ukraine

Detailed characteristics of essence oil synthesis process at cell, tissue and organ levels are given. The role of essence oil in plant life and different types of secretion and morphology peculiarities of terpenoidogenous structures are reviewed. The peculiarities of terpenoid productive cells and stages of secretory process inside cell at ultrastructure level are discussed.

Key words: secretion, classification of plants secretions, ultrastructure peculiarities of terpenoid cells, essence oils.