

УДК 581.821:582.681.61

Структурные особенности трихом и эпидермы листьев *Begonia grandis* (Begoniaceae)

Е. В. Байкова*, Т. Д. Фершалова, А. А. Красников, Е. А. Карпова, К. С. Байков

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия.

*E-mail: elenabaikova@mail.ru

Ключевые слова: анатомия, бегония, головчатые трихомы, железистые трихомы, морфология, многорядные конические волоски, опушение, строение листа, эмергенцы, эпидерма.

Аннотация. С помощью сканирующего электронного микроскопа изучены особенности структуры и локализации трихом на листьях *Begonia grandis*, полиморфного и наиболее холодостойкого вида бегоний. Материал для исследования взят с экземпляров, выращенных в оранжереях Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). Получены новые для науки данные по структуре эпидермы, морфологии трихом и эмергенцев, особенностям их распределения на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа. Описаны форма клеток эпидермы и поверхность их наружных периклиальных стенок на разных стадиях развития листа. На листовых пластинках *B. grandis* обнаружены многоклеточные трихомы двух типов – крупные (280–750 мкм длины) многорядные конические нежелезистые и мелкие (60–90 мкм длины) головчатые железистые, а также эмергенцы (до 1000 мкм длины). Конические нежелезистые трихомы расположены на абаксиальной стороне по жилкам и на адаксиальной стороне вне зависимости от жилок; головчатые железистые – на абаксиальной стороне между жилками, на адаксиальной распределены по всей поверхности пластинки. Эмергенцы локализованы преимущественно по краю листа; в их структуре выделяется хлорофиллоносный базальный участок, включающий, наряду с клетками эпидермы, субэпидермальные ткани – мезофилл, а часто и проводящие пучки. Трихомы и эмергенцы на пластинках еще не развернувшихся листьев уже сформированы. Трихомы выполняют защитную и секреторную функции: конические нежелезистые волоски образуют густой покров листового зачатка; железистые трихомы секретируют липофильные вещества, которые выделяются наружу после разрыва стенки головки. Эмергенцы накапливают водорастворимые флавоноиды, поступающие в результате их активного транспорта из тканей листа через проводящую систему.

Structure of trichomes and epidermis of *Begonia grandis* (Begoniaceae) leaves

E. V. Baikova, T. D. Fershalova, A. A. Krasnikov, E. A. Karpova, K. S. Baikov

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

Keywords: anatomy, *Begonia*, capitate trichomes, emergences, epidermis, glandular trichomes, leaf structure, morphology, multiseriate conical hairs.

Summary. Structural features and localization of trichomes on the leaves of *Begonia grandis* were studied by means of a scanning electron microscope. The species is polymorphic and the most cold-resistant in the genus. New data on the epidermis structure, characteristics of trichomes and emergences as well as the patterns of their localization on the adaxial and abaxial sides of the leaf were obtained. The shape of the epidermal cells and the surface of their external periclinal walls at different stages of leaf development were described. Two types of multicellular hairs were found on the leaf blades: large (280–750 µm length) multiseriate conical non-glandular hairs, and small (60–90 µm length) capitate glandular ones, as well as emergences (up to 1000 µm length). Multiseriate conical hairs are located

along the veins on the abaxial side and regardless of the veins on the adaxial side. Capitulate glandular hairs are placed between the veins on the abaxial side, and all over the blade on the adaxial side. Emergences are located mainly along the leaf edges. They have the basis which includes subepidermal mesophyll cells with chloroplasts, and often vascular elements. Trichomes and emergences on the blades of unfolded leaves have already been formed. They have protective and secretory functions: conical hairs form a thick cover on the leaf primordium, and glandular trichomes secrete lipophilic substances that are released outside after rupture of the head wall. Emergences are involved in the accumulation of water-soluble flavonoids obtained as a result of active transport from leaf tissue through vascular elements.

Введение

Изучение структурных особенностей и локализации трихом актуально для решения ряда теоретических проблем и прикладных задач. Наличие трихом и их признаки часто используются для диагностики таксонов различного уровня и для разграничения близких таксонов. Велика роль трихом в процессе адаптации к абиотическим и биотическим факторам внешней среды (Levin, 1973; Johnson, 1975; Skaltsa et al., 1994; Espigares, Peco, 1995; Elle et al., 1999; Ager et al., 2003; Wang, Wagner, 2003; Wagner et al., 2004; Glas et al., 2012; Kim et al., 2012; Gregorio et al., 2015). Железистые трихомы растений являются структурной основой секреции и накопления биологически активных компонентов (Werker et al., 1985a–c; Vassilyev, Muravnik, 1988; Telepova et al., 1992; Kolalite, 1994; Kolalite, 1998; Timonin, 2007; Muravnik, 2008; Muravnik, Shavarda, 2011, 2012; Muravnik et al., 2014, 2016), которые обуславливают антимикробные свойства растений (Cowan et al., 1999; Das et al., 2010). Таксономическое, экологическое и адаптивное значение, а также основные морфологические типы трихом в пантропическом роде *Begonia* L., одном из крупнейших среди сосудистых растений (Frodin, 2004; Forrest et al., 2005), были рассмотрены нами ранее в обзорной статье (Baikova et al., 2019).

Begonia grandis Dryand. (Begoniaceae Agardh., sect. *Diploclinium* (Lindl.) DC.) известна как декоративное, лекарственное и пищевое растение, издавна культивируется в Китае (Guan et al., 2007; Li et al., 2014). Вид имеет широкий ареал и занимает особое положение в роде – единственный среди его представителей заходит в умеренную зону (Tebbitt, 2005). Область естественного распространения *B. grandis* простирается на азиатском континенте (территория Китая) с юга на север от 22°59'19'' с. ш. до 40°40'05'' с. ш. и с запада на восток от 97°27'34'' в. д. до 121°47'15'' в. д.; кроме того, вид натурализовался и широко расселился в Японии, а недавно был найден в горах Центрального Тайваня (Li et al., 2014).

Высотный диапазон местообитаний *B. grandis* варьирует от 75 до 3400 м над ур. м.; для него характерна широкая экологическая амплитуда и значительная морфологическая изменчивость (там же). В естественных условиях *B. grandis* обитает в суббореальных летнезеленых лесах, в том числе горных (Hoover et al., 2004; Gu et al., 2007), тогда как другие виды бегоний приурочены исключительно к тропическим и субтропическим ландшафтам.

Распространение на северной границе ареала рода обусловило холодостойкость растений *B. grandis* – в природных местообитаниях подземные клубни остаются живыми при понижении температуры воздуха до –20 °С (Tebbitt, 2005). Как наиболее холодоустойчивый вид бегоний, *B. grandis* был выбран нами в качестве модельного объекта исследования вторичных метаболитов в листьях в связи с проблемой адаптации тропических растений при интродукции в Западной Сибири в условиях защищенного грунта (Карпова et al., 2016; Карпова, Fershalova, 2016). С помощью гистохимических методов в клетках эпидермиса листьев и трихомах были выявлены фенольные соединения, в том числе флавоноиды, а также терпеноиды и карбонильные соединения; установлено антимикробное действие водно-спиртового экстракта и этанольного экссудата листьев на тестовые штаммы *Bacillus subtilis*, *Staphylococcus aureus* и *Candida albicans* (Карпова et al., 2019). Полученные результаты обусловили актуальность более тщательного анатомо-морфологического исследования строения трихом *B. grandis* и их участия в секреции и накоплении вторичных метаболитов. Между тем, в литературе приводятся крайне фрагментарные сведения по этому вопросу (Shui et al., 1999). Отсутствие полных и систематизированных данных по структуре трихом *B. grandis* побудило нас к выполнению данного исследования, целью которого является выявление морфологического разнообразия трихом на листьях *B. grandis*, сравнительное изучение структуры и локализации трихом различных типов в связи с их функциональными особенностями.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили образцы живых растений *B. grandis* из интродукционной коллекции закрытого грунта Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск). Образцы были взяты в июне-июле, что соответствует периоду активного роста растений этого вида. Для исследования брали по 10 листьев из разных частей побега, находящиеся в разных фазах развития: молодые, со сложенной пластинкой (4–5 мм длины); зрелые, уже развернувшиеся, но не закончившие рост (5–6 см длины); зрелые, с закончившей рост пластинкой (10–12 см длины). Фрагменты листовых пластинок, включающие краевую, центральную и промежуточную зоны, исследовали с помощью электронного и светового микроскопов.

Поверхность свежесобранных листьев просматривали с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000 (Hitachi High-Technologies Corporation, Japan) с оригинальным программным обеспечением в Центре коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН при увеличении от 50- до 2000-крат. Режим низкого вакуума, примененный в данной модели микроскопа, позволяет исследовать биологические объекты без напыления поверхности проводящим электроны слоем (Golikov et al., 2018). Максимальный размер одновременно анализируемого участка поверхности листа составил 3,5 мм в длину и 3,5 мм в ширину. Фрагменты листьев с размерами не более 10 мм в длину и 10 мм в ширину монтировались на стандартные металлические столики диаметром 20 мм с помощью двухсторонней проводящей углеродной ленты-скотча. Образцы готовились по оригинальной методике (Krasnikov et al., 2016). Свежесобранные листья для удаления избытка влаги помещались между слоями фильтровальной бумаги на 24 часа.

Продольные срезы краевых фрагментов листовых пластинок, включающих конические многорядные нежелезистые волоски и эмергенцы, исследовали на временных препаратах с помощью светового микроскопа Primo Star iLED (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Germany) со светодиодным флуоресцентным осветителем, цветной цифровой камерой AxioCamMRc 5 и про-

граммой для получения, обработки и анализа изображений AxioVision 4.8 (Carl Zeiss Microscopy GmbH). Приготовление временных препаратов осуществлялось по стандартной методике (Barykina et al., 2004): срезы обрабатывались флороглоцином и концентрированной соляной кислотой для окрашивания проводящих пучков, затем помещались в глицерин.

Остальные части растения (черешки листьев, прилистники, стебли, брактеи, доли околоцветника) исследовали под бинокулярным микроскопом Stemi DV4 при 8–32-кратном увеличении для сравнения и выявления локализации трихом различных типов.

B. grandis признается современными исследователями полиморфным видом, однако таксономический статус выделяемых в нем групп остается спорным. Китайские специалисты (Li et al., 2014) полагают, что используемые диагностические признаки не позволяют достоверно идентифицировать внутривидовые таксоны этого вида. В базе данных «The Plant List» (<http://www.theplantlist.org>) в статусе принятого в соответствии с международными требованиями ботанической номенклатуры (Accepted name) указан только *B. grandis* Dryand. (с высоким уровнем доверия к номенклатурному решению), а также *B. grandis* subsp. *sinensis* (A. DC.) Irmsch. и *B. grandis* var. *unialata* Irmsch. (с низким уровнем доверия к номенклатурному решению). Остальные внутривидовые таксоны – *B. grandis* subsp. *grandis*, *B. grandis* subsp. *evansiana* (Andrews) Irmsch. и *B. grandis* var. *simsii* Irmsch. – приводятся как синонимы *B. grandis* Dryand.

Материал для нашего исследования был получен от растений типового подвида – *B. grandis* subsp. *grandis*, название которого мы указываем как *B. grandis*, в соответствии с рекомендациями, приведенными в базе данных «The Plant List».

Результаты и их обсуждение

Адаксиальная поверхность листовой пластинки образована клетками верхней эпидермы, в очертании многоугольными, почти изодиаметрическими. У молодых листьев поверхность их наружных периклиальных стенок гладкая, мелкозернистая или мелкокладчатая (рис. 1е), у зрелых листьев – складчатая или морщинистая (рис. 2в), что, очевидно, позволило китайским исследователям охарактеризовать ее как «полосатую» (Shui et al., 1999: tab. 1). Устьица на адаксиальной поверхности листа отсутствуют,

однако, наряду с трихомами, встречаются немногочисленные розеткообразные структуры,

которые, возможно, выполняют функцию гидатод (рис. 2а, б).

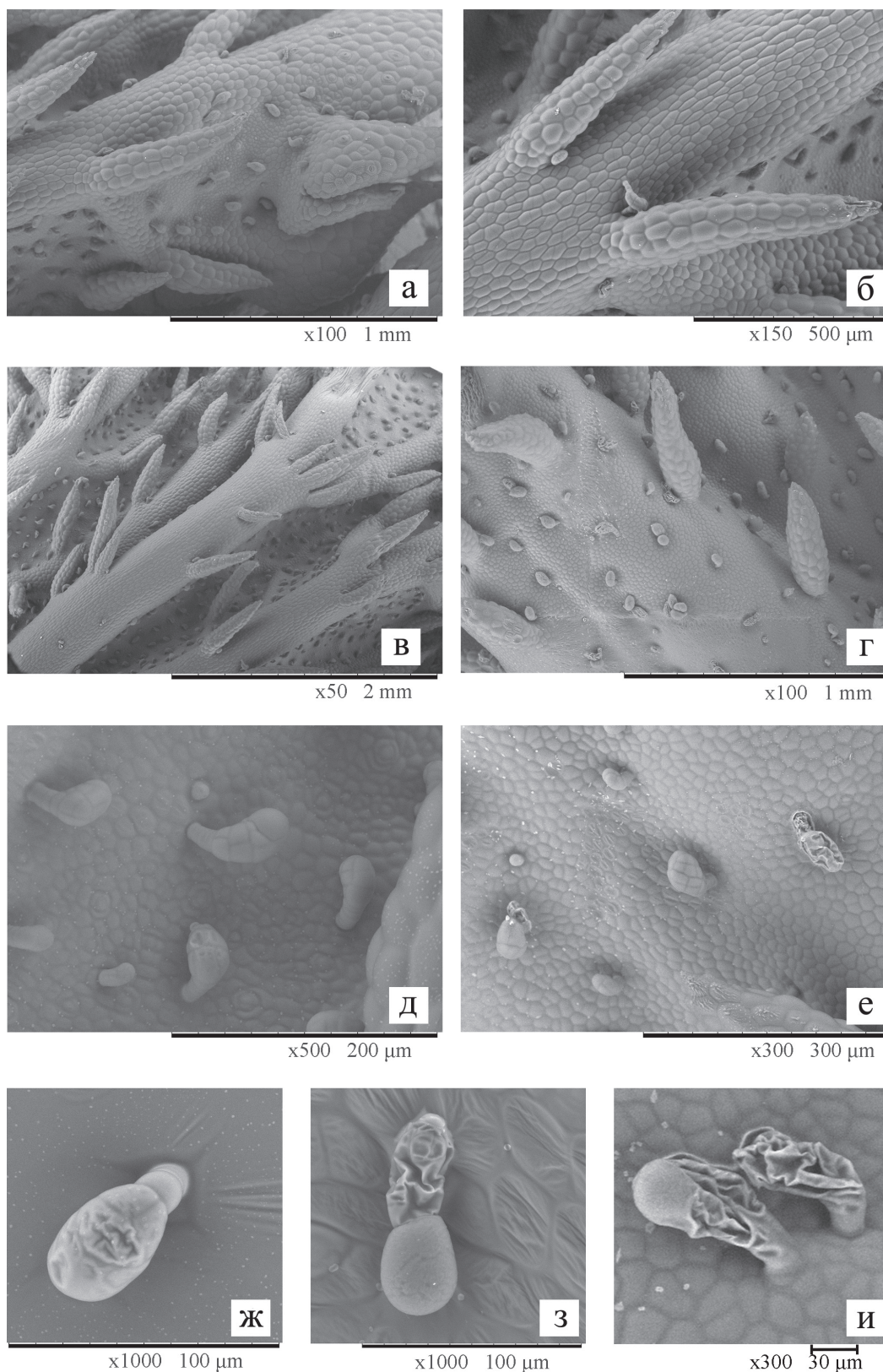


Рис. 1. Структура адаксиальной (г, е, з, и) и абаксиальной (а–в, д, ж) поверхности молодых (а–е, и) и раз-
вернувшихся (ж, з) листьев *Begonia grandis* (СЭМ): а–г – фрагменты листовой пластинки с трихомами
двух типов; д–и – фрагменты листовой пластинки с железистыми трихомами в разных фазах развития;
з, и – высвобождение секрета из головок железистых трихом.

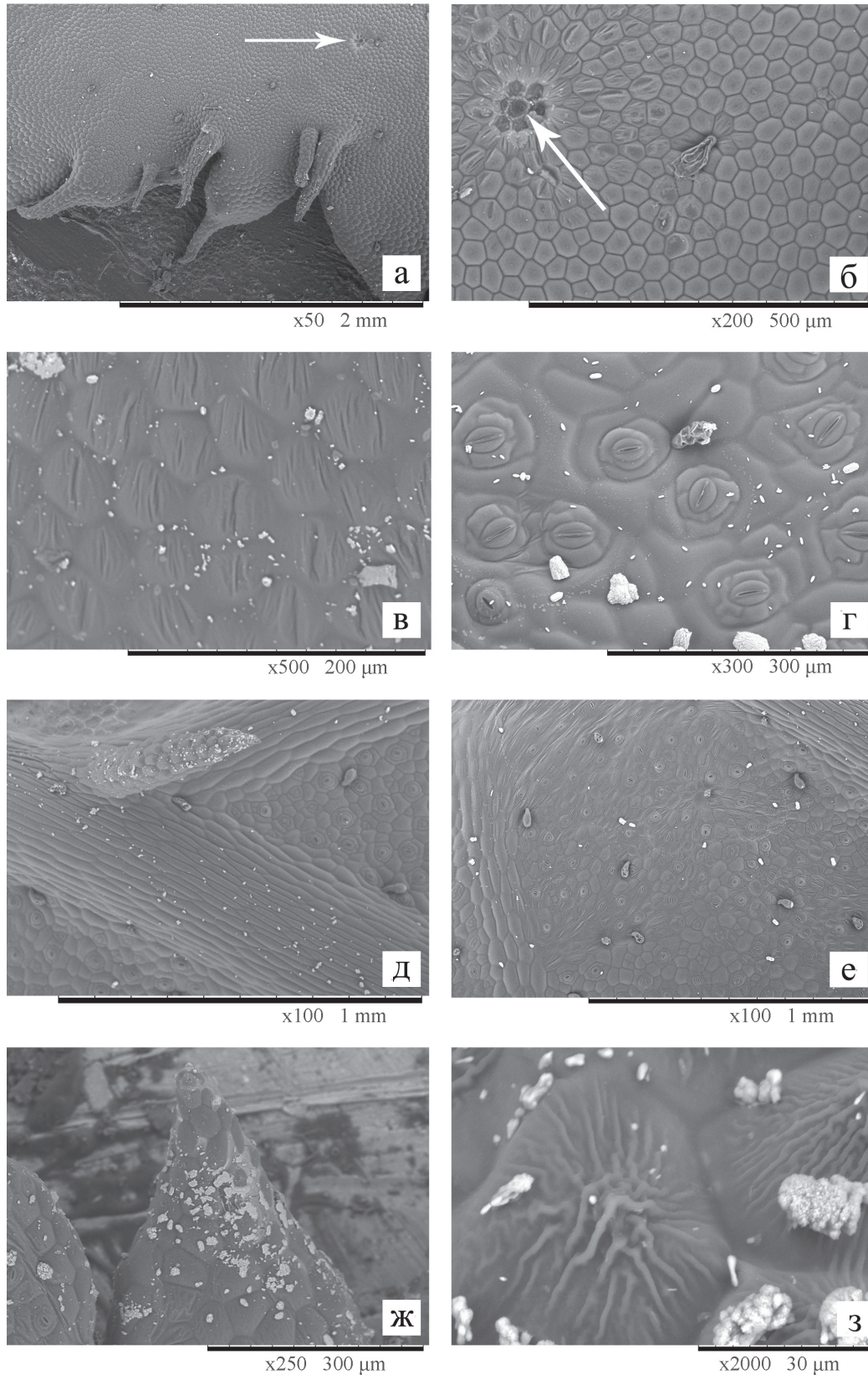


Рис. 2. Структура адаксиальной (а–в) и абаксиальной (г–з) поверхности зрелых листьев *Begonia grandis* (СЭМ): а – краевой фрагмент листовой пластинки; б – фрагмент пластинки с розеткообразной гидатодой; в – ультраструктура наружных периклиальных клеточных стенок эпидермы; г – морфология устьиц и сопровождающих клеток; д – фрагмент листовой пластинки с жилками и трихомами двух типов; е – фрагмент листовой пластинки с железистыми трихомами, функционирующими и деградировавшими; ж – фрагмент конического нежелезистого волоска; з – ультраструктура наружных периклиальных клеточных стенок конического нежелезистого волоска. Стрелками отмечены розеткообразные гидатоды.

На абаксиальной поверхности листовой пластинки *B. grandis* имеются устьица – в пространстве между жилками они многочисленны, на поверхности жилок единичны. Устьичный аппарат анизоцитного типа, в соответствии с классификацией М. А. Барановой (Baranova, 1985), подобно другим представителям рода *Begonia*, изученным нами ранее (Baikova et al., 2011). Устьичные щели определенной ориентации не имеют. Замыкающие и побочные клетки значительно мельче остальных клеток эпидермы (рис. 2г). Клетки нижней эпидермы в очертании многоугольные. У молодых листьев они изодиаметрические (рис. 1а), у зрелых листьев неоднородные: в межжилковом пространстве изодиаметрические, по жилкам сильно вытянутые вдоль продольной оси жилки (рис. 2д). Поверхность наружных периклиальных стенок основных клеток нижней эпидермы у молодых листьев мелкозернистая или почти гладкая, у зрелых листьев – складчатая.

На листьях *B. grandis* нами были обнаружены многоклеточные трихомы двух типов – крупные многорядные нежелезистые и мелкие головчатые железистые.

Трихомы 1 типа – неветвящиеся конические многорядные волоски (рис. 1б), названные китайскими авторами «конические щетинки» (Shui et al., 1999: tab. 1). Они образованы по всей длине тонкостенными клетками, лишенными хлоропластов. Их поверхность сложена многоугольными клетками, изодиаметрическими или слегка вытянутыми вдоль оси волоска, с выпуклыми наружными периклиальными стенками. На верхушке волоска клетки в дистальной части слегка выступают над его поверхностью, которую можно назвать бугорчатой, однако они не образуют явных выступов в виде «рогов» или «шипов», отмеченных в литературе для подобных трихом у других видов бегоний (Cuerrier et al., 1991; Shui et al., 1999). Кутикула клеток нежелезистых волосков на молодых листьях гладкая, на зрелых листьях – морщинистая, часто покрытая соляной коркой (рис. 2ж, з).

Трихомы 1 типа расположены на обеих сторонах листа. На абаксиальной стороне только по жилкам (рис. 1а–в, 2д); на адаксиальной стороне листа – вне зависимости от жилок (рис. 1г). Размеры волосков на абаксиальной стороне составляют 280–750 мкм длины и 125–170 мкм в диаметре (в самой широкой части трихомы), на абаксиальной стороне листа – 330–550 мкм длины и 130–160 мкм в диаметре.

Трихомы 2 типа состоят из многоклеточной однорядной нежелезистой ножки и многоклеточной железистой головки, превышающей по длине ножку и изогнутой по направлению к поверхности листа (рис. 1д). Ножка формируется в результате периклиальных делений клеток и в зрелом волоске образована 4–5 дисковидными клетками, лежащими друг над другом. Головка формируется в результате чередования антиклиальных и периклиальных делений и в полностью сформированной структуре содержит до 16–24 клеток, расположенных в виде тетрад. Длина ножки сформированной трихомы составляет 20–30 мкм, диаметр 15–18 мкм; длина головки – 40–60 мкм при диаметре 25–40 мкм.

Головчатые трихомы расположены на обеих сторонах листа: на адаксиальной стороне рассеянно по всей поверхности (рис. 1г), а на абаксиальной стороне – преимущественно в пространстве между жилками (рис. 1в), однако единичные трихомы 2 типа встречаются и по жилкам (рис. 1б, в).

После созревания волоска клетки головки разрушаются, поверхность головки при этом сморщивается (рис. 1ж). На следующем этапе содержимое головки в виде гомогенной плотной массы выдавливается наружу (рис. 1з, и). На поверхности молодых листьев головчатые волоски преимущественно образованы живыми клетками и находятся на разных этапах формирования – от двухклеточных структур до многоклеточных трихом с полностью сформированной ножкой и головкой (рис. 1е). На поверхности зрелых листьев все железистые трихомы представлены полностью сформированными структурами, значительная их доля находится уже в отмершем состоянии (рис. 2е).

Выявленные нами у *B. grandis* два структурных типа трихом характерны для представителей рода *Begonia*. Многоклеточные многорядные трихомы – наиболее обычный для бегоний тип нежелезистых волосков, которые могут присутствовать почти на всех частях растения, исключая внутреннюю поверхность сегментов околоцветника, столбики и тычинки (Sosef, 1994). Однако у исследованных нами образцов *B. grandis* такие волоски имеются только на листовых пластинках и отсутствуют на поверхности черешка, стебля, прилистников, брактеей и околоцветника (там обнаружены только трихомы 2-го типа – железистые). Многоклеточные многорядные волоски и щетинки описаны у большинства из 46 видов бегоний китайской провинции Юнь-

нань (Shui et al., 1999); межвидовые отличия в их структуре определяются формой клеток, поверхностью кутикулы, наличием выступающих верхушек клеток и утолщенного основания трихомы. Выявленные нами у *B. grandis* многоклеточные многорядные трихомы различаются преимущественно размерными характеристиками.

Кроме трихом у исследованного вида нами обнаружены эмергенцы. Внешне они похожи на конические многорядные волоски, но имеют более крупные размеры (до 1 мм длины, 200 мкм в диаметре) и расширенное основание, в котором под прозрачным слоем эпидермы расположены хлорофиллоносные клетки. Подобные образования располагаются преимущественно по краю листа, особенно часто – на верхушках зубцов (рис. 2а). При анализе продольных срезов на световом или флуоресцентном микроскопе в базальных участках эмергенцев отчетливо видны не только хлорофиллоносные клетки мезофилла, но и проводящие пучки – подходящие к ним, а часто и заходящие в основание (рис. 3). Вследствие включения тканей субэпидермального происхождения подобные структуры должны быть отнесены не к трихомам, а к эмергенцам.

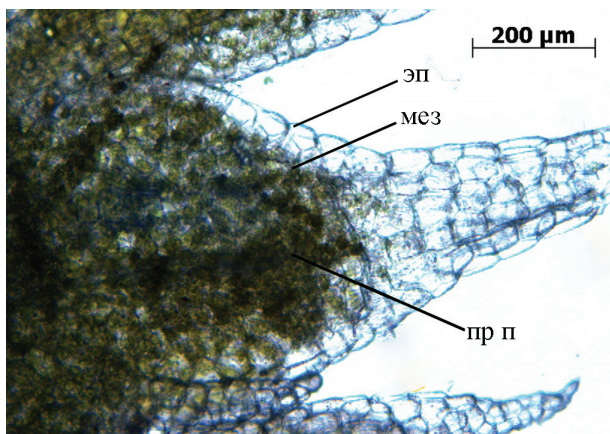


Рис. 3. Эмергенец *Begonia grandis* на продольном срезе (световая микроскопия). Условные обозначения: эп – эпидерма, мез – мезофилл, пр п – проводящий пучок.

Вопрос о наличии эмергенцев у бегоний является дискуссионным. В литературе нежелезистые многорядные волоски обозначены рядом авторов (Cuerrier et al., 1991; McLellan, Dengler, 1995; Indrakumar et al., 2013) и трихомами, и эмергенцами (Baikova et al., 2019). Очевидно, такая неточность объясняется возможным одновременным присутствием на растении структур обоих типов, а также внешним их сходством. Так, у исследованных нами образцов листовой

пластинки *B. grandis* имеются и многорядные трихомы без расширенного хлорофиллоносного основания, и эмергенцы. Однако вопрос об их разграничении требует дальнейшего исследования и может быть окончательно решен только на основе изучения генезиса этих структур.

У некоторых видов бегоний отмечено формирование кластеров, состоящих из нескольких многорядных трихом – крупной центральной и окружающих ее более мелких (McLellan, 2005; Peng et al., 2008). У исследованных нами образцов *B. grandis* конические многорядные волоски обычно одиночные. Однако очень редко встречаются кластеры, состоящие из двух многорядных трихом – крупной и более мелкой, соединенных в основании (рис. 1а). В базальной части таких объединенных структур имеется хлорофиллоносная ткань, а иногда и устьица. Поэтому терминологически корректно относить их не к трихомам, а к эмергенцам.

Железистые трихомы обычны для представителей семейства Begoniaceae; они могут быть как головчатыми, так и неголовчатыми (Wilde, 2011). Согласно A. Cuerrier et al. (1991), головчатые волоски бегоний могут быть сгруппированы в пять типов, различающихся по длине ножки и форме головки. Железистые волоски, выявленные нами у *B. grandis*, относятся к единственному типу – короткие изогнутые волоски – “le type 12, poils glandulaires courts curviformes” (Cuerrier et al., 1991: 303, 305). По мнению A. Cuerrier et al. (l. c.), такие волоски могут сформироваться в результате трансформации обычных коротких волосков с шаровидной головкой при изгибании головки в ходе развития. Однако наши наблюдения показали, что головка железистого волоска *B. grandis* на начальных этапах развития уже изгибается в сторону поверхности листа и не является шаровидной (рис. 1д, е). Таким образом, коротких волосков с шаровидной головкой – “le type 13, poils glandulaires courts a tete globulare” (Cuerrier et al., l.c.) у *B. grandis* нами не обнаружено.

M. S. M. Sosef (1994) при исследовании африканских бегоний из секций *Loasibegonia* и *Scutobegonia* выделил три типа железистых трихом. Согласно этой классификации, головчатые волоски *B. grandis* соответствуют второму типу – одиночные изогнутые железистые волоски на удлинённой ножке с вытянутой головкой, имеющие вид трости (r-образные).

Изучение морфологии трихом на разных этапах развития листа показало, что уже в листьях 0,4–0,5 мм длины многорядные нежелезистые

трихомы полностью сформированы: в дальнейшем они почти не увеличиваются в размерах и их число остается постоянным. При росте листовой пластинки такие волоски оказываются «раздвинуты», а их клетки меняют форму, вытягиваясь вдоль оси волоска. Таким образом, опушение пластинок зрелых листьев (более 5 см длины) незначительное и рассеянное. Напротив, молодые листовые пластинки (менее 0,5 мм длины), сложенные вдоль и покрытые снаружи прилистниками, имеют на поверхности густой покров из нежелезистых волосков, которые, очевидно, выполняют защитную функцию.

Железистые трихомы на молодых листьях функционально активны, что подтверждается не только их структурными особенностями, но и гистологическими тестами. Окрашивание Толуидиновым Синим и реактивом Вильсона выявило присутствие в их клетках фенольных соединений и флавоноидов; пурпурно-бурая окраска реактивом NADl показала наличие олеорезинов, красно-коричневая окраска 2,4-динитрофенилгидразином – карбонильных соединений (Kargova et al., 2019). На листьях, закончивших рост, железистые волоски деградируют: большинство из них имеет сморщенную головку, лишённую содержимого.

Результаты наших исследований (Kargova et al., 2019) показали, что эмергенцы участвуют в метаболизме. При обработке реактивом Вильсона в них, так же как и в проводящих пучках листа, была отмечена интенсивная флуоресценция флавоноидов. Это свидетельствует в пользу гипотезы о накоплении в эмергенцах водорастворимых флавоноидов в результате их активного транспорта из тканей листа через проводящую систему. Эффект дальнего переноса флавоноидов через сосудистые пучки был отмечен ранее для других растений (Petrucci et al., 2013).

Фенольные соединения в головчатых волосках, очевидно, имеют иную природу. Как неоднократно отмечалось в литературе, компоненты железистых трихом в основном липофильны (терпены, липиды, воски и агликаны флавоноидов). Они синтезируются внутри трихомы, переносятся наружу через мембранные системы клеток (Valkama et al., 2003; Oteiza et al., 2005) и выделяются непосредственно на поверхность трихомы (Tissier, 2012). Результаты микроскопии показали, что выделения головчатых волосков *B. grandis* имеют вид гомогенной плотной желеобразной массы. Вероятнее всего, она содержит ди- и тритерпеноиды (Zhang et al., 1997;

Frei et al., 1998) и представляет собой олеорезин – сложную многокомпонентную смесь преимущественно нелетучих органических компонентов (смола и смолоподобных веществ, фенольных соединений и флавоноидов). Подобные комплексы изопреноидов обнаружены у представителей различных семейств (Jarén-Galán et al., 1999; Chen, Huang, 2016; Qian et al., 2019). Изучение химического состава комплексов липофильных соединений железистых трихом листьев *B. grandis* представляет интерес для дальнейших исследований.

Два независимых пути секреции и накопления липофильных и гидрофильных соединений были показаны на разных растительных объектах (Meuerg et al., 1991; Wollenweber, 2005). Наши исследования установили эту закономерность и для *B. grandis*: железистые трихомы участвуют в синтезе и накоплении липофильных соединений, эмергенцы – в накоплении гидрофильных веществ.

Заключение

В результате исследования поверхности листовой пластинки *B. grandis* с помощью сканирующего электронного микроскопа получены новые для науки данные по структуре эпидермы, морфологии трихом и эмергенцев, особенностям их распределения на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа. Описаны форма клеток эпидермы и поверхность их наружных периклиальных стенок на разных стадиях развития листа.

На обеих сторонах листовых пластинок *B. grandis* обнаружены многоклеточные трихомы двух типов – крупные многорядные конические нежелезистые и мелкие головчатые железистые. Трихомы первого типа расположены на абаксиальной стороне по жилкам и на адаксиальной стороне вне зависимости от жилок. Трихомы второго типа – на абаксиальной стороне между жилками, на адаксиальной стороне распределены по всей поверхности.

Наряду с трихомами, в опушении листа *B. grandis* выявлены эмергенцы, расположенные преимущественно по краю листовой пластинки. В их структуре выделяется хлорофиллоносный базальный участок, включающий, наряду с клетками эпидермы, субэпидермальные ткани – мезофилл, а часто и проводящие пучки. Эмергенцы располагаются обычно одиночно, но иногда состоят из двух неравных элементов, объединен-

ных общим основанием. Вопрос о разграничении многорядных конических трихом и эмергенцев у *B. grandis* требует дальнейшего исследования и может быть окончательно решен только на основе изучения генезиса этих структур.

Трихомы на пластинках молодых, еще не развернувшихся листьев уже сформированы и функционально активны, выполняя секреторную и защитную функции. У зрелых листьев, закончивших рост, плотность многорядных волосков на единицу поверхности невелика, а большая часть головчатых волосков деградирует. Эмергенцы выполняют функцию накопления гидрофильных флавоноидов, поступающих в результате их активного транспорта из тканей листа через проводящую систему.

Выявленные признаки опушения листьев и структурные особенности трихом можно рекомендовать для диагностики и эволюционно-морфологического изучения *B. grandis* и близкородственных таксонов.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № USU 440534. Авторы благодарны А. А. Фершаловой за изготовление оригинал-макета рисунков.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Ager F. J., Ynsa M. D., Domnguez-Sol J. R., Lopez-Mart M. C., Gotor C., Romero L. C.** 2003. Nuclear microprobe analysis of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Nucl. Instr. Methods. Phys. Res. Sect. B.* 210: 401–406.
- Baikova E. V., Fershalova T. D., Karpova E. A.** 2019. Structural types of trichomes in the genus *Begonia* (Begoniaceae): literature review. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 2(34): 39–54. [In Russian] (**Байкова Е. В., Фершалова Т. Д., Карпова Е. А.** Структурные типы трихом в роде *Begonia* (Begoniaceae): обзор литературы // Растительный мир Азиатской России, 2019. № 2(34). С. 39–54). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2019-2(39-54)
- Baikova E. V., Fershalova T. D., Tsybulya N. V.** 2011. Structural peculiarities of leaf epidermis of the representatives of *Begonia* by introduction. *Vestn. IrGSCChA (Irkutsk)* 44: 15–22. [In Russian] (**Байкова Е. В., Фершалова Т. Д., Цыбуля Н. В.** Особенности строения эпидермы листа представителей рода *Begonia* при интродукции // Вестн. ИрГСХА, 2011. Вып. 44. С. 15–22).
- Baranova M. A.** 1985. Classification of morphological types of stomata. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 70(12): 1585–1595. [In Russian] (**Баранова М. А.** Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн., 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595).
- Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhalilova Kh. Kh., Ilyina G. M., Chubatova N. V.** 2004. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody [Handbook of Botanical microtechnics. Basics and methods]*. Moscow: Izdatelstvo MGU. 312 pp. [In Russian] (**Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Десятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.).
- Chen M. H., Huang T. C.** 2016. Volatile and nonvolatile constituents and antioxidant capacity of oleoresins in three Taiwan citrus varieties as determined by supercritical fluid extraction. *Molecules.* 21(12): 1735. DOI: 10.3390/molecules21121735
- Cowan M. M.** 1999. Plant products as antimicrobial agents. *Clin. Microbiol. Rev.* 12(4): 564–582. DOI: 10.1128/CMR.12.4.564
- Cuerrier A., Brouillet L., Barabe D.** 1991. Micromorphologie foliaire des Begoniaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Sect. B. Adansonia* 12(3-4): 297–335. [In French].
- Das K., Tiwari R., Shrivastava D.** 2010. Techniques for evaluation of medicinal plant products as antimicrobial agent: Current methods and future trends. *J. Med. Pl. Res.* 4(2): 104–111. DOI: 10.5897/JMPR09.030
- Elle E., van Dam N. M., Hare J. D.** 1999. Cost of glandular trichomes, a “resistance” character in *Datura wrightii* Regel (Solanaceae). *Evolution* 53(1): 22–35. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1999.tb05330.x
- Espigares T., Peco B.** 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought. *J. Ecol.* 83(1):135–142.
- Forrest L. L., Hughes M., Hollingsworth P. M.** 2005. A phylogeny of *Begonia* using nuclear ribosomal sequence data and morphological characters. *Syst. Bot.* 30(3), 671–682. DOI: 10.1600/0363644054782297
- Frei B., Heinrich M., Herrmann D., Orjala J. E., Schmitt J., Sticher O.** 1998. Phytochemical and biological investigation of *Begonia heracleifolia*. *Planta Med.* 64(4): 385–386. DOI: 10.1055/s-2006-957460
- Frodin D. G.** 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53(3): 753–776. DOI: 10.2307/4135449

- Glas J. J., Schimmel B. C. J., Alba J. M., Escobar-Bravo R., Schuurink R. C., Kant M. R.** 2012. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. *Int. J. Mol. Sci.* 13(12): 17077–17103. DOI: 10.3390/ijms131217077
- Golikov A. V., Bespyatykh A. V., Sabirov R. M.** 2018. *Rastrovyy elektronnyy mikroskop Hitachi TM-1000: ispolzovanie v biologicheskikh issledovaniyakh* [Hitachi TM-1000 scanning electron microscope: use in biological research]. Kazan: Izdatelstvo Kazanskogo Universiteta. 24 pp. [In Russian] (**Голиков А. В., Беспятых А. В., Сабиров Р. М.** Растровый электронный микроскоп Hitachi TM-1000: использование в биологических исследованиях. Казань: Изд-во Казанского университета, 2018. 24 с.).
- Gregório B. S., Costa J. A. S., Rapini A.** 2015. Three new species of *Begonia* (Begoniaceae) from Bahia, Brazil. *PhytoKeys* 44: 1–13. DOI: 10.3897/phytokeys.44.7993
- Gu C., Peng C. I., Turland N. J.** 2007. Begoniaceae. In: *Flora of China*. Vol. 13. Beijing & St. Louis. Pp. 153–207.
- Guan K. Y., Yamaguchi H., Li J. X., Li J. X., Li H. Z., Ma H.** 2007. Traditional uses of Begonias (Begoniaceae) in China. *Acta Bot. Yunnan.* 29: 58–66. [In Chinese].
- Hoover W. S., Karegeannes C., Wiradinata H., Hunter J. M.** 2004. Notes on the geography of South-East Asian *Begonia* and species diversity in montane forests. *Telopea*. 10: 749–764.
- Indrakumar I., Karpagam S., Jayaraman P.** 2013. Anatomical protocol of *Begonia dipetala* Graham for the specific identity of the plant. *Int. J. Pl. Res.* 3(3): 27–38.
- Jarén-Galán M., Nienaber U., Schwartz S. J.** 1999. Paprika (*Capsicum annuum*) oleoresin extraction with supercritical carbon dioxide. *J. Agric. Food Chem.* 47(9): 3558–3564. DOI: 10.1021/jf9900985
- Johnson H. B.** 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41(3): 233–258.
- Karpova E. A., Fershalova T. D.** 2016. Dynamics of leaf pigments content of *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* introduced in West Siberia (Novosibirsk). *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya* [Tomsk State University Journal of Biology] 1(33): 140–158. [In Russian] (**Карпова Е. А., Фершалова Т. Д.** Динамика содержания пигментов в листьях *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* при интродукции в Западной Сибири (г. Новосибирск) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология, 2016. № 1(33). С. 140–158).
- Karpova E. A., Fershalova T. D., Petruk A. A.** 2016. Flavonoids in adaptation of *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* introduced in West Siberia (Novosibirsk). *Journal of Stress Physiology & Biochemistry* 12(3): 44–56.
- Karpova E. A., Krasnikov A. A., Fershalova T. D., Baikova E. V., Petruk A. A., Yakimova Yu. L.** 2019. Phenolic compounds and antimicrobial properties of *Begonia grandis* Dryand. subsp. *grandis* leaves. *Botanica Pacifica*. 8(2): 51–61. DOI: 10.17581/bp.2019.08202
- Kim H. J., Seo E., Kim J. H., Cheong H., Kang B.-C., Choi D.** 2012. Morphological classification of trichomes associated with possible biotic stress resistance in the genus *Capsicum*. *Pl. Pathol. J.* 28(1): 107–113. DOI: 10.5423/PPJ.NT.12.2011.0245
- Kolalite M. R.** 1994. Dynamics of the ultrastructure of capitate glandular hairs. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 79(9): 34–42. [In Russian] (**Колалите М. Р.** Динамика ультраструктуры головчатых железистых волосков // Бот. журн., 1994. Т. 79, № 9. С. 34–42).
- Kolalite M. R.** 1998. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. catana* var. *citriodora*). *Nord. J. Bot.* 18(5): 589–598.
- Krasnikov A. A., Poluboyarova T. V., Shishkin S. V.** 2016. *Tsentr kolektivnogo polzovaniya mikroskopicheskogo analiza biologicheskikh obektov TsSBS SO RAN: spravochnoe posobie* [Center for collective use of microscopic analysis of biological objects of the CSBG SB RAS: reference guide]. Novosibirsk: Geo Publ. 46 pp. [In Russian] (**Красников А. А., Полубоярова Т. В., Шишкин С. В.** Центр коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН: справочное пособие. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 46 с.).
- Levin D. A.** 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48(1): 3–15.
- Li X., Tian D., Li C., Liu K., Li X., Nakata M.** 2014. The history, culture, utilization, germplasm diversity and research advances of *Begonia grandis* Dry. *Botanical Research* 3: 117–139. [In Chinese]. DOI: 10.12677/br.2014.33017
- McLellan T.** 2005. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (Begoniaceae). *Am. J. Bot.* 92(10): 1616–1623. DOI: 10.3732/ajb.92.10.1616
- McLellan T., Dengler N. G.** 1995. Pattern and form in repeated elements in the developments of simple leaves of *Begonia dregei*. *Int. J. Pl. Sci.* 156(5): 581–589.
- Meyberg M., Krohn S., Brummer B., Kristen U.** 1991. Ultrastructure and secretion of glandular trichomes of tobacco leaves. *Flora* 185: 357–363.
- Muravnik L. E.** 2008. The trichomes of pericarp in *Juglans* (Juglandaceae): scanning microscopy, fluorescent microscopy and histochemistry. *Tsitologiya* 50(7): 636–642. [In Russian] (**Муравник Л. Е.** Трихомы перикарпия у видов *Juglans* (Juglandaceae): сканирующая микроскопия, флюоресцентная микроскопия и гистохимия // Цитология, 2008. Т. 50, № 7. С. 636–642).
- Muravnik L. E., Kostina O. V., Shavarda A. L.** 2014. Development, structure and secretion compounds of stipule colleters in *Pentas lanceolata* (Rubiaceae). *S. Afr. J. Bot.* 93: 27–36. DOI: 10.1016/j.sajb.2014.03.007

- Muravnik L. E., Kostina O. V., Shavarda A. L.** 2016. Glandular trichomes of *Tussilago farfara* (Senecioneae, Asteraceae). *Planta*. 244(3): 737–752. DOI: 10.1007/s00425-016-2539-x
- Muravnik L. E., Shavarda A. L.** 2011. Pericarp peltate trichomes in *Pterocarya rhoifolia*: histochemistry, ultrastructure, and chemical composition. *Int. J. Pl. Sci.* 172(2): 159–172.
- Muravnik L. E., Shavarda A. L.** 2012. Leaf glandular trichomes in *Empetrum nigrum*: morphology, histochemistry, ultrastructure and secondary metabolites. *Nord. J. Bot.* 30(4): 470–481. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2011.01322.x
- Oteiza P. I., Erlejman A. G., Verstraeten S. V., Keen C. L., Fraga C. G.** 2005. Flavonoid-membrane interactions: a protective role of flavonoids at the membrane surface? *Clinical & Developmental Immunology* 12(1): 19–25.
- Peng C.-I., Ku S.-M., Kono Y., Chung K.-F., Liu Y.** 2008. Two new species of *Begonia* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae) from limestone areas in Guangxi, China: *B. arachnoidea* and *B. subcoriacea*. *Bot. Stud.* 49: 405–418.
- Petrussa E., Braidot E., Zancani M., Peresson C., Bertolini A., Patui S., Vianello A.** 2013. Plant flavonoids – biosynthesis, transport and involvement in stress responses. *Int. J. Molec. Sci.* 14(7): 14950–14973.
- Qian J., Liu Y., Ma C., Chao N., Chen Q., Zhang Y., Luo Y., Cai D., Wu Y.** 2019. Positive selection of squalene synthase in Cucurbitaceae plants. *Int. J. Genomics.* 9: 5913491. DOI: 10.1155/2019/5913491
- Shui Y. M., Li Q. R., Huang S. H.** 1999. Observation of leaf epidermis and its hair of *Begonia* L. from Yunnan. *Acta Bot. Yunnan.* 21(3): 309–316. [In Chinese].
- Skaltsa H., Vervokidou E., Harvala C., Karabourniotis G., Manetasi Y.** 1994. UV-B protective potential and flavonoid content of leaf hairs of *Quercus ilex*. *Phytochemistry* 37(4): 987–990. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)89514-X
- Sosef M. S. M.** 1994. *Refuge Begonias: taxonomy, phylogeny and historical biogeography of Begonia sect. Loasi-begonia and sect. Scutobegonia in relation to glacial rain forest refuges in Africa*. Wageningen: Agricultural University Wageningen Paper. 306 pp.
- Tebbutt M. C.** 2005. *Begonias: cultivation, identification, and natural history*. Portland. 272 pp.
- Telepova M. N., Budantzev A. L., Shavarda A. L.** 1992. Etude comparative de la sécrétion des terpènes par les éléments glandulaires foliaires chez différentes espèces du genre *Dracocephalum* L. (Labiatae). *Bull. Soc. bot. Fr., Lettres bot.* 139(3): 247–264. [In French]. DOI: 10.1080/01811797.1992.10824962
- Timonin A. K.** 2007. *Botanika [Botany]*. Vol. 3. Moscow: Academiya. 352 pp. [In Russian] (Тимонин А. К. Ботаника. Т. 3. М.: Академия, 2007. 352 с.).
- Tissier A.** 2012. Glandular trichomes: What comes after expressed sequence tags? *The Plant Journal* 70: 51–68.
- Valkama E., Salminen J. P., Koricheva J., Pihlaja K.** 2003. Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in Finnish birch species. *Ann. Bot.* 91(6): 643–655.
- Vassilyev A. E., Muravnik L. E.** 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., Wang E., Shepherd R. W.** 2004. New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Ann. Bot.* 93(1): 3–11. DOI: 10.1093/aob/mch011
- Wang E., Wagner G. J.** 2003. Elucidation of the functions of genes central to diterpene metabolism in tobacco trichomes using posttranscriptional gene silencing. *Planta* 216(4): 686–691.
- Werker E., Putievsky E., Ravid U.** 1985a. The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. *Ann. Bot.* 55(6): 793–801. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a086958
- Werker E., Ravid U., Putievsky E.** 1985b. Glandular hairs and their secretion in the vegetative and reproductive organs of *Salvia sclarea* and *S. dominica*. *Israel J. Bot.* 34(2–4): 239–252.
- Werker E., Ravid U., Putievsky E.** 1985c. Structure of glandular hairs and identification of main components of their secreted material in some species of the Labiatae. *Israel J. Bot.* 34(1): 31–45.
- Wollenweber E., Dorsam M., Dorr M., Roitman J. N., Valant-Vetschera K. M.** 2005. Chemodiversity of surface flavonoids in Solanaceae. *Z. Naturf.* 60c: 661–670.
- Zhang J., Chen Y., Li B., Wang M.** 1997. Studies on the chemical constituents of *Begonia evansiana* Andr. *Zhongguo Zhongyao Zazhi*. 22(5): 295–296. [In Chinese].