

OBLICI I RAZVOJ TRIHOMA I
TRIHOMOIDNIH TVOREVINA NA LISTOVIMA
NEKIH VRSTA RODA *HELLEBORUS* I
NJIHOVO ZNAČENJE ZA TAKSONOMIJU
RODA

Mit deutscher Zusammenfassung

ZLATAN MARTINIS

(Zavod za farmaceutsku botaniku Farmaceutsko-biokemijskog fakulteta i
Institut za botaniku Sveučilišta u Zagrebu)

Primljeno 7. 5. 1973.

Uvod

Trihomi na listovima vrsta roda *Helleborus* relativno su slabo poznati, tako da se u mnogim radovima, pa i monografskim obradama roda spominju samo usput i u najopćenitijim crtama (Schiffner 1890, Ulbrich 1938, Merxmüller et Podlech 1961). No već se i iz anatomskih studija Nestlera (1893b) i Goffarta (1901) moglo zaključiti da trihomi na listovima vrsta ili skupina vrsta roda *Helleborus* imaju specifičan i stalan oblik, veličinu, pa i raspored — iako to navedeni autori posebno ne ističu. Tek je u novije vrijeme Lacza (1959) naglasila specifičnost pojedinih oblika trihoma i njihovo taksonomsko značenje.

Sva ta zapažanja potakla su me da u okviru poredbeno anatomskih istraživanja listova nekih vrsta roda *Helleborus* (Martinis 1968) posebnu pažnju posvetim trihomima — njihovoj diferencijalnoj morfoloiji, genezi i funkciji, te da na osnovi toga utvrdim i njihovo taksonomsko i filogenetsko značenje, što je ujedno i predmet ovog rada.

Materijal i metode

Za anatomska istraživanja u prvom sam se redu koristio listovima samoniklih vrsta roda *Helleborus* iz Jugoslavije: *H. atrorubens* Waldst. et Kit., *H. cyclophyllus* Boiss., *H. croaticus* Martinis, *H. dumetorum*

Waldst. et Kit., *H. hercegovinus* Martinis, *H. multifidus* Vis., *H. niger* L., *H. odorus* Waldst. et Kit. i *H. serbicus* Adamović. Radi usporedbe, analizirano je i nekoliko evropskih vrsta koje nisu rasprostranjene na području Jugoslavije: *Helleborus bocconi* Ten., *H. corsicus* Willd., i *H. purpurascens* Waldst. et Kit. Za analizu epiderme upotrijebio sam listove sabrane s primjeraka na prirodnom staništu ili s primjeraka uzgojenih u Botaničkom vrtu »Fran Kušan« u Zagrebu. Analizirani su i eksikati iz herbarijskih zbirki »Ive Horvata« iz Instituta za botaniku Sveučilišta u Zagrebu, Inštituta za biologiju u Ljubljani, Prirodnjačkog muzeja u Beogradu, Zemaljskog muzeja u Sarajevu, Botaničkog zavoda Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu i Zavoda za farmaceutsku botaniku Farmaceutsko-biokemijskog fakulteta u Zagrebu — spomenutim institucijama se ovom prilikom posebno zahvaljujem na susretljivosti.

Oblici trihoma proučavani su na potpuno razvijenim listovima fruktificirajućih primjeraka, a razvoj trihoma na mladim, nerazvijenim listovima iz pupova. Dio materijala proučavan je u živom stanju, dok je veći dio bio prethodno fiksiran u FOA (FAA) smjesi. Anatomske prezezi rađeni su prostoručno, zatim su obojeni Boehmerovim alaun-hematoksilinom i uklopljeni u glicerol ili glicerolnu želatinu.

Sposobnost upijanja kod pojedinih tipova trihoma analizirana je metodom elektivnog obojenja vitalnim bojom (prema Krause 1935), a upotrijebljeno je neutralno crvenilo u koncentraciji 1 : 10 000.

Rezultati

Oblici trihoma

Trihomi na listovima vrsta roda *Helleborus* isključivo su jednostanični i jednostavni, tj. nerazgranjeni, kao i u većine rodova unutar porodice *Ranunculaceae*, izuzev roda *Thalictrum* (Nestler 1893a, Goffart 1901).

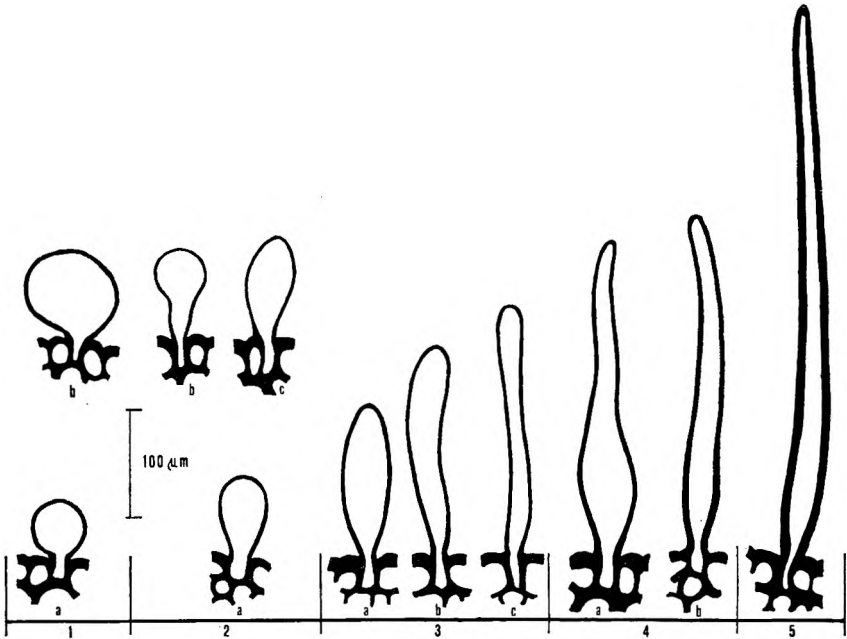
Na osnovi analize epiderme velikog broja listova različitih vrsta roda *Helleborus*, utvrđeno je pet diferentnih tipova trihoma: mjehurasti (*bulliformes* s. *vesiculiformes*), kijačasti (*clavaeformes*), mješnasti (*utriculiformes*), štapićasti (*bacilliformes*) i čekinjašti (*setuliformes* s. *setulae*). Diferencijalna klasifikacija tipova provedena je na osnovi nekoliko izrazitih morfoloških karakteristika (tab. 1, sl. 1).

Pojedini tipovi trihoma javljaju se u dvije ili tri preinake, od kojih su neke više ili manje taksonomski specifične. Tako se npr. mjehurasti tip trihoma javlja u dvije specifične modifikacije: veći mjehurasti trihomi promjera oko 0,10 mm, karakteristični su za vrstu *H. corsicus*, a manji kuglasti promjera oko 0,06 mm, za vrstu *H. dumetorum*. Kod kijačastog tipa trihoma mogu se razlikovati tri modifikacije: tipična klinasta, zatim ovalna, koja je srazmjerno rijetka i nespecifična, postoji i kruška-sta, koja je specifična za vrstu *H. foetidus*. U mješnastu tipu trihoma mogu se također razlikovati tri modifikacije: kratka mješnasta, dužine do oko 0,13 mm, koja je karakteristična za *H. multifidus* subsp. *laxus*; izdužena mješnasta, dužine oko 0,20 mm, koja prevladava kod *H. multifidus* subsp. *multifidus*, te cjevasta koja je česta kod *H. multifidus* subsp. *intermedius*. Štapićasti trihomi javljaju se u dvije modifikacije:

Tabela 1. Diferencijalne značajke tipova trihoma roda *Helleborus*
 Tabelle 1. Differenziale Charakteristik der Trichom-Typen der Gattung *Helleborus*

	1	2	3	4
Dužina trihoma (b) Länge der Trichome	0,06—0,10 mm	0,10 mm	0,13—0,25 mm	0,25—0,60 mm
Najveća širina trihoma (a) Grösste Breite der Trichome	0,06—0,10 mm	0,04—0,05 mm	0,02—0,05 mm	0,02—0,05 mm
Omjer širine i dužine a/b · 100 Proportion der Breite und Länge	100—60	50—40	40—8	20—3
Položaj najveće širine trihoma Stellung der grössten Breite der Trichome	oko sredine um die Mitte	u gornjoj polovini in der oberen Hälfte	u gornjoj polovini in der oberen Hälfte	u donjoj polovini in der unteren Hälfte
Oblik vrha trihoma Form der Trichomspitze	zaobljen abgerundet	zaobljen abgerundet	zaobljen abgerundet	ušiljen gespitzt
Debljina stijenke trihoma Dicke der Trichomwände	3 µm	3 µm	3 µm	3 µm
Sadržaj trihoma Inhalt der Trichome	slabo vakuoliziran schwach vakuolisiert	slabo vakuoliziran schwach vakuolisiert	slabo vakuoliziran schwach vakuolisiert	jako vakuoliziran stark vakuolisiert bez sadržaja ohne Inhalt
				čekinjasti trihomi Borstenförmige Trichome
				stapičasti trihomi Stäbchenförmige Trichome
				mješnasti trihomi Schlauchförmige Trichome
				ključasti trihomi Keulenförmige Trihome

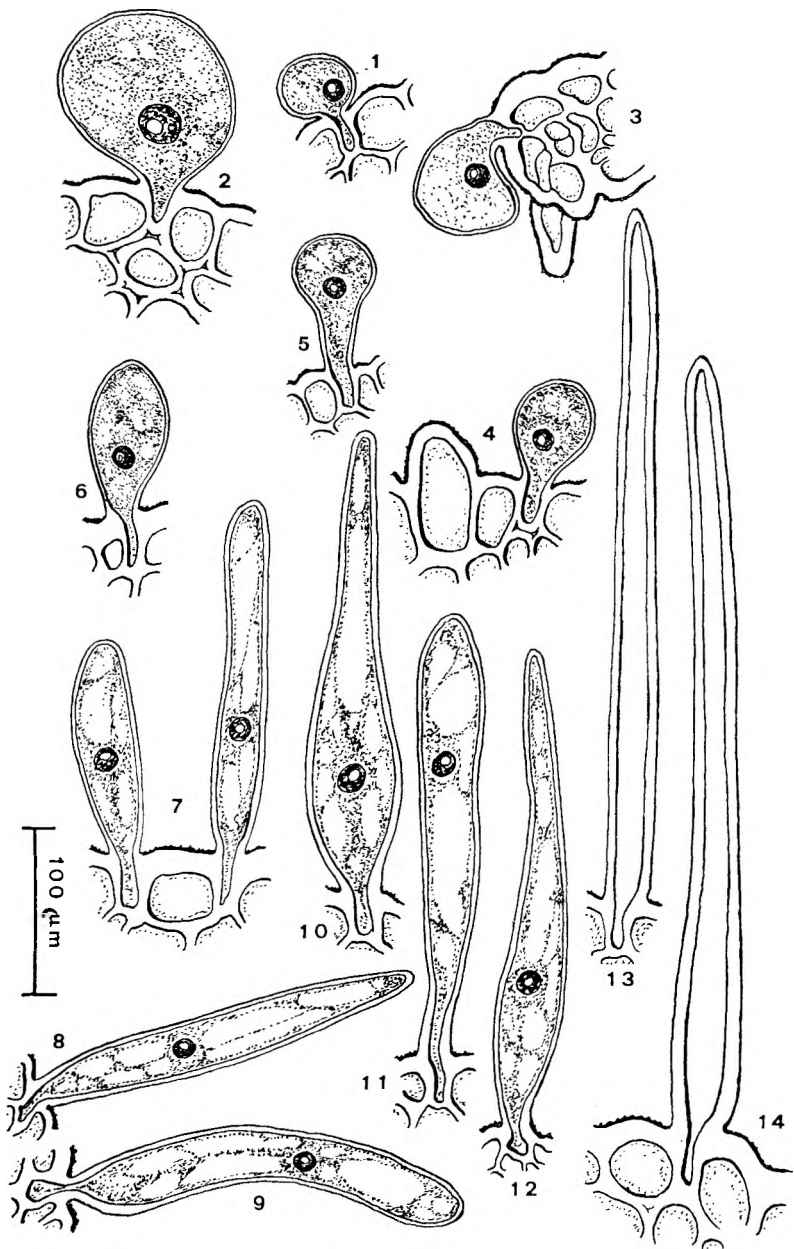
osim tipične, česta je i trbušasta modifikacija, osobito kod vrste *H. croaticus*. Ponekad se štapićasti trihomi po svom obliku i dužini približavaju čekinjastim trihomima, od kojih se ipak jasno razlikuju svojim uvijek prisutnim protoplastom, kojeg čekinjasti trihomi u diferenciranom stanju nemaju. Čekinjasti trihomi su monomorfni, a razlike u dužini su nespecifične (sl. 1 i 2).



Sl. 1. Tipovi trihoma kod roda *Helleborus*

Abb. 1. Trichomentypen der Gattung *Helleborus*

- | | |
|--------------------------------|------------------------------------|
| 1 — Mješurasti tip trihoma | 1 — Blasenförmiger Trichomtyp |
| a) kuglasti trihom | a) kugelförmige Trichome |
| b) mješurasti trihom | b) blasige Trichome |
| 2 — Kijačasti tih trihoma | 2 — Keulenförmiger Trichomtyp |
| a) tipični (kijačasti) trihom | a) typische (keulige) Trichome |
| b) kruškasti trihom | b) birnenförmige Trichome |
| c) ovalni trihom | c) ovale Trichome |
| 3 — Mješinsti tip trihoma | 3 — Schlauchförmiger Trichomtyp |
| a) kratko mješinsti trihom | a) kurzschlauchige Trichome |
| b) tipični (mješinsti) trihom | b) typische (schlauchige) Trichome |
| c) cjevasti trihom | c) röhrenförmige Trichome |
| 4 — Štapićasti tip trihoma | 4 — Stäbchenförmiger Trichomtyp |
| a) trbušasti trihom | a) bauchige Trichome |
| b) tipični (štapićasti) trihom | b) typische (stäbige) Trichome |
| 5 — Čekinjasti tip trihoma | 5 — Borstenförmiger Trichomtyp |



Sl. 2. — Abb. 2.

(Opis na str. 98 — Erläuterungen auf S. 98)

Razvoj trihoma

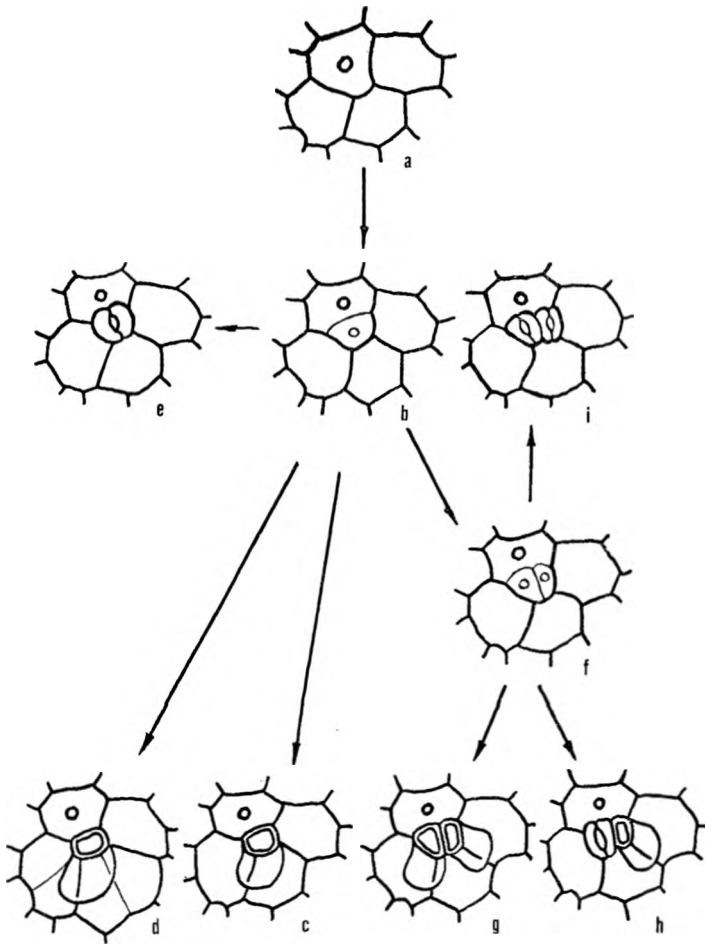
Svi spomenuti tipovi trihoma zameću se vrlo rano, istovremeno ili čak i prije stoma. U početku je razvoj gotovo jednak kao i kod stoma, tj. protodermska stanica se inekvalno podijeli pri čemu manja stanica postaje matičnom stanicom trihoma ili stome. Ako se matična stanica dvaput uzastopno podijeli, nastaju dvojni trihomi odnosno dvojne stome ili pak dvojne tvorbe trihom-stoma (sl. 3 i 5 a). Sličnu genezu trihoma i stoma kod roda *Pulsatilla* konstatirali su Z i m e r m a n n, W o e r n l e i W a r t h (1953). Raspored tzv. peritrihomskih epidermalnih stanica koje neposredno okružuju inserirani dio trihoma također je sličan rasporedu peristomalnih epidermalnih stanica koje okružuju stome, pa se može razlikovati tzv. anomocitni i aktinocitni raspored peritrihomskih stanica (sl. 3 c i d).

Sam razvoj i diferencijacija trihoma odvija se u nekoliko faza. Nakon inekvalne diobe protodermalne stanice, manja stanica se zaokruži i izboči u obliku papile tankih stijenki (sl. 3, a, b, c). Istovremeno s terminalnim rastom papiloznog izbočenja odvija se diferencijacija inseriranog dijela trihoma u vidu zadebljavanja stijenki. U toku produžnog rasta protoplast trihoma se postupno vakuolizira. Zbog povećana turgora i elastičnih tankih stijenki formira se u toj fazi razvoja karakteristično mjehurasto ili terminalno proširenje trihoma. Njima ujedno završava rast i diferencijacija mjehurasta i kijačasta tipa trihoma. Mještinasti i štapičasti tip trihoma u svom razvoju prolaze fazu kijačasta oblika, a tek prolongiranjem rasta dobivaju svoj karakteristični izduženo mještinasti, cjevasti ili štapičasti oblik. Navedeni oblici trihoma imaju i u diferenciranom stanju relativno tanke stijenke (3—5 μ m), pa kasnije često atrofiraju ili otpadaju zbog različitih, većinom mehaničkih činilaca. Poslije otkidanja ostaje inserirani ostatak bazalnog dijela trihoma poput pukotine koja se ubrzo zatvara kutikularnim čepom. Takvi kutikularni čepovi imaju katkad i oblik tzv. kutikularnih klinova (N e s t l e r 1893a : 167, M i l i č i ć 1949 : 218), od kojih se razlikuju svojom genezom. Prema K e l l e r o v o j klasifikaciji trihoma, zasnovanoj na građi i načinu otkidanja (N e t o l i t z k y 1932 : 105), gotovo bi svi oblici trihoma roda *Helleborus* pripadali prvom tipu, kojim su obuhvaćeni jednostanični

Sl. 2. Oblici trihoma na listovima nekih vrsta roda *Helleborus*:

Abb. 2. Formen der Trichomen auf den Blättern einiger *Helleborus*-Arten:

- 1 — *Helleborus dumetorum*
- 2 — *Helleborus corsicus*
- 3 — *Helleborus asperus* (— *H. purpurascens* f. *asperus*)
- 4 — *Helleborus niger*
- 5 — *Helleborus foetidus*
- 6 — *Helleborus atrorubens*
- 7 — *Helleborus multifidus*
- 8 — *Helleborus purpurascens*
- 9 — *Helleborus bocconi*
- 10 — *Helleborus croaticus*
- 11 — *Helleborus hercegovinus*
- 12 — *Helleborus serbicus*
- 13 — *Helleborus cyclophyllus*
- 14 — *Helleborus odoratus*



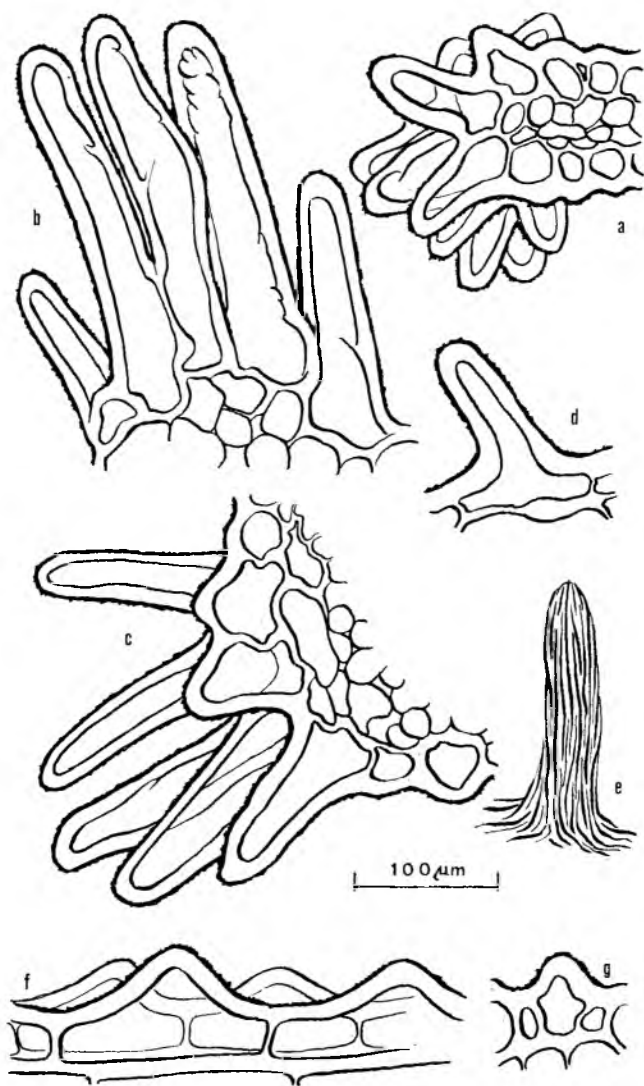
Sl. 3. — Abb. 3.

Ontogeneza trihoma i postanak nekih osobitosti

- a) Meristemoid — b) Matična stanica stome ili trihoma — c) Anomocitni trihom — d) Aktinocitni trihom — e) »Normalna« stoma — f) Dvojne matične stanice — g) Dvojni trihomi — h) Dvojna tvorevina »stoma-trihom« — i) Dvojne stome

Ontogenie der Trichome und Entstehung einiger Sonderheiten

- a) Meristemoid — b) Spaltöffnung- oder Trichommutterzelle — c) Anomozytische Trichome — d) Actinozytische Trichome — e) »Normale« Spaltöffnung — f) Zwillingmutterzelle — g) Zwillingstrichome — h) Doppelbildung »Trichom-Spaltöffnung« — i) Zwillingsspaltöffnungen

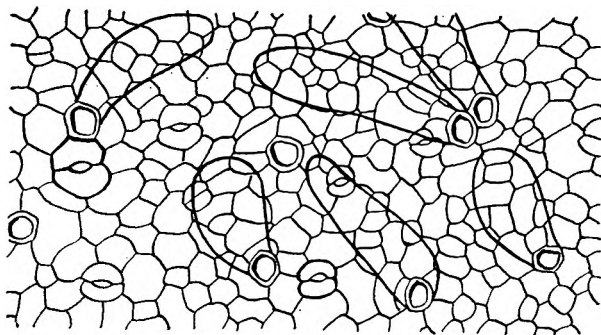


Sl. 4. — Abb. 4.

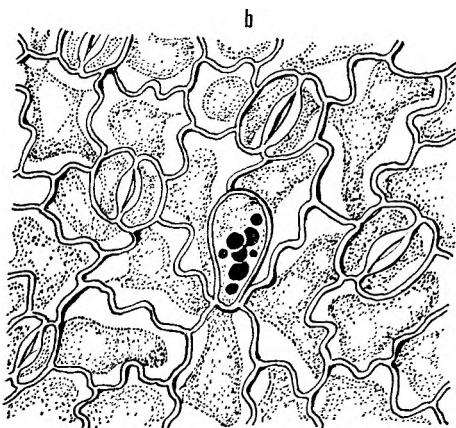
Trihomoidne i obične papile

a—e) *Helleborus asperus* (= *H. purpurascens* f. *asperus*): trihomoidne papile na rubu lisaka (a), po žilama lisaka (b, c, d), kutikularni nabori na trihomoidnim papilama (e)

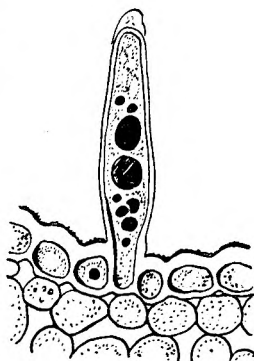
f—g) *Helleborus niger*: obične papile po žilama lisaka



a



b



c

Sl. 5. — Abb. 5.

- a) Površinski izgled epidermskih stanica na donjoj strani lista kod *Helleborus odorus*, sa dvojnim trihomima i dvojnim tvorevinama trihom-puč
- b—c) Trihomi sa kapljicama neutralnog crvenila kod *Helleborus niger* (b) i *Helleborus odorus* (c)
- a) Flächenansicht der Epidermiszellen der Blattunterseite von *Helleborus odorus*, mit Zwillingstrichomen und Doppelbildungen »Trichom-Spaltöffnung«
- b—c) Trichome mit Neutralrottropfen von *Helleborus niger* (b) und *Helleborus odorus* (c)

Trichomoide und einfache Papillen

- a—e) *Helleborus asperus* (= *H. purpurascens* f. *asperus*): trichomoide Papillen auf dem Blättchenrand (a), auf Blättchennerven (b, c, d), Kutikularleisten (Falten) auf trichomoiden Papillen (e)
- f—g) *Helleborus niger*: einfache Papillen auf Blättchennerven

trihomi koji se lome u blizini epiderme, a u epidermi ostavljaju inserirani dio ovijen kutiniziranim stijenkama.

Svojim oblikom i građom izdvajaju se čekinjasti trihomi, koji u diferenciranom stanju imaju srazmjerno debele stijenke (5—10 μm), a lumen im je prazan. Međutim, i ti čekinjasti trihomi u svom razvoju prolaze fazu kijačasta odnosno mješnasta i štapičasta oblika, tokom kojih imaju živi protoplast. U završnoj fazi diferencijacije, terminalni dio tih trihoma se sužuje uz istovremeno zadebljavanje stijenki u akro-petalnom smjeru. Po završetku diferencijacije protoplast atrofira i nestaje, a zahvaljujući svojim relativno debelim stijenkama, ti trihomi više ili manje trajno perzistiraju kao mehaničke dlake.

Trihomoidne tvorevine na listovima

Prilikom analize eksikata iz herbarske zbirke Zemaljskog muzeja u Sarajevu, primijećeno je na jednom primjerku iz Transilvanije postojanje nervature posebna oblika s vrlo hrapavim i žučkasto obojenim žilama. Navedeni primjerak ima oznaku »2545 *Helleborus purpurascens* var. *Baumgarteni*«, a sabrao ga je S i m o n k a i na gori Hegyes (Highis) iznad mjesta Rodna (Radna) na visini od 300—500 m (istočno od Arada u Rumunjskoj, područje Lipove). Prema »Flori Rumunjske II« (1953 : 425), taj bi primjerak odgovarao opisu oblika *H. purpurascens* Waldst. et Kit. f. *asperus* Simk.

Analizom tog primjerka ustanovljeno je da epikostalne stanice epiderme na donjoj strani plojke imaju naročite izraštaje koji svojim oblikom odgovaraju papilama, ali ih dužinom znatno premašuju (sl. 4 a-e). Dužina tih izraštaja iznosi 100—250 μm , a širina 30—50 μm , što odgovara prosječnim dimenzijama mješnasta tipa trihoma. Debljina stijenke iznosi 10—15 μm , što odgovara debljini vanjske stijenke proširenog inseriranog dijela te tvorevine odnosno debljini vanjske stijenke ostalih stanica epiderme, a znatno prelazi debljinu stijenke svih trihoma. Vanjska površina tih tvorevina prekrivena je tankom i uzdužno naboranom kutikulom (sl. 4e), slično kao i ostale stanice epiderme, ali se po tome bitno razlikuju od trihoma koji takvu naboranu kutikulu nikada nemaju. Očito je da te tvorevine čine naročit tip vrlo izduženih papila, koje smo označili trihomoidnim papilama. Osim na žilama, trihomoidne papile nalaze se i po rubu lisaka, gdje slično kao i na žilama formiraju i manje skupine od 2—3 papile međusobno srasle i do jedne trećine svoje dužine. Trihomoidne papile navedena oblika i građe nisu do sada opisane ni kod jedne druge vrste, odnosno forme, roda *Helleborus*. U vrsti *H. niger* postoje, doduše, papilozni izraštaji epikostalnih stanica epiderme, ali se one ne izdižu iznad površine epiderme više od 50 μm (sl. 4 f-g). Osebujnost tih trihomoidnih papila vidi se i iz podatka da su slične tvorevine do sada opisane jedino kod nekih vrsta roda *Dilwynia* iz australskog tribusa *Podalyriaceae* porodice *Papilionaceae* (H ü h n e r 1902 : 148).

Taksonomska specifičnost oblika, rasporeda i brojnosti trihoma

Između oblika trihoma, njihova rasporeda i brojnosti postoji u pojedinim vrstama ili skupinama vrsta roda *Helleborus* stalan i specifičan odnos. Kod taksona s mjehurastim trihomima trihomi se nalaze pojedinačno na rubu lisaka plojke ili u brazdi iznad većih žila odnosno

na izbočenjima žila donje strane plojke, kao što je to slučaj kod *Helleborus corsicus*, *H. dumetorum* ili kod *H. purpurascens* f. *asperus* (*H. asperus*). Taksoni s kijačastim trihomima imaju relativno mali broj tih trihoma, više-manje difuzno raspršenih po svojoj površini donje ili gornje strane plojke, kao što je to slučaj kod *Helleborus atrorubens*, *H. foetidus* i *H. niger*. Mješnasti tip trihoma nalazi se u pravilu u velikom broju lokaliziran na izbočenjima žila donje strane plojke, te u manjem broju na rubovima plojke ili u brazdi iznad većih žila, kao npr. kod *Helleborus multifidus*, *H. bocconi* i katkad kod *H. purpurascens*, kod koje su najčešće mješnasti trihomi difuzno raspršeni po donjoj strani plojke. Štapićasti i čekinjasti trihomi su redovito vrlo brojni i raspršeni po svojoj površini donje strane plojke, a u manjem broju i po rubovima i u brazdama iznad većih žila, kao što je to slučaj kod *Helleborus odoratus*, *H. serbicus* i *H. croaticus* te *H. hercegovinus* (sl. 6).

Brojnost trihoma je relativno vrlo varijabilno svojstvo, ali pokazuje određenu pravilnost. Ta pravilnost se prije svega ispoljuje u tzv. uzdužnom, lateralnom i dorziventralnom gradijentu brojnosti trihoma na svakoj plojci: redovito je veći broj trihoma u blizini osnovice plojke, zatim u blizini središnjeg rebra te na donjoj strani plojke. Izražen je također ontogenetski i ekološki gradijent brojnosti. Mladi odnosno nerazvijeni listovi imaju redovito veći broj trihoma na jedinicu površine nego stariji i razvijeniji listovi. Ta veća disperzija trihoma na starijim listovima posljedica je uglavnom njihovog razmicanja zbog rasta epidermalnih stanica, ali i zbog otkidanja stanovitog broja trihoma. Do razmicanja trihoma, a time i do njihove veće disperzije, dolazi i zbog veće zasjele ili vlažnosti staništa. Ekološki i ontogenetski uvjetovane promjene brojnosti trihoma nalaze se uvijek u okviru taksonomski specifičnog raspona variranja brojnosti, što je i eksperimentalno utvrđeno.

Taksonomska specifičnost oblika trihoma očituje se u njihovoj konstantnosti pojavljivanja kod pojedinih taksona bez obzira na promjene ekoloških uvjeta. Višegodišnjim uzgojem različitih vrsta pod jednakim uvjetima u Botaničkom vrtu »Fran Kušan« u Zagrebu, utvrđeno je da se te vrste, odnosno primjerci u kulturi, nisu bitno izmijenili u odnosu na primjerke na prirodnim staništima. Oblik, raspored i brojnost trihoma ostala je ista, odnosno u granicama variranja prirodnih populacija iz kojih su i uzeti u kulturu. Kod pojedinih taksona ustanovljeno je da osim taksonomski specifičnog i brojnošću dominantnog tipa trihoma imaju i manji broj drugih tipova trihoma smještenih najčešće u brazdi iznad većih žila. Ti malobrojni trihomi pripadaju uvijek oblicima koji u ontogenetskoj preformaciji prethode specifičnom i dominantno razvijenom tipu trihoma, pa vjerojatno predstavljaju u izvjesnom smislu nerazvijene trihome. Ta pojava ujedno upozorava i na najvjerojatniji tok filogeneze trihoma kod roda *Helleborus*. U tom smislu bi ishodišnjem tipu trihoma pripadali mjehurasti i kijačasti oblici koje nalazimo kod arhaičnih vrsta kao što su *Helleborus corsicus* i *H. foetidus*. Prisutnost tih trihoma i kod nekih drugih vrsta treba pripisati pojavi heterobattmije. Najizvedenijem tipu trihoma na sadašnjem stupnju filogenetskog razvoja i taksonomske diferencijacije roda *Helleborus*, pripadaju štapićasti i čekinjasti trihomi.

Funkcionalno značenje trihoma

Funkcionalno odnosno ekofiziološko značenje trihoma kod roda *Helleborus* vrlo je slabo poznato. Prema Nestleru (1893 b), koga kasnije citira i Čučković (1939:21), kijačasti bi trihomi imali sekrecionu funkciju jer secerniraju sluz. No u navodima tih autora nema objašnjenja funkcionalnog značenja tih trihoma. Fiziološko odnosno ekološko značenje sluznih trihoma i općenito sluznih prevlaka kod kopnenih biljaka u literaturi se različito interpretira. Prema Hungeru, kako navodi Netolitzky (1932:161, 192) sluzne dlake i prevlake služe smanjivanju trenja kod pupova koji se razvijaju ispod zemlje, a ujedno služe i kao zaštita od isušavanja. U prilog tom shvaćanju je i pojava da mladi listovi akaulnih vrsta roda *Helleborus*, u svojoj podzemnoj fazi razvoja imaju redovitu upravo dorzalnu stranu vrlo dlakavu, dakle onu stranu koja je zbog imbrikatne estivacije eksponirana prema supstratu. Kod nekih biljaka, sluzne kape na terminalnom dijelu imaju tzv. trihomske hidatode. Kijačasti, mješnasti i štapičasti trihoma kod roda *Helleborus*, sa svojim više ili manje izraženim terminalnim sluznim kapama upravo podsjećaju na takove trihomske hidatode. Međutim, činjenica da su navedeni trihomi brojniji na mladim listovima u pupu, odnosno na primjercima s aridnijih staništa, ukazuje na drugo fiziološko i ekološko značenje tih trihoma. Već je De Bary, kako navodi Haberlandt (1924:221), smatrao da kijačaste i slične dlake predstavljaju osobiti tip apsorpcijskih dlaka. Sam Haberlandt (1924:218) pak smatra da u funkcionalnom pogledu i nema oštre granice između hidatodnih i apsorpcijskih trihoma, dapače trihomske hidatode starijih listova imaju pretežno apsorpcijsku funkciju. Pretpostavili smo da je pravo značenje trihoma njihova sposobnost upijanja vode.

Za utvrđivanje apsorpcijske sposobnosti pojedinih tipova trihoma kod različitih vrsta roda *Helleborus*, koristili smo se metodom bojenja neutralnim crvenilom prema Krauseu (1935).

Fragmente plojke infiltrirali smo vodenom otopinom neutralnog crvenila u koncentraciji 1:10.000. Nakon 15 minuta infiltracije pojavilo se blago bojenje vakuola terminalnog dijela intaktnih trihoma i mjestimično epidermalnih stanica oko trihoma. Malo kasnije nastupilo je difuzno bojenje cijelog vakuoma. Nakon 1—2 sata dolazi i do kontrakcije vakuola, odnosno do kapljičasta izlučivanja boje (sl. 5 b-c). U objekata koji su nakon toga stavljeni u destiliranu vodu javilo se ponovno difuzno obojenje vakuoma, koje je nakon 4—5 sati stajanja objekta u vodi postupno nestajalo iz trihoma, a pojavilo se u peritrihomskim stanicama epiderme. U obojenim stanicama epiderme javila se, ovisno o intenzitetu obojenja, i lagana kontrakcija vakuola. Ako se istovremeno izvrši plazmoliza, uočljivo je, da se protoplast odvaja prvo od onih stijenki stanica epiderme, kojima one nisu povezane s inseriranim dijelom trihoma (sl. 5 b). To upozorava na veću funkcionalnu povezanost trihoma i peritrihomskih stanica epiderme. Između tipova trihoma postoji izrazita razlika u pogledu akumulacije neutralnog crvenila. Najintenzivnije akumuliraju boju mjehurasti i kijačasti trihomi, nešto slabije mješnasti, najslabije štapičasti, dok čekinjasti trihomi u potpuno diferenciranom stanju uopće ne akumuliraju boju, nego samo prolazno u ranijim fazama razvoja, kad još imaju živi protoplast. Prema tome se čekinjasti trihomi funkcionalno bitno razlikuju od ostalih vrsta trihoma.

Kako u svojoj ontogenezi prolaze kroz slične faze kao i ostali trihomi, može ih se smatrati najizvedenijim tipom na liniji evolucione preformacije trihoma kod roda *Helleborus*.

Na osnovi analize strukture, geneze i funkcije može se zaključiti da trihomi na listovima vrsta roda *Helleborus*, izuzev čekinjastog tipa, predstavljaju svojevrsni apsorpcioni organ nadzemnih dijelova biljke, sličan hidropotama viših vodenih biljaka. U stvari i nema principijelne razlike u građi i funkciji između hidropota submerznih vodenih biljaka i apsorpcionih organa nadzemnih dijelova kopnenih biljaka. Zbog toga smo jednostanične trihomi na listovima roda *Helleborus* (izuzev čekinjastih oblika) označili kao »trihopote«.

Diskusija i zaključci

Na osnovi anatomske analize epiderme listova 13 vrsta roda *Helleborus* rasprostranjenih u Evropi, od kojih 9 pripadaju flori Jugoslavije — ustanovljeno je 5 različitih tipova jednostaničnih trihoma: mjehurasti (bulliformes), kijačasti (clavaeformes), mješinsti (utriculiformes), štapičasti (bacilliformes) i čekinjasti (setuliformes).

Između oblika pojedinih trihoma i njihova rasporeda i brojnosti postoji stalan korelacijski odnos, koji je genetički fiksiran u toj mjeri da se ne mijenja promjenom ekoloških uvjeta, pa je ujedno taksonomski specifičan za pojedine vrste odnosno skupine vrsta.

Navedeni tipovi trihoma predstavljaju ujedno i evolucioni razvojni niz. U ontogenezi izvedenijih oblika kao što su mješinsti, štapičasti i čekinjasti javljaju se kao prolazne faze razvoja gotovo svi prethodni oblici, što se može smatrati kratkom ontogenetskom rekapitulacijom filogenetskog slijeda oblika.

Na osnovi rezultata vlastitih istraživanja navedenih u ovom radu i podataka iz literature (Schiffner 1890, Nestler 1893 b, Goffart 1901, Lacza 1959) mogu se prema obliku, rasporedu i brojnosti trihoma, evropske vrste roda *Helleborus* svrstati u pet trihomornih skupina:

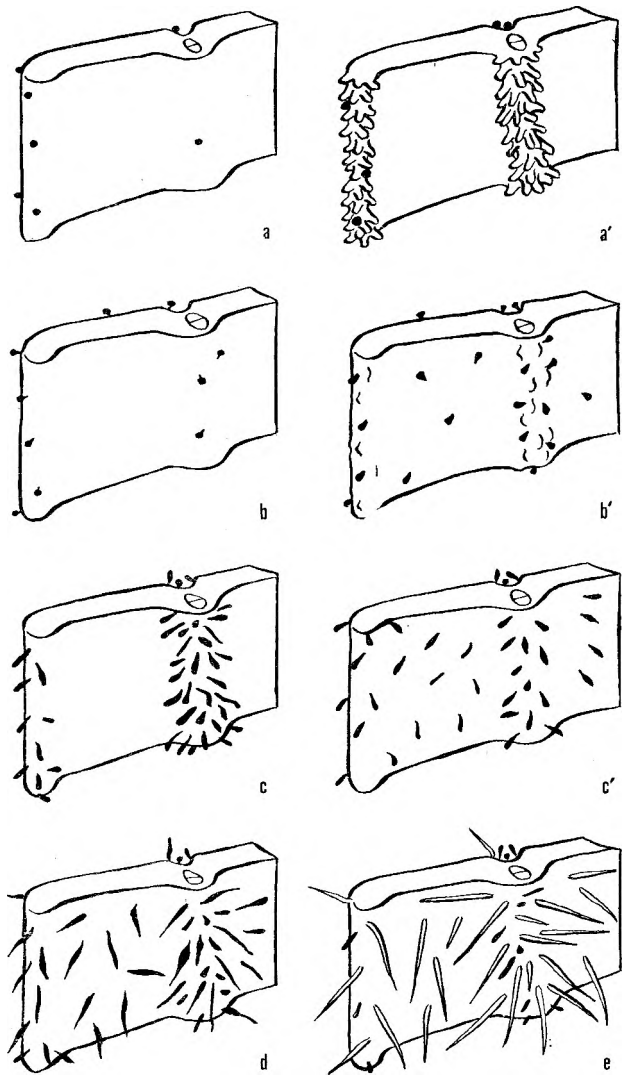
A. Skupina vrsta s pojedinačnim mjehurastim trihomima (bulitrihni tip), raspoređenim po rubu segmenata plojke i u brazdi iznad većih žila: *Helleborus corsicus*, *H. dumetorum*, *H. occidentalis*, *H. siculus* (sl. 6 a) i *H. asperus* (= *H. purpurascens* f. *asperus*) (sl. 6 a').

B. Skupina vrsta sa malobrojnim kijačastim trihomima (klavettrihni tip), koji su više ili manje difuzno raspoređeni po gornjoj ili donjoj strani segmenata plojke: *Helleborus foetidus*, *H. atrorubens* (sl. 6 b), te vrste *H. niger* i *H. viridis* (sl. 6 b').

C. Skupina vrsta s većim brojem mješinstih trihoma (utrikulotrihni tip), lokaliziranim u području nervature: *Helleborus bocconi*, *H. multifidus* (sl. 6 c) ili više-manje difuzno raspoređenim po donjoj površini segmenata plojke, npr. kod vrste *H. purpurascens* (sl. 6 c').

D. Skupina vrsta s velikim brojem štapičastih trihoma (bacilitrihni tip), difuzno raspoređenim po donjoj površini segmenata plojke i u brazdama iznad većih žila: *H. croaticus*, *H. hercegovinus* i *H. serbicus* (sl. 6 d).

E. Skupina vrsta s vrlo brojnim čekinjastim trihomima (setulitrihni tip) difuzno raspoređenim po donjoj površini segmenata odnosno u brazdama iznad žila: *Helleborus cyclophyllus* i *H. odoratus* (sl. 6 e).



Sl. 6. — Abb. 6

Oblik i raspored trihoma kod pojedinih trihomorfnih skupina vrsta (Objašnjenje u tekstu)

Form und Verteilung der Trichome einiger trichomorphen Artengruppen (Erklärung im Text)

Zanimljiv je i geografski razmještaj pojedinih tipova trihoma, odnosno trihomorfnih skupina vrsta roda *Helleborus* u Evropi. U srednjoj, zapadnoj i jugozapadnoj Evropi dominiraju bulitrihni i klavetrihni tipovi, u istočnoj i jugoistočnoj Evropi prevladavaju setulitrihni tipovi, a u južnoj Evropi utrikulotrihni i bacilitrihni tipovi. Posebno je značajno da se u Jugoslaviji sastaju i djelomično prekrivaju areali svih pet trihomorfnih skupina, što upozorava na to da se vjerojatno u Jugoslaviji nalazi jedan od središta morfološke diferencijacije i taksomske divergencije roda *Helleborus*, a to potvrđuje i inače veliki polimorfizam i varijabilitet vrsta roda *Helleborus* rasprostranjenih na području Jugoslavije.

Na listovima *Helleborus purpurascens* f. *asperus* konstatirali smo i opisali osebujne trihomoidne papile, kojih nema ni kod jedne druge vrste roda *Helleborus*. S obzirom na prisutnost tih osebujnih trihomoidnih papila i pojedinačnih okruglastih trihoma, po čemu se dosta bitno ta forma razlikuje od tipičnih oblika vrste *Helleborus purpurascens*, smatramo da bi je trebalo izdvojiti kao zasebnu vrstu, kao *Helleborus asperus*.

Za trihome okruglasta, kijačasta, mješnasta i štapičasta tipa utvrdili smo da imaju jače ili slabije izraženu sposobnost upijanja odnosno akumulacije bazičnih boja i vode. S obzirom na to da su ti trihomi brojniji na mladim listovima, odnosno na listovima vrsta sa aridnijeg područja, smatramo da je njihova osnovna funkcija apsorpcija atmosfere vlage, rose i sl., i označili smo ih trihopotama u smislu dodatnih apsorpcionih organa nadzemnih dijelova biljke. Nasuprot tome, čekinjasti trihomi, koji u filogenetskom smislu čine najizvedeniji tip trihoma kod roda *Helleborus*, i funkcionalno se razlikuju od ostalih tipova trihoma jer nemaju sposobnost upijanja i pripadaju mehaničkim tipovima trihoma.

Literatura

- Čučković, D., 1939: Prilog farmakognoškom istraživanju crnocrvenog kukurijeka (*Helleborus atrirubens* Wald. et Kit.). Tiskara Narodnih Novina, Zagreb.
- Goffart, J., 1901: Recherches sur l'anatomie des feuilles dans les Ranunculacées. Arch. de l'Inst. Bot. de l'Univ. de Liège, 3, 3—190.
- Haberlandt, G., 1924: Physiologische Pflanzenanatomie. (6 Aufl.) W. Engelmann Verl., Leipzig.
- Hühner, P., 1902: Vergleichende Untersuchungen über die Blatt- und Achsenstruktur einiger australischer *Podalyrieen*-Gattungen. Beih. bot. Centralbl., 11, 143—217.
- Krause, N. M., 1935: Beiträge zur Kenntnis der Wasseraufnahme durch oberirdische Pflanzenorgane. Österr. Bot. Z., 84, 241—270.
- Lacza, J. L., 1958: Ist *Helleborus istriacus* (Schiffn.) Borb. eine selbstständige Art? God. Biol. Inst. u Sarajevu, 11, 85—93.
- Martinis, Z., 1968: Komparativno-anatomska istraživanja prizemnih listova nekih vrsta roda *Helleborus*. (Magistr. rad) Zavod za farmaceutsku botaniku, Zagreb.
- Miličić, D., 1949: Anatomska građa epikarpa breskve i neke osobitosti u mezokarpu. Acta bot. Univ. Zagreb, 12—13, 207—230.
- Nestler, A., 1893 a: Eigenthümlichkeiten im anatomischen Bau der Laubblätter einiger Ranunculaceen. Österr. Bot. Z., 43, 166—171, 215—220.

- Nestler, A., 1893 b: Der anatomische Bau der Laubblätter der Helleboreen. N. Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Dtsch. Acad. d. Naturf., 61, 1.
- Netolitzky, F., 1932: Die Pflanzenhaare. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 1, T. 2, Bd. 4. G. Borntraeger, Berlin.
- Schiffner, V., 1890: Monographia Hellebororum. N. Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Dtsch. Acad. d. Naturf., 56, 1.
- Ulbrich, E., 1939: Die Arten der Gattung *Helleborus* (Tourn.) L. Blätter f. Staudenk., Dtsch. Gartenbau-Ges. (Berlin) 3, 1—18.
- Zimmermann, W., L. Warth und D. Woernle, 1953: Die Entwicklung von Haaren und Spaltöffnungen bei *Pulsatilla*. Ztschr. f. Bot. 41, 227.

ZUSAMMENFASSUNG

FORM UND ENTWICKLUNG DER TRICHOME UND TRICHOMOIDEN GEBILDE AUF DEN BLÄTTERN EINIGER *HELLEBORUS*-ARTEN UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE TAXONOMIE DER GATTUNG

Zlatan Martinis

(Institut für pharmazeutische Botanik der Pharmazeutisch-biochemischen Fakultät und Institut für Botanik der Universität Zagreb)

Auf Grund anatomischer Untersuchungen der Blätter von 13 in Europa verbreiteten *Helleborus*-Arten, wovon 9 Arten der Flora Jugoslawiens angehören, haben wir 5 verschiedene Typen einzeliger Trichome festgestellt: blasenförmige (bulliformes), keulenförmige (clavaeformes), schlauchförmige (utriculiformes), stäbchenförmige (bacilliformes) und borstenförmige (setuliformes) Trichome.

Zwischen den Formen, der Verteilung und der Zahl der Trichome besteht ein ständiges korelatives Verhältniss, welches genetisch fixiert ist und sich sogar bei veränderten ökologischen Verhältnissen nicht ändert; deshalb ist es taxonomisch spezifisch für einzelne Arten, beziehungsweise für einzelne Artengruppen.

Die angeführten Typen der Trichome stellen einen geraden phylogenetischen Entwicklungsweg dar. In der Ontogenese der schlauchförmigen, stäbchenförmigen und borstenförmigen Trichome melden sich als einzelne Entwicklungsphasen fast alle einfachere Trichomformen, z. B. die blasenförmigen und keulenförmigen, was man als eine kurze ontogenetische Rekapitulation ihrer Phylogenese auffassen kann.

Auf Grund der Untersuchungsergebnisse, die in dieser Arbeit angeführt sind, und der Literaturangaben (Schiffner 1890, Goffart 1901, Lacza 1959, u. a.) über die Form, Verteilung und Anzahl der Trichome, kann man die europäischen *Helleborus*-Arten in fünf trichomorphe Gruppen einteilen:

A. Artengruppe mit einzelligen, blasenförmigen Trichomen (bullitricher Typ), die sich am Rande der Blättchen und in den Furchen oberhalb grösserer Nerven befinden: *Helleborus corsicus*, *H. dumetorum*, *H. occidentalis*, *H. siculus* (Abb. 6 a) und *H. asperus* (= *H. purpurascens* f. *asperus*) (Abb. 6 a').

B. Artengruppe mit wenigen keulenförmigen Trichomen (clavaetricher Typ), die mehr oder weniger an der oberen oder unteren Blättchenepidermis zerstreut sind: *Helleborus foetidus*, *H. atrorubens* (Abb. 6 b) und *H. niger*, *H. viridis* (Abb. 6 b').

C. Artengruppe mit einer grösseren Anzahl schlauchförmiger Trichome (utriculotricher Typ), die im Bereiche der Blättchennervatur lokalisiert sind: *Helleborus bocconi*, *H. multifidus* (Abb. 6 c), oder mehr oder weniger zerstreut an der unteren Fläche des Blättchens: *Helleborus purpurascens* (Abb. 6 c').

D. Artengruppe mit grosser Anzahl stäbchenförmiger Trichome (bacillitricher Typ), die an der unteren Fläche des Blättchens zerstreut sind und in den Furchen oberhalb grösserer Nerven sich befinden: *Helleborus croaticus*, *H. hercegovinus* und *H. serbicus* (Abb. 6 d).

E. Artengruppe mit sehr grosser Zahl borstenförmiger Trichome (setulitricher Typ), die an der unteren Blättchenfläche und in den Furchen oberhalb grösserer Nerven zerstreut sind: *Helleborus odoratus* und *H. cyclophyllus* (Abb. 6 e).

Interessant ist auch die geographische Verteilung der angeführten Trichomtypen beziehungsweise der betreffenden *Helleborus*-Artengruppen. In Mittel-, West- und Südwesteuropa dominieren die bullitrichen und clavaetrichen Töpen, in Ost- und Südosteuropa die setulitrichen Typen, und in Südeuropa die utriculotrichen und bacillitrichen Typen. Besondere charakteristisch ist dass sich in Jugoslawien alle fünf trichomorphe Artengruppen zusammentreffen und mit ihrem Areal teilweise überdecken, was hinweist, dass hier der Mittelpunkt morphologischer Differenzierung und taxonomischer Divergenz der Gattung *Helleborus* ist. Dies bestätigt auch der grosse Polymorphismus der *Helleborus*-Arten die in Jugoslawien verbretet sind.

Eigenartige und sehr interessante trichomoide Papillen wurden auf der Blättchennervatur von *Helleborus purpurascens* f. *asperus* konstatiert. Infolge dieser ausserordentlichen trichomoiden Papillen und der Tatsache, dass sich *H. purpurascens* f. *asperus* nach der Form der Trichome von *H. purpurascens* unterscheidet, trennt der Verfasser Form »asperus« als besondere Art unter dem Namen *Helleborus asperus* von *H. purpurascens*.

Bei den blasen-, keulen-, schlauch- und stäbchenförmigen Trichomen Typen haben wir festgestellt, dass sie eine mehr oder weniger ausgedrückte Fähigkeit haben, das Wasser oder basischen Farben einzusaugen beziehungsweise zu akumulieren. Wenn man weiss dass diese Trichome an jungen Blättern, beziehungsweise auf Pflanzen arider Standorte wachsen, könnte man annehmen Grudfunktion die Absorption der atmosphärischen Feuchtigkeit und des Tauess ist. Diese Trichomformen bezeichnet der Verfasser als Trichopoten. Die borstenförmigen Trichomen unterscheiden sich nach der funktionellen Struktur von anderen Trichomen und stellen einen mechanischen Trichomtyp dar.

Zlatan Martinis, mr biol.
Zavod za farmaceutusku botaniku
Srotova 39
41000 Zagreb (Jugoslavija)