

Проведенные исследования подтверждают целесообразность культивирования этого сорта для получения ценного эфирного масла, которое может быть использовано в производстве парфюмерно-косметической продукции, в пищевой промышленности для ароматизации напитков и в качестве натурального консерванта.

Выводы

Определён компонентный состав эфирного масла *Elsholtzia stauntonii* сорта Розовое Облако, идентифицировано 30 компонентов. Установлено, что доминирующими компонентами являются розфуран – 41,1%, розфуранэпоксид – 24,0% и кариофиллен – 8,5%. Эфирное масло может быть использовано в парфюмерно-косметической и пищевой промышленности.

Список литературы

1. Гинзберг А.С. Упрощенный способ определения количества эфирного масла в эфиронасах // Химико-фармацевтическая промышленность. – 1932. – № 8-9. – С. 326-329.
2. Дмитриев Л.Б., Бакова Н.Н., Клюев Н.А., Машанов В.И., Грандберг И.И. Компонентный состав эфирного масла *Elsholtzia stauntonii* Benth // Изв. Тимирязевской с.-х. акад. – М: Агропромиздат. – Вып.5. – 1987. – С. 167-170.
3. Машанов В.И., Андреева Н.Ф., Машанова Н.С., Логвиненко И.Е. Новые эфирномасличные культуры. – Симферополь: Таврия, 1988. – С. 145-150.
4. Работягов В.Д., Хлыпенко Л.А., Бакова Н.Н., Машанов В.И. Анnotated каталог эфирномасличных, пряно-ароматических и пищевых растений коллекции Никитского ботанического сада. – Ялта, 2007. – С. 45.
5. Jennings W., Shibamoto T. Qualitative analysis of flavor and fragrance volatiles by glass capillary gas chromatography. – New York: Academie Press, 1980. – 472 p.

Статья поступила в редакцию 18.11.2015 г.

Khlypenko L.A., Oryol T.I. Component composition of *Elsholtzia stauntonii* essential oil, Rozovoye oblako cultivar. // Bull. of the State Nikit. Botan. Gard. – 2016. – № 118. – P. 23-27.

The article presents data about mass fraction and component composition of *Elsholtzia stauntonii* essential oil, Rozovoye oblako cultivar, and recommendations for use it in perfume and cosmetic industries.

Key words: *Elsholtzia stauntonii*; cultivar; essential oil; component composition; rosefuran.

УДК 581.82:581.135.3

К ВОПРОСУ ОРГАНИЗАЦИИ ПРОЦЕССОВ НАКОПЛЕНИЯ ЭФИРНОГО МАСЛА В ЛЕПЕСТКАХ *ROSA* (ROSACEAE) И МИЦЕЛИИ *EREMOTHECIUM* (EREMOTHECIACEAE)

Елена Федоровна Семенова, Анастасия Иосифовна Шпичка, Елена Викторовна Преснякова, Наталия Александровна Меженная

Пензенский государственный университет, г. Пенза
440026, г. Пенза, ул. Красная, 40
sef1957@mail.ru

Плантационное выращивание розы эфирномасличной не способно удовлетворить увеличивающийся спрос промышленности, что ведет к возрастанию интереса к штаммам грибов

Eremothecium ashbyi и *E. gossypii*. Были выявлены особенности секреторных структур видов розы и штаммов эремотеция. Исследование аспектов биосинтеза, накопления и выделения эфирного масла розового направления запаха важны как для разработки способов его получения, так и для характеристики биологической роли вторичных метаболитов розы и эремотеция.

Ключевые слова: эфирное масло; маслонакопление; сферосомы; секреторные структуры; *Rosa*; *Eremothecium*

Введение

Эфирномасличные культуры объединяют довольно обширную группу растений, отличительной особенностью которых является способность к биосинтезу и накоплению эфирных масел. Одним из растений, масло которого высоко ценят во всем мире на протяжении тысячелетий, является роза (*Rosa* L.). В эфирномасличном производстве наибольшее распространение получили роза дамасская (*R. damascena* Mill.), роза французская (*R. gallica* L.), роза белая (*R. alba* L.), роза столепестная (*R. centifolia* L.), а также гибриды и сорта на их основе [9, 13].

Однако в настоящее время в связи с ограничениями, обусловленными сильным влиянием экологических факторов и трудоемкостью, плантационное выращивание не способно удовлетворить в полном объеме увеличивающийся спрос пищевой, парфюмерно-косметической, химико-фармацевтической промышленности на натуральные душистые вещества, что ведет к возрастанию интереса к альтернативным источникам их получения. Было выявлено, что количество синтезированного масла в клеточной культуре розы на порядок ниже, чем в лепестках интактного растения. При этом состав экстрагируемых масел отличался от традиционного розового масла. В 90-е годы прошлого века была показана возможность получения ароматического продукта на основе штаммов гомоталличных аскомицетов *Eremothecium ashbyi* Guilliermond и *E. gossypii* Kurtzman, сходного по составу с эфирным маслом из свежих цветков розы [2, 3, 10, 13].

Тем не менее, в ранних работах вопросы, связанные с процессами накопления эфирного масла на клеточном уровне у изучаемых организмов, в сравнительном аспекте не были рассмотрены и представляют большой интерес [10]. Целью исследования являлось проведение сравнительного анализа структурных особенностей организации накопления эфирного масла у *Rosa* и *Eremothecium*, состава и количества синтезируемых веществ на разных стадиях их развития.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования служили виды *Rosa*: *R. alba* L., *R. centifolia* L., *R. gallica* L., *R. damascena* Mill., *R. rugosa* Thunb., *R. canina* L., *R. cinnamomea* L., *R. odessiana* hort., *R. lutea* Mill., штаммы *E. ashbyi* Guilliermond: BKMF-124, BKMF-3009, BKMF-4565D, BKMF-4566D, ВКПМФ-36, ВКПМФ-340 и *E. gossypii* Kurtzman: BKMF-2627, BKMF-3276, различающиеся уровнем синтеза и накопления монотерpenовых и ароматических спиртов как главных компонентов эфирного масла розового направления запаха.

Исследования проводились на растениях, выращенных в коллекционных участках (поселок Крымская Роза Белогорского района Республики Крым), расположенных в северной предгорной части Крымского полуострова, а также в условиях Ботанического сада им. И.И. Спрыгина (г. Пенза). Растительный материал фиксировали в поздние фазы онтогенеза (генеративный период, фазы бутонизации и цветения) в ацеталкоголе (1:3) и 6% формалине; поперечные срезы приготавливались бритвой от руки или с использованием замораживающего микротома по общепринятой методике [6].

Микромицеты поддерживали на скошенных соево-сахарозном, картофельно-глюкозном, глюкозо-пептонном с дрожжевым экстрактом агарах, средах Сабуро и Чапека, сусло- и мальт-агарах. Культивирование штаммов осуществлялось в жидких питательных средах и условиях в соответствии с ранее опубликованными работами [10].

Микроскопию нативных и окрашенных метиленовым синим, йодом, суданом III, черной тушью препаратов осуществляли с использованием микроскопов МИКМЕД-1, БИОМЕД-6 (кратность увеличения 4, 10, 40, 100). Фотографирование микро- и макрообъектов проводили цифровыми фотокамерами Nikon Coolpix 2500, Nikon Coolpix 6300, Panasonic DMC-FX100. Описания микропрепаратов составлены в соответствии с современной методической и справочной литературой [6].

Образцы для электронной микроскопии (24, 36, 48, 56, 64 ч культивирования микромицета) готовили, используя в качестве фиксатора 5%-ный раствор глутаральдегида в фосфатном буфере (рН 5,8-7,0, в зависимости от рН культуральной жидкости на определенной стадии развития изучаемого штамма). Фиксацию проводили в течение 24 ч, после чего материал отмывали фосфатным буфером в течение 10 минут и дофиксировали 1,0-1,5 ч 1%-ным водным раствором OsO₄. Затем осуществляли стандартную электронно-микроскопическую проводку и заливку, включающую дополнительное контрастирование в течение 12 ч в 5%-ном уранилацетате, приготовленном на 70%-ном этаноле. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме, окрашивали цитратом свинца по Рейнольдсу 5 мин и исследовали под микроскопом JEM-100 C при увеличении в 15...41 тыс. раз.

Для количественного определения эфирного масла использовали методику, изложенную в Государственной фармакопее (ГФ XI) [4], или гравиметрию после экстракции органическим растворителем сырья в трехкратной повторности с последующим его удалением при помощи роторного испарителя под вакуумом. Определение компонентного состава масла проводилось на газовом хроматографе с полярной колонкой и пламенно-ионизационным детектором.

Экспериментальные данные математически обрабатывали по Г.Ф. Лакину [5], уровень значимости p=0,95.

Результаты и обсуждение

Результаты анатомического изучения лепестков роз (шиповников) в момент их раскрытия показали, что адаксиальные эпидермальные клетки многоугольные, плотно прилегают друг к другу, вытягиваются в сосочки конусовидной формы, покрыты кутикулой, морщинистость которой сильно выражена; абаксиальные клетки удлиненной формы со слабоизвилистыми или прямыми стенками и кутикулой (рис. 1). Отдельные группы адаксиальных сосочковидных (у *R. alba*, *R. gallica*, *R. damascena* также и абаксиальных) эпидермальных клеток способны синтезировать и секретировать эфирное масло, которое скапливается в мелкокапельном состоянии под кутикулой и вызывает ее отслаивание, тем самым образуя железистые пятна. Клетки эпидермиса большинства видов окрашены за счет пигментов, растворенных в содержимом вакуолей и придающих лепесткам роз в период бутонизации и цветения различные оттенки розового: *R. damascena*, *R. cinnamomea*, *R. canina*, *R. odessiana* и красного: *R. gallica*, *R. centifolia*, *R. rugosa*. Устьица аномоцитного типа мелкие, располагаются преимущественно с нижней стороны лепестка и встречаются редко.

Паренхимная ткань состоит из слоев неокрашенных клеток с тонкими оболочками, округлой или неправильной формы, которые образуют большое количество межклетников, причем у *R. canina* их существенно меньше. Количество слоев паренхимы варьирует от 4-6 (*R. lutea*, *R. centifolia*, *R. cinnamomea*) до 10-12 (*R.*

gallica, *R. alba*, *R. rugosa*). Механическая ткань отсутствует. Проводящая ткань представлена спиральными трахеидами в паренхимной обкладке, состоящей из мелких, плотно примыкающих друг к другу, клеток. Трахеиды располагаются группами по 8-10 или по 3-4 (*R. gallica*, *R. rugosa*).

К моменту раскрытия цветка розы эндогенные секреторные структуры – эфирномасличные лизигенные вместилища овальной формы – располагаются в толще паренхимной ткани и содержат капли эфирного масла (рис. 1, табл. 1).

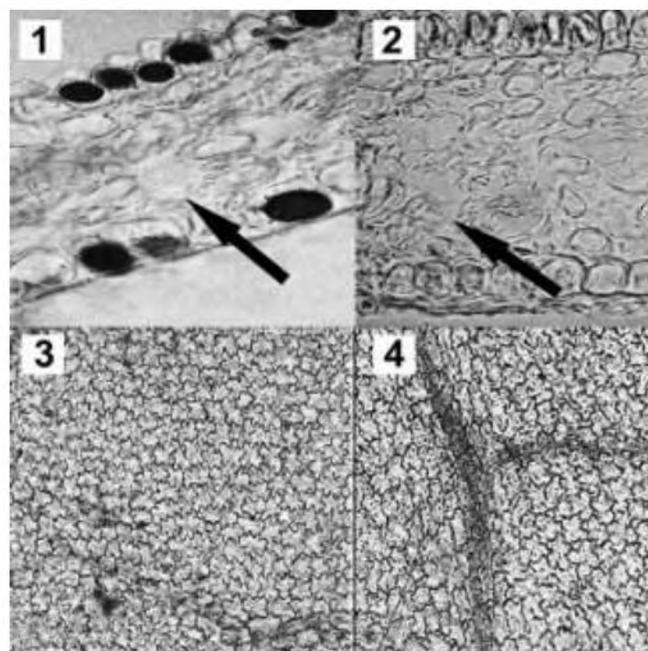


Рис. 1 Анатомическое строение лепестков розы: 1 (*R. rugosa*), 2 (*R. gallica*) – поперечный срез (лизигенные вместилища эфирного масла указаны стрелкой; увеличение $\times 40$); поверхность: 3 – адаксиальные *R. cinnamomea*; 4 – абаксиальные *R. canina* эпидермальные клетки (увеличение $\times 10$)

Таблица 1
Анатомо-морфологические особенности секреторных структур разных видов розы

Вид	Железистые эпидермальные клетки		Эндогенные структуры (лизигенные вместилища)			
	наличие	локализация	локализация	частота встречаемости, lim шт./мм ²	размеры, мкм	соотношение размеров вместилищ и паренхимных клеток
1	2	3	4	5	6	7
<i>R. cinnamomea</i>	–	–	близко к поверхности (2-3 слой паренхимы)	1,29-2,08	$89,6 \pm 10,2$ × $86,1 \pm 9,8$	0,95
<i>R. canina</i>	+	адаксиально	в глубине паренхимы (4 слой клеток)	0,62-1,65	$64,3 \pm 5,2$ × $62,6 \pm 4,5$	0,63
<i>R. odessiana</i>	+	адаксиально	в глубине паренхимы (3-6 слой клеток), равномерно	0,55-1,32	$83,0 \pm 8,2$ × $82,1 \pm 8,3$	0,88

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>R. rugosa</i>	—	—	в толще паренхимы (4-6 слой клеток)	1,58-2,69	88,7±9,2 × 85,4±8,8	0,94
<i>R. alba</i>	+	адаксиально и абаксиально	близко к поверхности (3-5 слой клеток)	0,52-1,15	106,6±14,2 × 96,5±9,1	0,95
<i>R. lutea</i>	—	—	близко к абаксиальному эпидермису (4 слой клеток)	4,98-6,01	84,9±11,1 × 80,7±10,8	1,01
<i>R. gallica</i>	+	адаксиально и абаксиально	в глубине паренхимы (4-6 слой клеток), равномерно	3,83-4,68	75,5±8,4 × 61,2±7,0	0,83
<i>R. centifolia</i>	+	адаксиально	в 2-3 слое паренхимы	2,83-3,68	81,2±9,4 × 66,7±7,6	0,84
<i>R. damascena</i>	+	адаксиально и абаксиально	близко к поверхности (2-3 слой паренхимы)	4,83-5,68	87,4±10,2 × 66,7±6,8	1,13

Примечание. «+» – структуры обнаружены; «–» – структуры не обнаружены.

Величина, локализация и частота встречаемости их различна. Например, у *R. canina*, *R. gallica* они мелкие, находятся в глубине паренхимы, распределены равномерно. У *R. alba*, *R. cinnatomea*, *R. rugosa* имеются крупные, редко встречающиеся эфирномасличные вместилища, однако характер их расположения различен: близко расположены к поверхности лепестка у *R. alba*; у *R. cinnatomea* располагаются участками, примыкая к эпидермису; у *R. rugosa* они находятся в толще паренхимы.

Следует отметить, что переход клеток к биосинтезу эфирного масла происходит в поздние фазы онтогенеза (генеративный период) и совпадает по времени с процессами бутонизации и цветения. При качественном и количественном анализе эфирного масла, выделенного из растительного материала, нами была выявлена взаимосвязь между локализацией эндогенных секреторных структур и массовой долей летучих душистых веществ в расчете на сырую массу лепестка. Так, было показано, что наибольшими показателями по содержанию розового масла характеризовались *R. damascena*, *R. lutea*, у которых эфироносные вместилища находятся близко к адаксиальному и абаксиальному эпидермису, часто встречаются и имеют более крупные размеры по сравнению с прилегающими к ним паренхимными клетками (табл. 1, 2). Таким образом, чем в более глубоком слое расположены секреторные структуры, встречающиеся редко и отличающиеся мелкими размерами, тем ниже массовая доля эфирного масла и, соответственно, уровень синтеза и накопления его компонентов в лепестках розы.

Таблица 2
Сравнительная характеристика изучаемых видов розы

Название	Окраска лепестков	Тип цветка по [8]	Содержание эфирного масла (МДЭМ), %
<i>R. canina</i>	бледно-розовая	простой	0,0435
<i>R. odessiana</i>	бледная с розовым основанием	простой	0,0487
<i>R. alba</i>	белая	полумахровый	0,0518
<i>R. cinnamomea</i>	розовая	простой	0,0702
<i>R. rugosa</i>	красная	простой	0,0767
<i>R. gallica</i>	ярко-красная	махровый	0,0865
<i>R. centifolia</i>	темно-красная	густомахровый	0,1148
<i>R. lutea</i>	желтая	полумахровый	0,1413
<i>R. damascena</i>	бледно-розовая	полумахровый	0,1528

В связи со сходным качественным и количественным компонентным составом розового и эремотецевого масел (табл. 3) можно предположить, что пути синтеза и внутриклеточного транспорта эфирного масла и механизмы его экскреции у микромицета могут быть подобны розе эфирномасличной.

Полученные результаты свидетельствуют, что в гифах суточной глубинной культуры присутствуют относительно электронно-светлые липидные тела, которые локализуются в межмембранном пространстве агранулярного эндоплазматического ретикулума. Как правило, они появляются спустя 36 часов от момента прорастания спор и начала формирования мицелия. Количество сферосом изменяется синхронно с уровнем накопления компонентов эфирного масла в культуральной жидкости. В период 36-48 часов культивирования отмечалась выраженная вакуолизация мицелия, при этом обнаружено наличие осмиефильных липидных тел в сформированных вакуолях (рис. 2, 3). Для штаммов с большей интенсивностью синтеза эфирного масла (например, ВКПМ F-340) характерна и более интенсивная вакуолизация в виде многочисленных мелких вакуолей. При этом большая степень вакуолизации наблюдается с более ранних этапов до более поздних этапов онтогенеза. Следует отметить наличие во всех фазах развития липидных тел другого типа – электронно-плотных (осмиефильных), округлых. Причем мелкие сливаются в более крупные образования неправильной формы («потоки»).

У всех изученных штаммов повышение эффективности синтеза эфирного масла (табл. 3) к началу стационарной фазы сопровождается увеличением количества и размеров сферосом, что обусловливает интенсификацию осмиефильности.

Таблица 3
Сравнительная характеристика результатов биосинтеза эфирного масла
видами *Eremothecium* и *Rosa*

Продуцент	Соотношение			Эффективность производственного процесса по эфирному маслу, мг на г биомассы в ч
	ФЭС/ МТС	гераниол/ цитронеллол	гераниол/ нерол	
1	2	3	4	5
<i>E. ashbyi</i>				
BKMF-4566D	0,08-0,31	0,98-6,90	2,22-10,17	0,825-1,237
BKMF-4565D	0,01-0,37	4,66-12,21	15,64-48,86	1,032-1,682
BKPMF-36 (NRRLY-1363)	0,22-0,39	2,51-7,04	3,65-68,20	0,930-1,358
BKPMF-340	0,11-0,24	37,62-51,94	— **	0,976-1,240
BKMF-3009	0,02-0,12	9,12-15,30	13,6-24,65	0,813-1,298

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5
BKMF-124	0,11-0,28	12,43-16,65	6,96-12,21	0,158-0,239
<i>E. gossypii</i>				
BKMF-3276	0,79-1,29	7,76-13,21	4,79-26,42	0,627-2,198
BKMF-2627	1,12-1,27	13,92-77,33	6,96-34,72	1,514-1,915
<i>R. alba</i>	0,05-0,13	0,26-1,20	1,43-3,20	0,002-0,003
<i>R. gallica</i>	2,33-3,00	2,00-2,40	1,00-4,20	0,004-0,006
<i>R. damascena</i>	0,04-0,08	0,13-1,12	0,55-7,67	0,001-0,005
<i>R. rugosa</i>	0,01-0,14	0,14-0,53	3,07-4,21	0,002-0,006
<i>R. canina</i>	2,02-3,23	-*	-**	0,001-0,003
<i>R. centifolia</i>	0,99-2,14	1,17-35,00	1,05-2,10	0,004-0,006
<i>R. lutea</i>	-***	-*	-**	0,004-0,007

Примечание: ФЭС – β-фенилэтанол; МТС – монотерпеновые спирты; -* – не обнаружен цитронеллол; – ** – не обнаружен нерол; –*** – обнаружен циклогексанон.

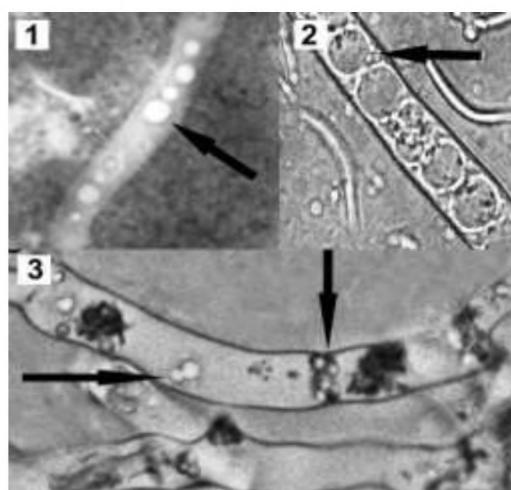


Рис. 2 Структура маслосинтезирующих гиф эремотеция (липидные тела указаны стрелкой, увеличение х100), окрашенного: 1 – черной тушью; 2 – йодом; 3 – суданом III

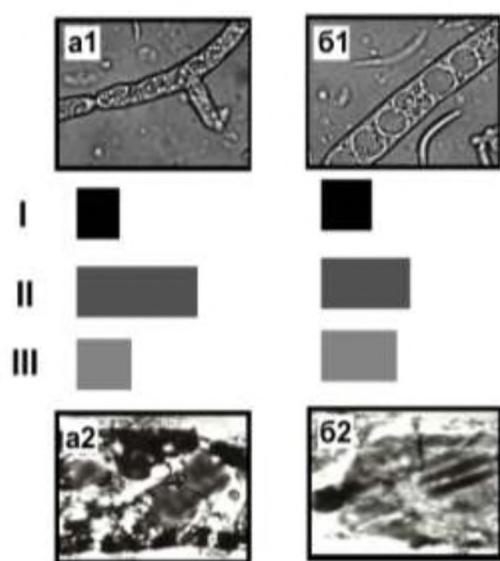


Рис. 3 Цитоморфологические особенности мицелия *E. ashbyi* и изменение уровня накопления основных биологически активных соединений: I – рибофлавин, II – эфирное масло, III – гераниол; а₁, а₂ – 36 ч, б₁, б₂ – 48 ч культивирования в жидкой питательной среде (увеличение: а₁, б₁ – х100; а₂ – х18500; б₂ – х20000)

Прослеживается взаимосвязь возрастания степени общей осмиефильности протоплазмы с увеличением суммарной биосинтетической активности каждого штамма. Одновременно наблюдается расположение округлых липидных тел вблизи основных клеточных мембран: плазмалеммы и тонопласта. Максимум продуктивности эфирного масла у изучаемых таксонов совпал с мощными «потоками» электронно-плотного вещества в направлении клеточной оболочки. У всех штаммов осмиефильность клеток значительно снижается после выделения липидов в среду. Липидные тела практически исчезают. В вакуолях не обнаруживается электронно-плотное содержимое. Кроме того, липидные тела могут попадать в среду в результате разрушения (лизиса) клеток в процессе старения.

При анализе структурной организации процессов синтеза и накопления эфирного масла у представителей рода *Eremothecium* в сравнении с *Rosa* следует принимать во внимание, что исследуемые объекты имеют существенные микроморфологические отличия, обусловленные различным их таксономическим положением. Клетки гриба формируют гифы, которые в своей совокупности образуют мицелий (рис. 2), при этом не происходит дальнейшей тканевой дифференциации, как в случае розы эфирномасличной. В связи с этим описанные выше секреторные структуры не характерны для видов *Eremothecium*. Также нами не было обнаружено различий в производительности отдельных клеток микромицета по сравнению с описанными выше особенностями розы эфирномасличной. Относительно синтеза других вторичных метаболитов, а именно рибофлавина и его форм, из литературных источников [10] известно, что только некоторые клетки мицелия (~60%) обладают способностью к их синтезу и накоплению, в то время как другие (~40%) отрицательно связаны с продукцией. Данное предположение основано на том, что при микроскопии не во всех клетках были обнаружены кристаллические включения витамина и не существует достоверных данных о пермеазах, участвующих в активном транспорте синтезированного рибофлавина в окружающую среду, и кодирующих их генах.

Полученные данные гистологического исследования видов розы согласуются с результатами, описанными в предыдущих работах, для сортов Крымская Красная [1] и Анна [11], относящихся к *R. gallica* и *R. hybrida*, соответственно, и *R. rugosa* [16]. Для каждой ткани лепестка также характерна направленность биосинтеза в сторону определенных компонентов эфирного масла. Например, в лепестках сорта Мичуринка синтез главных монотерпеновых спиртов (МТС) происходил в большей степени в адаксиальном и абаксиальном слое эпидермиса, в то время как в паренхиме синтезировался преимущественно β -фенилэтанол, что может быть связано с различием в воздействии эндогенных и экзогенных факторов на гены, участвующих в синтезе тех или иных веществ в клетках, имеющих разную локализацию [1]. По нашему мнению, биосинтез МТС сопряжен с наличием (уровнем) активного кислорода, а синтез ароматического спирта, напротив, интенсифицируется в условиях анаэробиоза (полного или частичного), что и наблюдается во внутренних тканях лепестков розы.

Вследствие своей организации в клетках гриба отсутствуют пластиды, в частности лейкопласты, поэтому синтез главного предшественника МТС изопентенилдифосфата (изопентенилпирофосфата) из 2-С-метил-D-эрритрол-4-фосфата, получаемого из 1-деокси-D-ксилоза-5-фосфата под действием 1-деоксиксилоза-5-фосфат-редуктоизомеразы в результате метаболизма глицеральдегид-3-фосфата и пирувата (рис. 4, 5) [12], не может быть осуществлен.

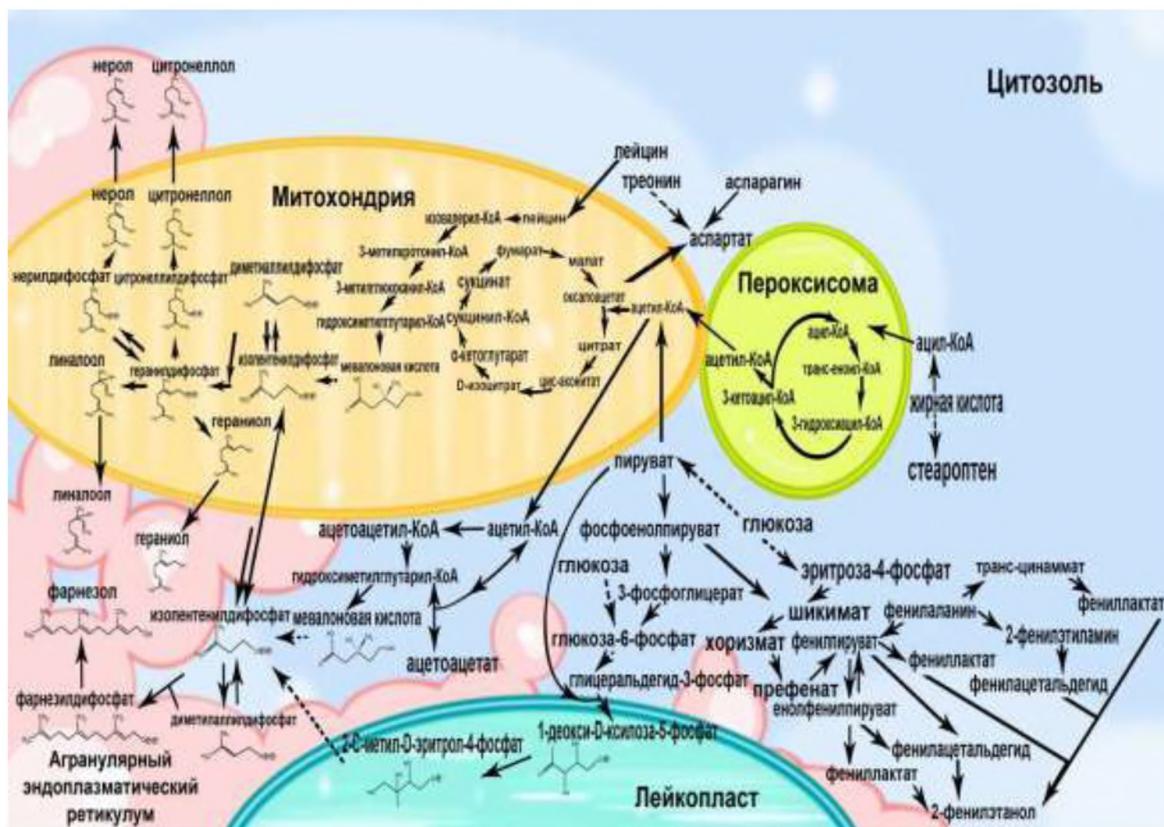


Рис. 4 Гипотетическая метаболическая модель биосинтеза главных компонентов эфирного масла в лепестках розы эфиромасличной

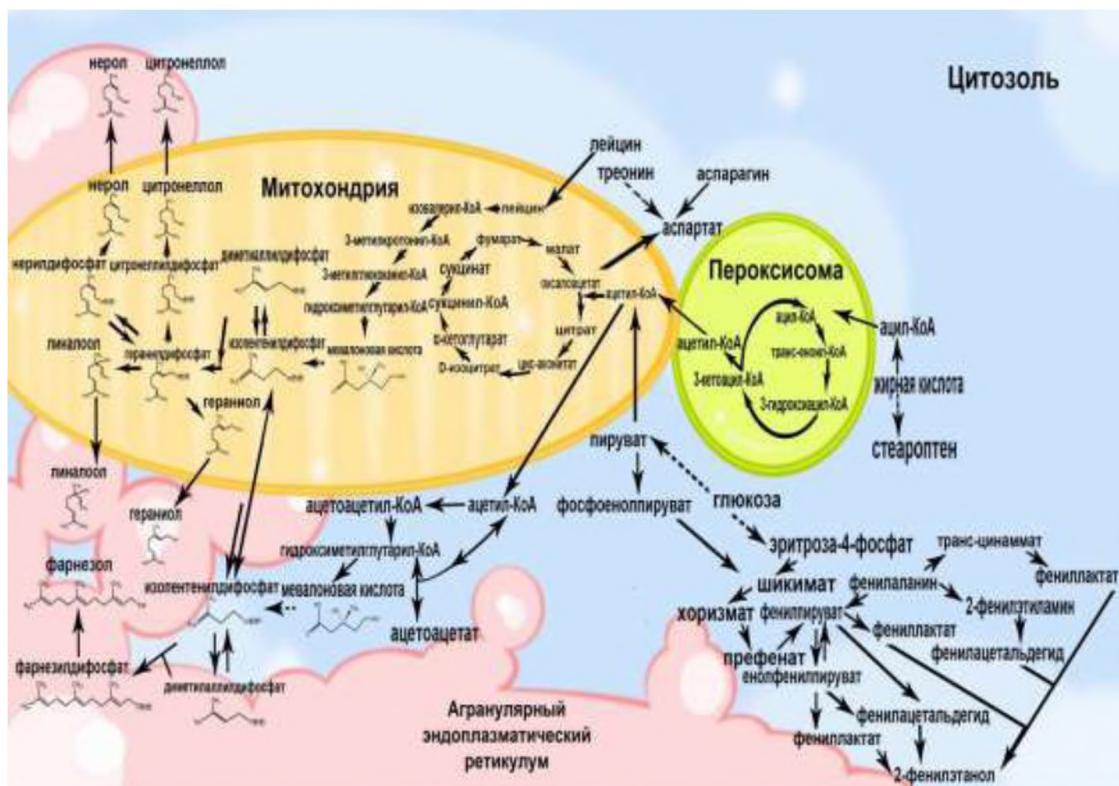


Рис. 5 Гипотетическая метаболическая модель биосинтеза главных компонентов эфирного масла в мицелии эремотеции

Можно предположить, что для *E. ashbyi* и *E. gossypii*, характерен синтез изопентенилдифосфата только через мевалоновую кислоту, которая образуется в цитозоле и в митохондриях из гидроксиметилглутарил-КоА. При этом, исходя из литературных данных, при локализации процесса в митохондрии гидроксиметилглутарил-КоА является метаболитом катаболизма лейцина, а не триацилглицеридов и глюкозы [12]. Изопентенилдифосфат изомеризуется в диметилаллилдифосфат (диметиаллилпирофосфат), и при последующей конденсации этих двух соединений и в зависимости от их нахождения образуется либо фарнезилдифосфат (фарнезилпирофосфат), либо геранилдифосфат (геранилпирофосфат), что обусловлено локализацией фарнезилдифосфат-синтазы в цитозоле и геранилдифосфат-синтазы в митохондриях. После дефосфорилирования указанных продуктов метаболизма образуется фарнезол и гераниол. Следует заметить, что другие МТС (линалоол, нерол, цитронеллол) имеют свое происхождение от геранилдифосфата в результате специфических ферментативных реакций. Образование окисленных терпеновых соединений связано с наличием трубчатого агранулярного эндоплазматического ретикулума [7]. Кроме синтеза МТС, как для *Rosa*, так и для *E. ashbyi*, *E. gossypii* характерна продукция других липофильных соединений (стеароптены, триацилглицериды, жирные кислоты и др.) [2, 3], поэтому возможно, что структурная организация растительных клеток и вегетативных гифов обусловлена интенсивностью процессов синтеза и транспорта секрета, содержащего как компоненты эфирного масла, так и другие вещества.

Морфологические параметры вакуолей и сферосом (количество, размеры, местоположение) характеризуют функциональную активность мицелия, как и клеток розы эфирномасличной [1]. При этом большая степень вакуолизации наблюдается, начиная с более ранних этапов и заканчивая более поздними этапами развития культуры, что согласуется с данными, касающимися розы эфирномасличной [15], где по мере старения клеток лепестков вакуоли почти полностью занимают внутриклеточное пространство. Вместе с тем обнаружено, что округлые липидные тела расположены аналогично тому, как это описано в лепестках *Rosa*: вблизи основных клеточных мембран, плазмалеммы и тонопласта. Максимум продуктивности эфирного масла штаммами *Eremothecium* совпал с мощными «потоками» электронно-плотного вещества в направлении клеточной оболочки. При этом подобное явление было отмечено и в клетках лепестков *Rosa* [1, 15].

Выводы

Результаты проведенного исследования позволяют сделать следующие выводы:

1. Секреторные структуры у видов роз представлены железистым эпидермисом и эндогенными вместилищами овальной формы, расположенными в толще паренхимной ткани и содержащими капли эфирного масла.
2. Мелкие эфироносные вместилища, отличающиеся глубоким расположением в толще ткани лепестка преимущественно характерны для коллекционных образцов с низким содержанием эфирного масла.
3. Сверхсинтез душистых веществ у видов рода *Eremothecium* тесно связан с активной функцией клеток, которая, как и у розы эфирномасличной, проявляется в увеличении числа сферосом и заполнении вакуолей сильно осмиефильным веществом.
4. Выделение микроорганизмами душистых веществ в среду является одной из регуляторных функций их синтеза («механизм переполнения» или экскреции вторичных метаболитов).

Список литературы

1. Бугорский П.С., Бугара А.М., Теплицкая Л.М. Микроморфологические параметры цветов розы // Масложировая промышленность. – 1985. – № 7. – С. 23 – 25.
2. Бугорский П.С., Родов В.С., Носов А.М. Состав эфирного масла мицелиального гриба *Eremothecium ashbyi* // Химия природных соединений. – 1986. – № 6. – С. 790 – 791.
3. Бугорский П.С., Семенова Е.Ф. Душистые вещества мицелиального гриба *Ashbya gossypii* // Химия природных соединений. – 1991. – № 3. – С. 428.
4. Государственная Фармакопея СССР XI издания. М.: Медицина, 1989. – Вып. 1 – 336 с.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
6. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. – 528 с.
7. Роцина В.В., Роцина В.Д. Выделительная функция высших растений / Под ред. А.Ю. Буданцева. – М.: Аналитическая микроскопия, 2012. – 417 с.
8. Семенова Е.Ф., Преснякова Е.В., Жужжалова Т.П. Репродуктивная биология видов и форм Rosa L. Монография. – Воронеж: Изд-во ЦНТИ, 2014. – 136 с.
9. Шляпников В.А., Афонин А.В., Пехова О.А., Сучкова В.М. Концепция развития эфиромасличной отрасли Крыма // Эфиромасличные и лекарственные растения / Научные труды Института эфиромасличных и лекарственных растений УААН. – 2006. – Вып. 26. – С. 12 – 18.
10. Штичка А.И., Семенова Е.Ф., Преснякова Е.В. Цитоморфологическое исследование представителей рода *Eremothecium* // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Серия «Медицинские науки». – 2013. – № 4. – С. 53 – 60.
11. Bergougnoux V., Caillard J.-C., Julien F., Magnard J.-L., Scalliet G., Cock J.M., Hugueney P., Baudino S. Both the adaxial and abaxial epidermal layers of the rose petal emit volatile scent compounds // Planta. – 2007. – Vol. 226, № 4. – P. 853 – 866.
12. Bouvier F., Rahier A., Camara B. Biogenesis, molecular regulation and function of plant isoprenoids // Progress in Lipid Research. – 2005. – V. 44. – P. 357 – 429.
13. Kovacheva N., Rusanov K., Atanassov I. Industrial cultivation of oil bearing rose and rose oil production in Bulgaria during 21st century, directions and challenges // Biotechnol. & Biotechnol. Eq. – 2010. – № 2. – P. 1793 – 1798.
14. Nieland S., Stahmann K.-P. The developmental stage of hyphal cells shows riboflavin overproduction instead of sporulation in *Ashbya gossypii* // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2013. – V. 97. – P. 10143 – 10153.
15. Stubbs J.M., Francis J.O. Electron microscopical studies of rose petal cells during flower maturation // Planta medica. – 1971. – V. 20, № 3. – P. 211 – 218.
16. Sulborska A., Weryszko-Chmielewska E., Chwill M. Micromorphology of *Rosa rugosa* Thunb. petal epidermis secreting fragrant substances // Acta agrobotanica. – 2012. – Vol. 65, № 4. – P. 21 – 28.

Статья поступила в редакцию 05.10.2015 г.

Semyonova Ye.F., Shpichka A.I., Presnyakova Ye.V., Mezhennaya N.A. Processes of essential oil accumulation in petals of *Rosa* (Rosaceae) and Mycelium *Eremothecium* (Eremotheciaceae). // Bull. of the State Nikit. Botan. Gard. – 2016. – № 118. – P. 27-37.

The plantation cultivation of an oil-bearing rose is not able to cover the increasing demand of the industry. Therefore, the interest to fungi strains *Eremothecium ashbyi* Guilliermond and *E. gossypii* Kurtzman, is rising. The features of secretory structures of the *Rosa* and *Eremothecium* species were found out. The investigation of biosynthesis, accumulation, and secretion of essential oils with a rose scent is crucial either for development of new ways to produce them or for rating the biological role of *Rosa* and *Eremothecium* secondary metabolites.

Key words: essential oil; oil accumulation; spherosomes; secretory structures; *Rosa*; *Eremothecium*