

ОБЗОРЫ И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 582.846.2:581.821.2

DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2019-2(39-54)

СТРУКТУРНЫЕ ТИПЫ ТРИХОМ В РОДЕ *BEGONIA* (*BEGONIACEAE*): ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Е.В. Байкова, Т.Д. Фершалова, Е.А. Карпова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: elenabaikova@mail.ru

На основе анализа литературных источников выделены основные типы трихом в крупном тропическом роде *Begonia* – одно- и многорядные волоски различного строения, пельтатные чешуйки, а также разнообразие головчатые волоски и пельтатные железки. При обобщении опубликованных материалов по отдельным видам бегоний установлено, что наиболее обычные варианты нежелезистых волосков в роде *Begonia* – многоклеточные многорядные неветвящиеся трихомы и эмергенцы. Ветвящиеся (древовидные) волоски встречаются значительно реже и являются диагностическим признаком видового уровня для ряда бразильских и восточно-азиатских бегоний. В результате агрегации одиночных трихом у бегоний формируются более сложные структуры: пучковидные трихомы, кластеры многорядных трихом или гребенчатые (воротниковидные) чешуевидные структуры. Рассмотрены таксономическая значимость и адаптивная роль признаков опушения.

Ключевые слова: *Begonia*, трихомы, эмергенцы, структурные типы, анатомия листа, таксономическая значимость признаков, адаптация.

STRUCTURAL TYPES OF TRICHOMES IN THE GENUS *BEGONIA* (*BEGONIACEAE*): LITERATURE REVIEW

E.V. Baikova, T.D. Fershalova, E.A. Karpova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: elenabaikova@mail.ru

Based on the analysis of literary sources, the main types of trichomes in the large tropical genus *Begonia* are identified. These are monoserial and multiserial hairs of different structure, peltate scales, as well as a variety of glandular head hairs and peltate glands. As a result of generalization of published materials it has been established that the most common variants of non-glandular hairs in the genus *Begonia* are multicellular multiserial non-branching trichomes and emergences. Branching (tree-like) hairs are less common and their presence is a diagnostic trait of a species level for some Brazilian and East Asian begonias. As a result of aggregation of single trichomes more complex structures are formed. These are bunchy trichomes, clusters of multiserial trichomes and comb-shaped (or collar-shaped) scale-like structures. The article discusses the taxonomic and adaptive significance of pubescence traits.

Key words: *Begonia*, trichomes, emergences, structural types, leaf anatomy, taxonomic significance of traits, adaptation.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Begonia* L. – один из крупнейших, занимает по числу видов 6-е место среди цветковых растений (Frodin, 2004). Его представители являются значимым компонентом многих тропических лесов, а также имеют хозяйственную ценность – по всему миру выращиваются тысячи декоративных сортов бегоний. Объем рода за последние 25 лет увеличился почти вдвое: около 1000 видов (Sosef, 1994), 1500 видов (Goodall-Copestake et al., 2010), 1600 видов (Moonlight et al., 2015), более 1800 видов (Christenhusz, Byng, 2016), 1900 видов (Twyford et

al., 2015), и эти показатели не окончательные, так как ученые обнаруживают новые виды бегоний.

Род имеет почти пантропическое распространение (Forrest et al., 2005). Его анцестральные типы приурочены к сезонным сообществам тропической Восточной Африки и Мадагаскара, вторичные центры разнообразия сформировались в тропической Америке и Азии (Goodall-Copestake et al., 2009, 2010; Wilde, 2011; Moonlight et al., 2015). Современное видовое богатство бегоний сосредоточено преимущественно во вторичных центрах раз-

нообразия: в Америке встречается – около 700 видов, в Азии – 650, тогда как в Африке – всего 160 видов (Goodall-Copestake et al., 2010). В последние десятилетия основная часть новых видов (более 60) описана из Юго-Восточной Азии (Китай, Лаос, Вьетнам) и прилегающих островов (Индонезия, Филиппины, Тайвань) (Tebbutt, 2003, 2005a; Ye et al., 2004; Xing et al., 2005; Ma, Li, 2006; Peng, Leong, 2006; Hughes, 2007; Kiew, 2007; Shui, 2007; Ku et al., 2008; Peng et al., 2008, 2012, 2015, 2017; Thomas et al., 2011; Averyanov, Nguyen, 2012; Hughes et al., 2015; Lin et al., 2017; Phutthai, Hughes, 2017; Ardi, Hughes, 2018; Camfield, Hughes, 2018; Chen et al., 2018a,b; Gagul et al., 2018; Ly et al., 2018), значительно меньше (12 видов) – из Мексики и Центральной Америки (Burt-Utley, Utley, 2012, 2014), 6 видов – из Бразилии (Jacques, Mamede, 2004; Kollmann, Fontana, 2008; Gregório et al., 2015), 4 вида с о. Мадагаскар (Hughes, 2007, 2011; Scherberich, Duruisseau, 2016, 2017) и только 1 вид – из труднодоступных районов Африканской Гвинеи (Sosef, Nguema, 2010). Большинство бегоний – локальные эндемики, произрастающие во влажных, затененных лесных местообитаниях (Doorenbos et al., 1998; Moonlight et al., 2017; Camfield, Hughes, 2018). Лишь немногие представители рода широко распространены, подобно *B. longifolia* Blume (Tebbutt, 2005b), или адаптированы к разнообразным условиям обитания, подобно *B. dregei* Otto et Dietrich и другим африканским видам из секции *Augustia* (Klotzsch) A. DC. (Plana, 2003; Plana et al., 2004). В пределах рода представлено множество вариантов габитуса и жизненных форм. Большой диапазон морфологического разнообразия в вегетативной сфере связан с адаптацией к различным экологическим условиям (Hughes, 2008) и сформировался на базе нескольких архитектурных моделей (Байкова, Фершалова, 2007).

Генетическое и морфологическое разнообразие рода *Begonia* использовалось при создании более 10 тыс. сортов. Коммерческий интерес к этой группе способствовал ее исследованиям в различных аспектах, включая гибридизацию и полиплоидию (Dewitte et al., 2011).

Система рода *Begonia* далека от совершенства. Выделенные секции со времени классических работ рода (Warburg, 1895; Irmscher, 1925) традиционно объединяются в группы неопределенного таксономического ранга по географическому принципу. В наиболее полной классификации бегоний, выполненной в мировом масштабе на основе морфологических признаков (Doorenbos et al., 1998), приведено 63 секции – 16 африканских, 18 азиатских и 29 американских. На основе более поздних региональных ревизий выделено еще 3 секции. Таким образом, в настоящее время в

роде *Begonia* исследователями принято 66 секций (Sands, 2009; Stults, Axsmith, 2011; Aitawade, 2014). Высокий уровень видового богатства и широкая область современного распространения рода обусловили интерес к исследованиям его филогении на основе молекулярно-генетических маркеров (Plana et al., 2004; Goodall-Copestake et al., 2010; Thomas, 2010; Thomas et al., 2011). Однако роль морфологических признаков, которые имеют решающее значение при описании секций, нельзя недооценивать (Twyford et al., 2015). Одним из признаков бегоний, используемых для диагностики таксонов различного ранга, является характеристика опушения тех или иных частей растения (Barkley, Hozid, 1971; Doorenbos et al., 1998; Shui et al., 2002; Peng et al., 2012). При описании отдельных видов приводятся сведения об особенностях их опушения, однако специальных работ, в которых охарактеризованы трихомы бегоний, существует немного (Fellerer, 1892; Metcalfe, Chalk, 1950; Boghdan, Barkley, 1969, 1972; Lee, 1974; Cuerrier et al., 1990, 1991; Aitawade, 2014). Поэтому анализ разнообразия трихом в роде и их морфологических особенностей на основе систематизации литературных данных представляется актуальным.

Железистые трихомы растений являются структурной основой секреции и накопления биологически активных компонентов (Vassilyev, Muravnik, 1988; Тимонин, 2007; Муравник, 2008; Muravnik, Shavarda, 2011, 2012; Muravnik et al., 2014, 2016), которые все чаще используются для получения новых препаратов (Plant..., 2004; Wagner et al., 2004).

Растения из рода *Begonia* привлекают внимание исследователей как источники соединений, обладающих витаминными, противовоспалительными и антимикробными свойствами (Lemmens, 2004; Latham, 2008: 30; Focho et al., 2009; Quattrocchi, 2012; Sourabie et al., 2013; Malewska, 2014; Shrestha et al., 2015).

Современные исследования механизмов синтеза в железистых трихомах проводятся с целью поиска возможностей модифицировать метаболизм в сторону улучшения свойств целевых компонентов (например, эфирных масел) и разработки технологий их коммерческого производства биотехнологическими методами (Plant..., 2004; Wagner et al., 2004). Выявление генетических механизмов регуляции синтеза вторичных метаболитов в железистых трихомах растений позволило управлять этими процессами, превратив железистые трихомы в настоящие “биофабрики” (Dai et al., 2010).

На основе использования селекционных программ и методов геномной инженерии разработаны технологии оптимизации плотности трихом с

целью улучшения биологической защиты сельскохозяйственных культур (Glas et al., 2012). В перспективе предполагается стимулировать или ингибировать формирование трихом, изменяя их плотность, длину и распределение, в соответствии с потребностями растений в регионах с разными эколого-климатическими условиями в целях повышения их адаптивного потенциала и урожайности (Xiao et al., 2017).

СТРУКТУРНОЕ МНОГООБРАЗИЕ ТРИХОМ РАСТЕНИЙ

Трихомами (термин происходит от греческого слова, означающего “волос”) называют различные по форме, строению и функции выросты клеток эпидермиса растений (Oxford Dictionaries. URL: <https://en.oxforddictionaries.com>). Волоскоподобные эпидермальные структуры свойственны большинству видов растений и могут присутствовать на всех надземных органах. Размер трихом варьирует от нескольких микрометров до нескольких сантиметров (Payne, 1978). Как правило, они не связаны с сосудистой системой (Wagner et al., 2004). Их следует отличать от эмергенцев – многоклеточных структур, в образовании которых участвуют не только клетки эпидермиса, но и субэпидермальные ткани. Однако в литературе по бегониям часто эмергенцы описываются как один из типов трихом. Таким образом, термин “трихома” понимается не строго, а толкуется в расширенном смысле, включая любые выросты на поверхности надземных органов, образованные с участием эпидермальных клеток. Эмергенцы, как правило, не имеют проводящей системы, однако к ним может подходить тяж проводящих тканей, что особенно характерно для железок – эмергенцев, покрытых слоем эпителия, клетки которого осуществляют секрецию (Тимонин, 2007).

Все многообразие трихом обычно делят на два функциональных типа: нежелезистые (кроющие) и железистые. Первые образуются из покровных тканей и служат для защиты растения от неблагоприятного воздействия внешней среды, вторые – принадлежат к выделительным тканям наружной секреции и участвуют в процессах накопления и выделения веществ различного функционального назначения.

Трихомы чрезвычайно разнообразны по форме, размеру, структуре, местоположению и функциям. Каждый из этих параметров может использоваться для целей классификации. Однако, вследствие существования переходных форм (например, между железистыми и нежелезистыми трихомами) и перекрывания по признакам между различными группами трихом (Werker, 2000), полностью удовлетворительной классификации трихом до сих пор не существует.

Несмотря на высокую степень изученности морфологии и функционирования железистых трихом у представителей многих родов (*Solanum*, *Arabidopsis*, *Cannabis*, *Artemisia* и др.), у бегоний они исследованы недостаточно. Обобщение сведений по морфологии трихом у видов рода *Begonia* является в настоящее время актуальной задачей, исходным этапом для дальнейших структурных и функциональных исследований.

Нежелезистые трихомы могут быть простыми (одноклеточными) и сложными (многоклеточными), однорядными и многорядными; в каждом из этих типов представлены различные варианты, отличающиеся формой и размерами клеток (Uphof, Hummel, 1962). Наиболее многообразны сложные многорядные волоски, которые могут быть коническими, нитевидными, извилистыми, щитовидными, звездчатыми, древовидными, канделябровидными, пучковидными и др. Ветвящиеся волоски иногда выделяют в отдельный тип (Байкова, 2006). На ранних стадиях развития нежелезистые трихомы состоят из живых клеток с тонкими стенками и активно транспирируют. В зрелом состоянии они становятся толстостенными и покрываются мощным слоем кутикулы. Протопласт обычно отмирает, а полости клеток заполняются воздухом (Тимонин, 2007). Трихомы могут быть минерализованы – пропитаны кремнеземом и кальцием.

Железистые трихомы являются специализированными структурами эпидермального происхождения и обнаруживаются приблизительно у 30 % всех сосудистых растений. Они ответственны за значительную часть их вторичного метаболизма (Glas et al., 2012). Основные типы железистых трихом – головчатые волоски и пельтатные железки (Uphof, Hummel, 1962). Многообразие форм головчатых волосков определяется числом клеток ножки, секреторирующей головки и их структурными особенностями. Существует точка зрения, что продуцируемые железистыми трихомами секреты являются компонентами выделительной системы растений (Fahn, 1988). Наиболее часто в железистых трихомах происходят синтез и накопление фенольных соединений и терпеноидов, что было показано на разных объектах, в трихомах, развивающихся на различных надземных органах растений (Колалите, 1994; Werker et al., 1985a–c; Telepova et al., 1992; Kolalite, 1998; Muravnik, Shavarda, 2011, 2012; Muravnik et al., 2016).

Развитие трихом происходит неравномерно в ходе органогенеза. Некоторые трихомы появляются на ранних фазах формирования органа, другие возникают по мере его роста (Kim et al., 2012). Выделяют два типа трихом – временные (эфимерные)

и постоянные (долговечные). Первые, выполнив свою функцию, опадают, вторые присутствуют на

протяжении всей жизни растения (Lee, 1974; 2000, цит. по: Kim et al., 2012).

АДАПТИВНАЯ РОЛЬ ОПУШЕНИЯ

Существует огромное многообразие трихом, однако их адаптивное значение часто недооценивается. Между тем трихомы представляют собой специализированную эпидермальную структуру, осуществляющую функции физической и химической защиты растения от биотических и абиотических стрессов (Kim et al., 2012). Густое опушение из крючковых трихом, клетки которых заполнены воздухом, значительно снижает транспирацию и придает растению белый цвет, отражая и рассеивая излишнюю солнечную радиацию (Lee, 2000, цит. по: Kim et al., 2012). О защите растений от чрезмерного зноя шерстистым и войлочным опушением писал еще К. Линней в 1751 г. (Линней, 1989).

Во многих работах показано, что наличие трихом препятствует поеданию растения травоядными животными, повреждению насекомыми и патогенными микроорганизмами (Levin, 1973; Johnson, 1975; Elle et al., 1999; Wang, Wagner, 2003). В некоторых группах растений защита от крупных млекопитающих достигается присутствием жалающих трихом. В роде *Capsicum* трихомы обеспечивают не только защиту растений от поедания травоядными животными, но и устойчивость к вирусам (Kim et al., 2012). Трихомы могут осуществлять непосредственную защиту (плотное опушение, затрудняющее насекомым доступ к тканям листа) или оказывать механическое воздействие на фитофагов (специализированные крючковые трихомы, способные повредить взрослых насекомых или их личинки) (Agren, Schemske, 1993). Железистые трихомы обеспечивают “первую линию химической защиты”, накапливая и выделяя вещества, которые являются обонятельными или вкусовыми репеллентами (Glas et al., 2012: 17092). Непосредственный контакт фитофагов и патогенов с такими веществами на поверхности растения поз-

воляет выиграть время для активации индуцированных защитных механизмов (Wagner et al., 2004: 6).

Трихомы накапливают и выделяют алкалоиды, такие как никотин, или терпеноиды, такие как ментол и камфара, и другие соединения, отталкивающие или токсичные для фитофагов (Gregório et al., 2015). Вторичные метаболиты, синтезированные в трихомах, защищают ткани листьев от вирусов, бактерий и патогенных грибов.

Показано, что трихомы прямо или косвенно защищают растения от ультрафиолетового излучения, засухи, высокой солености (Skaltsa et al., 1994; Espigares, Peco, 1995), накопления тяжелых металлов (Ager et al., 2003). Однако многочисленные интерпретации функций трихом часто имеют характер догадок и спекуляций, не подтвержденных экспериментальными исследованиями (Werker, 2000: 30).

Адаптивная роль трихом бегоний до сих пор практически не исследована. По этому вопросу имеются лишь единичные разрозненные данные. Например, у мексиканской бегонии *B. carrieae* Ziesenh. и у эпифитных видов из африканской секции *Tetraphila* A. DC. железистые волоски на соцветии “ловят” опадающие мужские цветки. Это приспособление к перекрестному опылению позволило сделать вывод о том, что ветер является главным агентом для транспорта пыльцы у этих видов (Wilde, 2002).

Дальнейшее изучение адаптивного значения трихом бегоний, особенно секретизирующих, актуально и является одной из приоритетных задач экспериментальных исследований этого рода, для решения которой необходимо проведение комплексных работ с использованием методов сравнительной морфологии, физиологии и биохимии.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТРИХОМ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BEGONIA*

Начало изучения трихом растений восходит к первой половине XVIII в. Одним из первых исследователей в этой области был французский минералог, натуралист и врач Жан-Этьен Геттар (1715–1786), заслуги которого отметил К. Линней: “Шероховатость образуется частицами, едва видимыми простым глазом, которыми усыпана поверхность растений. Guettard, по-видимому, первым увидел трихому через лупу” (Линней, 1989: 101). К. Линней выполнил первое изображение железистых волосков.

Однако трихомы бегоний были исследованы значительно позже. Лишь в конце XIX в. С. Fellerer

(1892), изучив анатомию листьев бегоний с целью поиска новых диагностических признаков, описал нежелезистые и железистые трихомы различного размера и формы. После публикации работы С. Fellerer стало очевидно, что разнообразие трихом в семействе *Begoniaceae* велико и заслуживает дальнейшего изучения. Детальные исследования анатомии листьев (Boghdan, Barkley, 1969) и стеблей (Lee, 1974) бегоний выявили разнообразные варианты многоклеточных нежелезистых и железистых трихом. С. R. Metcalfe и L. Chalk (1950) выделили для рода *Begonia* 8 типов трихом – многоклеточных нежелезистых и железистых. Нежеле-

зистые волоски были разделены авторами на 3 типа: однорядные, многорядные и длиннощетинистые. Позднее были описаны чешуевидные трихомы бегоний (Cuerrier et al., 1990, 1991; Arends, 1992).

В работе канадских исследователей (Cuerrier et al., 1990, 1991), посвященной микроморфологическим признакам листа 126 видов бегоний из коллекции ботанического сада Монреаля, описаны различные структурные варианты эмергенцев и трихом, в том числе 5 типов железистых волосков.

В масштабном исследовании африканских бегоний из секций *Loasibegonia* A. DC. и *Scutobegonia* Warb M.S.M. Sosef (1994) выделил 3 типа трихом: нежелезистые многоклеточные волоски, железистые волоски и зубчатые чешуйки. Последние были описаны также в работе J.C. Arends (1992), посвященной морфологическим особенностям 30 видов африканских бегоний, включая признаки их опушения.

На основе изучения эпидермиса листа у 46 видов и 3 разновидностей бегоний Юньнана с помощью сканирующего электронного микроскопа китайскими исследователями выделены 3 категории и 6 типов нежелезистых трихом: однорядные (образующие шерстистое или пушистое опушение), сложные и многорядные (щетинки с бугорковидным основанием, конические щетинки и жесткие волоски) (Shui et al., 1999).

В наиболее полной мировой таксономической обработке рода *Begonia*, выполненной коллективом нидерландских ученых (Doorenbos et al., 1998), морфология трихом в сочетании с другими признаками учитывалась при разграничении секций.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ТРИХОМ В РОДЕ *BEGONIA*

Опушение у бегоний наиболее часто формируется на листовых пластинках и стеблях, но трихомы могут также встречаться на черешках листьев, цветоносах, лепестках и семенах (Lee, 1974; Thomas, 2010). Они могут быть как железистыми, так и нежелезистыми, однорядными и многорядными. Последние встречаются в опушении многих бегоний, особенно заметны крупные многорядные трихомы на черешках некоторых видов (Payne, 1978). Кроме того, у ряда видов имеются трихомы более специализированных типов – древовидные, звездчатые, щитовидные (пельтатные), чешуевидные. Наиболее полные данные по строению трихом бегоний приведены в трудах W.W. Payne (1978), Y.-M. Shui et al. (1999) и J.J.F.E. de Wilde (2011).

В обработке семейства *Begoniaceae* в многотомном издании “The Families and Genera of Vascular Plants” J.J.F.E. de Wilde (2011) отмечает, что опушение бегоний сильно варьирует по плотности и по типам составляющих его трихом. Это могут быть головчатые и неголовчатые волоски и чешуйки, от зубчатых до звездчатых. Волоски всегда

Кроме того, в работе приведен аннотированный список важнейших морфологических признаков бегоний, имеющих диагностическое значение. Из 63 признаков 3 касаются особенностей опушения: соединение черешка и листовой пластинки (с пучком волосков или без такового), опушение чешуйками (имеется или нет), опушение звездчатыми волосками (имеется или нет).

Современные исследования трихом бегоний более детальны и выполняются на массовом материале, что позволяет выявить и подтвердить статистическими методами их метрические характеристики и связи с другими параметрами листа. Так, на основе изучения морфометрических характеристик листа полиморфного вида *Begonia dregei* в природных популяциях и искусственно созданных гибридных линиях выявлены устойчивые корреляции между формой листа, числом трихом и их размерами (McLellan, 2005). Исследованы трихомы на листьях некоторых культиваров бегоний – *B. × hiemalis* Fotsch. и *B. rex* Putz. (Bercu et al., 2016a,b).

В последнее десятилетие появились данные по опушению новых видов бегоний, преимущественно из регионов тропической Азии. Однако признаки трихом, приведенные в диагнозах и описаниях видов, требуют сравнительного анализа и осмысления в контексте морфологического разнообразия подобных структур у покрытосеменных растений, в том числе из рода *Begonia*. Это будет способствовать выявлению филогенетических связей между исследуемыми таксонами и созданию естественной классификации рода.

многоклеточные, многорядные или однорядные, железистые или нежелезистые. Сферическая, эллипсоидная, булавовидная или молотовидная головка железистого волоска может быть мало- или многоклеточной, а ножка может значительно варьировать по длине и структуре. Нежелезистые волоски могут быть длиннощетинистыми, короткощетинистыми, чешуевидными и двураздельными, а также плетевидными, звездчатыми и пучковидными. Бахромчатые щитовидно-спиралевидные пленчатые чешуйки с паутистым рисунком из утолщенных тяжей, сидящие на двухклеточных ножках (Arends, 1992), встречаются только у бегоний из африканских секций *Tetraphila* A. DC., *Vaccabegonia* Reitsma и *Squamibegonia* Warb., а также у нескольких видов из секции *Loasibegonia*. Стекловидные сферические многоклеточные сидячие трихомы (так называемые “мейеновские жемчужные железки”), расположенные на одной или обеих поверхностях листа, часто возле жилок, встречаются у бегоний из секции *Tetraphila* и других американских видов (Wilde, 2011).

Однорядные нежелезистые волоски (рис. 1, 1, 2) у бегоний обычно встречаются на абаксиальной стороне листа. Часто они очень длинные и образуют паутинистое или шерстистое опушение.

Такие трихомы обнаружены, например, у африканских видов *B. ferramica* N. Hallé, *B. zenkeriana* L.B. Sm. et Wassh. (Sosef, 1994) и китайских видов *B. ceratocarpa* S.H. Huang et Y.M. Shui, *B. ruboides*

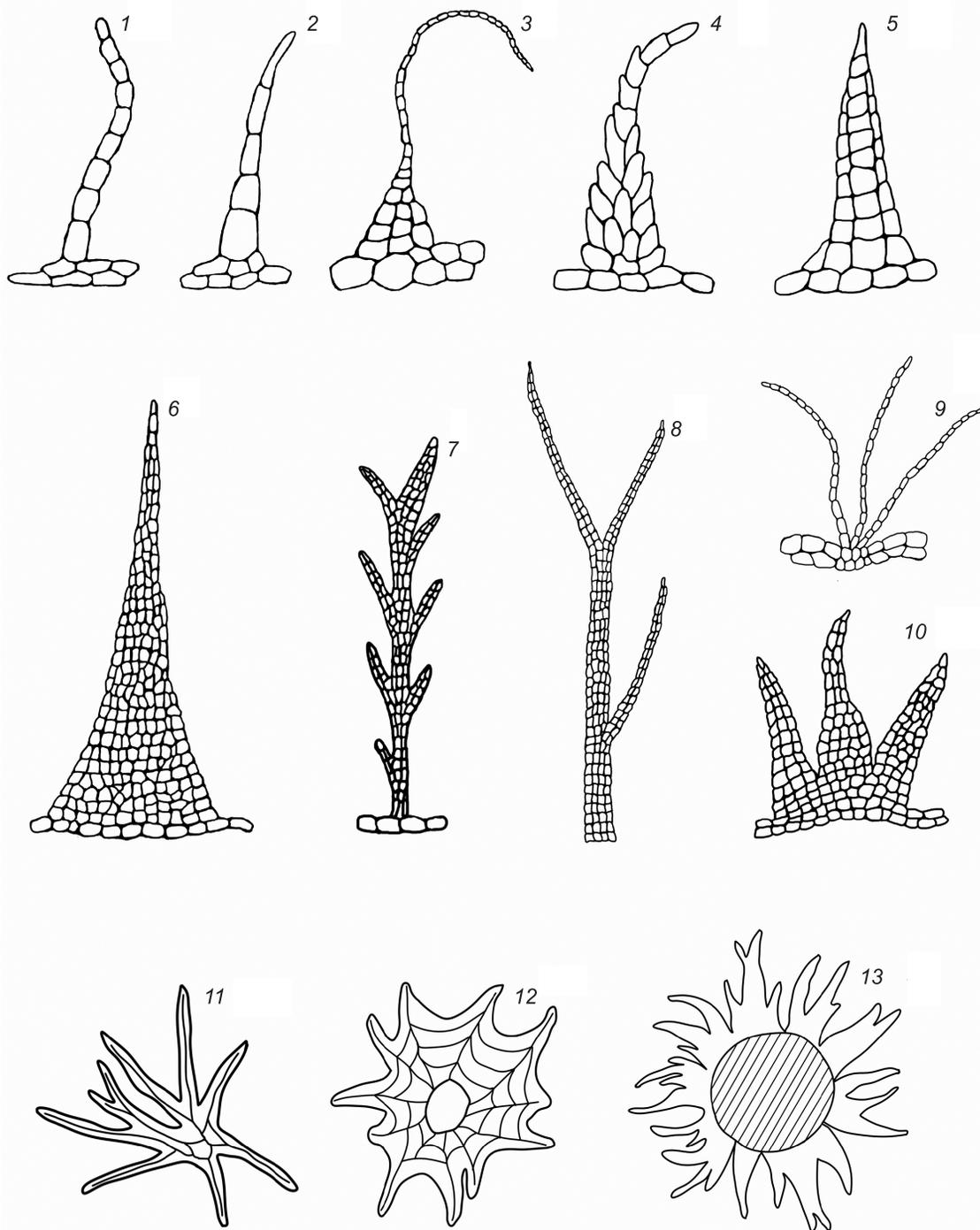


Рис. 1. Схематическое изображение основных типов многоклеточных нежелезистых волосков *Begonia*:

1, 2 – однорядные неветвящиеся трихомы; 3 – волосок с расширенным многорядным основанием и однорядной дистальной частью; 4 – многорядная неветвящаяся трихома с бугорчатой поверхностью; 5 – многорядная неветвящаяся трихома с гладкой поверхностью; 6 – крупный многорядный неветвящийся волосок (эмергенец); 7 – многорядная ветвящаяся (древовидная) трихома; 8 – многорядный ветвящийся волосок (эмергенец); 9 – пучковидная трихома, состоящая из однорядных волосков; 10 – кластер многорядных трихом; 11 – звездчатая пельтатная чешуйка; 12 – зубчатая пельтатная чешуйка; 13 – гребенчатая (воротниковидная) чешуевидная структура (поперечное сечение черешка заштриховано).

Рисунок выполнен Е.В. Байковой на основе изображений в работах: Cuerrier et al., 1991; Arends, 1992; Doorenbos et al., 1998; Shui et al., 1999; McLellan, 2005; Peng et al., 2008; Wilde, 2011; Indrakumar et al., 2013; Gregório et al., 2015.

С.М. Hu, С.У. Wu et Т.С. Ku (Shui et al., 1999). Однорядные волоски у *B. gulinqingensis* S.H. Huang et Y.M. Shui и *B. rotundilimba* S.H. Huang et Y.M. Shui более короткие, поэтому опушение листа менее плотное, у *B. gulinqingensis* преимущественно по жилкам (Shui et al., 1999). Однорядные волоски могут располагаться изолированно либо быть сгруппированными в пучки, как например у *B. venosa* Skan (Cuerrier et al., 1991), образуя так называемые пучковидные трихомы (см. рис. 1, 9).

Наиболее обычный тип нежелезистых волосков – многоклеточные многорядные (Sosef, 1994), которые могут присутствовать почти на всех частях растения, исключая внутреннюю поверхность сегментов околоцветника, столбики и тычинки. На абаксиальной поверхности листа они располагаются над жилками; на адаксиальной поверхности, как правило, – между жилок.

Многорядные волоски (см. рис. 1, 4–6) обычно образованы тонкостенными клетками, ориентированными вдоль оси волоска (Indrakumar et al., 2013). Форма клеток трихом разнообразна – квадратная, многоугольная, продолговатая и эллиптическая (Shui et al., 1999). Клетки многорядных трихом могут слегка выступать наружу в своей дистальной части (см. рис. 1, 4), образуя бугорчатую, “рогатую” или “шиповатую” поверхность трихомы (Cuerrier et al., 1991; Shui et al., 1999). Кутикула клеток нежелезистых волосков может быть гладкой или иметь довольно заметную орнаментацию, обычно наиболее выраженную у основания трихомы и часто практически отсутствующую в дистальной части (Sosef, 1994).

Другой тип нежелезистых волосков – с коротким многорядным основанием и сравнительно длинной однорядной дистальной частью (см. рис. 1, 3). Такие трихомы M.S.M. Sosef (1994) отметил у трех видов секции *Scutobegonia*: *B. dewildei* Sosef, *B. vankerckhovenii* De Wild., *B. laportefolia* Warb. В работе A. Cuerrier et al. (1991) длинная однорядная часть таких волосков названа “хлыстовидной”. Расширенное основание подобных трихом описывается авторами как бугорковидное, вздутое или пузыревидное. Например, трихомы восточно-азиатского вида *B. melanobullata* C.I. Peng охарактеризованы как “конические пузыревидные выступы, каждый из которых оканчивается прямым волоском” (Peng et al., 2015). Другой пример таких трихом – волоски или щетинки с коническим вздутым основанием на адаксиальной поверхности листовой пластинки вьетнамского эндемика *Begonia kui* C.I. Peng (Peng et al., 2007).

Многорядные трихомы на адаксиальной поверхности листа обычно рассеянные, но у некоторых видов, например, у китайской *B. arachnoidea* C.I. Peng, Yan Liu et S.M. Ku, сгруппированы в кластеры, состоящие из крупной центральной и окру-

жающих ее более мелких трихом (Peng et al., 2008). Подобные кластеры, объединяющие до 4 трихом (см. рис. 1, 10), были описаны и у африканской *B. dregei* (McLellan, 2005).

Трихомы бегоний, называемые в описаниях видов многоклеточными многорядными, вероятно, не всегда являются трихомами в строгом терминологическом смысле. Базальные их части могут быть производными субэпидермальных тканей, особенно у волосков с расширенным основанием. Такие волоски являются эмергенцами. Однако авторы зачастую не разграничивают эти структуры. Например, в работе I. Indrakumar et al. (2013) нежелезистые многорядные волоски, образующие мохнатое опушение на адаксиальной стороне листовой пластинки *B. dipetala* Graham, называются и трихомами, и эмергенцами. Очевидно, такая неточность объясняется одновременным присутствием на растении многоклеточных многорядных трихом и эмергенцев, а также внешним их сходством.

Описывая крупные многорядные трихомы *B. dregei*, часто сгруппированные в кластеры, T. McLellan (2005) отмечает, что они должны быть определены как эмергенцы, если происходят не только из эпидермальных, но и из субэпидермальных клеток, однако ранее он называл их трихомами (McLellan, Dengler, 1995).

A. Cuerrier et al. (1991) описывают у бегоний эмергенцы трех типов. Неветвящиеся эмергенцы могут быть коническими (см. рис. 1, 6) или с выступающими клетками. Первые встречаются наиболее часто. Верхушки их клеток могут слегка выдаваться над поверхностью эмергенца. Однако они не образуют явных выступов в виде “рогов” или “шипов”. У эмергенцев второго типа в апикальной части или иногда по всей длине имеются сильно выступающие клетки, образующие “рога” или “шипы”, расположенные под углом к оси эмергенца. Ветвящиеся эмергенцы (см. рис. 1, 8) с 2–5 “ветвями” выявлены авторами всего у нескольких видов, в том числе у бразильского вида *B. scharffii* Hook. f.

Эмергенцы подобного строения встречаются редко, в таксономических работах их обычно называют древовидными ветвящимися или многорядными ветвящимися трихомами. Так, B.S. Gregório et al. (2015) отмечают, что опушение древовидными ветвящимися трихомами (см. рис. 1, 7) характерно для некоторых бразильских бегоний из различных секций – *B. egregia* N.E. Br., *B. lindmanii* Brade, *B. paganuccii* Gregório et J.A.S. Costa.

Ветвящиеся многорядные трихомы описаны у четырех видов тропических азиатских бегоний из секции *Petermannia* (Klotzsch) A. DC.: *B. ozotothrix* D.C. Thomas (Thomas et al., 2009), *B. holosericeoides* Ardi et D.C. Thomas (Ardi et al., 2014), *B. galeolepis*

Ardi et D.C. Thomas (Ardi, Thomas, 2015) и *B. nephrophylla* Undaharta et Ardi (Undaharta, Ardi, 2016). Ветвящиеся трихомы *B. galeolepis* и *B. nephrophylla* уплощенные, похожи на утолщенные прижатые красные чешуйки. Ветвящиеся волоски *B. ozotrichix* значительно мельче, округлые в поперечном сечении, белые и полупрозрачные. Волоски *B. holosericeoides* уплощенные, но более тонкие, чем у *B. galeolepis*, розоватые, с нитевидными верхушками. Подобные трихомы встречаются также у некоторых видов американской секции *Gireoudia* (Klotzsch) A. DC. (например, *B. heracleifolia* Cham. et Schltdl.), лишь очень отдаленно связанных с азиатскими бегониями (Moonlight et al., 2015).

У африканских бегоний на различных частях растения имеются зубчатые щитовидные (пельтатные) чешуйки (см. рис. 1, 12) – многоклеточные, пленчатые, плоские, с паутинистым рисунком из утолщенных тяжей, от более или менее эллиптических до округлых в очертании, с зубчатым краем (Arends, 1992). Краевые зубцы таких чешуек варьируют по форме от широко- до узкотреугольных. Чешуйка прикрепляется в центральной части к короткой, обычно двухклеточной ножке. Такие чешуйки встречаются на разных частях растения, но плотность опушения сильно различается. Густое опушение часто бывает на стебле и прилистниках. На абаксиальной стороне наружных сегментов околоцветника обычно имеются рассеянные трихомы. На поверхности тычинок, столбиков и внутренних листочках околоцветника чешуйки, как правило, не встречаются. На листовой пластинке зубчатые чешуйки обычно располагаются с абаксиальной стороны, преимущественно возле жилок и по краям. Адаксиальная поверхность листа без чешуек у всех видов, за исключением *B. karperi* J.C. Arends и одного из образцов *B. pelargoniiflora* J.J. de Wilde et J.C. Arends (Arends, 1992).

Чешуйки на околоцветнике имеют меньшее число зубцов по сравнению с таковыми на вегетативных частях растения того же вида (Arends, 1992: 53). Чешуйки с более глубоко рассеченной пластинкой называют звездчатыми (см. рис. 1, 11); они встречаются у африканских бегоний из тех же секций, к которым относятся виды с зубчатыми чешуйками (Doorenbos et al., 1998; Wilde, 2002). Окраска их обычно коричневая, от бледной до темной, но иногда она почти бесцветная или се-

ребристо-серая. Например, серебристо-серые чешуйки на адаксиальной поверхности листовой пластинки *B. karperi* хорошо заметны, так как контрастируют по цвету с зеленой поверхностью листа (Arends, 1992).

Звездчатые трихомы выявлены у 11 видов бегоний из Северо-Восточной Бразилии (Gregório et al., 2014), а также у 2 бразильских видов из секции *Knesebeckia* (Klotzsch) A. DC. – *B. bullatifolia* L. Kollmann и *B. leopoldinensis* L. Kollmann (Kollmann, 2009). Звездчатые волоски были описаны и у представителей двух азиатских секций – *Parvibegonia* A. DC. (*B. sinuata* Wall. ex Meisn.) и *Diploclinium* (Lindl.) A. DC. (*B. cladotricha* M. Hughes). У *Begonia picta* Sm. (секция *Diploclinium*) ветвящиеся, уплощенные чешуевидные трихомы на плодах (Thomas, 2010). Очень мелкие звездчатые железистые трихомы имеются на плодах бразильской *B. obdeltata* Gregório et E.L. Jacques из секции *Pritzelia* (Klotzsch) A. DC.

Бахромчато-реснитчатые чешуйки – трихомы с широким и плоским основанием, разделяющиеся на верхушке на несколько более тонких ветвей, встречаются на вегетативных органах у азиатских бегоний *B. calcicola* Merr. (секция *Diploclinium*) и *B. oxysperma* A. DC. из монотипной секции *Baryandra* A. DC. (Doorenbos et al., 1998; Hughes, 2007).

У нескольких видов бегоний из африканской секции *Scutobegonia* на черешках обнаружены чешуевидные гребенчатые структуры (см. рис. 1, 13), которые состоят из нескольких расположенных в ряд трихом с объединенными основаниями. Такие “гребни” описаны и у других бегоний, например, у *B. goegoensis* N.E. Brown из азиатской секции *Reichenheimia* (Klotzsch) A. DC. (Sosef, 1994).

Чешуевидные гребенчатые трихомы могут образовывать характерный “пучок” или кольцо при переходе черешка в листовую пластинку. Такая структура описана у суматранского вида *B. sublobata* Jack из секции *Reichenheimia* (Hughes, Girmansyah, 2011), у бразильского *B. delicata* Gregório et J.A.S. Costa из секции *Begonia* (Gregório et al., 2015) и у африканского *B. annobonensis* A. DC. из секции *Sexalaria* A. DC. (Doorenbos et al., 1998). У *B. collaris* Brade и *B. caraguatatubensis* Brade в месте соединения черешка и листовой пластинки имеются так называемые “воротниковидные” трихомы (Там же: 159).

ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ТРИХОМЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BEGONIA*

Железистые трихомы относительно обычны для 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. Авторы выделяют железистые волоски на длинной

ножке, однорядной, состоящей из крупных прозрачных клеток (рис. 2, 1, 3), а также четыре типа волосков на короткой ножке: со сплюснутой крестообразной головкой (см. рис. 2, 4), с удлиненной крестообразной головкой, с шаровидной головкой и изогнутые волоски (см. рис. 2, 5). Волоски с удлиненной крестообразной головкой они считают

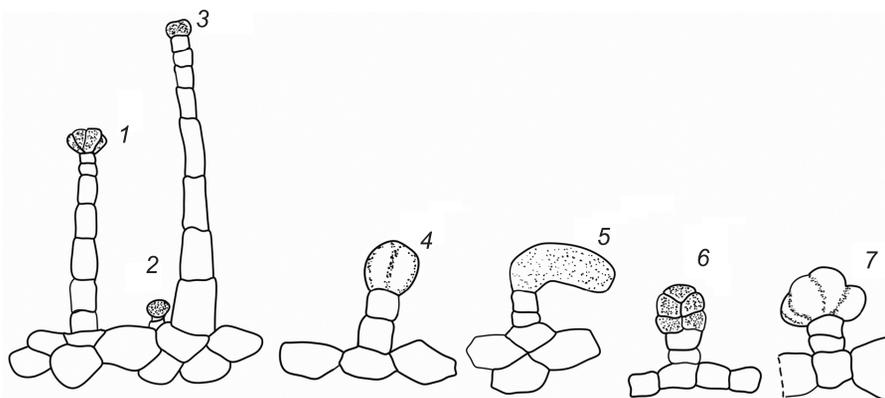


Рис. 2. Варианты железистых трихом в роде *Begonia*:

1 – железистый волосок на длинной ножке с розетковидной головкой; 2 – железистый волосок на короткой ножке с шаровидной головкой; 3 – железистый волосок на длинной ножке с полусферической головкой; 4 – железистый волосок на короткой ножке с крестообразной головкой; 5 – изогнутый железистый волосок на короткой ножке; 6 – мелкий эфемерный железистый волосок на короткой ножке с многоклеточной удлиненной головкой; 7 – пельтатная железистая трихома. Рисунок выполнен Е.В. Байковой на основе изображений в работах: Lee, 1974; Cuerrier et al., 1991; Indrakumar et al., 2013.

производным типом от волосков со сплюснутой крестообразной головкой – наиболее распространенного типа головчатых волосков. Короткие изогнутые волоски, по их мнению, могут сформироваться в результате трансформации обычных коротких волосков с шаровидной головкой при изгибании головки в ходе развития.

M.S.M. Sosef (1994) отмечал, что железистые волоски имеются у всех исследованных им видов бегоний из африканских секций *Loasibegonia* и *Scutobegonia*. Они присутствуют на всех частях растений, за исключением тычинок и внутренней поверхности сегментов околоцветника. Для видов секции *Scutobegonia* характерно наиболее плотное железистое опушение на завязи.

Автор выделил три типа железистых трихом – два типа изогнутых и один “нормальный”. Первый тип – короткие изогнутые “колбасообразные” (sausage-shaped) железистые волоски, обычно сгруппированные по два или три вместе. У них очень короткая ножка и толстая эллиптическая головка, расположенная на ножке асимметрично (Sosef, 1994). Такие волоски встречаются у видов секции *Loasibegonia* и у ряда видов секции *Scutobegonia*.

Большинство видов секции *Scutobegonia* имеют железистые волоски второго типа. Они тоже изогнутые, похожи на “колбасообразные”, но с более длинной ножкой и более тонкой вытянутой головкой, что придает им вид трости. Такие железистые волоски обычно располагаются по одному.

Железистые трихомы третьего типа – “грибовидные”, с короткой ножкой и шаровидной головкой – встречаются у нескольких видов секции *Loasibegonia*, совместно с железистыми волосками первого типа. Они хорошо заметны на гербарном материале, так как окрашены в темно-коричневый или черный цвет. Подобные трихомы, сходные с

пельтатными железками (см. рис. 2, 7), достаточно обычны для семейства *Begoniaceae*. Например, у *B. dipetala* наряду с многоклеточными многорядными неразветвленными волосками имеются пельтатные железки 60 мкм высотой и 70 мкм в диаметре, состоящие из короткой двухклеточной ножки и четырехклеточной дисковидной секреторирующей темноокрашенной головки. Наиболее обильны пельтатные железки на абаксиальной стороне листовой пластинки (Indrakumar et al., 2013).

Наряду с типичными железистыми трихомами, в структуре которых выражены ножка и головка, у некоторых бегоний наблюдаются волоски, морфологически сходные с многоклеточными нежелезистыми, но с секреторирующими клетками на дистальном конце. Например, хорошо заметные многоклеточные однорядные волоски у *B. iucunda* Irmsch. часто имеют железистую двухклеточную верхушку (Wilde, Plana, 2003). Многорядные трихомы, расположенные на черешках *B. dregei*, обычно оканчиваются железистой верхушкой, в то время как многорядные трихомы на листовых пластинках не содержат секреторирующих клеток (McLellan, 2005).

У многих видов бегоний есть мелкие эфемерные железистые трихомы с короткими ножками (см. рис. 2, 2, 6). Обычно они встречаются на молодых листьях, часто в сочетании с многоклеточными многорядными волосками. Их всегда можно найти на молодых растущих листьях полиморфного африканского вида *B. dregei* (Там же).

Опушение мелкими железистыми трихомами в сочетании с крупными многорядными нежелезистыми характерно для многих бегоний из тропической Азии. Например, все вегетативные части растений *B. hekensis* D.C. Thomas покрыты много-

клеточными многорядными трихомами до 1.2 мм длиной и микроскопическими железистыми трихомами (Thomas, 2010). На микрофотографиях листовой пластинки азиатских видов *B. blancii* M. Hughes et C.I. Peng, *B. suborbiculata* Merr. и *B. guertiziana* Gibbs показаны многоклеточные многорядные нежелезистые волоски и мелкие железистые трихомы (Hughes et al., 2011). Подобное опушение имеют и другие виды из Юго-Восточной Азии – *B. langsonensis* C.I. Peng et C.W. Lin, *B. locii* C.I. Peng, C.W. Lin et H.Q. Nguyen, *B. montaniformis* C.I. Peng, C.W. Lin et H.Q. Nguyen (Peng et al., 2015).

Для бразильских бегоний также часто характерны в опушении крупные многорядные трихомы в сочетании с мелкими железистыми. Например, на адаксиальной поверхности листа *B. delicata*

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ОПУШЕНИЯ В РОДЕ *BEGONIA*

Диагностическая значимость признаков опушения иногда подвергается сомнению, так как они считаются сильно изменчивыми под влиянием экологических факторов. Это отмечал еще К. Линней в 1751 г. в своем труде “Философия ботаники”: опушение – “...маловажное отличие, так как ... колючки, жесткие волоски ... растение часто теряет в зависимости от места произрастания и культуры” (Линней, 1989: 101). Необходимо отметить, что это суждение К. Линнея относится к кроющим трихомам. Напротив, железистые волоски он считал диагностически значимым признаком: “Железки дают существенные признаки, без знания железок никогда нельзя достоверно и надежно различить виды у очень многих родов” (Там же: 190). Важность железистых волосков для классификации и разграничения таксонов подтверждают и современные исследователи (Hickey, 1973; Glas et al., 2012).

В роде *Begonia* признаки трихом успешно используются для диагностики таксонов различного ранга. Их роль как таксономических маркеров возрастает в комбинации с другими морфологическими признаками (Sosef, 1994; Shui et al., 1999; Jacques, 2002; Gregório et al., 2015). Наиболее информативны особенности опушения вегетативных органов – листьев и стеблей. Так, нидерландские ученые (Doorenbos et al., 1998) по наличию пучка волосков в месте соединения черешка и пластинки листа различают африканские секции *Augustia* и *Rostrobegonia* Warb. Эти же авторы в качестве важных диагностических признаков бегоний указывают наличие звездчатых ветвящихся волосков у азиатских и американских видов из секций *Parvibegonia*, *Knesebeckia*, *Pritzelia*.

Специфические трихомы в виде зубчатых щитовидных чешуек, сидящих на двухклеточных ножках, встречаются только у бегоний из афри-

ка имеют трихомы трех типов: простые тонкие 1–2.6(4.5) мм длиной, трихомы с утолщенным основанием, 0.3–0.8 мм длиной и микроскопические железистые трихомы (Gregório et al., 2015).

Окаменевшие смолистые шаровидные структуры, подобные железистым трихомам современных бегоний, обнаружены при проведении археологических раскопок на северном побережье Мексиканского залива (Scarborough locality) на плодах крыловидной формы, принадлежащих неизвестному виду *Begonia*. Предполагаемый возраст окаменелости – от 3.4 до 2.7 млн лет. Находка позволила предположить, что у плодов древней бегонии были железистые трихомы, которые есть у многих современных неотропических представителей этого рода (Stults, Axsmith, 2011).

канских секций *Tetraphila*, *Baccabegonia* и *Squamibegonia*, а также у нескольких видов из секции *Loasibegonia* (Arends, 1992). В работе, посвященной таксономической ревизии секции *Tetraphila*, J.J.F.E. de Wilde (2002) подчеркивает, что опушение всех видов этой секции (как и бегоний из секций *Baccabegonia* и *Squamibegonia*) состоит из характерных тонких сухих пленчатых многоклеточных выростов эпидермального происхождения – чешуйчатых и звездчатых трихом. На рисунках, приведенных в этой статье, показаны подобные трихомы на листьях *B. capillipes* Gilg, *B. cavallyensis* A. Chev. и на завязи *B. molleri* Warb. “Сферические трихомы, несущие звездчатые чешуйки” у *B. cavallyensis* изображены также в сводке нидерландских авторов (Doorenbos et al., 1998: 202, fig. 47).

Тип железистых трихом оказался важным признаком при выполнении филогенетического анализа бегоний (Sosef, 1994). Изогнутые железистые волоски обнаружены у *B. carolinaefolia* Regel из секции *Gireoudea* (Klotzsch) A. DC. (Fellerer, 1892). Они имеются у *B. froebelii* A. DC. из американской секции *Huszia* (Klotzsch) A. DC. (Cuerrier et al., 1991), а также у представителей секции *Knesebeckia* как американских, так и азиатских. Присутствие железистых волосков такого типа одновременно в секциях *Huszia*, *Loasibegonia* и *Scutobegonia* примечательно, так как все они содержат виды с желтыми цветками – редкой для семейства окраской цветка. Этот факт указывает на филогенетическую близость между упомянутыми секциями (Sosef, 1994). Для разграничения африканских секций *Loasibegonia* и *Scutobegonia* важным признаком оказалась орнаментация кутикулы нежелезистых трихом (Там же).

Наличие ветвящихся древовидных и звездчатых трихом является надежным диагностическим признаком видового уровня для ряда бразиль-

ских и восточно-азиатских бегоний (Kollmann, 2009; Thomas et al., 2009; Ardi et al., 2014; Gregório et al., 2014, 2015; Ardi, Thomas, 2015; Undaharta, Ardi, 2016).

Признаки опушения включены в диагнозы ряда видов. Среди диагностических признаков *B. delicata*, отличающих его от близкого вида *B. alchemilloides* A. DC., указывается наличие кольца трихом на верхушке черешка, при переходе его в листовую пластинку (Gregório et al., 2015). При характеристике *Begonia kui* C.I. Peng отмечены брактей с мелкими, почти сидячими железистыми волосками. Среди признаков, отличающих этот вид от близкого вида *B. variegata* Y.M. Shui et W.H. Chen, указан характер опушения соцветия (волосистый вместо железисто-щетиристо-волосистого) и наружных листочков околоцветника (коротко волосистый вместо железисто-щетиристо-волосистого) с абаксиальной стороны (Peng et al., 2007).

Рассеяннo мелкощетириное опушение адаксиальной поверхности листа приводится в качестве одного из основных диагностических признаков локального эндемика известняковых склонов на юго-западе Гуанси (Китай) *B. chongzuoensis* Yan Liu, S.M. Ku et C.I. Peng, отличающих его от близкого вида *B. obliquifolia* S.H. Huang et Y.M. Shui (Peng et al., 2012). Опушение абаксиальной поверхности листа этого вида также специфично: крупные многорядные трихомы и микротрихомы, од-

ноклеточные шаровидные или двухклеточные с шаровидной апикальной клеткой, расположены только вдоль жилок. Подобное опушение характерно, кроме этого вида, только для двух других видов из секции *Coelocentrum* Imscher – *B. astero-pyrifolia* Y.M. Shui et W.H. Chen и *B. variifolia* Y.M. Shui et W.H. Chen.

При описании двух новых видов бегоний из Китая – *B. arachnoidea* C.I. Peng, Yan Liu et S.M. Ku и *B. umbraculifolia* C.I. Peng, Yan Liu et S.M. Ku – авторы приводят признаки опушения не только листовой пластинки, но и поверхности завязи (Peng et al., 2008). Так, у первого вида опушение завязи смешанное железисто-волосистое, с мелкими железистыми волосками на ножках; у второго – рассеяннo волосистое, с очень редкими, мелкими, почти сидячими железками, визуальнo невидимыми.

Структурные особенности трихом, наряду с другими морфологическими признаками вегетативных органов, использовались для уточнения видовой характеристики *B. dipetala* Graham из Индии (Indrakumar et al., 2013).

Индийскими исследователями (Maity et al., 2006) составлен ключ для определения гималайских бегоний из Сиккима на основе анализа опушения – морфологии волосков и их расположения на различных органах. У исследованных 12 видов авторы выявили 6 типов трихом, все они оказались нежелезистыми.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературных источников позволил выделить структурные типы трихом у представителей рода *Begonia*. Так, многоклеточные нежелезистые трихомы представлены следующими основными типами: однорядные волоски, многорядные трихомы и эмергенцы (неветвящиеся и ветвящиеся, или древовидные), а также пельтатные чешуйки (зубчатые, звездчатые, бахромчато-реснитчатые). Промежуточным типом являются волоски с расширенным многорядным основанием и однорядной дистальной частью. В результате агрегации одиночных трихом у бегоний формируются более сложные структуры: пучковидные трихомы (группировки однорядных волосков), кластеры многорядных трихом, гребенчатые (воротниковидные) чешуевидные структуры. Железистые трихомы бегоний представлены различными вариантами головчатых волосков, реже – пельтатными железками. Они формируются преимущественно на основе однорядных трихом, значительно реже секретизирующей активностью обладают многорядные трихомы.

Наиболее обычными вариантами волосков в роде *Begonia* являются многоклеточные многорядные неветвящиеся трихомы и эмергенцы, а также головчатые железистые волоски.

В качестве диагностических признаков наиболее часто используются следующие параметры: форма, размеры трихом (эмергенцев), наличие секрети, структура поверхности и орнаментация кутикулы нежелезистых трихом, плотность расположения, а также локализация различных типов трихом на листе, стебле, завязи.

В статье частично использовался материал Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, № USU 440534.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект r_a № 17-44-540601.

ЛИТЕРАТУРА

- Байкова Е.В.** Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции / Е.В. Байкова. Новосибирск, 2006. 248 с.
- Байкова Е.В., Фершалова Т.Д.** Архитектурные модели и жизненные формы представителей рода *Begonia* (*Begoniaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 8. С. 1113–1128.
- Колалите М.Р.** Динамика ультраструктуры головчатых железистых волосков // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 9. С. 34–42.
- Линней К.** Философия ботаники / К. Линней; под ред. М.Э. Кирпичникова. М., 1989. 456 с.
- Муравник Л.Е.** Трихомы перикарпия у видов *Juglans* (*Juglandaceae*): сканирующая микроскопия, флюоресцентная микроскопия и гистохимия // Цитология. 2008. Т. 50, № 7. С. 636–642.
- Тимонин А.К.** Ботаника / А.К. Тимонин. М., 2007. Т. 3. 352 с.
- Ager F.J., Ynsa M.D., Dominguez-Solis J.R., López-Martin M.C., Gotor C., Romero L.C.** Nuclear microprobe analysis of *Arabidopsis thaliana* leaves // Nucl. Instr. Methods. Phys. Res. Sect. B. 210. 2003. P. 401–406.
- Agren J., Schemske D.W.** The cost of defense against herbivores: an experimental study of trichome production in *Brassica rapa* // Am. Nat. 1993. V. 141, No. 2. P. 338–350.
- Aitawade M.M.** Morphotaxonomical studies on genus *Begonia* in Western Ghats / M.M. Aitawade. Kolhapur, 2014. 138 p.
- Ardi W.H., Hughes M.** Two new species of *Begonia* from Sumatra // Edinb. J. Bot. 2018. Published online: <https://www.cambridge.org/core/journals/edinburgh-journal-of-botany/article/two-new-species-of-begonia-from-sumatra/73D12C895E415590669395B907436505> (Accessed 29 May 2018). DOI: 10.1017/S0960428618000136
- Ardi W.H., Kusuma Y.W.C., Lewis C.L., Risna R.A., Wiriadinata H., Abdo M.E., Thomas D.C.** Studies on *Begonia* (*Begoniaceae*) of the Molucca Islands I: two new species from Halmahera, Indonesia and an updated description of *Begonia holosericea* // Reinwardtia. 2014. V. 14, No. 1. P. 19–26.
- Ardi W.H., Thomas D.C.** Studies on *Begonia* (*Begoniaceae*) of the Moluccas II: a new species from Seram, Indonesia // Gardens' Bull. Singapore. 2015. V. 67, No. 2. P. 297–303. DOI: 10.3850/S2382581215000253
- Arends J.C.** Biosystematics of *Begonia squatulosa* Hook. f. and affiliated species in section *Tetraphila* A. DC. PhD thesis // Wageningen Agr. Univ. Pap. 1992. V. 91, No. 6. P. 223.
- Averyanov L.V., Nguyen H.Q.** Eleven new species of *Begonia* L. (*Begoniaceae*) from Laos and Vietnam // Turczaninowia. 2012. V. 15, No. 2. P. 5–32.
- Barkley F.A., Hozid B.** Leaf Anatomy of *Begonia* // The Begonian. 1971. No. 38. P. 135–142.
- Bercu R., Bavaru A., Popoviciu D.R.** Histoanatomical analysis of *Begonia rex* Puiz. leaf // Annals of R.S.C.B. 2016a. V. 20, No. 3. P. 12–16. DOI: 10.ann/rscb-2016-0002
- Bercu R., Popoviciu D.R., Fagaras M.** Anatomical comparative features of two *Begonia* × *hiemalis* Fotsch (*Begoniaceae*) varieties leaves // Annals of R.S.C.B. 2016b. V. 20, No. 3. P. 17–22. DOI: 10.ann/rscb-2015-0031
- Boghdan K.S., Barkley F.A.** *Begonia trichomes* // The Begonian. 1969. No. 36. P. 130–132.
- Boghdan K.S., Barkley F.A.** Stomatal patterns in the genus *Begonia* // Phytologia. 1972. V. 23, No. 4. P. 327–333.
- Burt-Utley K., Utley J.F.** New species and notes on *Begonia* (*Begoniaceae*) from Mexico and Central America // Phytoneuron. 2012. No. 74. P. 1–25.
- Burt-Utley K., Utley J.F.** New species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from Mexico and Central America // Phytoneuron. 2014. No. 37. P. 1–8.
- Camfield R., Hughes M.** A revision and one new species of *Begonia* L. (*Begoniaceae*, Cucurbitales) in North-east India // Eur. J. Taxon. 2018. V. 396. P. 1–116. DOI: 10.5852/ejt.2018.396
- Chen W.-H., Jin X.-H., Shui Y.-M.** Rediscovery and amended descriptions of *Begonia kingdon-wardii* (*Begoniaceae*) from North Myanmar // PhytoKeys. 2018a. V. 94. P. 59–64. DOI: 10.3897/phytokeys.94.23248
- Chen W.-H., Radbouchoum S., Nguyen H.Q., Nguyen H.T., Nguyen K.S., Shui Y.-M.** Seven new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) in Northern Vietnam and Southern China. 2018b. DOI: 10.3897/phytokeys.94.23248
- Christenhusz M.J.M., Byng J.W.** The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. 2016. V. 261, No. 3. P. 201–217. DOI: 10.11646/phytotaxa.261.3.1
- Cuerrier A., Brouillet L., Barabe D.** Numerical taxonomic study of the *Begoniaceae* using the Mantel test on leaf microcharacters // Taxon. 1990. V. 39, No. 4. P. 549–560.
- Cuerrier A., Brouillet L., Barabe D.** Micromorphologie foliaire des *Begoniaceae* // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Sect. B. Adansonia. 1991. V. 12, No. 3–4. P. 297–335.
- Dai X., Wang G., Yang D.S., Tang Y., Broun P., Marks M.D., Sumner L.W., Dixon R.A., Zhao P.X.** TrichOME: a comparative omics database for plant trichomes // Plant Physiol. 2010. V. 152, No. 1. P. 44–54. DOI: 10.1104/pp.109.145813
- Dewitte A., Twyford A.D., Kidner C.A., Thomas D.C., Van Huylenbroeck J.** The origin of diversity in *Begonia*: genome dynamism, population processes and phylogenetic patterns // The dynamical processes of biodiversity – case studies of evolution and spatial distribution / Eds.: O. Grillo, G. Venora. InTech, Rijeka, Croatia. 2011. P. 27–52. DOI: 10.5772/23789
- Doorenbos J., Sosef M.S.M., Wilde J.J.F.E. de.** The Sections of *Begonia*: including descriptions, keys and species lists // Wageningen Agr. Univ. Pap. 1998. V. 98, No. 2. P. 1–266.

- Elle E., van Dam N.M., Hare J.D.** Cost of glandular trichomes, a “resistance” character in *Datura wrightii* Regel (*Solanaceae*) // *Evolution*. 1999. V. 53, No. 1. P. 22–35. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1999.tb05330.x
- Espigares T., Peco B.** Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought // *J. Ecol.* 1995. V. 83, No. 1. P. 135–142.
- Fahn A.** Secretory tissues in vascular plants // *New Phytol.* 1988. V. 108, No. 3. P. 229–257. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1988.tb04159.x
- Fellerer C.** Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen: Thesis dissertation. V. Höfling / C. Fellerer. Munchen, 1892. 239 p.
- Focho D.A., Ndam W.T., Fonge B.A.** Medicinal plants of Aguambu – Bamumbu in the Lebiale highlands, southwest province of Cameroon // *Afr. J. Pharm. Pharmacol.* 2009. V. 3 (1). P. 1–13.
- Forrest L.L., Hughes M., Hollingsworth P.M.** A phylogeny of *Begonia* using nuclear ribosomal sequence data and morphological characters // *Syst. Bot.* 2005. V. 30, No. 3. P. 671–682. DOI: 10.1600/0363644054782297
- Frodin D.G.** History and concepts of big plant genera // *Taxon.* 2004. V. 53, No. 3. P. 753–776. DOI: 10.2307/4135449
- Gagul J.N., Sands M.J.S., Gideon O., Hughes M.** A revision of *Begonia* sect. *Symbegonia* on New Guinea // *Edinb. J. Bot.* 2018. V. 75, No. 2. P. 127–159. DOI: 10.1017/S096042861800001X
- Glaz J.J., Schimmel B.C.J., Alba J.M., Escobar-Bravo R., Schuurink R.C., Kant M.R.** Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores // *Int. J. Mol. Sci.* 2012. V. 13, No. 12. P. 17077–17103. DOI: 10.3390/ijms131217077
- Goodall-Copstake W.P., Harris D.J., Hollingsworth P.M.** The origin of a mega-diverse genus: dating *Begonia* (*Begoniaceae*) using alternative datasets, calibrations and relaxed clock methods // *Bot. J. Linn. Soc.* 2009. V. 159, No. 3. P. 363–380. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2009.00948.x
- Goodall-Copstake W.P., Pérez-Espona S., Harris D.J., Hollingsworth P.M.** The early evolution of the mega-diverse genus *Begonia* (*Begoniaceae*) inferred from organelle DNA phylogenies // *Biol. J. Linn. Soc.* 2010. V. 101, No. 2. P. 243–250. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01489.x
- Gregório B.S., Jacques E.L., Costa J.A.S., Rapini A.** *Begonia obdeltata* (*Begoniaceae*), a new species from northeast Brazil // *Phytotaxa*. 2014. V. 167, No. 2. P. 189–194. DOI: 10.11646/phytotaxa.167.2.5
- Gregório B.S., Costa J.A.S., Rapini A.** Three new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from Bahia, Brazil // *PhytoKeys*. 2015. No. 44. P. 1–13. DOI: 10.3897/phytokeys.44.7993
- Hickey L.J.** Classification of the architecture of Dicotyledonous leaves // *Amer. J. Bot.* 1973. V. 60, No. 1. P. 17–33.
- Hughes M.** *Begonia cladotricha* (*Begoniaceae*): A new species from Laos // *Edinb. J. Bot.* 2007. V. 64, No. 1. P. 101–105.
- Hughes M.** An Annotated Checklist of Southeast Asian *Begonia* / M. Hughes. Edinburgh, 2008. 164 p.
- Hughes M.** A new species of fleshy-fruited *Begonia* (*Begoniaceae*) from the Masoala Peninsula, Madagascar // *Adansonia*. 2011. V. 33, No. 1. P. 81–85. DOI: 10.5252/a2011n1a4
- Hughes M., Girmansyah D.** A revision of *Begonia* sect. *Sphenanthera* (Hassk.) Warb. from Sumatra // *Gardens’ Bull. Singapore*. 2011. V. 62, No. 2. P. 27–39.
- Hughes M., Girmansyah D., Ardi W.H.** Further discoveries in the ever-expanding genus *Begonia* (*Begoniaceae*): fifteen new species from Sumatra // *Eur. J. Taxon.* 2015. V. 167. P. 1–40. DOI: 10.5852/ejt.2015.167
- Hughes M., Rubite R.R., Kono Y., Peng C.-I.** *Begonia blancii* (sect. *Diploclinium*, *Begoniaceae*), a new species endemic to the Philippine Island of Palawan // *Bot. Stud.* 2011. V. 52. P. 203–209.
- Indrakumar I., Karpagam S., Jayaraman P.** Anatomical protocol of *Begonia dipetala* Graham for the specific identity of the plant // *Int. J. Plant Res.* 2013. V. 3, No. 3. P. 27–38.
- Irmischer E.** *Begoniaceae* // *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* / Ed. A. Engler. 2nd edn. Leipzig, 1925. V. 21. P. 548–588.
- Jacques E.D.L., Mamede M.C.H.** Novelties in *Begonia* (*Begoniaceae*) from the coastal forests of Brazil // *Brittonia*. 2004. V. 56, No. 1. P. 75–81.
- Jacques E.L.** Estudos taxonômicos das espécies brasileiras do gênero *Begonia* L. (*Begoniaceae*) com placenta partida / E.L. Jacques: Tese de Doutorado. São Paulo, 2002. 319 p.
- Johnson H.B.** Plant pubescence: an ecological perspective // *Botan. Rev.* 1975. V. 41, No. 3. P. 233–258.
- Kiew R.** Notes on Vietnamese *Begonia* (*Begoniaceae*), including three new species // *Adansonia*. 2007. Ser. 3, No. 29 (2). P. 229–238.
- Kim H.-J., Seo E.-Y., Kim J.-H., Cheong H.-J., Kang B.-C., Choi D.-I.** Morphological classification of trichomes associated with possible biotic stress resistance in the genus *Capsicum* // *Plant Pathol. J.* 2012. V. 28, No. 1. P. 107–113. DOI: 10.5423/PPJ.NT.12.2011.0245
- Kim J., Kang K., Gonzales-Vigil E., Shi F., Jones A.D., Barry C.S., Last R.L.** Striking natural diversity in glandular trichome acylsugar composition is shaped by variation at the Acyltransferase2 locus in the wild tomato *Solanum habrochaites* // *Plant Physiol.* 2012. V. 160, No. 4. P. 1854–1870. DOI: 10.1104/pp.112.204735
- Kolalite M.R.** Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. catena* var. *citriodora*) // *Nord. J. Bot.* 1998. V. 18, No. 5. P. 589–598.
- Kollmann L.J.C.** *Begonia bullatifolia* L. Kollmann and *Begonia leopoldinensis* L. Kollmann (*Begoniaceae*), two new species from the Atlantic forest in the State of Espírito Santo, Brazil // *Candollea*. 2009. V. 64, No. 1. P. 117–122.
- Kollmann L.J.C., Fontana A.P.** A new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from the Atlantic forest of Espírito San-

- to, Brazil // *Rodriguésia*. 2008. V. 59, No. 4. P. 761–764. DOI: 10.1590/2175-7860200859407
- Ku S.-M., Kono Y., Liu Y.** *Begonia pengii* (sect. *Coelocentrum*, *Begoniaceae*), a new species from limestone areas in Guangxi, China // *Bot. Stud.* 2008. No. 49. P. 167–175.
- Latham P.** Plants visited by bees and other useful plants of Umalila, Southern Tanzania / P. Latham. England; Mystole, 2008. 258 p.
- Lee Y.S.** A study of stem anatomy in *Begonia* L. // *Phytologia*. 1974. V. 27. P. 464–489.
- Lemmens R.H.M.J.** *Begonia macrocarpa* Warb.: Plant Resources of Tropical Africa 2. Vegetables / R.H.M.J. Lemmens; Eds.: G.J.H. Grubben, O.A. Denton: PROTA Foundation. CTA, Wageningen, Netherlands, 2004. 106 p.
- Levin D.A.** The role of trichomes in plant defense // *Q. Rev. Biol.* 1973. V. 48, No. 1. P. 3–15.
- Lin C.-W., Chung S.-W., Peng C.-I.** Eleven new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from Sarawak, Borneo // *Taiwania*. 2017. V. 62, No. 3. P. 219–251. DOI: 10.6165/ta.2017.62.219
- Ly N.-S., Peng C.-I., Hughes M.** *Begonia lecongkietii* (Sect. *Petermannia*), a new species from mount Dau, South Central Coast Region, Vietnam // *Edinb. J. Bot.* 2018. V. 75, No. 2. P. 167–172. DOI: 10.1017/S0960428618000033
- Ma H., Li H.-Z.** *Begonia guaniana* (*Begoniaceae*), a new species from China // *Ann. Bot. Fen.* 2006. V. 43, No. 6. P. 466–470.
- Maity D., Chauhan A.S., Maiti G.G.** Studies on the trichomes of some species of *Begonia* Linn. (*Begoniaceae*) of Sikkim Himalaya // *J. Econ. Taxon. Bot.* 2006. V. 30, No. 3. P. 510–519.
- Malewska T.** Biological and phytochemical analysis of *Chungtia* medicinal plants of Nagaland, India / T. Malewska. Sydney, 2014. 226 p.
- McLellan T.** Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (*Begoniaceae*) // *Amer. J. Bot.* 2005. V. 92, No. 10. P. 1616–1623. DOI: 10.3732/ajb.92.10.1616
- McLellan T., Dengler N.G.** Pattern and form in repeated elements in the developments of simple leaves of *Begonia dregei* // *Int. J. Plant. Sci.* 1995. V. 156, No. 5. P. 581–589.
- Metcalf C.R., Chalk L.** *Begoniaceae* // *Anatomy of the dicotyledons*. V. 1. Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Oxford, 1950. P. 691–695.
- Moonlight P.W., Hughes M., Tebbitt M.C.** Taxonomy of *Begonia albomaculata* and description of two new species endemic to Peru // *Edinb. J. Bot.* 2017. V. 74, No. 2. P. 179–198. DOI: 10.1017/S0960428617000075
- Moonlight P.W., Richardson J.E., Tebbitt M.C., Thomas D.C., Hollands R., Peng C.-I., Hughes M.** Continental-scale diversification patterns in a megadiverse genus: the biogeography of Neotropical *Begonia* // *J. Biogeogr.* 2015. V. 42, No. 6. P. 1137–1149. DOI: 10.1111/jbi.12496
- Muravnik L.E., Kostina O.V., Shavarda A.L.** Development, structure and secretion compounds of stipule colleters in *Pentas lanceolata* (*Rubiaceae*) // *S. Afr. J. Bot.* 2014. No. 93. P. 27–36. DOI: 10.1016/j.sajb.2014.03.007
- Muravnik L.E., Kostina O.V., Shavarda A.L.** Glandular trichomes of *Tussilago farfara* (*Senecioneae*, *Asteraceae*) // *Planta*. 2016. V. 244, No. 3. P. 737–752. DOI: 10.1007/s00425-016-2539-x
- Muravnik L.E., Shavarda A.L.** Pericarp peltate trichomes in *Pterocarya rhoifolia*: histochemistry, ultrastructure, and chemical composition // *Int. J. Plant Sci.* 2011. V. 172, No. 2. P. 159–172.
- Muravnik L.E., Shavarda A.L.** Leaf glandular trichomes in *Empetrum nigrum*: morphology, histochemistry, ultrastructure and secondary metabolites // *Nord. J. Bot.* 2012. V. 30, No. 4. P. 470–481. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2011.01322.x
- Oxford Dictionaries.** URL: <https://en.oxforddictionaries.com/definition/trichome> (Accessed 03 September 2018).
- Payne W.W.** A glossary of plant hair terminology // *Brittonia*. 1978. V. 30, No. 2. P. 239–255.
- Peng C.-I., Hsieh T.-Y., Ngyuen Q.H.** *Begonia kui* (sect. *Coelocentrum*, *Begoniaceae*), a new species from Vietnam // *Bot. Stud.* 2007. No. 48. P. 127–132.
- Peng C.-I., Ku S.-M., Kono Y., Chung K.-F., Liu Y.** Two new species of *Begonia* (sect. *Coelocentrum*, *Begoniaceae*) from limestone areas in Guangxi, China: *B. arachnoidea* and *B. subcoriacea* // *Bot. Stud.* 2008. No. 49. P. 405–418.
- Peng C.-I., Ku S.-M., Kono Y., Liu Y.** *Begonia chongzuoensis* (sect. *Coelocentrum*, *Begoniaceae*), a new caliphile from Guangxi, China // *Bot. Stud.* 2012. No. 53. P. 283–290.
- Peng C.-I., Leong W.** Novelities in *Begonia* sect. *Platycentrum* for China: *B. crocea*, sp. nov. and *B. xanthina* Hook., a new distributional record // *Bot. Stud.* 2006. No. 47. P. 89–96.
- Peng C.-I., Lin C.-W., Yang H.-A., Kono Y., Nguyen H.Q.** Six new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from limestone areas in Northern Vietnam // *Bot. Stud.* 2015. V. 56, No. 9. P. 1–23. DOI: 10.1186/s40529-015-0089-3
- Peng C.-I., Rubite R.R., Lin C.-W., Hughes M., Kono Y., Chung K.-F.** Three new species of *Begonia* sect. *Baryandra* from Panay Island, Philippines // *Bot. Stud.* 2017. V. 58, No. 28. P. 1–13. DOI: 10.1186/s40529-017-0182-x
- Phutthai T., Hughes M.** Four new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from Thailand // *Edinb. J. Bot.* 2017. V. 74, No. 2. P. 149–161. DOI: 10.1017/S0960428617000051
- Plana V.** Phylogenetic relationships of the Afro-Malagasy members of the large genus *Begonia* inferred from trnL intron sequences // *Syst. Bot.* 2003. V. 28, No. 4. P. 693–704.
- Plana V., Gascoigne A., Forrest L.L., Harris D., Pennington R.T.** Pleistocene and pre-Pleistocene *Begonia*

- speciation in Africa // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2004. V. 31, No. 2. P. 449–461.
- Plant Trichome Gland Specific Promoter Sequence:** Pat. US 6730826 B2 / G.J. Wagner, S. Gan, E. Wang, R. Wang. University of Kentucky UKnowledge. Kentucky Tobacco Research and Development Center Faculty Patents. 2004.
- Quattrocchi U.** *Begonia* L. (*Begoniaceae*) // *CRC World Dictionary of Medicinal and Poisonous Plants: Common Names, Scientific Names, Eponyms, Synonyms, and Etymology.* Boca Raton, 2012. P. 558–561.
- Sands M.J.S.** The Begonias of New Guinea – an overview // *Blumea.* 2009. V. 54. P. 272–277.
- Scherberich D., Duruisseau J.** *Begonia henrilaportei* Scherber. et J. Duruisseau (*Begoniaceae*), a new endemic species from the Masoala Peninsula, Madagascar // *Candollea.* 2016. V. 71, No. 1. P. 13–18. DOI: 10.15553/c2016v711a3
- Scherberich D., Duruisseau J.** Two new species of *Begonia* sect. *Erminea* (*Begoniaceae*) from Nosy Mangabe in Madagascar // *Candollea.* 2017. V. 72, No. 2. P. 257–263. DOI: 10.15553/c2017v722a3
- Shrestha N., Itani R., Khanal D.P.** Pharmacognostic, phytochemical, antioxidant and antibacterial activity studies on *Begonia picta* // *World J. Pharm. Res.* 2015. V. 5, No. 1. P. 979–997.
- Shui Y.-M.** *Begonia tetralobata* (*Begoniaceae*), a new species from China // *Ann. Bot. Fen.* 2007. V. 44, No. 1. P. 76–79.
- Shui Y.-M., Li Q.-R., Huang S.-H.** Observation of leaf epidermis and its hair of *Begonia* L. from Yunnan // *Acta Bot. Yunnan.* 1999. V. 21, No. 3. P. 309–316.
- Shui Y.-M., Peng C.-I., Wu C.-Y.** Synopsis of the Chinese species of *Begonia* (*Begoniaceae*), with a reappraisal of sectional delimitation // *Bot. Bull. Acad. Sin.* 2002. V. 43. P. 313–327.
- Skaltsa H., Verekokidou E., Harvala C., Karabourniotis G., Manetasi Y.** UV-B protective potential and flavonoid content of leaf hairs of *Quercus ilex* // *Phytochemistry.* 1994. V. 37, No. 4. P. 987–990. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)89514-X
- Sosef M.S.M.** Refuge Begonias: taxonomy, phylogeny and historical biogeography of *Begonia* sect. *Loasibegonia* and sect. *Scutobegonia* in relation to glacial rain forest refuges in Africa / M.S.M. Sosef. Wageningen, 1994. 306 p.
- Sosef M.S.M., Nguema M.N.S.** Novitates Rio Munis 2. A new species of *Begonia* section *Loasibegonia* (*Begoniaceae*) from the Monte Alen region, Equatorial Guinea // *Blumea.* 2010. V. 55, No. 1. P. 91–93.
- Sourabie T.S., Kinda D., Yaro B., Nikiema J.B.** Ethnobotanical survey of medicinal plants used by the traditional medical healers in the villages of Béréga-dougou and Fabédougou (Cascades Region, Burkina Faso) // *IOSR J. Pharmacy.* 2013. V. 3, No. 7. P. 38–45.
- Stults D.Z., Axsmith B.J.** First macrofossil record of *Begonia* (*Begoniaceae*) // *Amer. J. Bot.* 2011. V. 98, No. 1. P. 150–153. DOI: 10.3732/ajb.1000331
- Tebbitt M.C.** Notes on South Asian *Begonia* (*Begoniaceae*) // *Edinb. J. Bot.* 2003. V. 60, No. 1. P. 1–9. DOI: 10.1017/S0960428603000015
- Tebbitt M.C.** A new species of fleshy-fruited *Begonia* (*Begoniaceae*) from Sumatra // *Blumea.* 2005a. V. 50, No. 1. P. 153–156.
- Tebbitt M.C.** *Begonias: Cultivation, identification, and natural history* / M.C. Tebbitt. Portland, 2005b. 336 p.
- Telepova M.N., Budantzev A.L., Shavarda A.L.** 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.* 1992. V. 139, No. 3. P. 247–264. DOI: 10.1080/01811797.1992.10824962
- Thomas D.C.** Phylogenetics and historical biogeography of Southeast Asian *Begonia* L. (*Begoniaceae*) / D.C. Thomas: PhD thesis. Glasgow, 2010. 178 p.
- Thomas D.C., Ardi W.H., Hughes M.** Two new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from Central Sulawesi, Indonesia // *Edinb. J. Bot.* 2009. V. 66, No. 1. P. 103–114. DOI: 10.1017/S0960428609005320
- Thomas D.C., Ardi W.H., Hughes M.** Nine new species of *Begonia* (*Begoniaceae*) from South and West Sulawesi, Indonesia // *Edinb. J. Bot.* 2011. V. 68, No. 2. P. 225–255. DOI: 10.1017/S0960428611000072
- Twyford A.D., Kidner C.A., Ennos R.A.** Maintenance of species boundaries in a Neotropical radiation of *Begonia* // *Mol. Ecol.* 2015. V. 24, No. 19. P. 4982–4993. DOI: 10.1111/mec.13355
- Undaharta N.K.E., Ardi W.H.** Studies on *Begonia* (*Begoniaceae*) of the Moluccas III: A new *Begonia* from Seram, Indonesia // *Gardens' Bull. Singapore.* 2016. V. 68, No. 2. P. 279–285. DOI: 10.3850/S2382581216000211
- Uphof J.C.T., Hummel K.** Plant hairs // *Handbuch der Pflanzenanatomie* / Eds.: K. Linsbauer, G. Tischler, A. Pascher. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1962. Bd. IV, T. 5. P. 1–206.
- Vassilyev A.E., Muravnik L.E.** The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (*Lentibulariaceae*) relative to their function. I. The changes during maturation // *Ann. Bot.* 1988. V. 62, No. 4. P. 329–341.
- Wagner G.J., Wang E., Shepherd R.W.** New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome // *Ann. Bot.* 2004. V. 93, No. 1. P. 3–11. DOI: 10.1093/aob/mch011
- Wang E., Wagner G.J.** Elucidation of the functions of genes central to diterpene metabolism in tobacco trichomes using posttranscriptional gene silencing // *Planta.* 2003. V. 216, No. 4. P. 686–691.
- Warburg O.** *Begoniaceae* // *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 3, 6a / Eds.: A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1895. P. 121–150.
- Werker E.** Trichome diversity and development // *Adv. Bot. Res.* 2000. V. 31. P. 1–35. DOI: 10.1016/S0065-2296(00)31005-9
- Werker E., Putievsky E., Ravid U.** The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. // *Ann. Bot.* 1985a. V. 55, No. 6. P. 793–801. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a086958

- Werker E., Ravid U., Putievsky E.** Structure of glandular hairs and identification of main components of their secreted material in some species of the Labiatae // Israel J. Bot. 1985b. V. 34, No. 1. P. 31–45.
- Werker E., Ravid U., Putievsky E.** Glandular hairs and their secretion in the vegetative and reproductive organs of *Salvia sclarea* and *S. dominica* // Israel J. Bot. 1985c. V. 34, No. 2–4. P. 239–252.
- Wilde J.J.F.E. de.** *Begonia* section *Tetraphila* A. DC., a taxonomic revision // Studies in *Begoniaceae*. VII. Wageningen Agr. Univ. Pap. 2001-2 / Ed. J.J.F.E. de Wilde. Wageningen, 2002. P. 5–258.
- Wilde J.J.F.E. de.** *Begoniaceae* // The Families and Genera of Vascular Plants / Ed. K. Kubitzki. Berlin; Heidelberg, 2011. V. X. P. 56–71. DOI: 10.1007/978-3-642-14397-7
- Wilde J.J.F.E. de, Plana V.** A new section of *Begonia* (*Begoniaceae*) from tropical west central Africa // Edinb. J. Bot. 2003. V. 60, No. 2. P. 121–130.
- Xiao K., Mao X., Lin Y., Xu H., Zhu Y., Cai Q., Xie H., Zhang J.** Trichome, a Functional Diversity Phenotype in Plant // Mol. Biol. 2017. V. 6. P. 183. DOI: 10.4172/2168-9547.1000183
- Xing F.W., Wang F.G., Chen H.F., Chau L.K.C.** *Begonia hongkongensis* (*Begoniaceae*), a new species from Hong Kong // Ann. Bot. Fen. 2005. V. 42. P. 151–154.
- Ye H.-G., Wang F.-G., Ye Y.-S., Peng C.-I.** *Begonia cop-tidifolia* (*Begoniaceae*), a new species from China // Bot. Bull. Acad. Sin. 2004. V. 45. P. 259–266.

Поступила в редакцию 18.12.2018 г.,
после доработки – 06.08.2019 г.,
принята к публикации 14.05.2019 г.