

# БІОЛОГІЧНІ НАУКИ

УДК 582.681.61+581.45

## ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ ВИДОВ РОДА *BEGONIA* L. (*BEGONIACEAE* C. AGARDH) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

Белаева Я.В.

Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришка  
Национальной академии наук Украины

Изучено анатомическое строение листовой пластинки восьми модельных видов *Begonia*. Выявлено связь между строением листа и особенностями биотопов, в которых растения встречаются в природе. Исследование проведено на растениях восьми видов рода *Begonia*, культивируемых в оранжереях Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины. Для исследований отбирали нормально развитые листья срединной формации; для фотографирования срезов и биометрических исследований эпидермальных клеток и клеток мезофилла использовали световой микроскоп Primo Star B 48-0071 (Carl Zeiss, Jena, Germany), оснащенный цифровым фотоаппаратом Canon Power Shot A640. Измерения проводили с использованием лицензионной программы AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Германия). Установлено, что видами, у которых преобладают мезофилльные признаки, являются *B. dichotoma* и *B. dregei*, в то время как у *B. mollicaulis* и *B. venosa* эти признаки наименее выраженные. Преобладание палисадной паренхимы характерно лишь для *B. subvillosa*, являющегося обитателем хорошо освещенных мест, тогда как для всех остальных исследованных видов характерно преобладание губчатой паренхимы. Наличие в листовой пластинке *B. venosa* гиподермы и больших клеток эпидермы, в отличие от остальных модельных видов, является адаптацией к неблагоприятным условиям, в частности к недостатку влаги в почве. В свою очередь, преобладание губчатой паренхимы в листовых пластинках исследованных видов указывает на «теневую» структуру мезофилла, что дает им возможность расти в условиях затенения нижнего яруса тропического леса. В результате проведенных исследований у видов рода *Begonia* было выявлено два типа приспособления к засушливым условиям: наличие специализированных запасующих органов стеблевого и листового происхождения, а также образование устьичных кластеров. Важную роль в уменьшении транспирации играют кутикула и трихомы.

**Ключевые слова:** *Begonia*, листок, эпидерма, гиподерма, мезофилл.

**Актуальность проблемы.** Род *Begonia* L. (*Begoniaceae* C. Agardh) насчитывает более 1600 видов, имеющих пантропическое распространение, входит в число 10 крупнейших родов цветковых растений [16]. Несмотря на то, что центром происхождения рода считают Африку, наибольшее разнообразие представителей рода характерно для Южной Америки [12, 15].

В пределах рода *Begonia* существует значительное морфологическое разнообразие, прежде всего вегетативных органов, что связано с приспособлением к широкому спектру экологических условий. Род представлен однолетними и многолетними травами, полукустарниками и лианами, мезофитами и суккулентами с видоизмененными побегами (клубнями).

У большого количества бегоний отмечено явление кластеризации устьиц, когда устьица сгруппированы и не имеют между собой эпидермальных клеток [17]. Как известно, обычно устьица у сосудистых растений разделены, по крайней мере, одной эпидермальной клеткой. Процесс формирования кластеров устьиц на сегодня мало исследован. Отмечено, что растения, которые имеют кластеры устьиц, растут в условиях повышенной инсоляции и недостаточного увлажнения [17].

**Цель работы.** Исследовать анатомическое строение листовой пластинки и микроморфологические особенности поверхности листа восьми видов рода *Begonia* и выявить их связь как с осо-

бенностями биотопов, в которых растения произрастают в природе, так и с условиями оранжерейной культуры.

**Материалы и методы.** Исследование выполнено на растениях видах рода *Begonia*: *B. cucullata* Willd., *B. dichotoma* Jacq., *B. dregei* Otto & Dietr., *B. hirtella* Link, *B. mollicaulis* Irmsch., *B. obliqua* L., *B. subvillosa* Klotzsch, *B. venosa* Skan ex Hook. f., выращенных в оранжереях Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины. Для анатомических исследований выбирали нормально развитые листья срединной формации. Материал брали из центральной части листовой пластинки.

Для изготовления поперечных срезов листа материал фиксировали в фиксаторе Навашина [7]. Срезы изготавливали безопасным лезвием и помещали в глицерин [7]. Окрасивание производили с помощью красителя Astra Blue.

Для фотографирования срезов и биометрических исследований эпидермальных клеток использовали световой микроскоп Primo Star B 48-0071 (Carl Zeiss, Jena, Германия), оснащенный цифровым фотоаппаратом Canon Power Shot A640. Измерения проводили с использованием лицензионной программы AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Германия).

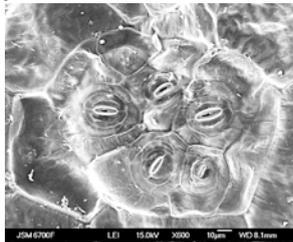
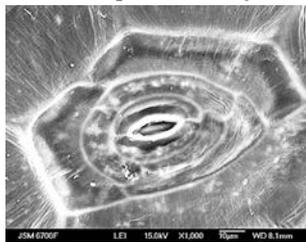
Для исследований эпидермальной поверхности методом растровой электронной микроскопии материал фиксировали в 4% растворе глутарового альдегида [7], высушивали путем проведе-

ния через растворы возрастающей концентрации трет-бутанола, а потом замораживали и высушивали в модифицированном вакуумном универсальном poste ВУ – 5М (АО «SELMИ»). Материалы напыляли углеродом, а потом медью. Образцы исследовали с помощью растровых электронных микроскопов РЕММА-102 АО «SELMИ» (Сумы, Украина) и GSM-6700F (JEOL, Япония).

Для описания эпидермальной поверхности листа применяли методику С.Ф. Захаревича (1954) [6]. При описании трихом использовали «Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист» [1]. Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью общепринятых методов с использование программы Excel 2007.

**Результаты исследования.** Область распространения семи исследованных видов ограничена Южной Америкой, в частности, лесами Бразилии, Колумбии, Венесуэлы, Перу и Карибских островов [14, 15], *B. dregei* распространен в тропической Африке [17]. В областях естественного распространения видов наблюдается сезонный дефицит влаги и существенные суточные колебания уровня влажности [8, 9].

Листья у исследованных видов – гипостоматические; листовая пластинка – дорзовентральная. Устьица у всех видов – анизотипного типа. Очертания клеток эпидермиса комбинированные, прямолинейно-округлые. Проекция площади эпидермальной клетки многоугольная, число углов от 5 до 7. Углы в смежных границах тупые.

A. *B. hirtella*B. *B. dregei*Рис. 1. SEM микрофотографии устьиц *Begonia*

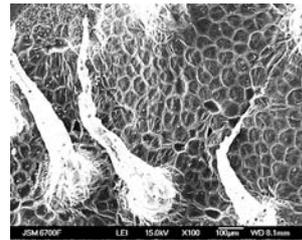
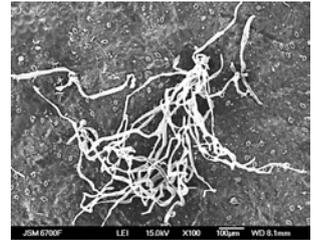
У *B. dregei* и *B. dichotoma* устьица разделены эпидермальными клетками. Изредка встречаются смежные устьичные кластеры, состоящие только из двух устьичных клеток. У *B. cucullata*, *B. hirtella*, *B. mollicaulis*, *B. obliqua*, *B. subvillosa* и *B. venosa* устьица сгруппированы в несмежные кластеры, то есть разделены побочными клетками (рис. 1).

У представителей группы стеблевых и листовых суккулентов (*B. dregei*, *B. dichotoma*, *B. venosa*) мы наблюдали крупные размеры устьиц и высокие количественные показатели плотности, устьица разделены эпидермальными клетками. Высокие количественные показатели плотности устьиц были зафиксированы у видов, у которых органы запасаения отсутствуют: *B. hirtella*, *B. cucullata* и *B. mollicaulis*, а также у стеблевых суккулентов: *B. dregei* и *B. dichotoma*.

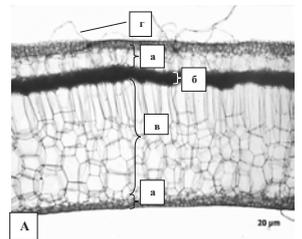
У растений видов *B. obliqua*, *B. hirtella*, *B. subvillosa* и *B. venosa* на абаксиальной и адаксиальной поверхностях расположены трихомы (рис. 2). У *B. dichotoma*, *B. dregei*, *B. mollicaulis*, *B. cucullata* трихом не обнаружено.

Трихомы у *B. venosa* простые, нитевидные, паутинистые, изогнутые в разных направлени-

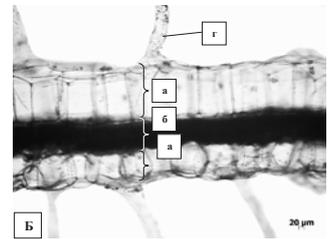
ях, перепутаны между собой и прижаты к поверхности. У *B. hirtella* трихомы сложные, членистые, конической формы. Для растений *B. obliqua* и *B. subvillosa* характерны трихомы двух типов: простые и сложные. У *B. cucullata* трихомы простые одноклеточные сосочковидные и членисто-головчатые сложные трихомы с округлой головкой. У *B. subvillosa* – простые одноклеточные сосочковидные трихомы и сложные членистые трихомы конической формы. Очевидно, трихомы у бегоний выполняют защитную функцию, предотвращая чрезмерное испарение влаги через устьица и уменьшая кутикулярную транспирацию.

A) *B. hirtella*B) *B. venosa*Рис. 2. SEM микрофотографии трихом видов рода *Begonia*

Наивысший количественный показатель толщины листовой пластинки отмечен у *B. cucullata*, *B. mollicaulis* и *B. venosa* (860-1600 мкм). Средние значения – *B. obliqua* и *B. subvillosa* (370-420 мкм), самые низкие показатели – *B. dichotoma*, *B. dregei* и *B. hirtella* (200-240 мкм).



A



B

Рис. 3. Поперечный срез листовой пластинки видов рода *Begonia*: А – *B. venosa*, Б – *B. subvillosa* (а – эпидерма; б – мезофилл; в – гиподерма; г – трихомы)

Толщина кутикулы на адаксиальной поверхности у исследованных видов больше, чем на абаксиальной, что является адаптивным приспособлением листовой пластинки бегоний к условиям освещения и уменьшения транспирации. Толстый слой кутикулы (14-20 мкм) отмечен у *B. subvillosa* и *B. venosa*, средние показатели (9-12 мкм) – у *B. cucullata*, *B. dregei*, *B. mollicaulis* и *B. obliqua*. К видам с наименьшей толщиной кутикулы (5 мкм) относятся *B. dichotoma* и *B. hirtella*.

У *B. cucullata*, *B. dichotoma*, *B. dregei*, *B. hirtella*, *B. mollicaulis*, *B. obliqua* и *B. subvillosa* эпидермис однорядный как на абаксиальной, так и на адаксиальной поверхности. Клетки адаксиального эпидермиса на срезах листьев у всех видов, за исключением *B. venosa*, имеют прямоугольные удлиненные очертания. У *B. venosa* эпидермис на адаксиальной и абаксиальной поверхностях – трехслойный и состоит из клеток с округлыми очертаниями. Для *B. venosa* характерно наличие

гиподермы, которая располагается между эпидермисом и столбчатым мезофиллом. Наличие слоя гиподермы на адаксиальной поверхности листа *B. venosa*, на долю которого приходится 52% от объема всех тканей в листе, вероятно, является приспособлением к неблагоприятным условиям, в частности, к водному дефициту.

Особенностью климатических условий природных местообитаний всех исследованных видов *Begonia* является наличие периода недостатка влаги (от 3 до 10 мес.) и коротких периодов ее накопления в почве [8, 9]. Бегонии относятся к группе растений, способных к выживанию в течение непродолжительных периодов недостаточного увлажнения. Это выживание обеспечивается наличием таких анатомических признаков, как кутикула, трихомы, специализированные запасные ткани (гиподерма и эпидермис), которые можно рассматривать в качестве структурных адаптаций к недостаточному увлажнению (табл.).

Соотношение столбчатой и губчатой паренхимы является признаком, связанным с экологическими условиями роста [5]. Мезофилл исследованных видов дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму. Доля мезофилла составляет от 9 до 60% от общей толщины листовой пластинки. Столбчатая паренхима однослойная, клетки расположены компактно. Большое количество слоев губчатого мезофилла (теневая структура мезофилла) у бегоний является свидетельством теневыносливости. Клетки губчатой паренхимы расположены компактно, межклетники отсутствуют.

Установлено, что видами, у которых преобладают мезофилльные признаки, являются *B. dichotoma* (64%) и *B. dregei* (63%), тогда как у *B. venosa* (9%) мезофилльные признаки наименее выраженные. Остальные виды занимают промежуточное положение. У семи из исследованных видов доля палисадной паренхимы низкая

(23-37%), в то время как у *B. subvillosa* наблюдается преобладание палисадной паренхимы (54%), что можно объяснить условиями произрастания этого вида: в отличие от других исследованных видов, он растет на открытых участках [3].

На основе результатов анализа анатомического строения листа относительно его способности к запасанию влаги нами было выделено три группы видов: 1) стеблевые суккуленты (*B. dichotoma* и *B. dregei*), 2) листовые суккуленты – виды с наличием гиподермы (*B. venosa*), 3) виды, которые не имеют специализированных запасных органов и тканей (*B. cucullata*, *B. hirtella*, *B. mollicaulis*, *B. obliqua* и *B. subvillosa*). Доля эпидермальной ткани у представителей третьей группы составляет от 58 до 76%, тогда как у листового суккулента (*B. venosa*) процентное соотношение запасных тканей (эпидермиса и гиподермы) составляет 67%. На основании полученных результатов можно заключить, что однослойный эпидермис выполняет функцию запасаания воды, что позволяет пережить непродолжительные периоды засухи.

**Выводы.** У видов рода *Begonia* наблюдаются два типа приспособления к засушливым условиям обитания: наличие специализированных запасных органов стеблевого и листового происхождения, а также образование устьичных кластеров. Установлено, что бегонии, у которых устьица сгруппированы в кластеры, не имеют органов запасаания стеблевого происхождения (*B. cucullata*, *B. hirtella*, *B. mollicaulis*, *B. obliqua* и *B. subvillosa*, *B. venosa*), запасая влагу в листовых пластинках, и чаще встречаются в условиях недостаточного увлажнения. Для переживания краткосрочных периодов засухи бегонии запасают влагу в тканях эпидермиса и гиподермы листка. В отличие от них, у видов с органами запасаания стеблевого происхождения (*B. dichotoma* и *B. dregei*), кластеры отсутствуют.

Таблица

Анатомо-морфологические особенности строения листовой пластинки видов рода *Begonia*

Виды	Органы запасаания	Наличие/отсутствие устьичных кластеров	Толщина листовой пластинки	Запасные ткани листа (%)	Длина устьица (мкм)	Ширина устьица (мкм)	Плотность устьиц (шт. на мм <sup>2</sup> )	Длина трихом (мкм)
<i>B. cucullata</i>	-	+	862,69±10,16	66±0,25	36,10±2,21	18,43±3,21	63±2,67	-
<i>B. dregei</i>	+	-	202,73±16,90	37±0,54	40,09±3,09	28,08±4,09	61±2,05	-
<i>B. dichotoma</i>	+	-	243,38±19,90	36±0,21	39,5±2,55	29,58±3,31	58±3,05	-
<i>B. hirtella</i>	-	+	206,88±12,60	62±0,23	27,77±2,60	19,62±4,23	68±1,27	665,01±4,50
<i>B. mollicaulis</i>	-	+	871,73±18,51	72±0,39	31,71±2,73	26,87±0,49	60±3,11	-
<i>B. obliqua</i>	-	+	372,78±11,89	69±0,24	24,90±1,25	10,43±3,29	49±3,62	232,19±2,26
<i>B. subvillosa</i>	-	+	424,78±10,51	58±0,45	26,08±2,82	23,8±0,78	47±1,12	377,18±4,12
<i>B. venosa</i>	+	+	1602,57±28,45	67±0,42	30,92±1,61	22,14±0,33	44±1,35	363,55±5,72

## Список литературы:

1. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист / А. Л. Фёдоров, М. Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 304 с.
2. Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина – М.: Высш. шк., 1962. – 418 с.
3. Белаева Я. В. Анатомічні особливості будови листової пластинки видів роду *Begonia* L. (Begoniaceae C. Agardh) / Я. В. Белаева // Інтродукція рослин. – 2015. – № 4. – С.69-76
4. Вальтер Г. Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Тропические и субтропические зоны / Г. Г. Вальтер – М.: Прогресс, 1968. – 552 с.
5. Василевская В. К. О значении анатомических коэффициентов как признака засухоустойчивости растений / В. К. Василевская // Ботан. журн. – 1938. – № 4. – С. 304–320.

6. Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа / С. Ф. Захаревич // Вестн. Ленинград. ун-та. – 1954. – № 4. – С. 65-75.
7. Карупу В. Я. Электронная микроскопия / В. Я. Карупу. – К.: Вища школа, 1984. – 208 с.
8. Климаты Африки / [Лебедев А. Н., Сорочан О. Г. и др.]; под ред. А. Н. Лебедева. – Л.: ГИМИЗ, 1967. – 487 с.
9. Климаты Южной Америки / [Лебедев А. Н., Сорочан О. Г. и др.]; под ред. А. Н. Лебедева – Л.: ГИМИЗ, 1977. – 326 с.
10. Малиновский В. И. Физиология растений / В. И. Малиновский – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. – 105 с.
11. Серебряков И. Г. Экологическая морфология высших растений / И. Г. Серебряков. – М., 1962. – 378 с.
12. Фершалова Т. Д. Биологические особенности некоторых видов рода бегония (*Begonia* L.) в оранжерейной культуре и интерьерах диссертация кандидата биол. Наук: 03.00.05 / Фершалова Татьяна Дмитриевна. – Новосибирск, 2008. – 222 с.
13. Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г. Г. Фурст. – М.: Наука, 1979. – 155 с.
14. Arends J. C. Studies in Begoniaceae: IV. Sections of *Begonia* / J. C. Arends // Agric. Univ. Wageningen Papers. – 1992. – № 9. – P. 239.
15. Doorenbos J. The Sections of *Begonia*: including descriptions, keys and species lists / J. Doorenbos, M. S. M. Josef, J. J. F. E. de Wilde // Wageningen Agric. Univ. Papers. – 1998. – Vol. 98, № 2. – P. 26-266.
16. Frodin D. G. History and concepts of big plant genera // Taxon. – 2004. – 53. – P. 753-776.
17. Gan Y. Stomatal clustering, a new marker for environmental perception and adaptation in terrestrial plants / Y. Gan, L. Zhou, Z.-J. Shen // Botanical Studies. – 2010. – 51. – P. 325-336.
18. Hoover W. S. Notes on the geography of South-East Asian *Begonia* and species diversity in montane forest / W. S. Hoover, C. Karegeannes et al. // Telopea. – 2006. – Vol. 10, № 3. – P. 749-764.
19. Kubitzki K. Flowering Plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae / K. Kubitzki – Portland: Springer, 2011. – 426 p.
20. Mclellan T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *begonia dregei* (Begoniaceae) / T. Mclellan // Amer. J. Bot. – 2005. – № 10. – P. 1616-1623.
21. Tebbit M. C. *Begonias*: cultivation, natural history, and identification / M. C. Tebbit – Portland: Timber Press, 2005. – 272 p.

#### Бєласєва Я.В.

Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка  
Національної академії наук України

### ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ЛИСТКОВОЇ ПЛАСТИНКИ ВИДІВ РОДУ *BEGONIA* L. (*BEGONIACEAE* C. AGARDH) В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ

#### Анотація

Досліджено анатомічну будову листкової пластинки восьми модельних видів *Begonia* та виявлено її зв'язок з особливостями біотопів, у яких рослини трапляються в природі. Дослідження проведено на восьми видах роду *Begonia*, які зростають в оранжереях Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. Для досліджень відбирали нормально розвинені листки серединної формації. Для фотографування зрізів та біометричних досліджень епідермальних клітин та клітин мезофілу використовували світловий мікроскоп Primo Star B 48-0071 (Carl Zeiss, Jena, Germany) оснащений цифровим фотоапаратом. Вимірювання проводили з використанням ліцензійної програми AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Німеччина). Установлено, що видами у яких переважають мезофільні ознаки, є: *B. dichotoma* та *B. dregei*, в той час як у *B. mollicaulis* та *B. venosa* ці ознаки найменш виражені. Лише у *B. subvillosa* виявлено переважання палісадної паренхіми. У всіх інших досліджених видів, установлено переважання губчастої паренхіми. Найвність у листковій пластинці *B. venosa* гіподерми та великі клітини епідерми решти модельних видів є адаптивними пристосуваннями до несприятливих умов, зокрема до нестачі вологи в ґрунті. Переважання губчастої паренхіми в листкових пластинках досліджених видів указує на «тіньову» структуру мезофілу, що дає їм змогу зростати в умовах затінення у нижньому ярусі тропічного лісу. У видів роду *Begonia* спостерігаються два типи пристосування до посушливих умов: наявність спеціалізованих органів запасання стеблового і листкового походження, а також утворення продихових кластерів. Важливу роль у зменшенні транспірації також відіграють кутикула та трихоми.

**Ключові слова:** *Begonia*, листок, епідерма, гіподерма, мезофіл.

**Bieliaieva Ya.V.**

M.M. Gryshko National Botanical Garden,  
National Academy of Sciences of Ukraine

## **STRUCTURAL FEATURES OF LEAF SURFACE OF BEGONIA L. (BEGONIACEAE C. AGARDH) SPECIES UNDER GLASSHOUSE CONDITIONS**

### **Summary**

On the basis of the results of the anatomical study and analysis of ecological and climatic conditions of natural habitats the adaptation mechanisms of Begonia species to the cultivation conditions were established. In current article anatomical the data on the structure of leaf surfaces of eight Begonia species and their connection with the peculiarities of habitats in which plants occur in nature are highlighted. The study was conducted with 8 species of genus Begonia, which were cultivated in the glasshouses of the M.M. Gryshko National Botanical Garden. Fully developed leaves of the middle formation were taken as samples. In order to make photos of epidermal and mesophyll cells sections and to carry out biometric researches light microscope Primo Star B 48-0071 (Carl Zeiss, Jena, Germany) equipped with a digital camera Canon Power Shot A640 was used. Measurements were performed using licensed programs Axio Vision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Germany). Our studies have revealed that *B. dichotoma* and *B. dregei* possess profoundly expressed mesophyllous features, while in *B. mollicaulis* and *B. venosa* these features are less expressed. In addition, only in *B. subvillosa* prevalence of spongy parenchyma was found. In all other studied species domination of spongy parenchyma was established. The presence of hypodermis in *B. venosa* leaf blade and large epidermal cells in other species studied can be considered as an adaptation to adverse conditions, in particular, to soil moisture deficiency. Prevalence of spongy parenchyma in leaf blades of studied species indicates «shadow» mesophyll structure that allows them to grow under shade conditions in the understory of tropical forests. Furthermore, due to current investigation, it was found that within genus Begonia there are two types of adaptation to arid conditions, i.e. specialized storage organs of stem and leaf origin and leaf stomata clusters. The role of cuticle and trichomes in reducing transpiration rate from the leaf surface of Begonia plants are discussed.

**Keywords:** Begonia, leaf epidermis, hypodermis, mesophyll.