

СООБЩЕНИЯ

ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ТРИХОМЫ ЛИСТЬЕВ И ЦВЕТКОВ У ТРЕХ ВИДОВ *PELARGONIUM* (GERANIACEAE)

© 2024 г. У. А. Рябуха^{1,*}, Л. Е. Муравник¹

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: URyabukha@binran.ru

Поступила в редакцию 29.08.2024 г.

Получена после доработки 30.09.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

Исследовано опушение вегетативных и репродуктивных органов у трех видов рода *Pelargonium* (Geraniaceae): *P. odoratissimum*, *P. exstipulatum* и *P. vitifolium*. У всех изученных растений на поверхности присутствуют железистые трихомы (ЖТ) и простые волоски. В работе изучен характер опушения листьев, цветоножек, чашелистиков и завязей, морфология и анатомия ЖТ, динамика частоты встречаемости трихом при формировании листа, а также межвидовые различия этих признаков. Железистые трихомы формируются лишь на начальном этапе растяжения листовой пластинки. Наибольшая частота их встречаемости характерна для *P. odoratissimum*. Выделено пять типов ЖТ, различающихся строением, размерами и числом клеток. Впервые обнаружено формирование железистых трихом с многорядной ножкой. Наиболее распространенными являются трихомы 1-го типа. Каждый из изученных видов *Pelargonium* обладает специфическим сочетанием типов трихом. Наибольшее разнообразие ЖТ характерно для растений *P. exstipulatum*, наименьшее — для *P. vitifolium*. Полученные данные о межвидовых различиях секреторных структур на поверхности листьев и элементов цветка могут быть использованы в таксономических целях.

Ключевые слова: *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, *P. vitifolium*, Geraniaceae, морфология, анатомия, характер распределения трихом, световая микроскопия, сканирующая электронная микроскопия, морфометрия

DOI: 10.31857/S0006813624100058, EDN: OKWDBC

Растения семейства Geraniaceae Juss. распространены повсеместно, но в большей степени представлены в южной Африке, где издавна используются в качестве лекарственного сырья. Они содержат биологически активные вещества, которые обладают антибактериальным (Bautista et al., 2015; El Aanachi et al., 2020; Seker et al., 2021), противовоспалительным (Ilyina, Antsupova, 2016¹), иммуностимулирующим (Jurkstiene et al., 2007), фунгицидным (Kujur et al., 2020) и инсектицидным (Yohana et al., 2022) действием, могут применяться в качестве природных антиоксидантов (Radulović et al., 2012; Sharopov et al., 2017) и гепатопротекторов (Bautista et al., 2015).

По составу биологически активные вещества растительного происхождения можно отнести к нескольким группам химических соединений: терпенам, фенолам, алкалоидам и производным жирных кислот (Wagner, 1991; Dudareva, Pichersky, 2000; Maffei, 2010; Muhlemann et al., 2014; Abbas et al., 2017; Huchelmann et al., 2017; Bergman et al., 2020). Они синтезируются в наружных и внутренних секреторных структурах. Такими образованиями на поверхности листьев и цветков обычно являются железистые трихомы (ЖТ) (Fahn, 1988; Duke et al., 2000; Lange, 2015). У представителей сем. Geraniaceae секреторные структуры изучались в работах исследователей разного профиля (Ercil et al., 2005; Bautista et al., 2015; Ilyina, Antsupova, 2016; Jeiter et al., 2017; Sharopov et al., 2017; Seker et al., 2021).

Род *Pelargonium* L'Hér. занимает второе место по числу видов (более 250) после рода *Geranium*.

¹ [Ilyina, Antsupova] Ильина Л.П., Ансупова Т.П. 2016. Дубильные вещества представителей семейства Geraniaceae Бурятии. — Международный научно-исследовательский журнал. 5 (47): 73–74. <https://doi.org/10.18454/IRJ.2016.47.083>

Пеларгонии широко применяются в народной и традиционной медицине (Lis-Balchin, Roth, 2000; Bussmann, Sharon, 2006; Zambrana et al., 2020) и в качестве натуральных противомоскитных средств (Song et al., 2022; Yohana et al., 2022). Исследователями была установлена высокая антибактериальная активность веществ, полученных из экстрактов представителей рода (Lis-Balchin, Roth, 2000; Singh et al., 2008; Bussmann et al., 2011; Boukhatem et al., 2013), а также их антиоксидантное (Ćavar, Maksimović, 2012; El Aanachi et al., 2020) и фунгицидное (Kujur et al., 2020) действие. Лечебные свойства экстрактов *Pelargonium* обусловлены присутствием в их составе биологически активных веществ, которые относятся к терпеноидам (Boukhatem et al., 2013; Yohana et al., 2022), фенольным соединениям и алкалоидам (Lis-Balchin, 1996; Bergman et al., 2020). Несмотря на то что натуральные продукты вторичного метаболизма имеют большую коммерческую ценность, информация о морфологии, анатомии и ультраструктуре ЖТ у разных видов пеларгоний, об их развитии и внутриклеточных механизмах биосинтеза биологически активных веществ, ограничена. Так, существуют работы, посвященные изучению морфологии листьев (Romitelli, Martins, 2012) и нектарников *Pelargonium* (Tsai, 2016; Tsai et al., 2017), выращиванию растений в культуре тканей (Arshad et al., 2011; Moyo et al., 2014). Исследования ЖТ касаются их строения (Tahir et al., 1994; Cho et al., 1999; Romitelli, Martins, 2012; Boukhris et al., 2013) и развития (Li, Yao, 2005; Ko et al., 2007). Авторами были обнаружены ЖТ различных типов и предложены их классификации (Cho et al., 1999; Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012; Boukhris et al., 2013). ЖТ, наряду с простыми волосками, часто рассматривают как один из диагностических признаков при описании таксона (Tahir et al., 1994; Aedo et al., 2007; Romitelli, Martins, 2012).

Актуальными вопросами остаются: разработка единой классификации для всего многообразия морфологических типов трихом, встречающихся в рамках рода, поиск корреляции между типом ЖТ и их локализацией на определенных органах, возможность инициации трихом на зрелом органе. Задачами данной работы стали: 1) исследование морфологии и анатомии ЖТ у ряда видов *Pelargonium*, у которых эти секреторные структуры до сих пор практически не изучались; 2) выявление локализации и частоты встречаемости ЖТ на поверхности вегетативных и репродуктивных

органов; 3) анализ различий этих признаков у разных видов рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили образцы вегетативных и репродуктивных органов у растений трех видов *Pelargonium* из сем. Geraniaceae: *P. odoratissimum* [Soland.], *P. exstipulatum* L'Hér. и *P. vitifolium* (L.) L'Hér. Материал собран с растений, культивируемых в оранжереях Ботанического сада БИН им. В.Л. Комарова РАН, в 2022–2024 гг.

Род *Pelargonium* включает многолетние полукустарниковые растения с коротким одревесневающим главным стеблем и травянистыми цветущими ветвями. Высота растения, в зависимости от вида, может достигать 1–2 м. Ветви у *P. odoratissimum* стелющиеся, у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* – прямостоячие. Листья простые, округлые, сердцевидные или яйцевидные, пальчатолопастные, диаметром 30–40 мм у *P. odoratissimum*, до 80 мм у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* (рис. 1а). Листья имеют заметное опушение. Цветки зигоморфные, пятичленные, у *P. odoratissimum* до 10 мм в диаметре, у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* – до 20 мм (рис. 1б). Чашелистики сростаются в основании, имеют опушение с абаксиальной стороны. Лепестки бледно-розовые или белые, два верхних – с бордово-фиолетовыми жилками у основания. Завязь верхняя. В цветках формируется один нектарник в основании длинной нектароносной трубки, вытянутой вдоль цветоножки с верхней (адаксиальной) стороны цветка (Tsai, 2016; Tsai et al., 2017).

Изучение морфологии поверхности вегетативных и репродуктивных органов проводилось на прижизненных препаратах листа, цветоножки, чашелистика и завязи с использованием бинокулярной лупы SteREO Lumar.V12 (Carl Zeiss, Germany), оснащенной цифровой фотокамерой AxioCam MRc5 и программным обеспечением AxioVision 4.8 (Carl Zeiss, Germany).

Для сканирующей электронной микроскопии фрагменты листа и частей цветка размером 2 × 5 мм были фиксированы в растворе 1.5% глутарового альдегида и 2% параформальдегида на 0.1М фосфатном буфере (pH 7.2) с добавлением 2% сахарозы при 0°C (Karnovsky, 1965). Затем материал промывали фосфатным буфером 4 раза с интерва-

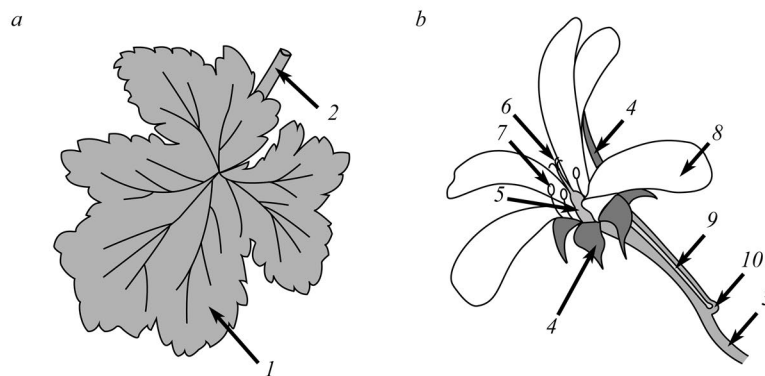


Рис. 1. Схемы листа и цветка у видов рода *Pelargonium*: *a* – лист, *b* – цветок; 1 – листовая пластинка, 2 – черешок, 3 – цветоножка, 4 – чашелистики, 5 – завязь, 6 – пестик, 7 – тычинки, 8 – лепестки, 9 – нектароносная трубка, 10 – нектарник.

Fig. 1. Leaf and flower schemes in *Pelargonium* species: *a* – leaf, *b* – flower; 1 – leaf blade, 2 – petiole, 3 – pedicel, 4 – sepals, 5 – ovary, 6 – pistil, 7 – stamens, 8 – petals, 9 – nectar tube, 10 – nectary.

лом 15 мин и помещали в 1%-ный раствор тетраоксида осмия на 0.1М фосфатном буфере (pH 7.2) с добавлением 2% сахарозы при 0°C в течение 14 ч (Glauert, Reid, 1984). Образцы обезвоживали в серии спиртов восходящей концентрации (30°, 50°, 70°, 85° и 96°) с интервалом 20 мин, затем заливали смесью изоамилацетата и этанола в соотношении 1 : 1, после чего помещали в чистый изоамилацетат на 60 мин при 20°C (Meek, 1976). Впоследствии образцы высушивали при критической точке с использованием прибора Hitachi Critical Point Dryer HCP-2 (Hitachi, Japan), помещали на столики для сканирующей электронной микроскопии и напыляли тонкий слой золота. Исследование проводили в микроскопе JSM-6390 (JEOL, Japan) с напряжением 6 кВ.

Для исследования методом световой микроскопии материал был зафиксирован так же, как и для сканирующей микроскопии. После 70° спирта образцы помещали в 2% -ный раствор уранилацетата на 70° спирте на 2.5 ч при комнатной температуре и продолжали обезвоживание в спиртах восходящей концентрации (85°, затем 96° – 3 смены с интервалом 30 мин), смеси этилового спирта с ацетоном (1 : 1) и чистом ацетоне (2 смены с интервалом 30 мин). Материал заливали в эпоксидные смолы (Fluka, Switzerland) (Mollenhauer, 1964). Полутонкие срезы для анатомического исследования были получены на приборе Reichert Ultracut R (Reichert-Jung GmbH, Austria) с использованием стеклянных ножей. Препараты окрашивали в течение 1 мин в 1% -ном растворе толуидиново-

го синего О на 1% буре и изучали с помощью светового микроскопа AxioScore.A1 с программным обеспечением для обработки изображений ZEN 2012 (Carl Zeiss, Germany).

Число ЖТ в единице площади листовой пластинки (1 мм²) подсчитывали на случайных высечках листа разных стадий развития (молодой лист, лист в период растяжения, зрелый лист). Соотношение трихом разных типов определяли на поперечных срезах листа, цветоножки, чашелистика и завязи. Частота встречаемости трихом каждого типа выражалась в процентах от общего числа трихом, попавших на срез.

Морфометрические данные о размерах ЖТ каждого типа получены с использованием программы с открытым исходным кодом для анализа и обработки изображений ImageJ 1.37v (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). Статистическая обработка проводилась в программе Microsoft Office Excel 2019 (Microsoft Corporation, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характер опушения поверхности листьев и частей цветка у трех видов *Pelargonium*

Анализ поверхности листа (рис. 2), цветоножки, чашелистиков (рис. 3) и завязи (рис. 4) показал, что на этих органах встречаются железистые и нежелезистые трихомы. При этом отмечают характерные особенности, присущие опушению разных органов, а также межвидовые различия по этому признаку.

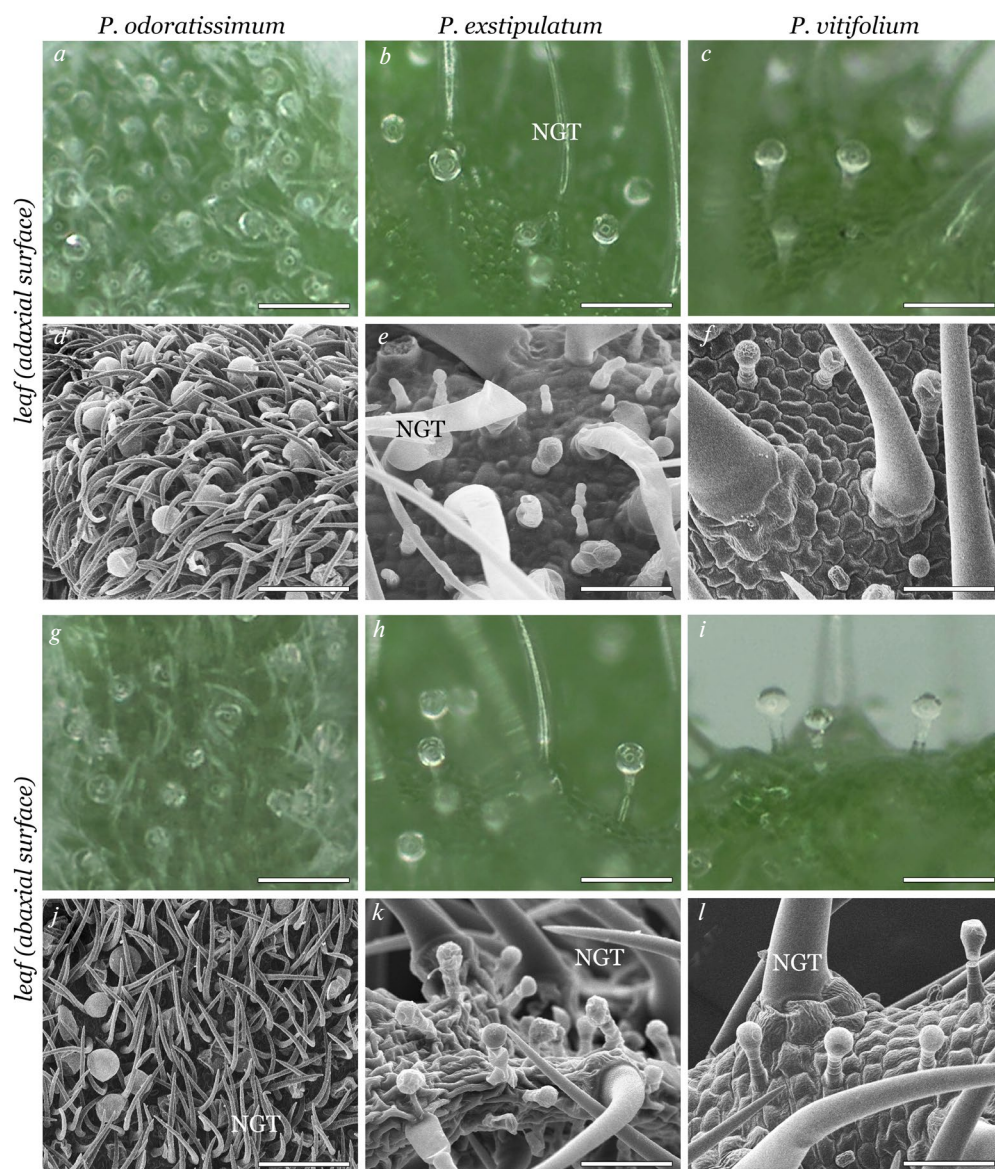


Рис. 2. Морфология и распределение трихом на поверхности у *Pelargonium*: *a–c, g–i* – данные световой микроскопии, *d–f, j–l* – данные сканирующей электронной микроскопии; *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*; *a–f* – общий вид железистых трихом и простых волосков, или нежелезистых трихом (NGT) на адаксиальной поверхности листовой пластинки; *g–l* – общий вид железистых трихом и простых волосков на абаксиальной поверхности листовой пластинки.

Масштабная линейка – 100 мкм.

Fig. 2. Morphology and arrangement of trichomes on the leaf surface in *Pelargonium*: *a–c, g–i* – light microscopy, *d–f, j–l* – scanning electron microscopy. *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*. *a–f* – overview of glandular and simple hairs known as non-glandular trichomes (NGT) on the adaxial surface of the leaf blade; *g–l* – overview of glandular and non-glandular trichomes on the abaxial surface of the leaf blade.

Scale bar – 100 µm.

Лист

Частота встречаемости ЖТ различается на разных сторонах листовой пластинки: у *P. odoratissimum* она выше на абаксиальной поверхности,

тогда как у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* – на адаксиальной (рис. 5).

Показатель частоты встречаемости ЖТ меняется в онтогенезе листа. При этом наиболь-

шее количество трихом в 1 мм² было обнаружено у *P. odoratissimum* на абаксиальной поверхности молодого листа (1/3 часть окончательного размера). По мере растяжения листовой пластин-

ки частота уменьшается с 45 до 30 единиц в 1 мм² на зрелом листе. Наименьшие показатели частоты встречаемости трихом были получены для обеих поверхностей листьев *P. exstipulatum*.

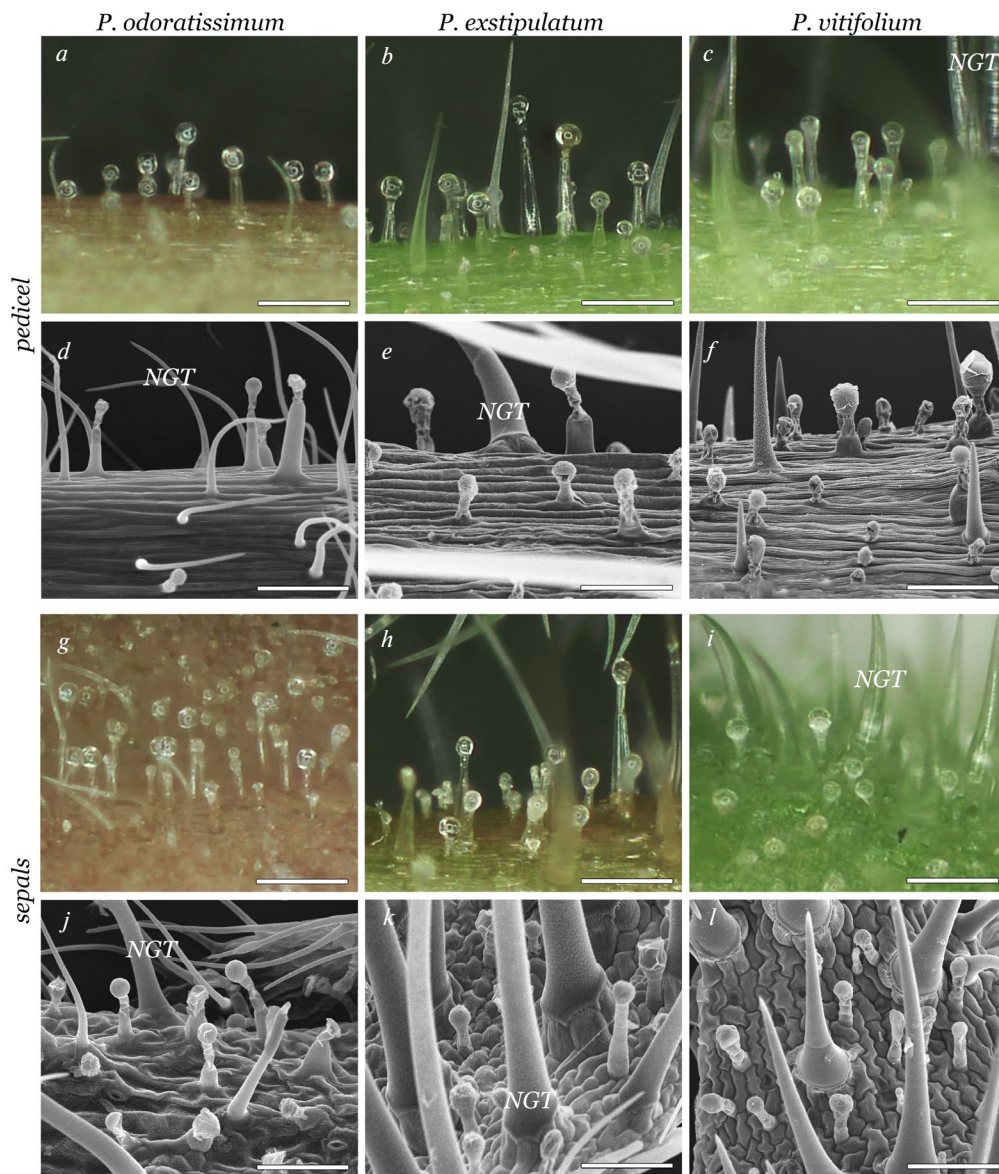


Рис. 3. Морфология и распределение трихом на цветоножке и чашелистике у *Pelargonium*: *a–c, g–i* — данные световой микроскопии, *d–f, j–l* — данные сканирующей электронной микроскопии. *a, d, g, j* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* — *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* — *P. vitifolium*. *a–f* — общий вид железистых трихом и простых волосков на цветоножке; *g–l* — общий вид железистых трихом и простых волосков на абаксиальной поверхности чашелистика.

Масштабная линейка — 100 мкм.

Fig. 3. Morphology and arrangement of trichomes on the pedicel and sepal surface in *Pelargonium*: *a–c, g–i* — light microscopy, *d–f, j–l* — scanning electron microscopy. *a, d, g, j* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* — *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* — *P. vitifolium*. *a–f* — overview of glandular and non-glandular trichomes on the pedicel; *g–l* — overview of glandular and non-glandular trichomes on the abaxial side of sepal.

Scale bar — 100 μm.

Рис. 4. Морфология и распределение трихом на завязи у *Pelargonium odoratissimum*: *a* — данные световой микроскопии, *b* — данные сканирующей электронной микроскопии. Железистые трихомы (стрелки) располагаются среди простых волосков. Масштабные линейки — 100 мкм.

Fig. 4. Morphology and arrangement of trichomes on the ovary in *Pelargonium odoratissimum*: *a* — light microscopy, *b* — scanning electron microscopy. Glandular trichomes (arrows) are located between non-glandular trichomes. Scale bars — 100 μ m.

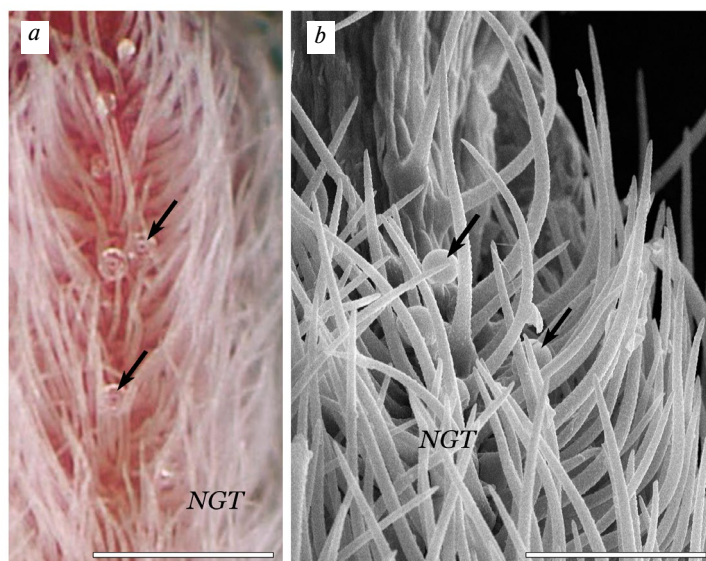
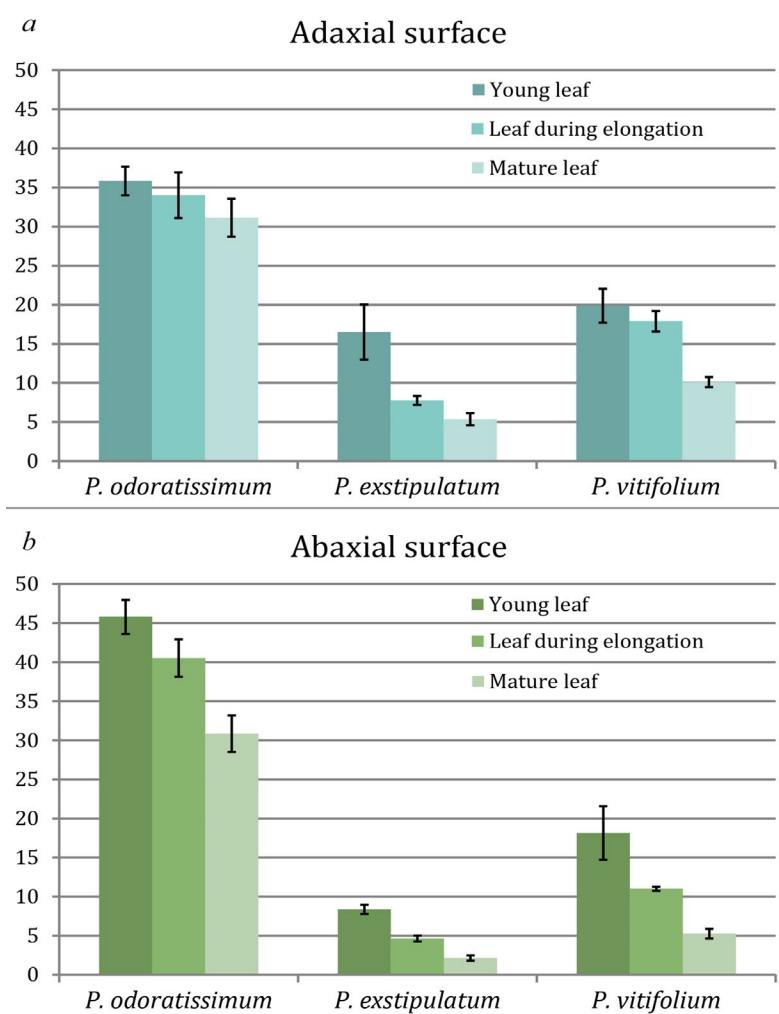


Рис. 5. Плотность распределения железистых трихом на листьях разных стадий развития (молодой лист, лист в период растяжения, зрелый лист): *a* — адаксиальная поверхность листовой пластинки, *b* — абаксиальная поверхность листовой пластинки. По горизонтали — виды *Pelargonium*, по вертикали — число железистых трихом на 1 мм². Значения представляют собой средние арифметические $\pm$ ошибки среднего, число измерений $n = 7-15$.

Fig. 5. Distribution density of glandular trichomes on leaves of different stages of differentiation (young leaf, leaf during elongation, mature leaf): *a* — adaxial surface of the leaf blade, *b* — abaxial surface of the leaf blade. X-axis — *Pelargonium* species, Y-axis — number of glandular trichomes in 1 mm². Values are presented as means $\pm$ SE, $n = 7-15$.



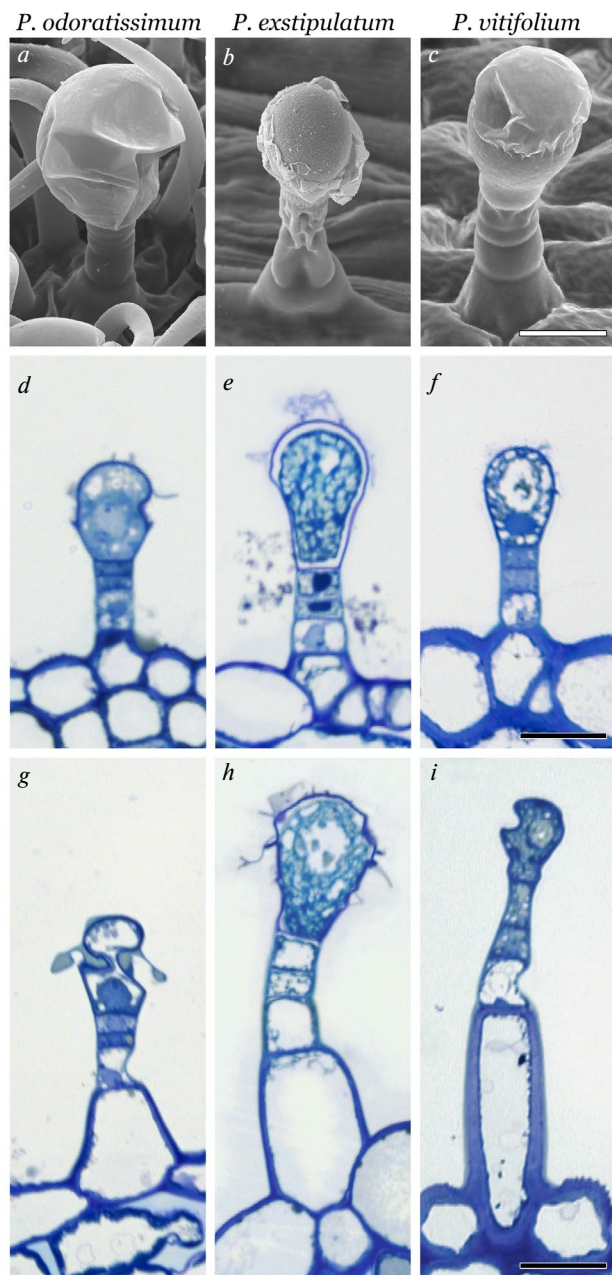


Рис. 6. Морфология и анатомия железистых трихом 1-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a–c* — сканирующая электронная микроскопия, *d–i* — световая микроскопия; *a, d, g* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h* — *P. exstipulatum*, *c, f, i* — *P. vitifolium*.

Масштабная линейка — 20 мкм.

Fig. 6. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 1st type (according to scanning electron and light microscopy data): *a–c* — scanning electron microscopy, *d–i* — light microscopy. *a, d, g* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h* — *P. exstipulatum*, *c, f, i* — *P. vitifolium*.

Scale bar — 20 μ m.

Простые волоски формируют густое опушение по всей поверхности листа. У *P. odoratissimum* они обычно короткие (рис. 2, *a, d, g, j*), тогда как у *P. exstipulatum* (рис. 2, *b, e, h, k*) и *P. vitifolium* (рис. 2, *c, f, i, l*) длина и диаметр волосков значительно больше.

Цветоножка и чашелистики

Железистые и нежелезистые трихомы на цветоножке располагаются равномерно, а на чашелистиках они формируются только на абаксиальной стороне. ЖТ морфологически различаются между собой (см. рис. 3). Основное их количество относится к головчатому типу. На поверхности головок присутствуют капли секрета. Изображения, полученные в сканирующем электронном микроскопе и с использованием бинокулярной лупы, демонстрируют разброс размеров секреторных структур в широких пределах. Простые волоски расположены значительно реже, чем на листе.

Завязь

ЖТ завязи у всех исследованных растений маскируются длинными простыми волосками, которые представляют собой густое опушение (см. рис. 4).

Морфология и анатомия железистых трихом

Проведенное нами исследование поверхности вегетативных и репродуктивных органов позволило установить, что ЖТ морфологически различаются. У трех изученных видов *Pelargonium* можно выделить пять типов ЖТ, отличающихся друг от друга особенностями строения (рис. 6–10), размерами (рис. 11) и частотой встречаемости (рис. 12).

Tun 1

Наиболее распространенными являются ЖТ 1-го типа (см. рис. 6). Они представляют собой многоклеточную структуру, состоящую из пяти клеток, образованных в результате периклиналильных делений. Апикальная клетка может быть овальной (*P. odoratissimum*) или грушевидной (*P. exstipulatum* и *P. vitifolium*) формы (рис. 6, *d–i*). В центральной части клетки видны округлые ядра. У трихом 1-го типа формируется крупная субкутикулярная полость в апикальной части клетки головки (рис. 6, *a, c*). Клетки 2-го и 3-го

яруса обычно одинакового размера и очень похожи друг на друга, они могут быть уплощены (*P. odoratissimum*), либо их высота приблизительно равна диаметру. Клетка 4-го яруса обычно крупнее клеток 2-го и 3-го яруса, она часто сильно вакуолизирована. Клетка 5-го яруса — базальная — обладает утолщенными латеральными стенками и может существенно растягиваться перпендикулярно оси органа (рис. 6, *g–i*). Размеры всех типов ЖТ, локализованных на разных органах, приведены на гистограммах (см. рис. 11). Трихомы 1-го типа встречаются у всех исследованных видов на всех органах (см. рис. 12). Наименьшее их число обнаруживается на завязи *P. vitifolium* (рис. 12, *l*), а наибольшее — на цветоножке *P. odoratissimum* (рис. 12, *d*).

Tun 2

ЖТ 2-го типа однорядные и головчатые (см. рис. 7, рис. 10, *a*). Апикальная клетка обычно грушевидной формы. Число клеток ножки различается и составляет от 4 до 6. Наблюдаются межвидовые различия размеров трихом (см. рис. 7, рис. 11): у *P. odoratissimum* длина трихом 2-го типа на всех органах приблизительно соответствует этому показателю у трихом 1-го типа, а у *P. exstipulatum* такая картина наблюдается только на листе, тогда как на элементах цветка трихомы 2-го типа более чем в 2 раза длиннее трихом 1-го типа. ЖТ 2-го типа встречаются редко (см. рис. 12), наибольшее их количество локализовано на чашелистиках у *P. odoratissimum*, наименьшее — на листе *P. exstipulatum*. На завязи *P. exstipulatum* они отсутствуют. У *P. vitifolium* трихомы данного типа не обнаружены.

Tun 3

Трихомы 3-го типа мелкие, состоят из 3–5 клеток, расположенных в один ряд (см. рис. 8). Все клетки трихомы обычно цилиндрической формы и приблизительно одинакового размера, однако клетка головки может вытягиваться и округляться (рис. 8, *b, d*). Над апикальной клеткой образуется небольшая субкутикулярная полость, которая разрушается при высвобождении секретированных веществ (рис. 8, *b*). Размеры трихом представлены на гистограммах (см. рис. 11). ЖТ 3-го типа у *P. odoratissimum* не обнаружены, тогда как на завязи *P. vitifolium* их доля составляет более половины и превосходит количество ЖТ 1-го типа (см. рис. 12).

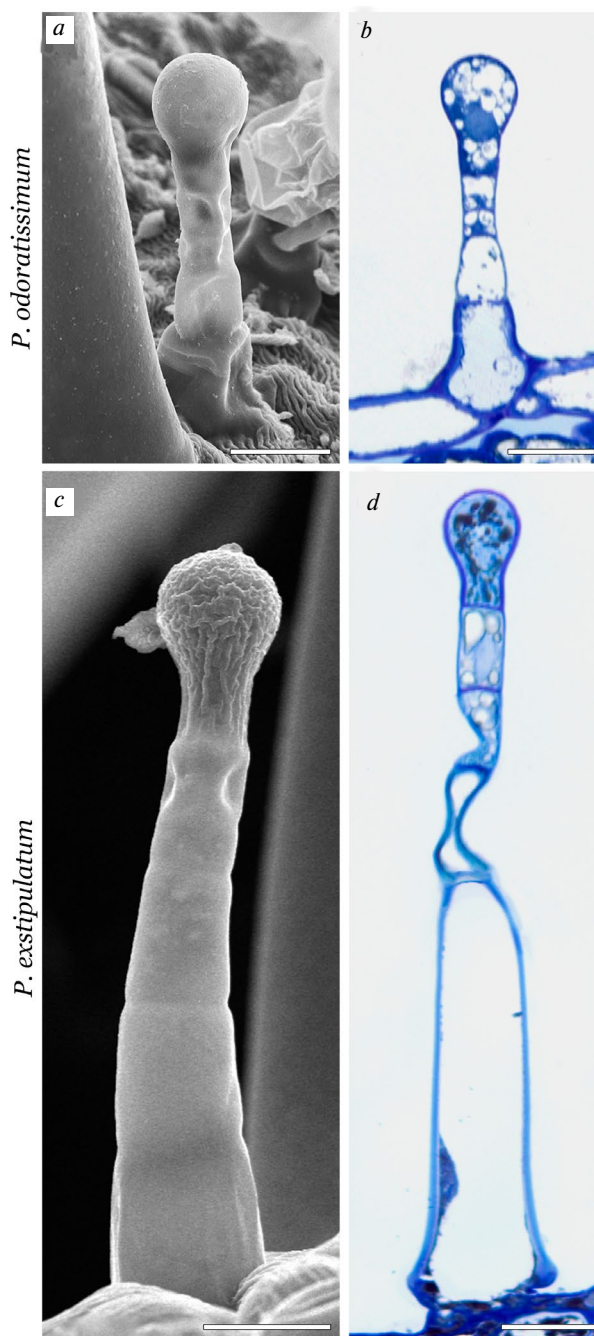


Рис. 7. Морфология и анатомия железистых трихом 2-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a, c* — сканирующая микроскопия; *b, d* — световая микроскопия; *a, b* — *Pelargonium odoratissimum*; *c, d* — *P. exstipulatum*.

Масштабная линейка — 20 мкм.

Fig. 7. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 2nd type (according to scanning electron and light microscopy data): *a, c* — scanning electron microscopy, *b, d* — light microscopy; *a, b* — *Pelargonium odoratissimum*; *c, d* — *P. exstipulatum*.

Scale bar — 20 μm.

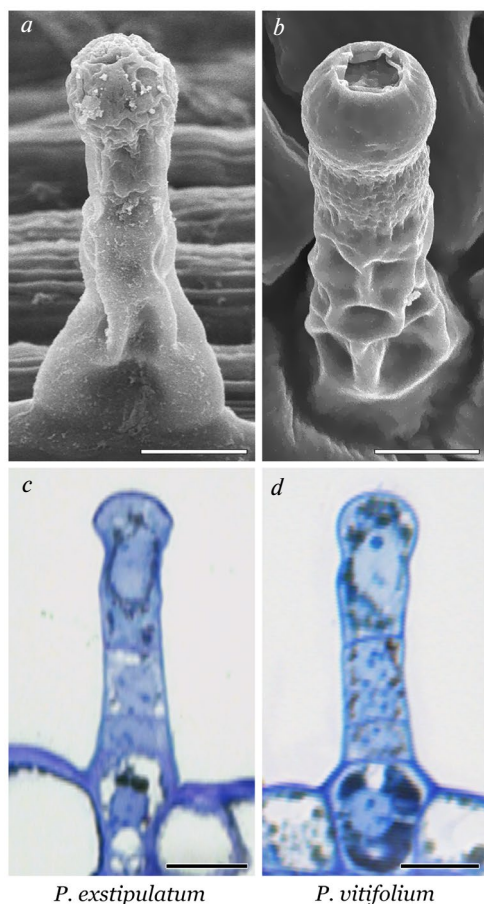


Рис. 8. Морфология и анатомия железистых трихом 3-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a, b* — сканирующая микроскопия, *c, d* — световая микроскопия; *a, c* — *Pelargonium exstipulatum*, *b, d* — *P. vitifolium*.

Масштабные линейки: *a, c, d* — 10 μm , *b* — 5 μm .

Fig. 8. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 3rd type (according to scanning electron and light microscopy data): *a, b* — scanning electron microscopy, *c, d* — light microscopy; *a, c* — *Pelargonium exstipulatum*, *b, d* — *P. vitifolium*.

Scale bars: *a, c, d* — 10 μm , *b* — 5 μm .

Tun 4

Трихомы 4-го типа (см. рис. 9) характеризуются асимметрией апикальной клетки, причем у *P. odoratissimum* головка имеет округлую скошенную форму (рис. 8, *c*), а у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* она слегка вытянута и наклонена вбок (рис. 8, *d, e*). Клетки 2-го и 3-го яруса похожи друг на друга, базальная клетка (4-го яруса) располагается на одном уровне с эпидермой и обычно не растягивает-

ся перпендикулярно оси органа. Средняя длина ЖТ и диаметр апикальной клетки представлены в виде гистограмм (см. рис. 11). ЖТ 4-го типа встречаются у всех исследованных видов, однако они отсутствуют на завязи (рис. 12, *j-l*).

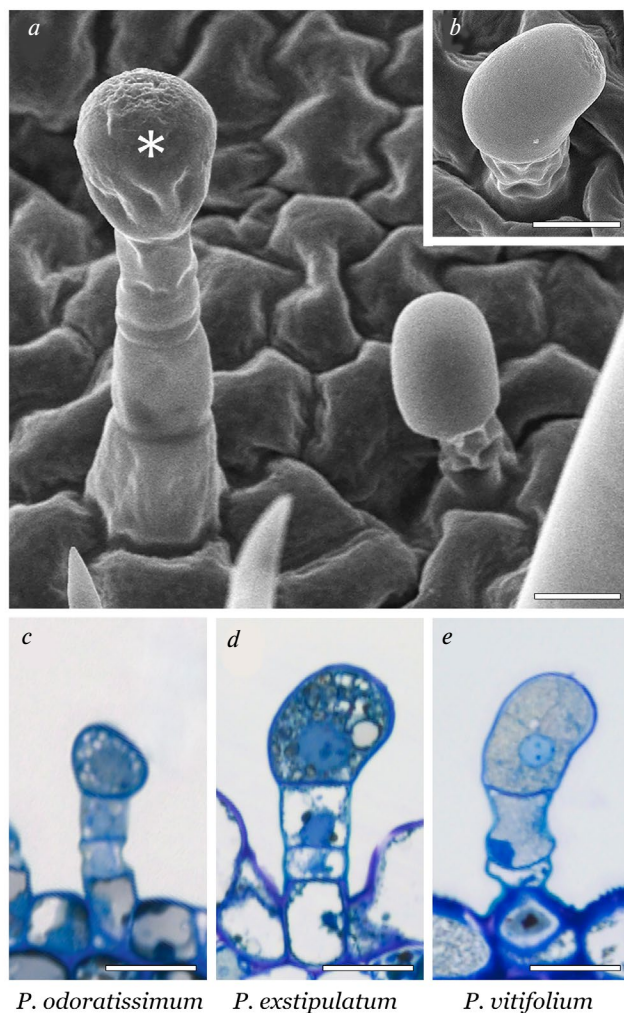


Рис. 9. Морфология и анатомия железистых трихом 4-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a, b* — сканирующая микроскопия, *c-e* — световая микроскопия; *a, b, e* — *Pelargonium vitifolium*, *c* — *P. odoratissimum*, *d* — *P. exstipulatum*. *a, b* — железистые трихомы 4-го типа рядом с железистой трихомой 1-го типа (*).

Масштабная линейка — 20 μm .

Fig. 9. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 4th type (according to scanning electron and light microscopy data): *a, b* — scanning electron microscopy, *c-e* — light microscopy; *a, b, e* — *Pelargonium vitifolium*, *c* — *P. odoratissimum*, *d* — *P. exstipulatum*; *a, b* — glandular trichomes of the 4th type compared with a glandular trichome of the 1st type (*). Scale bar — 20 μm .

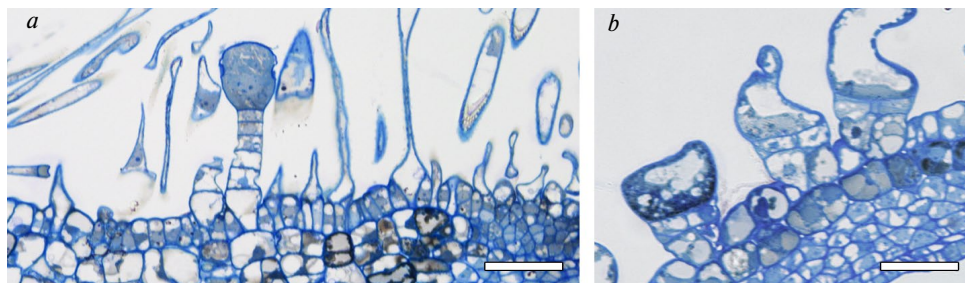


Рис. 10. Железистые трихомы на завязи *Pelargonium odoratissimum*: *a* – трихома 2-го типа, *b* – трихомы 5-го типа. Масштабная линейка – 20 мкм.

Fig. 10. Glandular trichomes on the ovary of *Pelargonium odoratissimum*: *a* – 2nd type, *b* – 5th type. Scale bar – 20 µm.

Tun 5

Трихомы 5-го типа, в отличие от других типов трихом, обнаруженных в нашем исследовании, обладают многоярдной ножкой, состоящей из 2–5 ярусов клеток с неравномерным делением (рис. 10, *b*). Овальная головка сильно вакуолизирована и потому часто деформируется при фиксации материала для исследования. Длина и диаметр трихом указаны на гистограммах (см. рис. 11). ЖТ 5-го типа встречаются исключительно на завязи у *P. odoratissimum* (см. рис. 12).

Межвидовые различия в характере распределения железистых трихом

Морфологически отличающиеся типы ЖТ встречаются на листьях и элементах цветка в разном соотношении (см. рис. 12). Выявленные различия характерны не только для разных органов, но и для разных видов *Pelargonium*. У *P. odoratissimum* формируются четыре типа ЖТ. Из них на поверхности всех исследованных органов преобладают трихомы 1-го типа (65–75%). Доля ЖТ 2-го типа составляет от 9% на завязи до 27% на чашелистиках. Трихомы 3-го типа у *P. odoratissimum* не обнаружены. Частота встречаемости трихом 4-го типа составляет до 14% на листе и меньше на элементах цветка; на завязи этот тип отсутствует. Трихомы 5-го типа являются уникальными, они появляются только на завязи у *P. odoratissimum* и составляют 24% от общего числа ЖТ на этом органе.

На вегетативных и репродуктивных органах у *P. exstipulatum* также преобладают ЖТ 1-го типа (58–63% от общего числа трихом). Реже все-

го у этого вида встречаются трихомы 2-го типа (менее 11%). На завязи часто (42%) встречаются трихомы 3-го типа, тогда как на поверхности остальных органов их доля не велика (около 20% на цветоножке и чашелистике, а на листе лишь 4%). Доля трихом 4-го типа на листе составляет 25%, а на репродуктивных органах (за исключением завязи, где они не обнаруживаются) – лишь 6–7%.

На поверхности надземных органов у *P. vitifolium* присутствуют ЖТ трех морфологических типов. Доля 1-го типа составляет от 41 до 55% от общего числа ЖТ. На завязи у этого вида преобладают трихомы 3-го типа (53%), причем на чашелистике их встречаемость составляет всего 4%, а на остальных органах 23–37%. В то же время на чашелистике обнаруживается максимальное (среди всех видов) количество трихом 4-го типа (42%), который на остальных органах составляет 22–27% от общего числа ЖТ. Трихомы 2-го и 5-го типов у *P. vitifolium* не образуются.

ОБСУЖДЕНИЕ

У изученных нами видов *Pelargonium* на поверхности надземных органов (листьев и частей цветка) присутствует опушение, представленное железистыми трихомами и простыми волосками. Для других растений из сем. Geraniaceae также характерно формирование опушения (Fiz et al., 2006; Aedo et al., 2007; Aedo, 2012).

Известно, что трихомы выполняют у растений ряд важных экологических функций (Duke et al., 2000; Lange, 2015; Muravnik et al., 2021). Они участвуют в защите от неблагоприятных абиотиче-

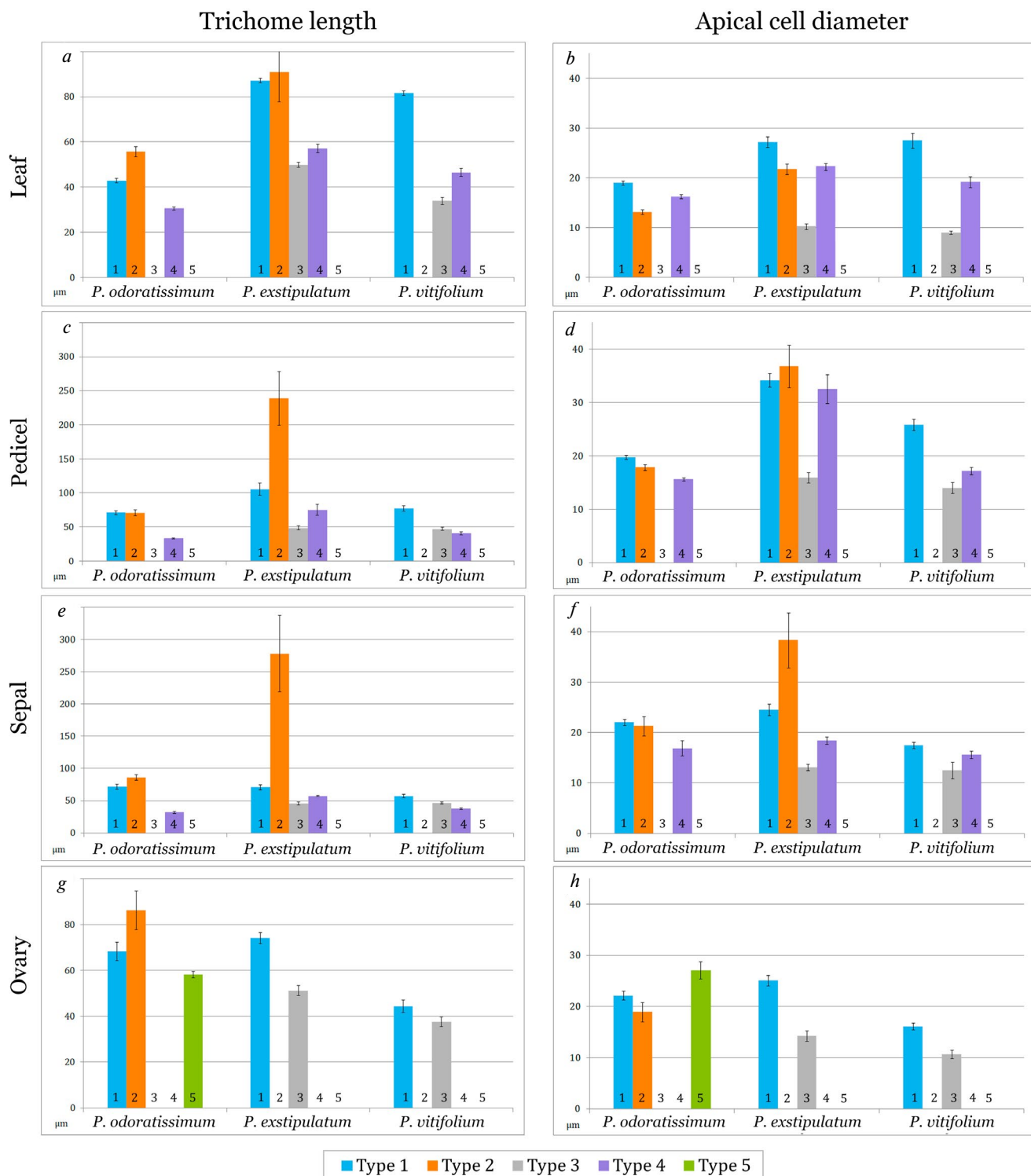


Рис. 11. Длина железистых трихом и диаметр секреторной клетки головки у трех видов *Pelargonium*: *a, b* – лист, *c, d* – цветоножка, *e, f* – чашелистик, *g, h* – завязь. По горизонтали – виды *Pelargonium*, по вертикали – длина (*a, c, e, g*) и диаметр (*b, d, f, h*), μm. Значения представляют собой средние арифметические ± ошибка среднего, число измерений *n* = 10–75.

Fig. 11. Length of glandular trichomes and diameter of the secretory cell in three *Pelargonium* species: *a, b* – leaf, *c, d* – pedicel, *e, f* – sepals, *g, h* – ovary. *X*-axis – *Pelargonium* species, *Y*-axis – length (*a, c, e, g*) and diameter (*b, d, f, h*), μm. Values are presented as means ± SE, *n* = 10–75.

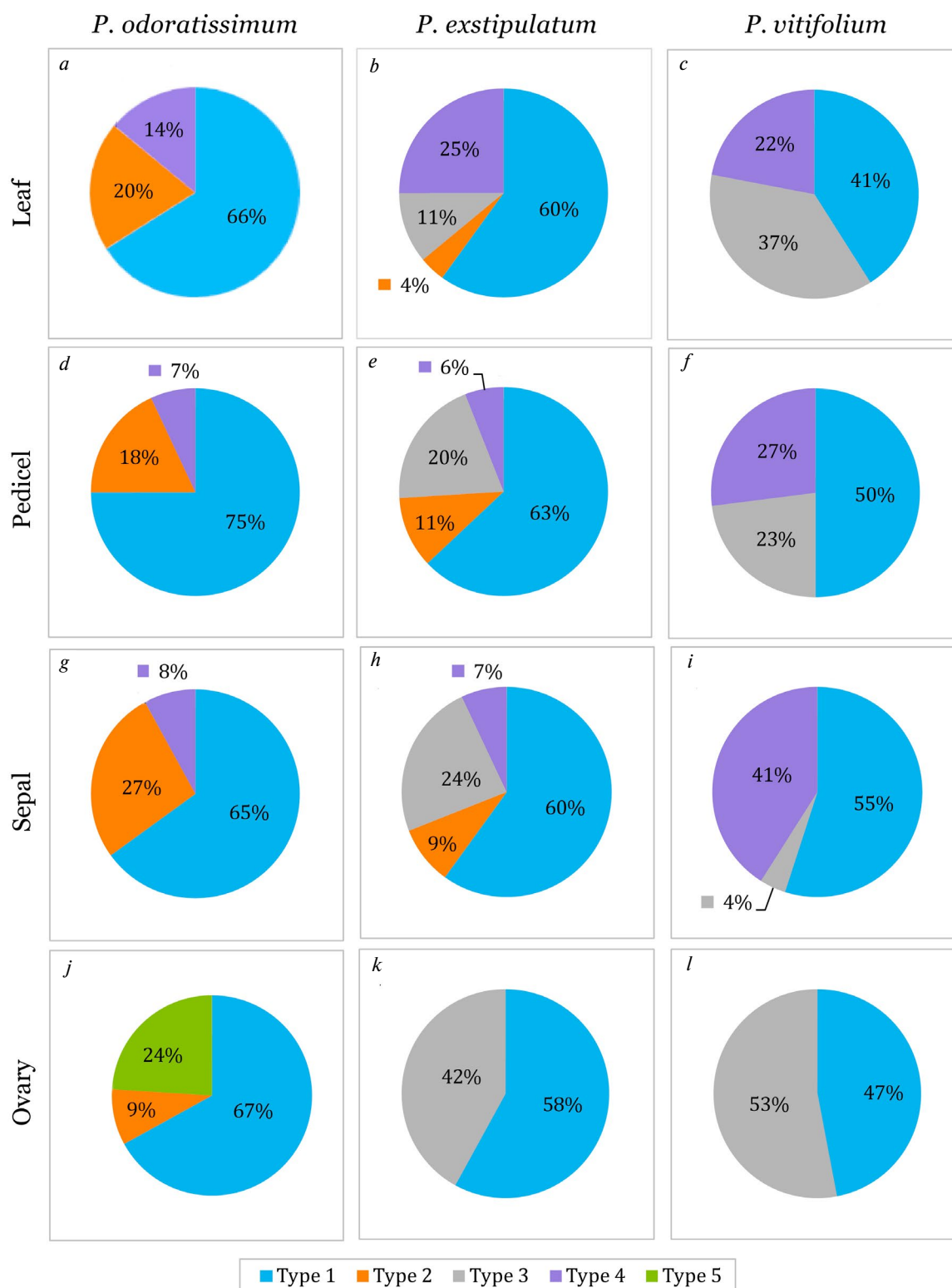


Рис. 12. Процентное соотношение железистых трихом разных типов, локализованных на разных органах: *a–c* – лист, *d–f* – цветоножка, *g–i* – чашелистик, *j–l* – завязь; *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*.

Fig. 12. Percentage of different types of glandular trichomes on different organs: *a–c* – leaf, *d–f* – pedicel, *g–i* – sepal, *j–l* – ovary; *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*.

ских факторов среды (Tattini et al., 2000; Xiao et al., 2017), способствуют выведению избытков солей (Barhoumi et al., 2008; Chen et al., 2023; Koteyeva et al., 2023), препятствуют поеданию растений травоядными насекомыми (Agren, Schemske, 1994; Løe et al., 2006), оказывают фунгицидное (Kujur et al., 2020) и инсектицидное действие (El Aanachi et al., 2020). У насекомоядных растений ЖТ обеспечивают выработку ферментов для переваривания добычи (Vassilyev, Muravnik, 1988; Freund et al., 2022). Кроме того, одной из важнейших функций секреторной ткани является привлечение опылителей (Wagner, 1991; Werker, 2000; Muravnik et al., 2021). ЖТ отличаются способностью синтезировать биологически активные вещества, которые обеспечивают выполнение вышеперечисленных функций (Wagner, 1991; Lis-Balchin, 1996; Tattini et al., 2000; Schilmler et al., 2008; Abbas et al., 2017; Bergman et al., 2020).

По нашим данным, при формировании отдельных листьев *Pelargonium* не происходило увеличения частоты встречаемости ЖТ, из чего мы сделали вывод об их заложении лишь на ранних этапах развития листовой пластинки. Такая же картина наблюдалась у представителей других таксонов: на стадии растяжения плотность распределения трихом по поверхности органа снижалась (Werker et al., 1993).

Нами было установлено, что частота встречаемости ЖТ на абаксиальной поверхности листа у *P. odoratissimum* выше, чем на адаксиальной, а у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* зависимость обратная. В работе Ko et al. (2007) были выявлены различия морфологических типов трихом, расположенных на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа. Более разнообразие структурных элементов абаксиальной поверхности является обычным явлением для представителей разных таксонов (Babosha et al., 2023). В том числе у гибрида *Pelargonium capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* обнаружено, что ЖТ локализируются преимущественно на абаксиальной стороне листовой пластинки (Eiasu et al., 2012). У *P. peltatum* и некоторых других видов пеларгоний авторы отмечали приуроченность секреторных структур к жилкам листа (Tahir et al., 1994; Cho et al., 1999).

У изученных нами трех видов *Pelargonium* опушение оказалось весьма неоднородным: оно включает как простые волоски, так и морфологически различающиеся ЖТ. Мы выделили пять

типов трихом, которые отличаются друг от друга числом клеток, размерами, локализацией, а также формированием субкутикулярной полости. Из работ, опубликованных ранее, известно несколько морфологических типов трихом у видов *Pelargonium*. Tahir et al. (1994) выделяют три типа ЖТ у *P. trifidum* и два типа у *P. pulverulentum*; по два типа ЖТ обнаружено у *P. peltatum* (Cho et al., 1999), у *P. fragrans* (Ko et al., 2007) и у гибрида *P. capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* (Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012). Romitelli и Martins (2012) описали у *P. graveolens* лишь один тип ЖТ, тогда как Boukhris et al. (2013) выделили три типа головчатых и один тип пельтатных трихом у этого вида. В каждой из перечисленных выше публикаций авторы рассматривают лишь конкретные виды и выделяют небольшое число типов трихом, поэтому распространить эти классификации на всех представителей рода не представляется возможным. В связи с этим нами была предложена другая классификация, в которую вошли пять морфологических типов трихом, встречающихся у трех исследованных видов *Pelargonium*.

Трихомы первых четырех типов являются одноклеточными с одноклеточной головкой. Это совпадает с литературными данными, полученными ранее Tahir et al. (1994) для 11 видов *Pelargonium*, а также другими авторами, изучавшими поверхностные секреторные структуры у разных представителей рода (Cho et al., 1999; Ko et al., 2007; Romitelli, Martins, 2012; Boukhris et al., 2013). У *P. odoratissimum* на завязи присутствует уникальный 5-й тип трихом с многорядной ножкой, который до настоящего времени не был описан у других видов *Pelargonium*. Формирование многорядной ножки у ЖТ растений этого рода нами было обнаружено впервые и требует подтверждения в дальнейших исследованиях и более детального изучения.

Трихомы 1-го типа наиболее распространены и встречаются у всех исследованных нами видов на всех органах. Морфологически они напоминают головчатые трихомы, представленные в работах других авторов (Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012; Boukhris et al., 2013).

Одной из структурных особенностей ЖТ 1-го и 3-го типов у изученных нами видов является формирование субкутикулярной полости. При этом у 1-го типа она большая и охватывает более половины секреторной клетки, а у 3-го типа субкутикулярная полость обычно локализуется

лишь в апикальной части головки. Другие авторы также отмечают присутствие секреторной полости у видов *Pelargonium* (Ko et al., 2007; Boukhris et al., 2013).

При разделении ЖТ на типы авторы часто опираются на признак высоты (длины) трихом (Cho et al., 1999; Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012) либо объясняют различия в высоте разными стадиями развития каждой трихомы (Ko et al., 2007). По нашим наблюдениям, высота ЖТ может существенно различаться в зависимости от их морфологического типа и локализации (рис. 11). У *P. exstipulatum* трихомы 2-го типа хотя и варьируют по этому признаку, тем не менее, являются самыми длинными ЖТ. С другой стороны, самыми короткими среди всех изученных оказались трихомы 4-го типа, обнаруженные у *P. odoratissimum*.

Трихомы 3-го типа в нашей классификации представляют собой один ряд клеток цилиндрической формы, верхняя из которых имеет слегка округлую форму. В литературе, посвященной видам *Pelargonium*, такой тип трихом встречается на электронно-микроскопических снимках листа гибрида *P. capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* (Eiasu et al., 2012), однако словесное описание, предложенное в тексте статьи для этих трихом, соответствует нашему 4-му типу, который авторы не выделяют. Также ЖТ 4-го типа встречаются на иллюстрациях в работах других исследователей, однако рассматриваются они как стадии развития трихом других типов и не описаны в качестве отдельного типа (Ko et al., 2007; Boukhris et al., 2013).

В отличие от других авторов (Eiasu et al., 2012; Boukhris et al., 2013) мы не обнаружили у исследованных видов пельтатных трихом. Согласно описанию, представленному в работе Feng et al. (2021), такие ЖТ характеризуются наличием короткой ножки из 1 или 2 клеток, а также крупной многоклеточной секреторной головки. В исследовании Eiasu et al. (2012) трихомы, названные пельтатными, описаны как структуры, состоящие из 5 клеток, из которых одна является базальной, три — клетками ножки, и одна апикальная клетка — секреторной. В исследовании Boukhris et al. (2013) авторы указывают, что трихомы, которые они относят к пельтатным, имеют длинную ножку и крупную уплощенную головку, клетки которой не видны отчетливо. Опираясь на приня-

тые в литературе описания пельтатных трихом (Werker, 2000; Muravnik, Shavarda, 2011; Feng et al., 2021), мы можем предположить, что употребление этого термина в отношении ЖТ у *Pelargonium* не обосновано, а их присутствие нуждается в подтверждении на примере разных представителей рода.

Сведения о размерах железистых трихом *Pelargonium* в литературе приводятся редко. Ko et al. (2007) выделяли два типа ЖТ у *Pelargonium* × *fragrans*, высотой около 90 мкм и более 280 мкм, с диаметром головки около 30 мкм в обоих случаях. У крупных трихом *P. capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* диаметр составлял около 50 мкм (Eiasu et al., 2012). Наши измерения показали, что максимальный диаметр секреторной клетки составляет 35–40 мкм у трихом 2-го типа *P. exstipulatum*. Согласно полученным данным, этот признак достаточно стабилен в рамках каждого морфологического типа трихом, а различия, вероятнее всего, обусловлены стадией развития отдельной трихомы (Ko et al., 2007).

Литературных данных о приуроченности разных типов трихом к определенным органам у представителей Geraniaceae в настоящее время недостаточно, так как исследователи обычно обращали внимание на трихомы листа, а элементы цветка упоминались только в единичных работах (Cho et al., 1999; Boukhris et al., 2013).

Различия в характере опушения связаны с локализацией его на разных органах. У трех исследованных видов *Pelargonium* листья и элементы цветка различаются между собой, однако на них обычно присутствуют все морфологические типы трихом, характерные для данного вида. Минимальное разнообразие морфологических типов ЖТ характерно для завязей. В литературе известны случаи, когда у растений присутствует четкое разделение типов ЖТ по органам (Giuliani, Maleci Bini, 2008; Kostina, Muravnik, 2014; Muravnik et al., 2021) либо, напротив, трихомы разного строения соседствуют на одном органе (Mehra, Kulkarni, 1989; Werker et al., 1993; Cho et al., 1999). Это может быть обусловлено как особенностями формирования секреторных структур, так и различием в выполняемых ими функциях.

В ходе исследования мы обнаружили межвидовые различия по признаку морфологии ЖТ и состава их типов на разных органах у изученных видов. Так, вид *P. exstipulatum* показывает наи-

большее разнообразие типов ЖТ (представлены четыре типа трихом на всех органах, кроме завязи), в отличие от *P. odoratissimum* (на большинстве органов представлено три типа) и *P. vitifolium* (отсутствуют третий и пятый типы трихом) (рис. 12). На межвидовые различия указывают также работы наших предшественников (Tahir et al., 1994; Romitelli, Martins, 2012). Таким образом, межвидовые различия морфологических типов ЖТ, а также их локализация на поверхности листьев и частей цветка являются таксоноспецифичными признаками на уровне вида и могут быть использованы в качестве диагностического признака при описании таксона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Так же как у многих видов цветковых растений на поверхности листьев и частей цветка у трех представителей рода *Pelargonium* присутствует опушение. Оно состоит из простых волосков и железистых трихом пяти морфологических типов. Нами начата разработка классификации типов железистых трихом у растений *Pelargonium*, которая нуждается в уточнении на большем числе видов этого рода. Выделено пять типов ЖТ, среди которых все, за исключением 3-го типа, головчатые однорядные, тогда как трихомы 3-го типа являются цилиндрическими однорядными. Трихомы 5-го типа представляют собой головчатые структуры с многорядной ножкой. Для того, чтобы понять особенности функционирования железистых трихом разных морфологических типов, необходимо установить ультраструктурную характеристику клеток, входящих в состав этих секреторных структур, и идентифицировать химический состав выделяемого ими секрета.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Гос. задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (№ 124020100138-4). Растительный материал для исследования предоставлен сотрудниками оранжереи Ботанического сада им. Петра Великого БИН РАН. Работа выполнялась на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” БИН РАН. Авторы благодарят анонимного рецензента за комментарии к рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abbas F., Ke Y., Yu R., Yue Y., Amanullah S., Jahangir M.M., Fan Y. 2017. Volatile terpenoids: multiple functions, biosynthesis, modulation and manipulation by genetic engineering. — *Planta*. 246 (5): 803–816. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2749-x>
- Aedo C. 2012. Revision of *Geranium* (Geraniaceae) in the New World. — *Syst. Bot. Monographs*. 95: 1–550.
- Aedo C., García M.Á., Alarcón M.L., Aldasoro J.J., Navarro C. 2007. Taxonomic revision of *Geranium* subsect. *Mediterranea* (Geraniaceae). — *Syst. Bot.* 32 (1): 93–128.
- Agren J., Schemske D.W. 1994. Evolution of trichome number in a naturalized population of *Brassica rapa*. — *Am. Nat.* 143 (1): 1–13.
- Arshad M., Silvestre J., Merlina G., Dumat C., Pinelli E., Kallerhoff J. 2011. Thidiazuron-induced shoot organogenesis from mature leaf explants of scented *Pelargonium capitatum* cultivars. — *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 108 (2): 315–322. <https://doi.org/10.1007/s11240-011-0045-1>
- Babosha A.V., Ryabchenko A.S., Kumachova T.K. 2023. Micromorphology of the Leaf Epidermis Surface in Some *Pyrinae* Species (Rosaceae). — *Bot. Zhurn.* 108 (1): 23–36. <https://doi.org/10.31857/s0006813623010027>
- Barhoumi Z., Djebali W., Abdelly C., Chaibi W., Smaoui A. 2008. Ultrastructure of *Aeluropus litoralis* leaf salt glands under NaCl stress. — *Protoplasma*. 233 (3–4): 195–202. <https://doi.org/10.1007/s00709-008-0003-x>
- Bautista M., Madrigal-Santillan E., Morales-Gonzalez A., Gayosso-De-Lucio J.A., Madrigal-Bujaidar E., Chamorro-Cevallos G., Alvarez-Gonzalez I., Benedi J., Aguilar-Faisal J.L., Morales-Gonzalez J.A. 2015. An alternative hepatoprotective and antioxidant agent: the *Geranium*. — *Afr. J. Tradit. Complement. Altern. Med.* 12 (4). <https://doi.org/10.4314/ajtcam.v12i4.15>
- Bergman M.E., Chavez A., Ferrer A., Phillips M.A. 2020. Distinct metabolic pathways drive monoterpenoid biosynthesis in a natural population of *Pelargonium graveolens*. — *J. Exp. Bot.* 71 (1): 258–271. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz397>
- Boukhatef M.N., Kameli A., Saidi F. 2013. Essential oil of Algerian rose-scented geranium (*Pelargonium graveolens*): Chemical composition and antimicrobial activity against food spoilage pathogens. — *Food Control*. 34 (1): 208–213. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2013.03.045>
- Boukhris M., Ben Nasri-Ayachi M., Mezghani I., Bouaziz M., Boukhris M., Sayadi S. 2013. Trichomes morphology, structure and essential oils of *Pelargonium graveolens* L'Hér. (Geraniaceae). — *Ind. Crops Prod.* 50: 604–610. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.08.029>

- Busmann R.W., Glenn A., Sharon D., Chait G., Díaz D., Pourmand K., Jonat B., Somogy S., Guardado G., Aguirre C. 2011. Antibacterial activity of northern Peruvian medicinal plants. — *Ethnobot. Res. Appl.* 9: 67–96.
- Busmann R.W., Sharon D. 2006. Traditional medicinal plant use in Loja province, Southern Ecuador. — *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 2: 44.
<https://doi.org/10.1186/1746-4269-2-44>
- Ćavar S., Maksimović M. 2012. Antioxidant activity of essential oil and aqueous extract of *Pelargonium graveolens* L'Her. — *Food Control.* 23 (1): 263–267.
<https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2011.07.031>
- Chen X., Wegner L.H., Gul B., Yu M., Shabala S. 2023. Dealing with extremes: insights into development and operation of salt bladders and glands. — *Crit. Rev. Plant Sci.* 43 (3): 158–170.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2023.2285536>
- Cho B.-S., Ko K.-N., Kim E.-S. 1999. Ultrastructural study of glandular trichomes in *Pelargonium peltatum*. — *Appl. Microsc.* 29 (1): 125–136.
- Dudareva N., Pichersky E. 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. — *Plant Physiol.* 122 (3): 627–633.
- Duke S., Canel C., Rimando A., Telle M., Duke M., Paul R. 2000. Current and potential exploitation of plant glandular trichome productivity. — *Adv. Bot. Res.* 31: 121–151.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31008-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31008-4)
- Eiasu B.K., Steyn J.M., Soundy P. 2012. Physiomorphological response of rose-scented geranium (*Pelargonium* spp.) to irrigation frequency. — *S. Afr. J. Bot.* 78: 96–103.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.05.013>
- El Aanachi S., Gali L., Nacer S.N., Bensouici C., Dari K., Aassila H. 2020. Phenolic contents and in vitro investigation of the antioxidant, enzyme inhibitory, photoprotective, and antimicrobial effects of the organic extracts of *Pelargonium graveolens* growing in Morocco. — *Bio-catal. Agric. Biotechnol.* 29: 101819.
- Ercil D., Kaloga M., Radtke O.A., Sakar M.K., Kiderlen A.F., Kolodziej H. 2005. O-galloyl flavonoids from *Geranium pyrenaicum* and their *in vitro* antileishmanial activity. — *Turk. J. Chem.* 29 (4): 437–443.
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. — *New Phytol.* 108: 229–257.
- Feng Z., Bartholomew E.S., Liu Z., Cui Y., Dong Y., Li S., Wu H., Ren H., Liu X. 2021. Glandular trichomes: new focus on horticultural crops. — *Hortic. Res.* 8 (1): 158.
<https://doi.org/10.1038/s41438-021-00592-1>
- Fiz O., Vargas P., Alarcón M.L., Aldasoro J.J. 2006. Phylogenetic relationships and evolution in *Erodium* (Geraniaceae) based on trnL-trnF sequences. — *Syst. Bot.* 31 (4): 739–763.
- Freund M., Graus D., Fleischmann A., Gilbert K.J., Lin Q., Renner T., Stigloher C., Albert V.A., Hedrich R., Fukushima K. 2022. The digestive systems of carnivorous plants. — *Plant Physiol.* 190 (1): 44–59.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac232>
- Giuliani C., Maleci Bini L. 2008. Insight into the structure and chemistry of glandular trichomes of Labiatae, with emphasis on subfamily Lamioideae. — *Plant Syst. Evol.* 276: 199–208.
- Glauert A., Reid N. 1984. Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. — *Pract. Methods Electron Microsc.* 3 (part 1).
- Huchelmann A., Boutry M., Hachez C. 2017. Plant Glandular Trichomes: Natural Cell Factories of High Biotechnological Interest. — *Plant Physiol.* 175 (1): 6–22.
<https://doi.org/10.1104/pp.17.00727>
- Ilyina L.P., Antsupova T.P. 2016. Tannins representatives family Geraniaceae of Buryatia. — *International Research Journal.* 5 (47): 73–74.
<https://doi.org/10.18454/IRJ.2016.47.083>
- Jeiter J., Hilger H.H., Smets E.F., Weigend M. 2017. The relationship between nectaries and floral architecture: a case study in Geraniaceae and Hypseocharitaceae. — *Ann. Bot.* 120 (5): 791–803.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx101>
- Jurkstiene V., Kondrotas A., Kevelaitis E. 2007. Immunostimulatory properties of bigroot geranium (*Geranium macrorrhizum* L.) extract. — *Medicina (Kaunas).* 43: 60–64.
<https://doi.org/10.3390/medicina43010008>
- Karnovsky J.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. — *J. Cell Biol.* 27 (1): 137–138.
- Ko K.N., Lee K.W., Lee S.E., Kim E.S. 2007. Development and ultrastructure of glandular trichomes in *Pelargonium* × *fragrans* 'Mabel Grey' (Geraniaceae). — *J. Plant. Biol.* 50 (3): 362–368.
<https://doi.org/10.1007/BF03030668>
- Kostina O., Muravnik L. 2014. Structure and chemical content of the trichomes in two *Doronicum* species (Asteraceae). — *Modern phytomorphology 3rd international conference on plant morphology.* 5: 167–171.
- Koteyeva N.K., Voznesenskaya E.V., Berim A., Gang D.R., Edwards G.E. 2023. Structural diversity in salt excreting glands and salinity tolerance in *Oryza coarctata*, *Sporobolus anglicus* and *Urochondra setulosa*. — *Planta.* 257 (1): 9.
- Kujur A., Kumar A., Yadav A., Prakash B. 2020. Antifungal and aflatoxin B1 inhibitory efficacy of nanoencapsulated *Pelargonium graveolens* L. essential oil and its mode of action. — *LWT.* 130: 109619.
- Lange B.M. 2015. The evolution of plant secretory structures and emergence of terpenoid chemical diversity. — *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: 139–159.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114639>
- Li D., Yao L. 2005. Structure and development of glandular trichomes in *Pelargonium fragrans*. — *J. Shanghai Jiaotong Univ. (Agric. Sci.).* 23: 217–222.

- Lis-Balchin M.T. 1996. A chemotaxonomic reappraisal of the Section *Ciconium Pelargonium* (Geraniaceae). — S. Afr. J. Bot. 62 (5): 277–279.
[https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(15\)30657-8](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(15)30657-8)
- Lis-Balchin M., Roth G. 2000. Composition of the essential oils of *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, and *P. × fragrans* (Geraniaceae) and their bioactivity. — Flavour Fragr. J. 15.
[https://doi.org/10.1002/1099-1026\(200011/12\)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/1099-1026(200011/12)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W)
- Løe G., Toräng P., Gaudeul M., Ågren J. 2006. Trichome production and spatiotemporal variation in herbivory in the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. — Oikos. 116 (1): 134–142.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15022.x>
- Maffei M.E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. — S. Afr. J. Bot. 76 (4): 612–631.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>
- Meek G.A. 1976. Practical electron microscopy for biologists.
- Mehra K.R., Kulkarni A.R. 1989. Floral trichomes in some members of Bignoniaceae. — Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.). 99 (2): 97–105.
- Mollenhauer H.H. 1964. Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy. — Stain Technol. 39: 111.
- Moyo M., Koetle M.J., Van Staden J. 2014. Photoperiod and plant growth regulator combinations influence growth and physiological responses in *Pelargonium sidoides* DC. — In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 50 (4): 487–492.
- Muhlemann J.K., Klempien A., Dudareva N. 2014. Floral volatiles: from biosynthesis to function. — Plant Cell Environ. 37 (8): 1936–1949.
- Muravnik L.E., Mosina A.A., Zaporozhets N.L., Bhat-tacharya R., Saha S., Ghissing U., Mitra A. 2021. Glandular trichomes of the flowers and leaves in *Millingtonia hortensis* (Bignoniaceae). — Planta. 253:13.
<https://doi.org/10.1007/s00425-020-03541-9>
- Muravnik L.E., Shavarda A.L. 2011. Pericarp Peltate Trichomes in *Pterocarya rhoifolia*: Histochemistry, Ultrastructure, and Chemical Composition. — Int. J. Plant Sci. 172 (2): 159–172.
<https://doi.org/10.1086/657646>
- Radulović N.S., Stojković M.B., Mitić S.S., Randjelović P.J., Ilić I.R., Stojanović N.M., Stojanović-Radić Z.Z. 2012. Exploitation of the Antioxidant Potential of *Geranium macrorrhizum* (Geraniaceae): Hepatoprotective and Antimicrobial Activities. — Nat. Prod. Commun. 7 (12).
<https://doi.org/10.1177/1934578x1200701218>
- Romitelli I., Martins M.B.G. 2012. Comparison of leaf morphology and anatomy among *Malva sylvestris* ("gerânio-aromático"), *Pelargonium graveolens* ("falsa-malva") and *Pelargonium odoratissimum* ("gerânio-de-cheiro"). — Rev. Bras. Plantas Med. 15: 91–97.
<https://doi.org/10.1590/S1516-05722013000100013>
- Schilmiller A.L., Last R.L., Pichersky E. 2008. Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compounds. — Plant J. 54 (4): 702–711.
- Seker M.E., Ay E., Akta S.K.A., R H.U., Efe D. 2021. First determination of some phenolic compounds and antimicrobial activities of *Geranium ibericum* subsp. *juba-tum*: A plant endemic to Turkey. — Turk. J. Chem. 45 (1): 60–70.
<https://doi.org/10.3906/kim-2005-38>
- Sharopov F., Ahmed M., Satyal P., Setzer W.N., Wink M. 2017. Antioxidant activity and cytotoxicity of methanol extracts of *Geranium macrorrhizum* and chemical composition of its essential oil. — Journal of Medicinally Active Plants. 5 (2): 53–58.
- Singh P., Srivastava B., Kumar A., Kumar R., Dubey N.K., Gupta R. 2008. Assessment of *Pelargonium graveolens* oil as plant-based antimicrobial and aflatoxin suppressor in food preservation. — J. Sci. Food Agric. 88 (14): 2421–2425.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.3342>
- Song C., Ma L., Zhao J., Xue Z., Yan X., Hao C. 2022. Electrophysiological and Behavioral Responses of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) to Volatiles from a Non-host Plant, *Geranium, Pelargonium × hortorum* (Geraniaceae). — J. Agric. Food Chem. 70 (20): 5982–5992.
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c08165>
- Tahir S.S., Liz-Balchin M., Husain S.Z., Rajput M.T.M. 1994. SEM studies of trichomes types in representative species of the sect. *Polyactium* and sect. *Ligularia* in the genus *Pelargonium* L'Hérit., (Geraniaceae). — Pak. J. Bot. 26: 397–407.
- Tattini M., Gravano E., Pinelli P., Mulinacci N., Romani A. 2000. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* exposed to excess solar radiation. — New Phytol. 148 (1): 69–77.
- Tsai T. 2016. The receptacular nectar tubes of *Pelargonium* (Geraniaceae): A study of development, length variation, and histology. Master's Theses. 950 p.
- Tsai T., Diggle P., Frye H., Jones C. 2017. Contrasting lengths of *Pelargonium* floral nectar tubes result from late differences in rate and duration of growth. — Ann. Bot. 121.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx171>
- Vassilyev A., Muravnik L. 1988. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) relative to their function. I. The changes during maturation. — Ann. Bot. 62 (4): 329–341.
- Wagner G.J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. — Plant Physiol. 96 (3): 675–679.
- Werker E. 2000. Trichome diversity and development. — Adv. Bot. Res. 31: 1–35.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31005-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31005-9)
- Werker E., Putievsky E., Ravid U., Dudai N., Katzir I. 1993. Glandular hairs and essential oil in developing leaves of *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae). — Ann. Bot. 71 (1): 43–50.

- Xiao K., Mao X., Lin Y. 2017. Trichome, a Functional Diversity Phenotype in Plant. — *Mol. Biol.* 6: 183.
<https://doi.org/10.4172/2168-9547.1000183>
- Yohana R., Chisulumi P.S., Kidima W., Tahghighi A., Maleki-Ravasan N., Kweka E.J. 2022. Anti-mosquito properties of *Pelargonium roseum* (Geraniaceae) and *Juniperus virginiana* (Cupressaceae) essential oils against dominant malaria vectors in Africa. — *Malar. J.* 21 (1): 1–15.
- Zambrana N., Bussmann R., Romero C. 2020. *Pelargonium odoratissimum* (L.) L'Hér. *Pelargonium roseum* Willd. *Pelargonium zonale* (L.) L'Hér. Geraniaceae. — In: *Ethnobotany of the Andes*. P. 1385–1390.

GLANDULAR TRICHOMES OF LEAVES AND FLOWERS IN THREE *PELARGONIUM* SPECIES (GERANIACEAE)

U. A. Ryabukha^{1,*}, L. E. Muravnik¹

¹Komarov Botanical Institute RAS
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: URyabukha@binran.ru

We investigated glandular trichomes located on leaves and flowers of three *Pelargonium* (Geraniaceae) species: *P. odoratissimum*, *P. exstipulatum* and *P. vitifolium*. The aim of our research was to study the morphology and anatomy of the secretory structures located on aboveground parts of these plants, to specify their localization and frequency of occurrence, and to identify interspecific differences in their structure and distribution. The plant material was collected from greenhouses of the Komarov Botanical Institute RAS and examined using the methods of light microscopy and scanning electron microscopy. Glandular trichomes and simple hairs occur on the surface of leaves and flower elements. The glandular trichomes are the most frequent on the leaves of *P. odoratissimum*. According to our data, there is no *de novo* formation of trichomes during the leaf elongation. Five morphological types of glandular trichomes were described. Most of them are uniseriate and capitate (except for the third and fifth types). The trichomes of the third type are straight, while the trichomes of the fifth type are biseriate. The first type is the most frequent, as it can be found on the surface of all organs in every of the investigated species. The trichomes of the first and the third types can form a subcuticular secretory cavity. We have also revealed a unique fifth type of glandular trichomes with a multiseriate stalk that was not described before. The length of glandular trichomes can vary widely (especially in the second type), and the diameter of the secretory cell is a stable character within each morphological type. The largest diversity of trichomes is found in *P. exstipulatum*, the least in *P. vitifolium*. We also described interspecific differences in the morphology and localization of certain trichome types. This feature can be used for taxonomical purposes.

Keywords: *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, *P. vitifolium*, Geraniaceae, glandular trichomes, morphology, anatomy, trichome arrangement, scanning electron microscopy, light microscopy, morphometry

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (No. 124020100138-4) of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. The plant material for the study was provided by the staff of the greenhouse of the Peter the Great Botanical Garden (BIN RAS). We appreciate the Core Centre “Cell and Molecular Technology in the Plant Science” at the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg) for provision of equipment for light and electron microscopy. We also thank the anonymous reviewer for their work on this manuscript.

REFERENCES

- Abbas F., Ke Y., Yu R., Yue Y., Amanullah S., Jhangir M.M., Fan Y. 2017. Volatile terpenoids: multiple functions, biosynthesis, modulation and manipulation by genetic engineering. — *Planta*. 246 (5): 803–816.
<https://doi.org/10.1007/s00425-017-2749-x>
- Aedo C. 2012. Revision of *Geranium* (Geraniaceae) in the New World. — *Syst. Bot. Monographs*. 95: 1–550.
- Aedo C., García M.Á., Alarcón M.L., Aldasoro J.J., Navarro C. 2007. Taxonomic revision of *Geranium* subsect. *Mediterranea* (Geraniaceae). — *Syst. Bot.* 32 (1): 93–128.
- Agren J., Schemske D.W. 1994. Evolution of trichome number in a naturalized population of *Brassica rapa*. — *Am. Nat.* 143 (1): 1–13.

- Arshad M., Silvestre J., Merlina G., Dumat C., Pinelli E., Kallerhoff J. 2011. Thidiazuron-induced shoot organogenesis from mature leaf explants of scented *Pelargonium capitatum* cultivars. — *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 108 (2): 315–322.
<https://doi.org/10.1007/s11240-011-0045-1>
- Babosha A.V., Ryabchenko A.S., Kumachova T.K. 2023. Micromorphology of the Leaf Epidermis Surface in Some *Pyrinae* Species (Rosaceae). — *Bot. Zhurn.* 108 (1): 23–36.
<https://doi.org/10.31857/s0006813623010027>
- Barhoumi Z., Djebali W., Abdelly C., Chaibi W., Smaoui A. 2008. Ultrastructure of *Aeluropus littoralis* leaf salt glands under NaCl stress. — *Protoplasma.* 233 (3–4): 195–202.
<https://doi.org/10.1007/s00709-008-0003-x>
- Bautista M., Madrigal-Santillan E., Morales-Gonzalez A., Gayosso-De-Lucio J.A., Madrigal-Bujaidar E., Chamorro-Cevallos G., Alvarez-Gonzalez I., Benedi J., Aguilar-Faisal J.L., Morales-Gonzalez J.A. 2015. An alternative hepatoprotective and antioxidant agent: the *Geranium*. — *Afr. J. Tradit. Complement. Altern. Med.* 12 (4).
<https://doi.org/10.4314/ajtcam.v12i4.15>
- Bergman M.E., Chavez A., Ferrer A., Phillips M.A. 2020. Distinct metabolic pathways drive monoterpenoid biosynthesis in a natural population of *Pelargonium graveolens*. — *J. Exp. Bot.* 71 (1): 258–271.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erz397>
- Boukhatem M.N., Kameli A., Saidi F. 2013. Essential oil of Algerian rose-scented geranium (*Pelargonium graveolens*): Chemical composition and antimicrobial activity against food spoilage pathogens. — *Food Control.* 34 (1): 208–213.
<https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2013.03.045>
- Boukhris M., Ben Nasri-Ayachi M., Mezghani I., Bouaziz M., Boukhris M., Sayadi S. 2013. Trichomes morphology, structure and essential oils of *Pelargonium graveolens* L'Hér. (Geraniaceae). — *Ind. Crops Prod.* 50: 604–610.
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.08.029>
- Bussmann R.W., Glenn A., Sharon D., Chait G., Díaz D., Pourmand K., Jonat B., Somogy S., Guardado G., Aguirre C. 2011. Antibacterial activity of northern Peruvian medicinal plants. — *Ethnobot. Res. Appl.* 9: 67–96.
- Bussmann R.W., Sharon D. 2006. Traditional medicinal plant use in Loja province, Southern Ecuador. — *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 2: 44.
<https://doi.org/10.1186/1746-4269-2-44>
- Čavar S., Maksimović M. 2012. Antioxidant activity of essential oil and aqueous extract of *Pelargonium graveolens* L'Her. — *Food Control.* 23 (1): 263–267.
<https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2011.07.031>
- Chen X., Wegner L.H., Gul B., Yu M., Shabala S. 2023. Dealing with extremes: insights into development and operation of salt bladders and glands. — *Crit. Rev. Plant Sci.* 43 (3): 158–170.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2023.2285536>
- Cho B.-S., Ko K.-N., Kim E.-S. 1999. Ultrastructural study of glandular trichomes in *Pelargonium peltatum*. — *Appl. Microsc.* 29 (1): 125–136.
- Dudareva N., Pichersky E. 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. — *Plant Physiol.* 122 (3): 627–633.
- Duke S., Canel C., Rimando A., Telle M., Duke M., Paul R. 2000. Current and potential exploitation of plant glandular trichome productivity. — *Adv. Bot. Res.* 31: 121–151.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31008-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31008-4)
- Eiasu B.K., Steyn J.M., Soundy P. 2012. Physiomorphological response of rose-scented geranium (*Pelargonium* spp.) to irrigation frequency. — *S. Afr. J. Bot.* 78: 96–103.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.05.013>
- El Aanachi S., Gali L., Nacer S.N., Bensouici C., Dari K., Aassila H. 2020. Phenolic contents and in vitro investigation of the antioxidant, enzyme inhibitory, photoprotective, and antimicrobial effects of the organic extracts of *Pelargonium graveolens* growing in Morocco. — *Bio-catal. Agric. Biotechnol.* 29: 101819.
- Ercil D., Kaloga M., Radtke O.A., Sakar M.K., Kiderlen A.F., Kolodziej H. 2005. O-galloyl flavonoids from *Geranium pyrenaicum* and their *in vitro* antileishmanial activity. — *Turk. J. Chem.* 29 (4): 437–443.
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. — *New Phytol.* 108: 229–257.
- Feng Z., Bartholomew E.S., Liu Z., Cui Y., Dong Y., Li S., Wu H., Ren H., Liu X. 2021. Glandular trichomes: new focus on horticultural crops. — *Hortic. Res.* 8 (1): 158.
<https://doi.org/10.1038/s41438-021-00592-1>
- Fiz O., Vargas P., Alarcón M.L., Aldasoro J.J. 2006. Phylogenetic relationships and evolution in *Erodium* (Geraniaceae) based on trnL-trnF sequences. — *Syst. Bot.* 31 (4): 739–763.
- Freund M., Graus D., Fleischmann A., Gilbert K.J., Lin Q., Renner T., Stigloher C., Albert V.A., Hedrich R., Fukushima K. 2022. The digestive systems of carnivorous plants. — *Plant Physiol.* 190 (1): 44–59.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac232>
- Giuliani C., Maleci Bini L. 2008. Insight into the structure and chemistry of glandular trichomes of Labiatae, with emphasis on subfamily Lamioideae. — *Plant Syst. Evol.* 276: 199–208.
- Glauert A., Reid N. 1984. Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. — *Pract. Methods Electron Microsc.* 3 (part 1).
- Huchelmann A., Boutry M., Hachez C. 2017. Plant Glandular Trichomes: Natural Cell Factories of High Biotechnological Interest. — *Plant Physiol.* 175 (1): 6–22.
<https://doi.org/10.1104/pp.17.00727>
- Ilyina L.P., Antsupova T.P. 2016. Tannins representatives family Geraniaceae of Buryatia. — *International Research Journal.* 5 (47): 73–74.
<https://doi.org/10.18454/IRJ.2016.47.083>
- Jeiter J., Hilger H.H., Smets E.F., Weigend M. 2017. The relationship between nectaries and floral architecture:

- a case study in Geraniaceae and Hypseocharitaceae. — *Ann. Bot.* 120 (5): 791–803.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx101>
- Jurkstiene V., Kondrotas A., Kevelaitis E. 2007. Immunostimulatory properties of bigroot geranium (*Geranium macrorrhizum* L.) extract. — *Medicina* (Kaunas). 43: 60–64.
<https://doi.org/10.3390/medicina43010008>
- Karnovsky J.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. — *J. Cell Biol.* 27 (1): 137–138.
- Ko K.N., Lee K.W., Lee S.E., Kim E.S. 2007. Development and ultrastructure of glandular trichomes in *Pelargonium* × *fragrans* 'Mabel Grey' (Geraniaceae). — *J. Plant. Biol.* 50 (3): 362–368.
<https://doi.org/10.1007/BF03030668>
- Kostina O., Muravnik L. 2014. Structure and chemical content of the trichomes in two *Doronicum* species (Asteraceae). — *Modern phytomorphology 3rd international conference on plant morphology*. 5: 167–171.
- Koteyeva N.K., Voznesenskaya E.V., Berim A., Gang D.R., Edwards G.E. 2023. Structural diversity in salt excreting glands and salinity tolerance in *Oryza coarctata*, *Sporobolus anglicus* and *Urochondra setulosa*. — *Planta*. 257 (1): 9.
- Kujur A., Kumar A., Yadav A., Prakash B. 2020. Antifungal and aflatoxin B1 inhibitory efficacy of nanoencapsulated *Pelargonium graveolens* L. essential oil and its mode of action. — *LWT*. 130: 109619.
- Lange B.M. 2015. The evolution of plant secretory structures and emergence of terpenoid chemical diversity. — *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: 139–159.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114639>
- Li D., Yao L. 2005. Structure and development of glandular trichomes in *Pelargonium fragrans*. — *J. Shanghai Jiaotong Univ. (Agric. Sci.)*. 23: 217–222.
- Lis-Balchin M.T. 1996. A chemotaxonomic reappraisal of the Section *Ciconium Pelargonium* (Geraniaceae). — *S. Afr. J. Bot.* 62 (5): 277–279.
[https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(15\)30657-8](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(15)30657-8)
- Lis-Balchin M., Roth G. 2000. Composition of the essential oils of *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, and *P. × fragrans* (Geraniaceae) and their bioactivity. — *Flavour Fragr. J.* 15.
[https://doi.org/10.1002/1099-1026\(200011/12\)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/1099-1026(200011/12)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W)
- Løe G., Toräng P., Gaudeul M., Ågren J. 2006. Trichome production and spatiotemporal variation in herbivory in the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. — *Oikos*. 116 (1): 134–142.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15022.x>
- Maffei M.E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. — *S. Afr. J. Bot.* 76 (4): 612–631.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>
- Meek G.A. 1976. Practical electron microscopy for biologists.
- Mehra K.R., Kulkarni A.R. 1989. Floral trichomes in some members of Bignoniaceae. — *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)*. 99 (2): 97–105.
- Mollenhauer H.H. 1964. Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy. — *Stain Technol.* 39: 111.
- Moyo M., Koetle M.J., Van Staden J. 2014. Photoperiod and plant growth regulator combinations influence growth and physiological responses in *Pelargonium sidoides* DC. — *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant*. 50 (4): 487–492.
- Muhlemann J.K., Klempien A., Dudareva N. 2014. Floral volatiles: from biosynthesis to function. — *Plant Cell Environ.* 37 (8): 1936–1949.
- Muravnik L.E., Mosina A.A., Zaporozhets N.L., Bhattacharya R., Saha S., Ghising U., Mitra A. 2021. Glandular trichomes of the flowers and leaves in *Millingtonia hortensis* (Bignoniaceae). — *Planta*. 253:13.
<https://doi.org/10.1007/s00425-020-03541-9>
- Muravnik L.E., Shavarda A.L. 2011. Pericarp Peltate Trichomes in *Pterocarya rhoifolia*: Histochemistry, Ultrastructure, and Chemical Composition. — *Int. J. Plant Sci.* 172 (2): 159–172.
<https://doi.org/10.1086/657646>
- Radulović N.S., Stojković M.B., Mitić S.S., Randjelović P.J., Ilić I.R., Stojanović N.M., Stojanović-Radić Z.Z. 2012. Exploitation of the Antioxidant Potential of *Geranium macrorrhizum* (Geraniaceae): Hepatoprotective and Antimicrobial Activities. — *Nat. Prod. Commun.* 7 (12).
<https://doi.org/10.1177/1934578x1200701218>
- Romitelli I., Martins M.B.G. 2012. Comparison of leaf morphology and anatomy among *Malva sylvestris* ("gerânio-aromático"), *Pelargonium graveolens* ("falsa-malva") and *Pelargonium odoratissimum* ("gerânio-de-cheiro"). — *Rev. Bras. Plantas Med.* 15: 91–97.
<https://doi.org/10.1590/S1516-05722013000100013>
- Schilmiller A.L., Last R.L., Pichersky E. 2008. Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compounds. — *Plant J.* 54 (4): 702–711.
- Seker M.E., Ay E., Akta S.K.A., R H.U., Efe D. 2021. First determination of some phenolic compounds and antimicrobial activities of *Geranium ibericum* subsp. *jubatum*: A plant endemic to Turkey. — *Turk. J. Chem.* 45 (1): 60–70.
<https://doi.org/10.3906/kim-2005-38>
- Sharopov F., Ahmed M., Satyal P., Setzer W.N., Wink M. 2017. Antioxidant activity and cytotoxicity of methanol extracts of *Geranium macrorrhizum* and chemical composition of its essential oil. — *Journal of Medicinally Active Plants*. 5 (2): 53–58.
- Singh P., Srivastava B., Kumar A., Kumar R., Dubey N.K., Gupta R. 2008. Assessment of *Pelargonium graveolens* oil as plant-based antimicrobial and aflatoxin suppressor in food preservation. — *J. Sci. Food Agric.* 88 (14): 2421–2425.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.3342>
- Song C., Ma L., Zhao J., Xue Z., Yan X., Hao C. 2022. Electrophysiological and Behavioral Responses of *Plute-*

- Ila xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) to Volatiles from a Non-host Plant, *Geranium*, *Pelargonium* × *hortorum* (Geraniaceae). — J. Agric. Food Chem. 70 (20): 5982–5992.
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c08165>
- Tahir S.S., Liz-Balchin M., Husain S.Z., Rajput M.T.M. 1994. SEM studies of trichomes types in representative species of the sect. *Polyactium* and sect. *Ligularia* in the genus *Pelargonium* L'Hér. (Geraniaceae). — Pak. J. Bot. 26: 397–407.
- Tattini M., Gravano E., Pinelli P., Mulinacci N., Romani A. 2000. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* exposed to excess solar radiation. — New Phytol. 148 (1): 69–77.
- Tsai T. 2016. The receptacular nectar tubes of *Pelargonium* (Geraniaceae): A study of development, length variation, and histology. Master's Theses. 950 p.
- Tsai T., Diggle P., Frye H., Jones C. 2017. Contrasting lengths of *Pelargonium* floral nectar tubes result from late differences in rate and duration of growth. — Ann. Bot. 121.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx171>
- Vassilyev A., Muravnik L. 1988. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) relative to their function. I. The changes during maturation. — Ann. Bot. 62 (4): 329–341.
- Wagner G.J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. — Plant Physiol. 96 (3): 675–679.
- Werker E. 2000. Trichome diversity and development. — Adv. Bot. Res. 31: 1–35.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31005-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31005-9)
- Werker E., Putievsky E., Ravid U., Dudai N., Katzir I. 1993. Glandular hairs and essential oil in developing leaves of *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae). — Ann. Bot. 71 (1): 43–50.
- Xiao K., Mao X., Lin Y. 2017. Trichome, a Functional Diversity Phenotype in Plant. — Mol. Biol. 6: 183.
<https://doi.org/10.4172/2168-9547.1000183>
- Yohana R., Chisulumi P.S., Kidima W., Tahghighi A., Maleki-Ravasan N., Kweka E.J. 2022. Anti-mosquito properties of *Pelargonium roseum* (Geraniaceae) and *Juniperus virginiana* (Cupressaceae) essential oils against dominant malaria vectors in Africa. — Malar. J. 21 (1): 1–15.
- Zambrana N., Bussmann R., Romero C. 2020. *Pelargonium odoratissimum* (L.) L'Hér. *Pelargonium roseum* Willd. *Pelargonium zonale* (L.) L'Hér. Geraniaceae. — In: Ethnobotany of the Andes. P. 1385–1390.