

## БУДОВА, РОЗВИТОК І ФУНКЦІЇ СЕКРЕТОРНОЇ СИСТЕМИ *HUMULUS LUPULUS* L. (CANNABACEAE)

*Ключові слова:* Cannabaceae, *Humulus lupulus*, апекс, пагін, секреторні канали, ідіобласти, молочники

### Вступ

*Humulus lupulus* L. — багаторічна дводомна рослина, надземна маса якої оновлюється кожного вегетаційного періоду (Сластенников, 1971; Тахтаджян, 1980). Вид добре відомий у світі завдяки речовинам вторинного метаболізму, що акумулюються в екзогенних секреторних структурах — пельтатних багатоклітинних трихомах залозистого типу, які в репродуктивний період онтогенезу формують на поверхнях листків, суцвіть і суцвіть (шишок) «лупулінові зерна» (Ляшенко и др., 2004; Nagel J. et al., 2008). Секреторні клітини залозистих трихом синтезують терпени, флавонол-глікозиди, гіркі й ароматичні смоли (Matousek et al., 2002; Langenheim, 2003; Ляшенко и др., 2004; Wang et al., 2008). Накопичення вторинних метаболітів у підкутикулярну порожнину трихом відбувається за допомогою комплексу везикул, які формуються у протопласті секреторних клітин (Schilmiller et al., 2008). Другим і складнішим за організацією та функціональним призначенням елементом секреторної системи *H. lupulus* є розвинута мережа внутрішніх секреторних каналів, молочників та ідіобластів, що містять складні гетерогенні комплекси продуктів секреції й екскреції (Sharon, Lis, 1990; Langenheim, 2003; Esau, 2006). Внутрішня секреторна система рослин поліфункціональна за призначенням (Рощина В.В., Рощина В.Д., 1989; Esau, 2006). Вона виконує екскреторну функцію, що має важливе значення для пластичного обміну (Запрометов, 1993), бере участь у регуляції росту й розвитку (Полевой, 1989), адаптації рослинного організму до стресових чинників (Wenke et al., 2010), у захисті від патогенних грибів (Flodin, Andersson, 1977), мікроорганізмів та фітофагів (Харборн, 1985). Проте саме вона у *H. lupulus* залишається недостатньо вивченою. З огляду на це метою нашої роботи було дослідження будови, особливос-

тей розвитку і функціонування внутрішньої секреторної системи вегетативних та генеративних органів *H. lupulus*.

### Об'єкти та методи дослідження

Дослідження здійснювали на рослинах *H. lupulus*, зібраних у лісопаркових насадженнях м. Києва. Матеріал відбирали на початку основних фенологічних фаз росту і розвитку рослин протягом 2009—2011 рр. Розвиток та анатомічну будову внутрішньої секреторної системи вивчали на тимчасових і постійних мікропрепаратах (завтовшки 8—10 мкм) поперечних та поздовжніх зрізів вегетативних і генеративних органів рослин. Повторність у цитологічних та гістохімічних дослідженнях десятикратна. Рослинні тканини фіксували за Чемберленом (60 % етиловий спирт, формалін і крижана оцтова кислота — 90:5:5; тривалість фіксації — 24 год), фарбували сафраніном — водним синім (Фурст, 1979), залізним гематоксилином за Гейденгайном й ацетофуксином (Паушева, 1988). Якісне визначення в тканинах вторинних метаболітів виконували за стандартними прописами (Фурст, 1979). Люмінесцентний аналіз секреторних каналів стебел проводили на поперечних зрізах пагонів без попередньої фіксації та фарбування флюорохромами; для люмінесцентних досліджень клітинних оболонок листків використовували корифосфін (концентрація розчину флюорохрому — 1 : 1000; експозиція фарбування та промивання препаратів у деіонізованій воді — 5 хв). Рослинні тканини досліджували на люмінесцентному мікроскопі Carl Zeiss AxioScore A-1. Фотодокументацію й опрацювання отриманих даних виконували за спеціалізованою програмою для аналізу цифрових зображень — Image-Pro Premier 9.0 (Evaluation version).

### Результати дослідження та їх обговорення

Важливою ознакою *H. lupulus* є надзвичайно високий потенціал відновлення надземної фітомаси, яка характерна для багаторічних ліан помірної зони.

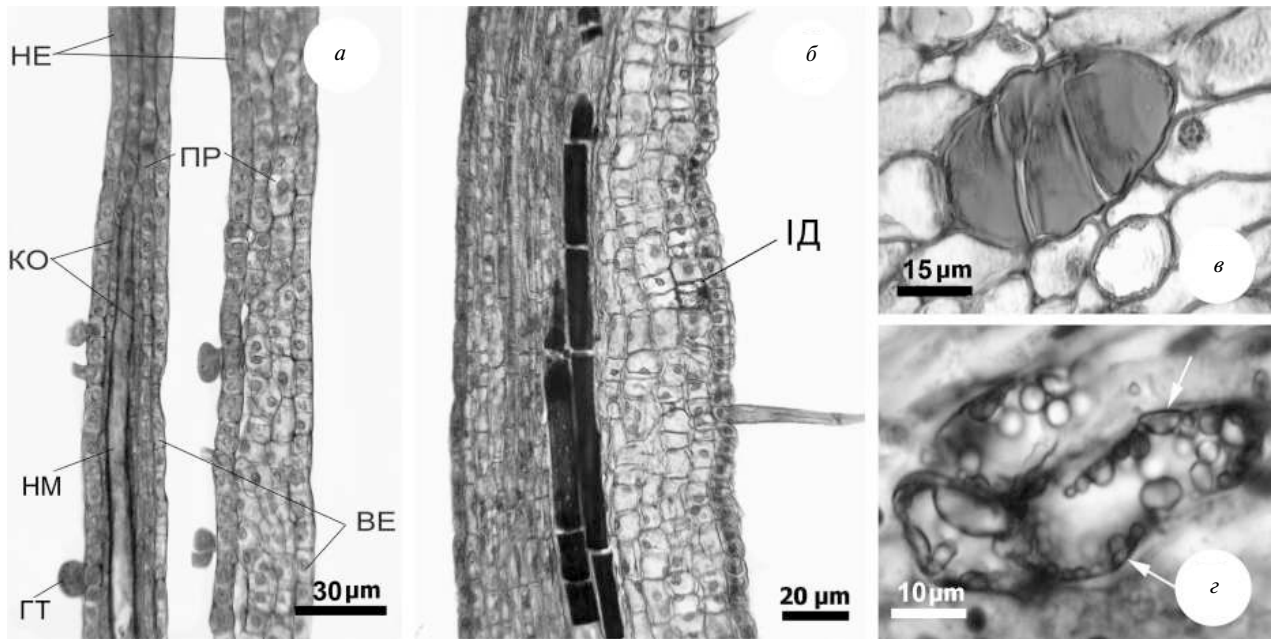


Рис. 1. Елементи секреторної системи вегетативних і генеративних органів *Humulus lupulus*: а — повздовжній розріз листків етіолованого пагона: НЕ — нижній і БЕ — верхній епідерміси прилистка (ліворуч) й асиміляційного листка (праворуч), ГТ — головчастий трихом, ПР — паренхіма, КО — клітини обкладки, НМ — нечленистий молочник; б — формування трубочки молочника шляхом регулярної інкорпорації клітин у приквітнику шишки, ІД — початкова стадія утворення ідіобласта; в — ідіобласт у вторинній корі кореневища; з — ідіобласти в зовнішньому інтегументі насінневого зачатка

Fig. 1. Elements of the secretory system in vegetative and generative organs of *Humulus lupulus*: а — longitudinal leaves cut of a white sprout: HE — lower and BE — upper epidermis of the scale leaf (left) and assimilative leaf (right), ГТ — capitate trichome, ПР — parenchyma, КО — envelope cells, НМ — unicellular lacticifer; б — formation of the lacticifer tube through the regular cells incorporation in a strobile bract, ІД — initial stage of the idioblast formation; в — idioblast in a rootstock cork; з — idioblasts in external tunicle of the phyllospERM

Ранні стадії вегетації *H. lupulus* відзначаються швидким ростом етіолованих пагонів. Рослина має зайняти оптимальне просторове положення до появи перших листків на деревах або чагарниках, які слугують для ліани опорою. Апекс та пазушні бруньки молодих пагонів хмелю покриті численними лусочками. Ми з'ясували, що у формуванні покривних й асиміляційних листків задіяні різні шари клітин апікальних меристем. Примордії прилистків утворюються з участю лише клітин двошарової туніки. Секреторні структури у шилоподібних верхівках покривних листків є похідними з клітин другого шару туніки. Хлоренхіма прилистків утворюється з клітин базальної частини метамерного зачатка, які активно діляться, але не диференціюють на палісадну і губчасту паренхіми. Анатомічно прилистки формуються за еквіфасціальним типом (тобто верхня і нижня поверхні не мають чітких відмінностей). У хлоренхімі прилистків утворюється декілька (2–3) нерозгалужених нечленистих молочників, характерних для представників родини *Can-*

*nabaceae* (Langenheim, 2003). Вони заповнюються густим бурштиново-жовтим секретом, біохімічну основу якого становлять нерозчинні у воді, етанолі та ксилолі флобафени. У вакуолях клітин епідермісу та основної паренхіми накопичується значна кількість пігментів — антоціанідинів, які здебільшого представлені пеларгонідином (Ляшенко і др., 2004). Молочники являють собою одноклітинні сильно видовжені трубочки, що утворюються комбінацією симпластного й інтрузивного росту, властивого такому типу анатомічних структур (рис. 1, а–б). Клітини молочників зазвичай мають нездерв'янілі целюлозні стінки, притиснуту до клітинної стінки цитоплазму й одне, іноді — декілька функціональних ядер, які згодом руйнуються. Вакуолі поступово заповнюються терпенами, поліфенольними сполуками. Важливою і специфічною ознакою будови молочників *H. lupulus* є те, що хоча вони й належать до категорії нечленистих, їхній ріст у довжину та здатність глибоко проникати у молоді тканини доволі обмежені.

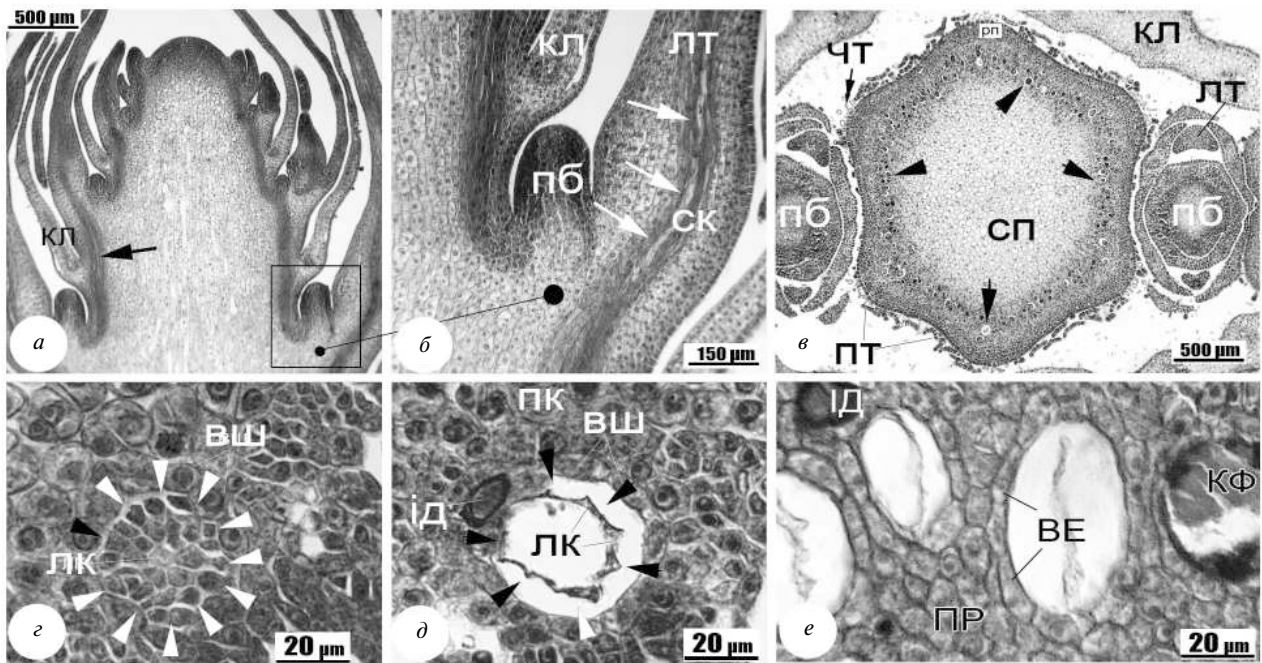


Рис. 2. Анатомічна будова апекса (а), молочника молодого листка (б), етіольованого пагона (е) і процес формування схизогенно-лізигенного каналу (z, d, e) у стеблах *H. lupulus*: ПБ — пазушна брунька; ІД — ідіобласт; ЛК — лізис клітин у порожнині каналу; ВШ — шар клітин, який утворює секреторний епітелій; ВЕ — епітелій, що вистилає секреторний канал; КФ — конденсовані феноли; МП — міжклітинна порожнина; КП — клітини паренхіми; ПП — провідний пучок; ЛМ — листковий примордій; СП — серцевинна паренхіма; РП — ребро пагона; КЛ — криючий листок; ЛТ — асиміляційний листок

Fig. 2. Anatomical structure of the apex (a), young leaf lactifer (b), white sprout (e) and the process of the schizogenous and lysigenous canals formation (z, d, e) in *H. lupulus* stalks: ПБ — axillary bud; ІД — idioblast; ЛК — cells lysis in the canal cavity; ВШ — layer of cells forming secretory epithelium; ВЕ — epithelium lining the secretory canal; КФ — condensated phenols; МП — intercellular cavity; КП — parenchyma cells; ПП — conducting bundle; ЛМ — leaf primordium; СП — pith of the parenchyma; РП — rib of the shoot; КЛ — covering leaf; ЛТ — assimilative leaf

У тканинах рослини це обмеження компенсуються тим, що достатньо довгі молочники утворюються завдяки постійній інкорпорації до них нових клітин. Термінальні клітинні перетинки між ними зберігаються протягом усього вегетаційного періоду, хоч іноді вони руйнуються. У таких випадках формується цілісна псевдомоноцитна багатоядерна трубка (синцитій). Якщо не спостерігати процес її утворення від початку, таку клітину можна легко прийняти за звичайний нечленистий молочник.

Таким чином, для внутрішньої секреторної системи *H. lupulus* характерна наявність перехідних форм молочників від нечленистих одноклітинних із симпластним й інтрузивним ростом до багатоклітинних синцитіїв, які мають ознаки членистих молочників, властивих родині *Asteraceae*, *Liliaceae*, *Papaveraceae* (Langenheim, 2003; Esau, 2006). Слід також зазначити, що інтенсивний ріст секреторних трубок відбувається в оточенні фізіологічно активних клітин, які мають густу цитоплазму, швидко

ростуть і, ймовірно, істотно впливають на функціональний стан молочників та секреторну систему рослини загалом. Отже, покривні листки етіюльованих пагонів мають просту, але достатню для виконання головних функцій будову. Вони забезпечують оптимальні мікроумови для розвитку апікальної меристеми, захищають примордії листків і молодих метамерів верхівки від негативного впливу абіотичних чинників.

На відміну від прилистків, у диференціації тканин листків на початкових стадіях їхнього розвитку беруть участь два шари туніки і клітини флангової зони апікальної меристеми. Таким чином, в асиміляційних листках уже від моменту їхньої закладки створюються передумови для формування складнішої будови тканин. Внутрішня секреторна система листків організована молочниками та схизогенно-лізигенними каналами, а також спорадично утвореними ідіобластами, або секреторними клітинами (рис. 2, a–e). Організація містких се-

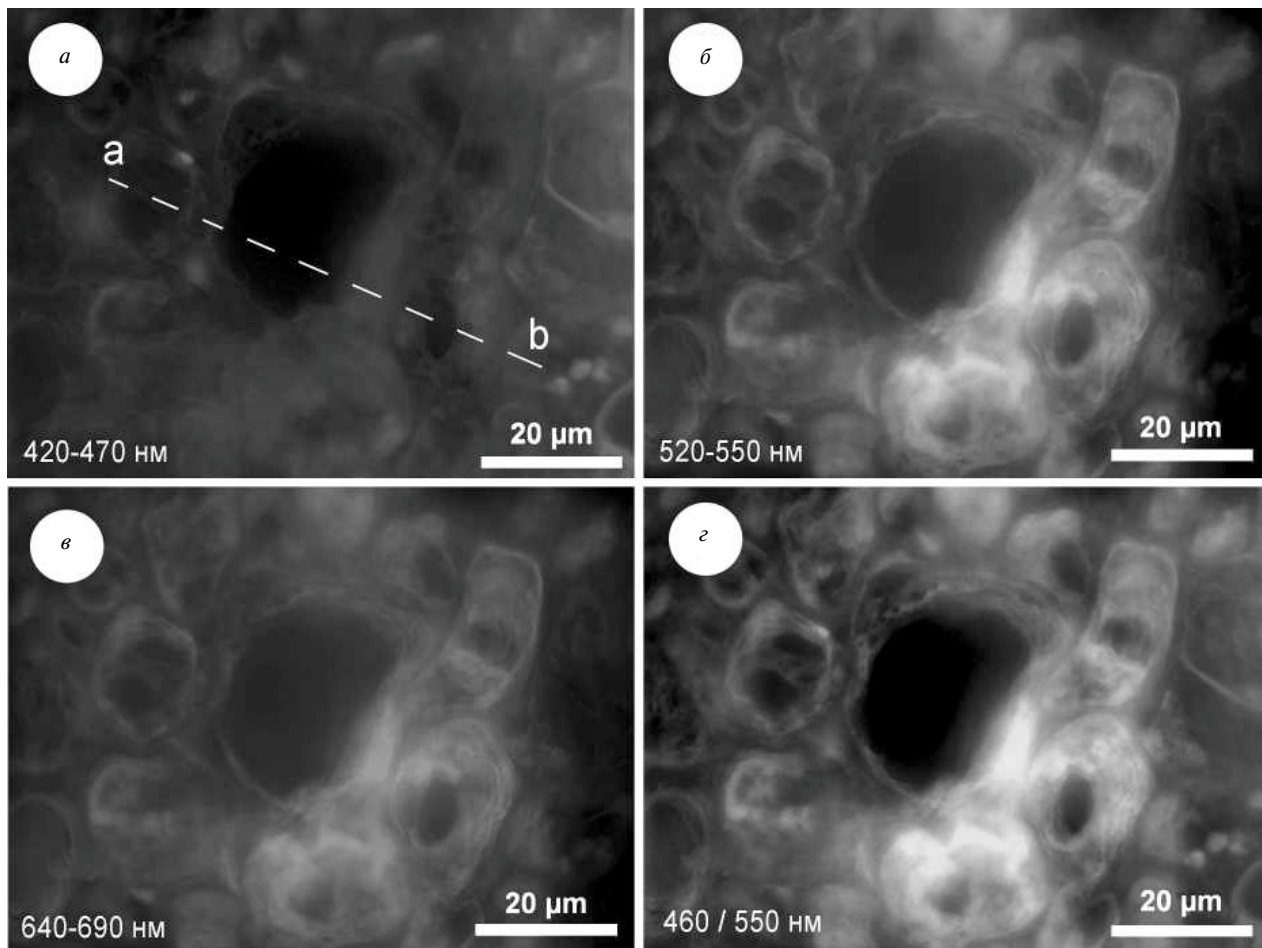


Рис. 3. Автофлуоресценція клітин епітелію секреторного каналу *H. lupulus* (на поперечному зрізі) за використання оптичних фільтрів: *a* — 420—470 нм; *б* — 520—550 нм; *в* — 640—690 нм; *з* — комбіноване зображення флуоресценції секреторного каналу (*a—b* — лінійний профіль аналізу інтенсивності флуоресценції, у.о.)

Fig. 3. Autofluorescence of the secretory canal epithelium cells in *H. lupulus* (on the transversal section) with usage of optical filters: *a* — 420—470 nm; *б* — 520—550 nm; *в* — 640—690 nm; *з* — combined picture of the secretory canal fluorescence (*a—b* — line profile of the fluorescence intensity analysis, c.u.)

креторних каналів у листках і стеблах починається з виокремлення в паренхімі кори групи дрібних (10—12 мкм) ізодіаметричних клітин (рис. 2, з). Міжклітинний простір центральної групи клітин швидко збільшується, внаслідок чого між ними порушується симпластний зв'язок. Клітини центральної зони зменшуються в розмірі і поступово руйнуються в доцентровому напрямку (рис. 2, д). Першим у протопластах деградує ядерний апарат, відтак — клітинні компартменти й оболонка.

Водночас клітини периферійної групи видовжуються, антиклінально діляться та формують щільно зімкнене округле або овальне кільце тонкошарового однорядного секреторного епітелію діаметром 35—60 мкм. Клітини епітелію мають густу

зернисту цитоплазму (рис. 2, е) і нерівномірно потовщені оболонки. Товстіші стінки формуються з протилежного (дистального) стосовно секреторного каналу боку. Клітинні оболонки, які безпосередньо вимощують порожнину каналу, залишаються тонкими целюлозними, і це полегшує активну дифузію продуктів екскреції. Ми встановили, що синтез продуктів метаболізму та початок їхньої евакуації з клітин епітелію у порожнину каналу синхронізовані з лізисом клітин центральної групи. Активна дифузія вторинних метаболітів починається тоді, коли порожнина секреторного каналу вже повністю сформована. Оскільки ці внутрішні секреторні структури утворюються в процесі лізису клітин з одночасним формуванням схизогенних по-

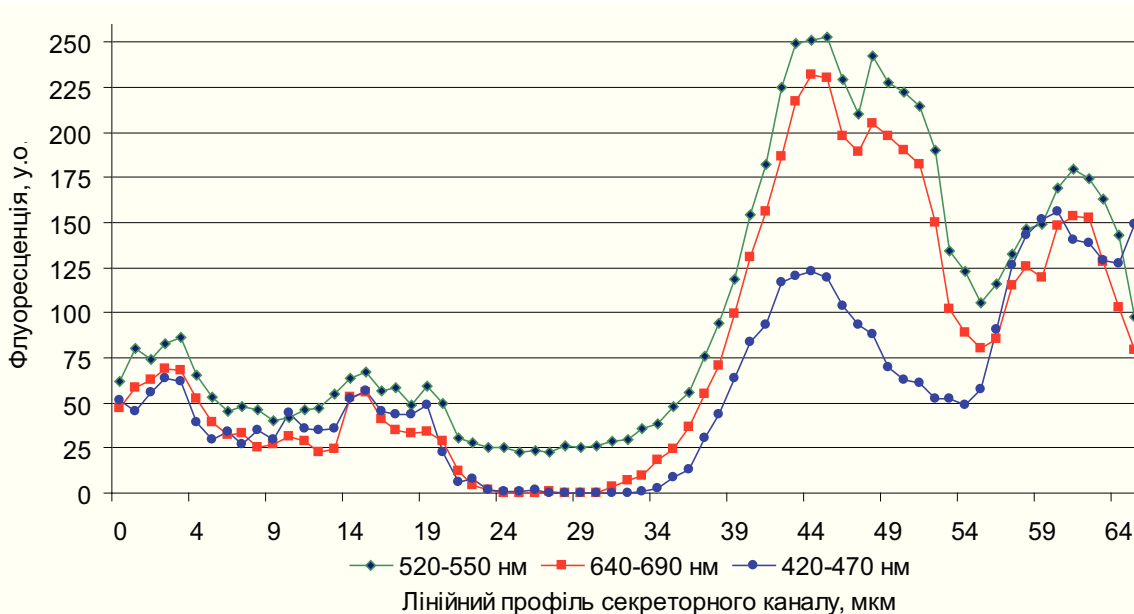


Рис. 4. Флуоресценція клітин схизогенно-лізигенного секреторного каналу *H. lupulus* на початкових стадіях його функціонування  
 Fig. 4. Fluorescence of cells of schizogenous and lysigenic canals of *H. lupulus* on the initial stages of its functioning

рожнин, то за походженням вони належать до схизогенно-лізигенного типу (Esau, 2006).

Гістохімічний аналіз пагонів та кореневищ *H. lupulus* виявив просторову гетерогенність розподілу біохімічних сполук у горизонтальному профілі трубок секреторних каналів. Секреторні компоненти відрізнялися за консистенцією, розміром конкрецій, характером диференціального забарвлення гістохімічними реагентами. Флуоресцентний аналіз секреторних каналів показав, що на початкових стадіях їхнього формування клітини епітелію відзначалися активною автофлуоресценцією (рис. 3, а–в). У цитоплазмі клітин чітко виявляється шарувато-сітчаста структура, яка яскраво флуоресцює в зеленій (520 нм) і червоній (640 нм) ділянках спектра (рис. 3, б–в). Відомо, що активний синтез терпеноїдів в епітеліальних клітинах пов'язаний із функціонуванням агранулярного ретикулу, який зазвичай слабкорозвинений у рослинних клітинах. За літературними даними (Васильєв, 1977), терпеноїдні клітини різних видів рослин, які розташовані в різних органах і тканинах, у разі переходу до спеціалізованих секреторних функцій набувають однотипної ультраструктури. Її характерною ознакою є значно розвинутий агранулярний ретикулум, зазвичай представлений мережею трубочок.

За використання синього світлофільтра (420–470 нм) у клітинах епітелію секреторних каналів та

паренхіми, що їх оточує, виявлена автофлуоресценція речовин (рис. 3, а), які за спектром емісії (Roshchina, 2008) можна визначити як терпени і флавоноїди. Показано, що їхній розподіл у цитоплазмі клітин має дифузний характер. Порожнина секреторного каналу не містить речовин, здатних до флуоресценції. За властивістю хроматину інтенсивно поглинати ультрафіолет у клітинах епітелію чітко виявлялися одне, іноді — два ядра (рис. 3, з). Нерівномірна інтенсивність флуоресценції вторинних метаболітів у клітинах епітелію вказує на просторово-функціональну асиметрію схизогенно-лізигенних секреторних каналів, яку можна пояснити особливостями транспорту до них речовин-посередників. Найбільший уміст речовин, здатних до флуоресценції, ми виявили в клітинах, розташованих біля ситоподібних елементів та клітин-супутниць. Інтенсивність їхньої флуоресценції у синій, зеленій і червоній ділянках спектра була в 2,5–3,0 раза більшою, ніж у клітин діаметрально протилежного краю (рис. 4).

Відомо, що терпеноїди і флавоноїди у клітинах рослин синтезуються з пірватату, який формується в процесі гліколізу (Запрометов, 1993; Ляшенко и др., 2004). Первинним субстратом для синтезу фенольних сполук є глюкоза, що утворюється у хлоропластах. У клітинах первинної кори, де формуються секреторні канали, хлоропласти відсутні.

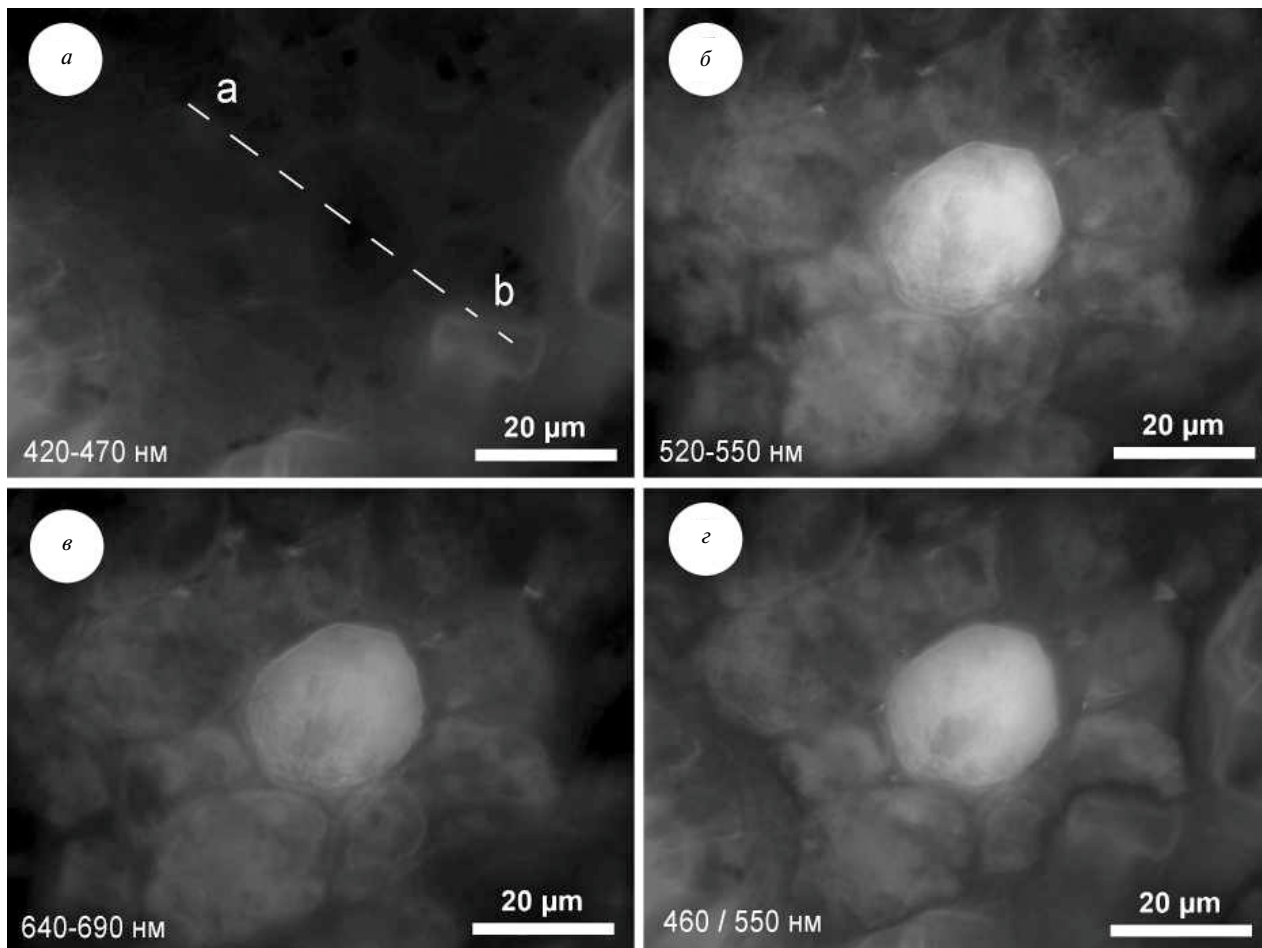


Рис. 5. Автофлуоресценція завантаженого секреторного каналу *H. lupulus* (поперечний зріз) за використання оптичних фільтрів: *a* — 420—470 нм; *б* — 520—550 нм; *в* — 640—690 нм; *г* — комбіноване зображення секреторного каналу (*a—b* — лінійний профіль аналізу інтенсивності флуоресценції, у.о.)

Fig. 5. Autofluorescence of the loaded secretory canal of *H. lupulus* (transversal section) with usage of optical filters: *a* — 420—470 nm; *б* — 520—550 nm; *в* — 640—690 nm; *г* — combined picture of the secretory canal fluorescence (*a—b* — line profile of the fluorescence intensity analysis, c.u.)

Отже, в етіолововані пагони вуглеводи надходять судинами ксилеми, здебільшого з корневища, в якому вони накопичуються за попередні роки. Латерально цукри переміщуються по симпласту від клітин серцевинних променів до паренхіми флоєми, звідки вони надходять до клітин секреторного епітелію. У зрілих пагонах за транспорт вуглеводів відповідають елементи флоєми (Esau, 2006). За результатом гістохімічного аналізу в молодих пагонах хмелю найбільший уміст крохмалю виявлено в клітинах паренхіми, які просторово є ближчими до ситоподібних трубочок і секреторних каналів. Продукти вторинного метаболізму, що нагромаджуються в клітинах епітелію, посту-

пово евакууються в порожнину каналу через тонкі клітинні стінки (рис. 5).

Після повного завантаження каналу цитоплазма секреторних клітин втрачає характерну для неї шарувато-сітчасту структуру. Інтенсивне поглинання ультрафіолету ядрами не виявлено. Часткова або повна деградація хроматину, а в подальшому й руйнування ядерного апарату в деяких клітинах епітелію, призводять до незворотної секреторної дисфункції. Інтенсивність флуоресценції клітин у синій ділянці спектра зменшується вдвічі й має дифузний характер. У внутрішніх клітинних стінках епітелію ми зафіксували значне збільшення вмісту целюлози, яка також має здатність до флуоресцен-

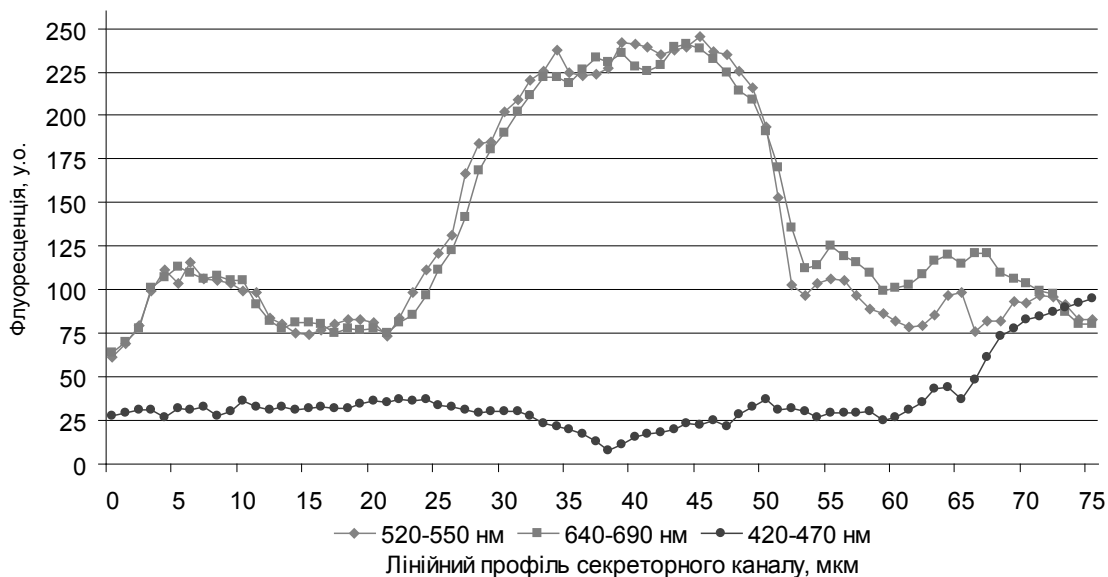


Рис. 6. Інтенсивність флуоресценції клітин завантаженого секреторного каналу *H. lupulus*

Fig. 6. Cells fluorescence intensity of the loaded secretory canal of *H. lupulus*

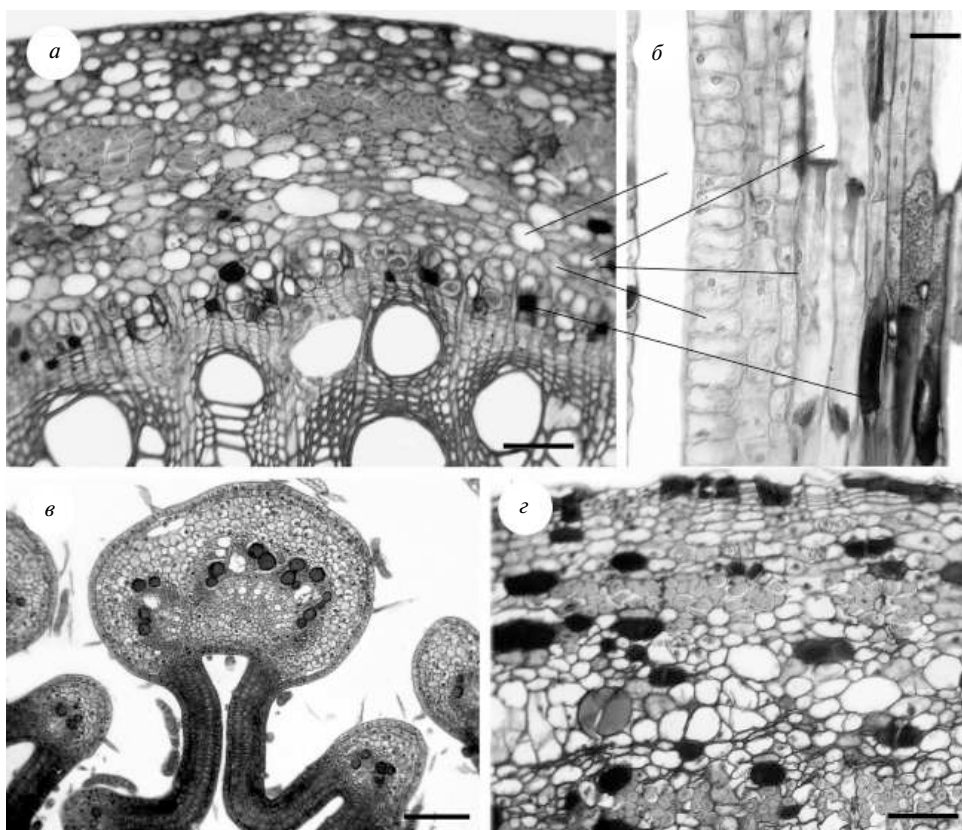


Рис. 7. Просторове розміщення та організація секреторних структур стебла — *а, б* (лінійка — 60 і 35 мкм), молодого листка — *в* (лінійка — 100 мкм) і кореневища — *з* (лінійка — 60 мкм) *H. lupulus*

Fig. 7. Positional application and secretory structures organization of a stem — *а, б* (line — 60 and 35 μm), young leaf — *в* (line — 100 μm), and rootstock — *з* (line — 60 μm) of *H. lupulus*

ції у фіолетовій ділянці спектра (макс. 420—430 нм) (Roshchina, 2008). Після завантаження секреторного каналу флуоресценція його вмісту пропорційно зростає і стає наближеною до інтенсивності флуоресценції епітелію на стадії найактивнішого синтезу терпенів, флавоноїдів та інших фенольних сполук. У паренхіми первинної кори та секреторних клітинах інтенсивність автофлуоресценції вторинних метаболітів у зеленій і червоній частинах спектра майже цілковито збігається (рис. 6).

Мікроскопічний аналіз листків *H. lupulus* показав, що в палісадному та губчастому мезофілах також нагромаджуються речовини фенольної природи, здатні до автофлуоресценції. Основними центрами синтезу флавонол-глікозидів є хлоропласти (Запрометов, 1993). Концентрація цих поліфенолів у мезофілі листових пластинок з часом збільшується, і вони повністю маскують хлоропласти. Максимум поглинання ультрафіолету флавонол-глікозидами припадає на діапазон 230—330 нм (Ляшенко и др., 2004), тому вони ефективно захищають листки від шкідливого впливу ультрафіолету. За інтенсивним опроміненням флавонол-глікозиди люмінесцюють у синій та синьо-зеленій ділянках спектра, можливо, виконуючи функцію трансформації і двоступінчастої передачі енергії сонячного світла до хлоропластів у спектрі, прийнятному для хлорофілу.

Отже, на початку розвитку пагонів *H. lupulus* функціональна активність молочників, секреторних каналів і клітин у молодих листках та основній паренхімі стебла є найвищою. З часом у цілком сформованих листках, дещо здерев'янілих пагонах і кореневищах секреторна система частково або цілковито трансформується. Інтенсивність флуоресценції засвідчує, що кількість фенолів у мезофілі листків набагато більша, ніж у центральних та бічних жилках другого і третього порядків. В онтогенезі рослини клітини епітелію секреторних каналів поступово вакуолізуються і збільшуються в розмірі. Вони втрачають ядра і з часом уже нездатні виділяти секрет. Епітелій також поступово втрачає спеціалізовані ознаки. У деяких вмістилищах його клітини за розмірами і структурою зовсім не відрізняються від основної паренхіми (рис. 7). На тлі загальної деградації клітин секреторного епітелію у вторинній корі здерев'янілих пагонів зростає кількість ідіобластів та нечленистих молочників із гетерогенним вмістом. У більшості ідіолітів їх внутрішній склад представлений густими смолянистими речовинами (переважно флобафенами). Отже, будова та функ-

ції внутрішньої секреторної системи пагонів *H. lupulus* синхронізовані з пластичним обміном, який залежить від фази розвитку рослини.

На стадії формування плодів у пагонах цілком сформованих рослин секреторні канали, молочники й ідіобласти поступово перетворюються на систему екскреторних резервуарів, куди депонуються ергастичні речовини та побічні продукти вторинного метаболізму. Таким чином, у рослин *H. lupulus* формується складна за будовою і динамічна за розвитком секреторна система, функція якої змінюється протягом одного вегетаційного періоду.

## Висновки

1. До складу внутрішньої секреторної системи *Humulus lupulus* входять чотири типи структур: нечленисті молочники, схизогенно-лізигенні канали, залозисті тканини й ідіобласти. До окремого типу структур ми віднесли псевдомоноцитні багатоядерні трубочки молочників (синцитії), які утворюються в етіольованих пагонах, листках, приквітниках у результаті руйнування кінцевих клітинних перетинків і, можливо, є перехідними формами між нечленистими та членистими молочниками.

2. В онтогенезі секреторні канали, молочники та ідіобласти вегетативних органів поступово перетворюються на систему резервуарів, де накопичуються ергастичні речовини й токсичні продукти вторинного метаболізму. Функціонально секреторна система вегетативних органів найактивніша на стадії швидкого росту етіольованих пагонів. До моменту формування провідних тканин вона реорганізовується, а компоненти її вмісту стають менш рухливими. Схизогенно-лізигенні канали здерев'янілих пагонів і кореневищ після закінчення фази швидкого росту порожніють або закриваються флобафенами та м'якими смолами.

3. В епітелії секреторних каналів та прилеглих до них клітин паренхіми виявлено речовини, які здатні до автофлуоресценції з емісією у синій (420—470 нм), зеленій (520—550 нм) та червоній (640—690 нм) ділянках спектра. З'ясовано, що для секреторних каналів пагонів *Humulus lupulus* характерна просторово-функціональна асиметрія, котра виражається в нерівномірному розподілі здатних до флуоресценції продуктів вторинного метаболізму.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. — Л.: Наука, 1977. — 208 с.



2. *Жизнь растений*. В 6-ти томах / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1980. — Т. 5, ч. 1. — С. 279—281.
3. *Запаметов М.Н.* Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функция в растениях. — М.: Наука, 1993. — 272 с.
4. *Ляшенко Н.И., Михайлов Н.Г., Рудык Р.И.* Физиология и биохимия хмеля. — Житомир: Полісся, 2004. — 408 с.
5. *Паушева З.П.* Практикум по цитологии растений. — 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
6. *Полевой В.В.* Физиология растений: Учеб. для биол. спец. вузов. — М.: Высш. шк., 1989. — 464 с.
7. *Рощина В.В., Рощина В.Д.* Выделительная функция высших растений. — М.: Наука, 1989. — 214 с.
8. *Сластенников В.В.* Биология и агротехника хмеля. — М.: Россельхозиздат, 1971. — 80 с.
9. *Фурст Г.Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. — М.: Наука, 1979. — С. 40—65.
10. *Харборн Д.* Введение в экологическую биохимию. — М.: Мир, 1985. — 312 с.
11. *Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development* / Ray F. Evert. — 3rd ed. — New Jersey: Hoboken, 2006. — P. 473—501.
12. *Flodin K., Andersson J.* Studies on volatile compounds from *Pinus silvestris* and their effect on wood-decomposing fungi. Identification of volatile compounds from fresh and heat-dried wood. // *Eur. J. For. Pathol.* — 1977. — 7. — P. 282—287.
13. *Langenheim J.* Plant resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany. — Portland; Cambridge: Timber Press, 2003. — 586 p.
14. *Matousek, J., Novak P., Patzak J., Briza J., Krofta K.* Analysis of true chalcone synthase from *Humulus lupulus* L. and biotechnology aspects of medicinal hops // *Rostlinna Vyroba.* — 2002. — 48. — P. 7—14.
15. *Nagel J., Culley L., Lu Y., Liu E., Matthews P., Stevens J., Pagea J.* Est analysis of hop glandular trichomes identifies an o-methyltransferase that catalyzes the biosynthesis of xanthohumol // *The Plant Cell.* — 2008. — 20. — P. 186—200.
16. *Roshchina V.V.* Fluorescing world of plant secreting cells. — Enfield, New Jersey (USA): Science Publisher, 2008. — 338 p.
17. *Schilmiller A., Last R., Pichersky E.* Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compounds // *The Plant J.* — 2008. — 54. — P. 702—711.
18. *Sharon N., Lis H.* Legume lectins — a large homologous proteins. // *FASEB J.* — 1990. — 4(14). — P. 3198—3208.
19. *Wang G., Tian L., Naveed A., Broun P., Dai X., He J., King A., Zhao P., Dixon R.* Terpene Biosynthesis in Glandular Trichomes of Hop // *Plant Physiol.* — 2008. — 148. — P. 1254—1266.
20. *Wenke K., Kai M., Piechulla B.* Belowground volatiles facilitate interactions between plant roots and soil organisms // *Planta.* — 2010. — 231. — P. 499—506.

Рекомендує до друку  
М.М. Федорончук

Надійшла 15.01.2013 р.

*М.Д. Мельничук, Б.Е. Якубенко, А.Ф. Лиханов*

Национальный университет биоресурсов  
и природопользования Украины, г. Киев

СТРОЕНИЕ, РАЗВИТИЕ И ФУНКЦИИ  
СЕКРЕТОРНОЙ СИСТЕМЫ *HUMULUS LUPULUS* L.  
(*CANNABACEAE*)

В побегах *Humulus lupulus* L. обнаружены секреторные каналы схизогенно-лизигенного типа. Установлено, что функционально эти каналы активны на стадии быстрого роста побегов. Доказано, что в тканях вегетативных и генеративных органов растений формируются переходные формы млечников от нечленистых одноклеточных с симпластным и интрузивным ростом до многоклеточных членистых, которые образуются в ходе инкорпорации новых клеток. Изучен процесс эвакуации терпенов, флавоноидов и других продуктов вторичного метаболизма из клеток эпителия в полость секреторного канала.

*Ключевые слова:* Cannabaceae, *Humulus lupulus*, *апекс*, *побег*, *секреторные каналы*, *идиобласты*, *млечники*.

*M.D. Melnychuk, B.Y. Yakubenko, A.F. Likhanov*

National University of Life and Environmental Sciences of  
Ukraine, Kyiv

STRUCTURE, DEVELOPMENT AND FUNCTION  
OF THE SECRETORY SYSTEM  
OF *HUMULUS LUPULUS* L. (*CANNABACEAE*)

In the shoots of *Humulus lupulus* L., secretory canals of schizogenous-lysiogenous type were discovered. It has been found that functional schizogenous-lysiogenous canals are active on the stage of rapid shoot growth. It has been established that in the tissues of vegetative and generative organs of hop plants, transitional forms of laticifers are developed, from unicellulars with symplast and intrusive growth to multicellulars formed during the process of incorporation of new cells. The evacuation processes of terpenes, flavonoids and other products of the secondary metabolism from epithelial cells to the cavity of secretory channel were shown.

*Key words:* Cannabaceae, *Humulus lupulus*, *apex*, *shoot*, *secretory canals*, *idioblasts*, *laticifers*.