

АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ЛИСТКОВОЇ ПЛАСТИНКИ ВИДІВ РОДУ *BEGONIA* L. (*BEGONIACEAE* C. AGARDH)

Мета роботи — дослідити анатомічну будову листкової пластинки видів роду *Begonia* L. та виявити її зв'язок з особливостями біотопів, у яких рослини трапляються в природі.

Матеріал та методи. Дослідження проведено на 8 видах роду *Begonia*, які зростають в оранжереях Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. Відбирали нормально розвинуті листки серединної формації. Для фотографування зрізів та біометричних досліджень епідермальних клітин і клітин мезофілу використовували світловий мікроскоп, оснащений цифровим фотоапаратом. Вимірювання проводили з використанням ліцензійної програми AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Німеччина).

Результати. Встановлено, що найбільш мезофільними видами є *B. dichotoma* та *B. dregei*, найменш мезофільними — *B. mollicaulis* та *B. venosa*. Лише у *B. subvillosa* виявлено переважання палисадної паренхіми. На відміну від решти видів він зростає на відкритих місцях. У інших видів встановлено переважання губчастої паренхіми. Наявність у листковій пластинці *B. venosa* гіподерми та великі клітини епідерми решти модельних видів є адаптивними пристосуваннями до несприятливих умов, зокрема до нестачі вологи.

Висновки. Переважання губчастої паренхіми в листкових пластинках досліджених видів указує на «тіньову» структуру мезофілу, що дає їм змогу зростати в умовах затінення. До ксероморфних пристосувань видів роду *Begonia* належать видовжені великі епідермальні клітини та гіподерма. Важливу роль у зменшенні транспірації також відіграють кутикула і трихоми.

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

Рід *Begonia* L. є одним з найбільших родів суцільних рослин, до його складу входять понад 1400 видів. За даними J. Doogenbos та співавт., T.C. Ku, (1999), K. Guan та співавт., (1999), E. Golding, (2002) та M. Hughes (2006), основне розмаїття видів бегоній зосереджено в трьох центрах: бразильському (басейн р. Амазонки), південно-східноазійському (південно-східний Китай, Індонезія, о-ви Малайського архіпелагу) і центральноафриканському (вологі тропічні ліси Центральної Африки) (цит. за [11]). Для представників роду характерне морфологічне різноманіття вегетативних органів, що пов'язано з пристосуванням до зростання в широкому діапазоні екологічних умов [11].

Вперше анатомічну будову листкової пластинки *Begonia* описав C. Feller (1892), пізніше опис доповнив J. Solereder (1899). Функціональні аспекти анатомічної будови проаналізували A. Haberland (1916) та F. Seybold (1955)

(цит. за [16]). Ці дані широко застосовували у таксономічних та філогенетичних дослідженнях [16].

Мета роботи — дослідити анатомічну будову листкової пластинки восьми модельних видів роду *Begonia* та виявити її зв'язок з особливостями біотопів, у яких рослини трапляються в природі.

Матеріал та методи

Дослідження проведено на видах роду *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., які зростають в оранжереях Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. Для анатомічних досліджень обирали нормально розвинені листки серединної формації. Матеріал брали із центральної частини листкової пластинки. Для виготовлення поперечних зрізів листка матеріал фіксували у фіксаторі Навашина [6].



Рис. 1. Загальний вигляд видів роду *Begonia*: А — *B. dregei*; В — *B. dichotoma*; С — *B. venosa*

Fig. 1. Overall view of the genus *Begonia* species: А — *B. dregei*; В — *B. dichotoma*; С — *B. venosa*

Зрізи виготовляли безпечним лезом та поміщали у гліцерин [6]. Зафарбовували барвником Astra Blue.

Для фотографування зрізів та біометричних досліджень епідермальних клітин використовували світловий мікроскоп Primo Star В 48-0071 (Carl Zeiss, Jena, Німеччина), оснащений цифровим фотоапаратом Canon Power Shot А640. Вимірювання проводили з використанням ліцензійної програми AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Німеччина).

Статистичну обробку результатів здійснювали за загальноприйнятими методами з використання програми Excel 2007.

При дослідженні кліматичних умов природних місць зростання аналізували середньомісячну мінімальну та максимальну температуру, опади, вологість повітря та сумарне випаровування за кліматичними атласами [7, 8]. Дані щодо середньомісячної кількості опадів та індекс сумарної транспірації визначали за допомогою програми CLIM WAT 2.0 (Agrome-

teological Group of FAO SDRN, Rome, Italy). Отримані дані дали змогу виявити наявність або відсутність водного дефіциту.

Результати та обговорення

Область поширення семи досліджених видів обмежена Південною Америкою, зокрема лісами Бразилії, Колумбії, Венесуели, Перу та Карибськими островами (табл. 1) [17], один вид поширений у тропічній Африці [15]. В областях природного поширення видів спостерігається сезонна нестача вологи та суттєві добові коливання рівня вологості [7, 8].

За класифікацією І.Г. Серебрякова [10] *B. dichotoma* та *B. dregei* належать до групи стеблових сукулентів, *B. venosa* — до групи листкових сукулентів, *B. dregei* формує каудекс при основі стебла (рис. 1).

У затінку нижнього ярусу тропічного лісу на кам'янистих, добре структурованих ґрунтах зростають *B. cucullata*, *B. dregei*, *B. dichotoma*, *B. hirtella*, *B. mollicaulis*, *B. obliqua*. Світло по-

трапляє до нижніх ярусів тропічного лісу протягом усього року. Ярус крон тропічного лісу зазвичай не зовсім зімкнений, тому світло потрапляє до нижнього ярусу у меншій кількості через велику кількість ліан, епіфітів та дерев нижніх ярусів [2]. *B. subvillosa* поширена на відкритих, добре освітлених ділянках, *B. venosa* — на кам'янистих схилах морських узбереж (див. табл. 1) [11].

Установлено, що найтовщу листкову пластинку (1600—860 мкм) мають види *B. cucullata*, *B. mollicaulis* та *B. venosa*, середні зрачення — *B. obliqua* та *B. subvillosa* (420—370 мкм), найменші показники — *B. dichotoma*, *B. dregei* і *B. hirtella* (240—200 мкм).

Товщина кутикули на адаксіальному боці у дослідних видів більша, ніж на абаксіальному, що є адаптивним пристосуванням листкової пластинки бегоній до умов освітлення та зменшення інтенсивності транспірації. Найтовщий шар кутикули (20—14 мкм) мають види *B. subvillosa*, *B. venosa*, середні показники (12—9 мкм) — *B. cucullata*, *B. dregei*, *B. mollicaulis* та *B. obliqua*. До групи з найменшою товщиною кутикули (5 мкм) належать *B. dichotoma* та *B. hirtella* (табл. 2).

У *B. cucullata*, *B. dichotoma*, *B. hirtella*, *B. subvillosa*, *B. venosa* листкова пластинка вкрита три-

хомами, які виконують захисну функцію та запобігають випаровуванню вологи. Найдовші трихоми (660 — 360 мкм) виявлено у *B. hirtella*, *B. subvillosa*, *B. venosa*, тоді як у *B. obliqua* та *B. dichotoma* їх розмір становив від 180 до 230 мкм. У видів *B. dregei*, *B. mollicaulis*, *B. cucullata* трихоми відсутні, адаксіальна та абаксіальна поверхня вкрита восковим нальотом.

У *B. cucullata*, *B. dichotoma*, *B. dregei*, *B. hirtella*, *B. mollicaulis*, *B. obliqua* та *B. subvillosa* епідерма однорядна як на абаксіальній, так і на адаксіальній поверхні. Розташування епідермальних клітин подібне до стовпчастої паренхіми геліофітів (рис. 2). У такий спосіб забезпечується зменшення кутикулярної транспірації, адже на адаксіальній поверхні продихи у досліджених видів бегоній відсутні. Клітини адаксіальної епідерми на зрізах листків в усіх видів, за винятком *B. venosa*, мають прямокутні видовжені обриси. У *B. venosa* епідерма на адаксіальній та абаксіальній поверхнях — тришарова і складається з клітин з округлими обриси. Z.J. Guan та співавт. (2011) при дослідженні видів родів *Paphiopedilum* Pfitzer та *Cypripedium* L. (*Orchidaceae* Juss.) установили, що епідерма тропічних рослин може виконувати водозапасаючу функцію [16].

Таблиця 1. Ареали досліджених видів роду *Begonia*
Table 1. Areas of studied species of the genus *Begonia*

Вид	Ареал	Екологічна приуроченість [11]
<i>B. cucullata</i>	Бразилія, Аргентина, Парагвай, Перу, Флорида, Мексика	Тропічні ліси (узбережжя), узбіччя доріг (петрофіт)
<i>B. dichotoma</i> <i>B. dregei</i>	Венесуела, Колумбія, Бразилія Східне узбережжя Пд. Африки, Пд.-Сх. Африка: ПАР, Намібія, Мозамбік	Тропічний ліс (нижній ярус) (петрофіт) Кам'янисті схили (насипи), береги річок та водоспадів, нижній ярус тропічного лісу (петрофіт)
<i>B. hirtella</i>	Гаваї, Бразилія, Перу	Узбіччя доріг, нижній ярус тропічного лісу (петрофіт, епіфіт)
<i>B. mollicaulis</i> <i>B. obliqua</i>	Бразилія (р. Парана) Карибські о-ви, (о. Сент-Люсія, Гренада, Мартиніка)	Нижній ярус тропічного лісу (узбережжя) (петрофіт) Нижній ярус тропічного лісу, гірські розщелини, узбіччя доріг (геофіт, петрофіт)
<i>B. subvillosa</i> <i>B. venosa</i>	Аргентина, Болівія, Бразилія Бразилія	Нижній ярус тропічного лісу (відкриті ділянки) Морське узбережжя, гірські райони (кам'янисті схили) (петрофіт)

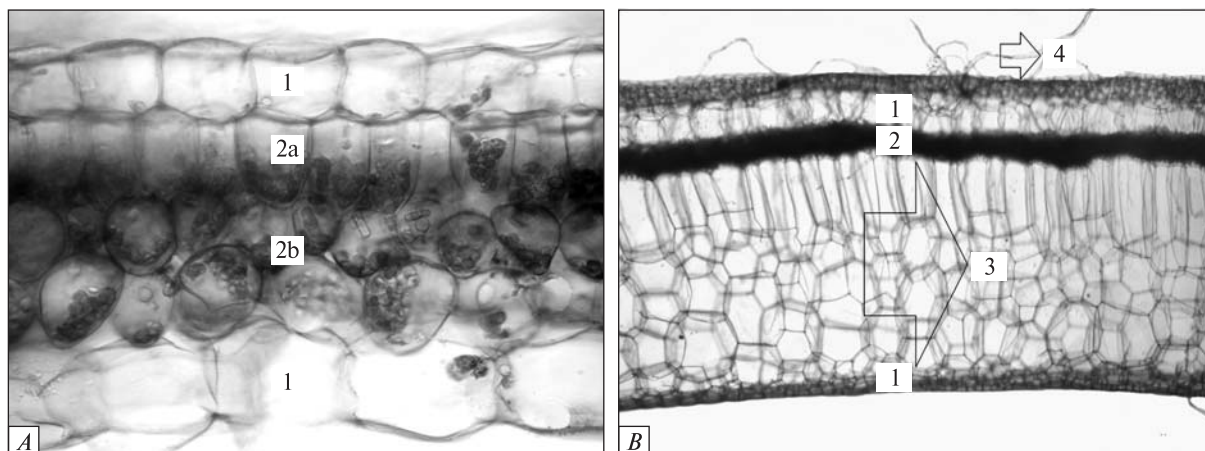


Рис. 2. Поперечний зріз листкової пластинки видів роду *Begonia*:

A — *B. dregei*, *B* — *B. venosa*; 1 — епідерма; 2 — мезофіл; 2a — стовпчастий мезофіл; 2b — губчастий мезофіл; 3 — гіподерма; 4 — трихоми

Fig. 1. Cross section of leaf blade of the genus *Begonia* species:

A — *B. dregei*, *B* — *B. venosa*; 1 — epidermis; 2 — mesophyll; 2a — palisade mesophyll; 2b — spongy mesophyll; 3 — hypoderm; 4 — trichomes

Співвідношення стовпчастої та губчастої паренхіми є видовою ознакою, пов'язаною з екологічними умовами зростання [4]. У ксерофітних видів палісадна паренхіма за об'ємом на 30—40 % може перевищувати губчасту. У тіньовитривалих рослин губчаста паренхіма переважає за об'ємом палісадну або остання зовсім відсутня. У мезофітних видів в умовах високого рівня освітлення палісадна паренхіма переважає за об'ємом губчасту на 10—20 %, а в затінених місцях об'єм губчастої тканини збігається з об'ємом палісадної або на 10—20 % перевищує його (цит. за [4]). Збільшення ступеня диференціювання мезофілу листка супроводжується не лише якісними, а й кількісними змінами структурних елементів асиміляційного апарату: збільшується кількість клітин і хлоропластів на одиницю площі, площа внутрішньолистової асиміляційної поверхні. Наявність у рослин мезофілу гомогенного типу свідчить про високий ступінь адаптації до умов затінення (цит. за [4]).

У тіньовитривалих видів спостерігається ущільнення асиміляційної тканини за рахунок зменшення кількості шарів стовпчастого мезофілу. Вважається, що такий тип асиміляцій-

ної тканини є перехідним між диференційованим та недиференційованим мезофілом [5].

Листкова пластинка модельних видів — дорзовентральна. Мезофіл диференційований на стовпчасту та губчасту паренхіму. Частка мезофілу становить від 60 до 9 % від загальної товщини листкової пластинки (табл. 3). Стовпчаста паренхіма одношарова, клітини розташовані компактно (див. рис. 2, *A*). Велика кількість шарів губчастого мезофілу (тіньова структура мезофілу) у бегоній є свідченням тіньовитривалості. Клітини губчастої паренхіми розташовані компактно, міжклітинники відсутні. Найбільшу кількість шарів (3—5) губчастого мезофілу мають *B. cucullata* та *B. dichotoma*. У *B. dregei* та *B. subvillosa* губчастий мезофіл складається з 1-2 шарів (див. табл. 3). Найбільш яскраво виражені ксероморфні ознаки зафіксовано у *B. cucullata*, *B. obliqua*, *B. subvillosa* та *B. venosa*.

Для *B. venosa* характерна наявність гіподерми (див. рис. 2, *B*), яка розташовується між 3-рядною епідермою та стовпчастим мезофілом і складається з чотирьох шарів. Клітини перших трьох шарів на зрізі мають округлі обриси, тоді як четвертий шар утворений клітинами з прямокутними обриси. Наявність

Таблиця 2. Анагомічні показники листка видів роду *Begonia* в умовах захищеного ґрунту, мкм
Table 2. Anatomical leaf indices of the genus *Begonia* species under glasshouse conditions, mkm

Показник	Вид									
	<i>B. cucullata</i>	<i>B. dichotoma</i>	<i>B. dregei</i>	<i>B. hirtella</i>	<i>B. mollitcaulis</i>	<i>B. obliqua</i>	<i>B. subvillosa</i>	<i>B. venosa</i>		
Товщина листка	862,69 ± 20,16	243,38 ± 29,90	202,73 ± 36,90	206,88 ± 29,60	871,73 ± 18,51	372,78 ± 11,89	424,78 ± 60,51	1602,57 ± 102,45		
Товщина верхньої кутикули	9,32 ± 1,67	5,16 ± 1,30	8,32 ± 2,17	5,76 ± 1,57	11,45 ± 4,03	12,51 ± 3,09	14,48 ± 23,05	21,26 ± 4,07		
Товщина нижньої кутикули	4,26 ± 1,03	4,16 ± 1,23	7,32 ± 1,56	3,84 ± 1,02	6,59 ± 1,15	6,47 ± 1,08	12,51 ± 5,05	18,82 ± 5,75		
Довжина трихоми	232,19 ± 12,26	182,42 ± 14,29	—	665,01 ± 69,50	—	—	377,18 ± 24,12	363,55 ± 15,72		
Товщина адаксальної епідерми	358,48 ± 22,72	58,84 ± 15,57	42,94 ± 14,26	66,07 ± 23,90	332,74 ± 52,88	176,61 ± 15,57	182,56 ± 11,81	986,00 ± 36,51		
Товщина абаксальної епідерми	211,77 ± 31,05	30,06 ± 8,17	33,57 ± 8,75	61,83 ± 28,05	178,22 ± 47,58	109,03 ± 15,12	122,69 ± 15,62	161,06 ± 6,97		
Товщина гіподерми	—	—	—	—	—	—	—	911,16 ± 9,08		
Товщина мезофілу	124,40 ± 12,03	147,02 ± 19,45	101,04 ± 12,71	61,54 ± 18,26	147,52 ± 47,27	109,03 ± 9,86	108,71 ± 13,74	153,22 ± 13,07		
Товщина стовпчастої паренхіми	50,58 ± 9,05	35,10 ± 10,21	38,59 ± 7,29	24,76 ± 11,17	36,90 ± 6,96	40,62 ± 3,27	60,17 ± 12,99	38,71 ± 12,22		
Товщина губчастої паренхіми	73,82 ± 11,71	112,01 ± 13,24	62,45 ± 12,01	36,78 ± 7,05	110,62 ± 16,95	68,41 ± 11,26	48,54 ± 16,03	114,51 ± 14,16		

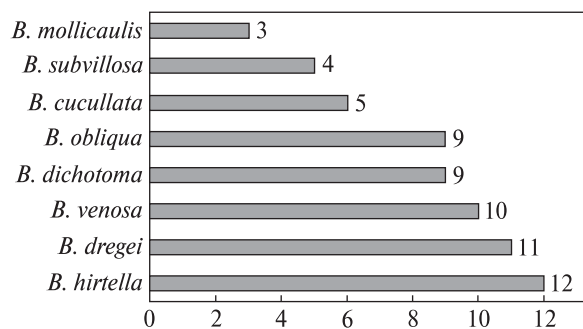


Рис. 3. Кількість місяців з водним дефіцитом на рік у природних місцезростаннях видів роду *Begonia*

Fig. 3. Number of months with negative moisture budget within a year in natural habitat of the genus *Begonia* species

шару гіподерми на адаксіальній поверхні листка *B. venosa*, на частку якого припадає 52 % від об'єму всіх тканин у листку (див. табл. 3), імовірно, є пристосуванням до несприятливих умов, зокрема до водного дефіциту.

Особливістю кліматичних умов природних місцезростань усіх видів є наявність періоду нестачі вологи (від'ємного водного балансу), тривалість якого становить від 3 до 12 міс, та невеликих періодів накопичення вологи (рис. 3) [7, 8]. Отже, бегонії належать до групи рослин, яким притаманні періодичні нетривалі періоди недостатнього зволоження, а такі анатомічні пристосування, як кутикула, трихоми, спеціалізовані запасуючі тканини (гіподерма

та епідерма), забезпечують переживання несприятливих умов під час періоду недостатнього зволоження.

Установлено, що найбільш мезофільними є *B. dichotoma* (частка шару мезофілу від загальної товщини листової пластинки — 64 %) та *B. dregei* (63 %), найменш мезофільним — *B. venosa* (9 %). Решта видів займають проміжне положення. У семи з досліджених видів частка палисадної паренхіми є низькою (див. табл. 3). Лише у *B. subvillosa* спостерігається переважання палисадної паренхіми над губчастою (54 %), що, ймовірно, можна пояснити тим, що на відміну від інших досліджених видів він зростає на відкритих ділянках.

За результатами аналізу анатомічної будови листка щодо його здатності до запасання вологи виділено три групи видів: 1) стеблові сукуленти (*B. dichotoma* та *B. dregei*); 2) листові сукуленти — види з наявністю спеціалізованої запасуючої тканини — гіподерми (*B. venosa*); 3) види, які не мають спеціалізованих запасуючих органів і тканин (*B. cucullata*, *B. hirtella*, *B. mollicaulis*, *B. obliqua*, *B. subvillosa*). Частка епідермальної тканини у представників 3-ї групи (види без органів накопичення вологи) становить від 58 до 76 %, тоді як у листового сукулента (*B. venosa*) частка запасуючих тканин (епідерми та гіподерми) — 67 %. На підставі отриманих результатів можна зробити припу-

Таблиця 3. Кількісно-анатомічна характеристика листових пластинок видів роду *Begonia*

Table 3. Quantitative and anatomical characteristics of the genus *Begonia* species

Вид	Мезофіл, %	Епідерма, %	Палисадна паренхіма, % від мезофілу	Кількість шарів палисадної паренхіми	Губчаста паренхіма, % від мезофілу	Кількість шарів губчастої паренхіми	Верхня епідерма, %	Нижня епідерма, %	Гіподерма, %
<i>B. cucullata</i>	34	66	23	1	77	4-5	42	24	—
<i>B. dichotoma</i>	64	36	24	1	76	3-4	24	12	—
<i>B. dregei</i>	63	37	38	1	62	2	21	16	—
<i>B. hirtella</i>	38	62	36	1	64	3	32	30	—
<i>B. mollicaulis</i>	42	58	25	1	75	3	38	20	—
<i>B. obliqua</i>	29	70	37	1	63	3	47	29	—
<i>B. subvillosa</i>	28	72	54	1	46	2	43	29	—
<i>B. venosa</i>	9	15	25	1	75	3	18	10	52

щення, що епідермальна тканина виконує функцію запасання води, що дає змогу пережити нетривалі періоди посухи.

Висновки

За результатами дослідження анатомічної будови та аналізу еколого-кліматичних особливостей умов природних місцезростань восьми модельних видів роду *Begonia* встановлено структурні особливості адаптації видів до умов довкілля.

На підставі аналізу анатомічної будови листка щодо його здатності до запасання води виділено три групи видів: стеблові і листові сукуленти та види, які не мають органів запасання води.

У досліджених видів виявлено переважання губчастої паренхіми над стовпчастою, що свідчить про «тіньову» структуру мезофілу листка бегоній та є відображенням пристосування видів роду до зростання в нижніх ярусах тропічного лісу.

У модельних видів спостерігаються два типи пристосування до зменшення інтенсивності випаровування: наявність трихом на адаксіальній та абаксіальній листових поверхнях та воскової кутикули.

Вивчення еколого-кліматичних умов місцезростань та анатомічної будови листової пластинки дає змогу уточнити екологічну характеристику рослинного організму.

1. Барыкина Р.П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина. — М. : Высш. шк., 1962. — 418 с.
2. Вальтер Г.Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Тропические и субтропические зоны / Г.Г. Вальтер. — М. : Прогресс, 1968. — 552 с.
3. Василевская В.К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии / В.К. Василевская // Проблемы ботаники. — М., Л. : Высш. шк., 1950. — № 1. — С. 264—282.
4. Василевская В.К. О значении анатомических коэффициентов как признака засухоустойчивости растений / В.К. Василевская // Ботан. журн. — 1938. — Т. 64, № 4. — С. 304—320.
5. Венжик Ю.В. Структурные особенности мезофила листа *Festuca pratensis* (*Poaceae*) / Ю.В. Венжик, Т.С. Николаевская // Ботан. журн. — 2001. — Т. 53, № 10. — С. 52—55.
6. Каруну В.Я. Электронная микроскопия / В.Я. Каруну. — К. : Вища шк., 1984. — 208 с.
7. Климаты Африки / Под ред. А.Н. Лебедева. — Л. : ГИМИЗ, 1967. — 487 с.
8. Климаты Южной Америки / Под ред. А.Н. Лебедева. — Л. : ГИМИЗ, 1977. — 326 с.
9. Малиновский В.И. Физиология растений / В.И. Малиновский. — Владивосток : Изд-во ДВГУ, 2004. — 105 с.
10. Серебряков И.Г. Экологическая морфология высших растений / И.Г. Серебряков. — М., 1962. — 378 с.
11. Фершалова Т.Д. Биологические особенности некоторых видов рода бегония (*Begonia* L.) в оранжерейной культуре и интерьерах: Диссертация на соискание научной степени канд. биол. наук / Т.Д. Фершалова. — Новосибирск, 2008. — 222 с.
12. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г.Г. Фурст. — М. : Наука, 1979. — 155 с.
13. Arends J.C. Studies in Begoniaceae IV: Sections of *Begonia* / J.C. Arends // Wageningen Agric. Univ. Papers. — 1992. — N 9. — P. 239.
14. Doorenbos J. The Sections of *Begonia*: including descriptions, keys and species lists / J. Doorenbos, M.S.M. Sosef, J.J.F.E. de Wilde // Wageningen Agric. Univ. Papers. — 1998. — Vol. 98, N 2. — P. 26—266.
15. Kubitzki K. Flowering Plants. Eudicots: *Sapindales*, *Cucurbitales*, *Myrtaceae* / K. Kubitzki. — Portland : Springler, 2011. — 426 p.
16. Leaf anatomical structures of *Paphiopedilum* and *Cypripedium* and their adaptive significance / Z.-J. Guan, S.B. Zhang, K.Y. Guan et al. // J Plant Res. — 2011. — N 124. — P. 289—298.
17. McLellan T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (*Begoniaceae*) / T. McLellan // Am. J. Bot. — 2005. — N 10. — P. 1616—1623.
18. Notes on the geography of South-East Asian *Begonia* and species diversity in montane forest / W.S. Hoover, C. Karegeannes, H. Wiriadinata, J.M. Hunter // Telopea. — 2006. — Vol. 10, N 3. — P. 749—764.
19. Tebbit M.C. Begonias: cultivation, natural history, and identification / M.C. Tebbit. — Portland : Timber Press, 2005. — 272 p.

REFERENCES

1. Barykina, R.P. (1962), Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody [Reference of botanical microtechnology. Fundamentals and methods]. Moscow, Vyssh. shk., 418 p.
2. Val'ter, G.G. (1968), Rastitel'nost' Zemnogo shara. Je-kologo-fiziologicheskaja harakteristika. Tropicheskie i subtropicheskie zony [The vegetation of the globe. Eco-physiological characteristics. Tropical and subtropical zones]. Moscow, Progress, 552 p.

3. *Vasilevskaya, V.K.* (1950), Izuchenie ontogeneza kak odin iz metodov e'kologicheskoy anatomii [The study of ontogeny as a method of ecological anatomy]. *Problemy botaniki*, N 1, pp. 264—282.
4. *Vasilevskaya, V.K.* (1938), O znachenii anatomicheskikh koefficientov kak priznaka zasuhoustojchivosti rastenij [On the importance of anatomical factors like drought resistance trait]. *Botan. zhurn.* [Botanical Journal], vol. 64, N 4, pp. 304—320.
5. *Venzhik Yu.V. and Nikolaevskaya T.S.* (2001), Strukturnye osobennosti mezofilla lista *Festuca pratensis* (Poaceae) [Structural features of leaf mesophyll *Festuca pratensis* (Poaceae)]. *Botan. zhurn.* [Botanical Journal], vol. 53, N10, pp. 52—55.
6. *Karupu, V.Ya.* (1984), E'lektronnaya mikroskopiya [Electronic microscopy]. Kyiv, Vyssh. shk., 208 p.
7. *Klimaty Afriki* [Climates of Africa] (1967), A.N. Lebedev (Ed.), Leningrad, GIMIZ, 487 p.
8. *Klimaty Yuzhnoj Ameriki* [Climates of South America] (1977), A.N. Lebedev (Ed.), Leningrad, GIMIZ, 326 p.
9. *Malinovskij, V.I.* (2004), Fiziologiya rastenij [Plant physiology]. Vladivostok, Izd-vo DVGU, 105 p.
10. *Serebrjakov, I.G.* (1962), Jekologicheskaja morfologija vysshih rastenij [Ecological morphology of vascular plants]. Moscow, Vyssh. shk., 378 p.
11. *Fershalova, T.D.* (2008), Biologicheskie osobennosti nekotoryh vidov roda begonija (*Begonia* L.) v oranzhejnoj kul'ture i inter'erah (disertacija kand. biol. nauk: 03.00.05), [Biological features of some species of the genus *Begonia* (*Begonia* L.) under glasshouse conditions]. Novosibirsk, 222 p.
12. *Furst, G.G.* (1979), Metody anatomo-gistoximicheskogo issledovaniya rastitel'nyx tkanej [Methods of anatomical and histochemical studies of plant tissues]. Moscow, Nauka, 155 p.
13. *Arends, J.C.* (1992), Studies in *Begoniaceae* IV: Sections of *Begonia*. Wageningen Agric. Univ. Papers, N 9, pp. 221—239.
14. *Doorenbos, J.* (1998), The Sections of *Begonia*: including descriptions, keys and species lists. Wageningen Agric. Univ. Papers, vol. 98, N 2, pp. 26—266.
15. *Kubitzki, K.* (2011), Flowering Plants. Eudicots: *Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae*. Portland, Springer, 426 p.
16. *Guan, Z.J., Zhang, S.B., Guan, K.Y., Li, S.Y. and Hu, H.* (2011), Leaf anatomical structures of *Paphiopedilum* and *Cypripedium* and their adaptive significance. *J Plant Res.*, N 124, pp. 289—298.
17. *McLellan, T.* (2005), Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (*Begoniaceae*). *Am. J. Bot.*, N 10, pp. 1616—1623.
18. *Hoover, W.S., Karegeannes, C., Wiriadinata, H. and Hunter, J.M.*, (2006), Notes on the geography of South-East Asian *Begonia* and species diversity in montane forest. *Telopea*, vol. 10, N 3, pp. 749—764.
19. *Tebbit, M.C.* (2005), *Begonias: cultivation, natural history, and identification*. Portland, Timber Press, 272 p.

Рекомендувала до друку А.І. Жила
Надійшла до редакції 11.02.2015 р.

Я.В. Белаева

Национальный ботанический сад
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ ВИДОВ РОДА *BEGONIA* L. (*BEGONIACEAE* С. AGARDH)

Цель работы — исследовать анатомическое строение листовой пластинки видов рода *Begonia* L. и выявить его связь с особенностями биотопов, в которых растения встречаются в природе.

Материал и методы. Исследование проведено на 8 видах рода *Begonia*, которые растут в оранжереях Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины. Отбирали нормально развитые листья срединной формации. Для фотографирования срезов и биометрических исследований эпидермальных клеток и клеток мезофилла использовали световой микроскоп, оснащенный цифровым фотоаппаратом. Измерения проводили с использованием лицензионной программы AxioVision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Германия).

Результаты. Установлено, что наиболее мезофильными видами являются *B. dichotoma* и *B. dregei*, наименее мезофильными — *B. mollicaulis* и *B. venosa*. Только у *B. subvillosa* выявлено преобладание палисадной паренхимы. В отличие от других видов он растет на открытых местах. У остальных видов установлено преобладание губчатой паренхимы. Наличие в листовой пластинке *B. venosa* гиподермы и большие клетки эпидермы остальных модельных видов являются адаптивными приспособлениями к неблагоприятным условиям, в частности к недостатку влаги.

Выводы. Преобладание губчатой паренхимы в листовых пластинках исследованных видов указывает на «теневую» структуру мезофилла, что позволяет им расти в условиях затенения. К ксероморфным приспособлениям видов рода *Begonia* относятся удлинённые большие эпидермальные клетки и гиподерма. Важную роль в уменьшении транспирации играют кутикула и трихомы.

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

Ya. V. Belaeva

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

STRUCTURAL AND ANATOMICAL
PECULIARITIES OF LEAF BLADE OF THE GENUS
BEGONIA L. (*BEGONIACEAE* C. AGARDH) SPECIES

The aim — to study anatomical structure of leaf blade of the genus *Begonia* L. species and its connection with the peculiarities of habitats in which plants occur in nature.

Material and Methods. The study was conducted with 8 species of the genus *Begonia*, which grow in the glasshouses of the M. M. Gryshko National Botanical Garden of the NAS of Ukraine. Normally developed leaves of the middle formation were taken as samples. In order to make photos of epidermal and mesophyll cells slices and biometric researches light microscope equipped with a digital camera was used. Measurements were performed using li-

censed programs Axio Vision Rel. 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Germany).

Results. The most mesophyllous species are *B. dichotoma* and *B. dregei*, the least mesophyllous — *B. mollicaulis* and *B. venosa*. Only in *B. subvillosa* prevalence of palisade parenchyma was found. In contrast to all other studied species, *B. subvillosa* grows in open areas. In other species domination of spongy parenchyma was established. The presence of hypoderm in *B. venosa* leaf blade and large epidermal cells in other model species is an adaptation to adverse conditions especially the lack of moisture.

Conclusions. Prevalence of spongy parenchyma in leaf blades of studied species indicates “shadow” mesophyll structure that allows them to grow in terms of shading. Xeromorphic adaptations of the genus *Begonia* species include the presence of large elongated epidermal cells and hypoderm. An important role in reducing the evaporation intensity from the leaf surface plays cuticle and trichomes.

Key words: *Begonia*, leaf epidermis, hypoderm, mesophyll.