

Сравнительная карпология *Cyclospatheae* и *Ceroxyleae* (*Arecaceae* – *Ceroxyloideae*)

Comparative carpology of *Cyclospatheae* and *Ceroxyleae* (*Arecaceae* – *Ceroxyloideae*)

Михайлова А. А.¹, Романов М. С.¹, Бобров А. В.², Васеха Н. Д.¹

Mikhaylova A. A.¹, Romanov M. S.¹, Bobrov A. V. F. Ch.², Vasekha N. D.¹

¹ Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mail: ana.mikhaylova@list.ru, romanovmikhail@hotmail.com, natashavasekha@yandex.ru

¹ Main Botanical Garden nm. N. V. Tsitsin of Russian Academy of Science, Moscow, Russia

² Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: avfch_bobrov@mail.ru

² Moscow State University nm. M. V. Lomonosov, Moscow, Russia

Реферат. В настоящее время плоды представителей *Arecaceae* остаются недостаточно изученными, и сравнительно-карпологические исследования пальм являются актуальными. Поэтому нами были исследованы морфологические особенности и анатомическая структура плодов всех 4 родов триб *Cyclospatheae* и *Ceroxyleae* подсемейства *Ceroxyloideae* (*Arecaceae*). Плоды изученных представителей (*Pseudophoenix sargentii*, *Ceroxylon alpinum*, *C. vogelianum*, *C. utile*, *Juania australis*, *Oraniopsis appendiculata*, *Ravenea hildebrandtii*, *R. robustior*) были отнесены к пиренарию Пех-типа. Исходным типом плодов внутри подсемейства могут рассматриваться лопастные трехгнездные плоды, выявленные у *Pseudophoenix*, которые характеризуется паренхимным мезокарпием с рассеянными склереидами, концентрирующимися в его периферической зоне, и палисадным склерифицированным эндокарпием. Плоды *Ceroxyleae* отнесены нами к производным типам плодов, для которых характерны различные морфогенетические трансформации перикарпия: дифференциация подзон мезокарпия (*Ceroxylon*), образование пояса брахисклереид (*Ceroxylon*, *Juania*), или образование разных по форме склереид (*Ravenea hildebrandtii*), или почти полное отсутствие склереид (*Oraniopsis*, *Ravenea robustior*). Трансформация эндокарпия шла по пути сокращения длины палисадных склерифицированных клеток (*Ceroxylon*, *Juania*, *Ravenea*, *Oraniopsis*), а также заполнение их флобафенами (*Ravenea*, *Oraniopsis*).

Ключевые слова. анатомия перикарпия, морфогенез плодов, пиренарий Пех-типа, *Ceroxyloideae*, *Ceroxylon*, *Juania*, *Oraniopsis*, *Pseudophoenix*, *Ravenea*.

Summary. At present, the fruits of the representatives of *Arecaceae* remain insufficiently studied, therefore, studies of comparative carpology of palms are relevant. We investigated fruit morphology and anatomy of all 4 genus of tribes *Cyclospatheae* and *Ceroxyleae* of subfamily *Ceroxyloideae* (*Arecaceae*). The fruits of studied species (*Pseudophoenix sargentii*, *Ceroxylon alpinum*, *C. vogelianum*, *C. utile*, *Juania australis*, *Oraniopsis appendiculata*, *Ravenea hildebrandtii*, *R. robustior*) were revealed as pyrenarium of Ilex type. We can consider that the original fruit type within the subfamily are lobate trimerous fruits of *Pseudophoenix*, with the pericarp differentiated into parenchymatous mesocarp, scattered brachysclereids in the peripheral zone of the mesocarp and palisade sclerified endocarp. Fruits of *Ceroxyleae* are derived types of fruits, which had morphogenetic transformation in different zones of pericarp. Transformations of mesocarp had different ways: differentiation of mesocarp subzones (*Ceroxylon*), formation of belt of brachysclereids in the peripheral zone of the mesocarp (*Ceroxylon*, *Juania*), or formation of sclereids with different shapes (*Ravenea hildebrandtii*), or almost complete absence of sclereids (*Oraniopsis*, *Ravenea robustior*). Transformations of endocarp followed the path of reduction of the length of the palisade sclerified cells (*Ceroxylon*, *Juania*, *Ravenea*, *Oraniopsis*) and its filling with phlobaphenes (*Ravenea*, *Oraniopsis*).

Key words. *Ceroxyloideae*, *Ceroxylon*, fruit morphogenesis, *Juania*, *Oraniopsis*, pericarp anatomy, *Pseudophoenix*, pyrenarium of Ilex type, *Ravenea*.

Подсемейство *Ceroxyloideae* Drude включает в себя три монофилетические трибы – *Cyclospatheae* O. F. Cook, *Ceroxyleae* Satake и *Phytelephea* Horan. (Dransfield et al., 2008; Baker, Dransfield, 2016, Yao et al., 2023). *Cyclospatheae* представлена единственным родом *Pseudophoenix* H. Wendl. ex Sarg., распространенным в Карибском регионе (Dransfield et al., 2008). *Ceroxyleae* включает в себя 4 рода, имеющих

дизъюнктивный ареал: *Ceroxylon* Bonpl. ex DC. распространен в Центральном и Северном Андах, *Juania* Drude – на островах Хуан-Фернандес, *Ravenea* H. Wendl. ex C. D. Bouché – на Мадагаскаре и Коморских островах, *Oraniopsis* (Becc.) J. Dransf., A. K. Irvine et N. W. Uhl – в Квинсленде (Dransfield et al., 2008). *Phytelephea* представлена 3 родами: *Ammandra* O. F. Cook, *Phytelephas* Ruiz et Pav. и *Aphandra* Barfod, распространенными на северо-западе Южной Америки (Dransfield et al., 2008). Несмотря на большое количество исследований представителей *Ceroxyloideae*, строение их плодов изучено недостаточно.

Для выявления анатомических особенностей и определения морфогенетического типа плодов были изучены плоды представителей *Ceroxyloideae*: 1 вид из трибы *Cyclospatheae* (*Pseudophoenix sargentii* H. Wendl. ex Sarg.) и 7 видов из трибы *Ceroxyleae* (*Ceroxylon alpinum* Bonpl. ex DC., *C. vogelianum* (Engel) H. Wendl., *C. utile* (H. Karst.) H. Wendl., *Juania australis* (Mart.) Drude ex Hook. f., *Oraniopsis appendiculata* (F. M. Bailey) J. Dransf., A. K. Irvine et N. W. Uhl, *Ravenea hildebrandtii* H. Wendl. ex C. D. Bouché, *R. robustior* Jum. et H. Perrier), при помощи стандартных методик (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981).

Морфология плодов *Ceroxyloideae*

Плоды изученных представителей *Ceroxyloideae* – верхние синкарпные, нескрывающиеся, костяковидные, развивающиеся из тримерного гинецея. У большинства представителей развивается одна карпелла (*Ceroxylon*, *Juania*, *Oraniopsis*, *Ravenea*), и только у *Pseudophoenix* в норме развивается 2–3 карпеллы. Плоды шаровидной или почти шаровидной формы или, если развивается больше одной карпеллы – двух- или трехлопастные (каждая часть также шаровидной формы), диаметр плодов варьирует от 1,5 см (*Ceroxylon utile*) до 3 см (*Oraniopsis appendiculata*).

Анатомия плодов *Ceroxyloideae*

***Pseudophoenix* (*Ps. sargentii*)**

Экзокарпий однослойный представлен мелкими, округлыми на поперечном срезе клетками и покрыт толстым слоем кутикулы. Паренхимный мезокарпий состоит из 65–75 слоев клеток, в его периферической части концентрируются рассеянные брахисклереиды. Эндокарпий однослойный представлен крупными палисадными склерифицированными клетками.

***Ceroxylon* (*C. alpinum*, *C. vogelianum*, *C. utile*)**

Экзокарпий однослойный представлен небольшими клетками (от округлых до прямоугольных на поперечном срезе: *C. alpinum*, *C. vogelianum*), либо клиновидными клетками, собранными в небольшие группы (по 5–7 клеток) (*C. utile*). Мезокарпий состоит из 55 (*C. alpinum*, *C. vogelianum*) – 95 слоев клеток (*C. utile*) и подразделяется на периферическую и внутреннюю топографические зоны. Периферическая зона мезокарпия представлена среднего размера слегка тангентально удлиненными бесцветными паренхимными клетками. На периферии этой зоны располагается почти непрерывный пояс брахисклереид, состоящий из 2–4 слоев клеток. В более центральной части периферической зоны мезокарпия содержатся тонкостенные склереиды: небольшие, собранные в группы (*C. alpinum*), или крупные, одиночные или собранные в группы (*C. vogelianum*, *C. utile*). Внутренняя зона мезокарпия состоит из 5–15 слоев крупных изодиаметрических (*C. alpinum*, *C. vogelianum*) или/и радиально удлиненных (*C. utile*) паренхимных клеток. Эндокарпий представлен одним слоем небольших палисадных склерифицированных клеток (*C. alpinum*, *C. vogelianum*).

***Juania* (*J. australis*)**

Экзокарпий представлен одним слоем мелких, прямоугольных на поперечном срезе клеток. Мезокарпий состоит из 60–80 слоев, варьирующих по размерам и формам паренхимных клеток, среди которых рассеяно большое количество крупных, толстостенных, одиночных или собранных в группы (до 5 клеток) склереид, а также крупных клеток, заполненных флобафенами. В периферической части мезокарпия содержится непрерывный пояс брахисклереид, состоящий из 1–3 слоев. Эндокарпий состоит из одного слоя небольших палисадных склерифицированных клеток.

***Oraniopsis* (*Or. appendiculata* на 3 стадиях развития)**

Экзокарпий однослойный, состоит из мелких, прямоугольных на поперечном срезе клеток. Мезокарпий представлен 80–100 слоями разновеликих паренхимных клеток (во внутренней части мезокарпия мелких), изодиаметрических (слегка тангентально удлиненных в центральной части мезокарпия). На периферии мезокарпия располагаются отдельные или собранные в группы брахисклереиды, в центральной части мезокарпия содержатся небольшие толстостенные отдельные или собранные в небольшие группы (по 2–3 клетки) склереиды (на 1 стадии развития). В процессе развития плода брахисклереиды, слагающие прерывистый пояс на ранней стадии развития, смещаются к срединной зоне

мезокарпия, где также дифференцируются большие по размеру склереиды (2 и 3 стадии). Эндокарпий представлен одним слоем небольших, бесцветных, прямоугольных на поперечном срезе клеток (1 и 2 стадии), которые развиваются в почти прямоугольные склереиды, заполняются флобафенами, а их стенки неравномерно утолщаются и незначительно одревесневают (3 стадия).

Ravenea (R. hildebrandii, R. robustior)

Экзокарпий состоит из одного слоя небольших, прямоугольных на поперечном срезе клеток. Мезокарпий представлен 25 (*R. robustior*) – 45 слоями (*R. hildebrandii*) среднеразмерных паренхимных клеток, которые сдавлены во внутренней части мезокарпия. В периферической зоне мезокарпия содержатся небольшого и среднего размера толстостенные склереиды (*R. hildebrandii, R. robustior*), во внутренней зоне – крупные тонкостенные склереиды (*R. hildebrandii*). На разной высоте плода в некоторых участках мезокарпия склереиды могут отсутствовать (*R. robustior*). Эндокарпий однослойный, представленный небольшими палисадными, почти квадратными, склереидами, заполненными флобафенами.

Нами установлено, что плоды *Pseudophoenix sargentii, Cerroxylon alpinum, C. vogelianum, C. utile, Juania australis, Oraniopsis appendiculata, Ravenea hildebrandtii* и *R. robustior* имеют перикарпий, состоящий из однослойного экзокарпия, многослойного паренхимного мезокарпия, в периферической части которого расположен пояс брахисклереид (*Cerroxylon, J. australis*) и/или одиночные или собранные в группы склереиды (*Or. appendiculata, R. hildebrandtii* и *R. robustior*), которые иногда концентрируются в периферической зоне мезокарпия (*Ps. sargentii*), и однослойного склерифицированного эндокарпия, и, соответственно, относятся к пиренариям Пех-типа (Bobrov, Romanov, 2019).

Лопастные 2–3-гнездные плоды *Pseudophoenix*, характеризующиеся паренхимным мезокарпием с рассеянными склереидами, концентрирующимися в периферической зоне мезокарпия, и палисадным склерифицированным эндокарпием, могут рассматриваться как исходный тип плодов внутри подсемейства. У представителей трибы *Cerroxyleae* плоды, также развивающиеся из 3 мерного гинецея, в процессе их развития становятся псевдомонотерными (развивается только одна карпелла), поэтому они представляют производный тип. Для перикарпия *Cerroxylon* характерны некоторые черты специализации – дифференциация мезокарпия на две зоны: периферическую, которая состоит из среднего размера тангентально вытянутых паренхимных клеток и в которой появляется пояс брахисклереид (отсутствует у *Pseudophoenix*); и внутреннюю зону, сложенную крупными клетками паренхимы; также происходит уменьшение длины склереид эндокарпия по сравнению с таковыми у *Pseudophoenix*. Строение перикарпия плодов *Juania* претерпевает морфогенетические изменения, некоторые из которых сходны с таковыми у *Cerroxylon* – образуется пояс брахисклереид в периферии мезокарпия, уменьшается длина клеток эндокарпия. Изменения в строении перикарпия *Oraniopsis* и *Ravenea* заключались в редукции одревеснения – не дифференцируется пояс брахисклереид на периферии мезокарпия, продолжает уменьшаться длина склереид эндокарпия, которые приобретают практически квадратные очертания, а также наблюдается заполнение их флобафенами.

На основе вышесказанного нами были выявлены вероятные направления морфогенетических трансформаций разных зон перикарпия у исследованных таксонов Агесасеае – *Cerroxylloideae*. Трансформация мезокарпия имела разные направления – происходила дифференциация подзон мезокарпия (*Cerroxylon*), образование почти непрерывного пояса брахисклереид в периферической зоне мезокарпия (*Cerroxylon, Juania*), или разных по форме склереид (*R. hildebrandtii*), или почти полное исчезновение склереид (*Oraniopsis, R. robustior*). Трансформация эндокарпия шла по пути сокращения длины его клеток. Первоначальной формой эндокарпия являются палисадные склереиды (*Pseudophoenix*), в дальнейшем происходило уменьшение длины клеток эндокарпия (*Cerroxylon, Juania, Oraniopsis, Ravenea*), которое у двух последних родов сопровождалось заполнением их флобафенами (*Oraniopsis, Ravenea*).

Благодарности. Исследование выполнено в рамках ГЗ Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН № 122042700002–6 на УНУ «Фондовая оранжерея», ГЗ № 121051100137–4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды».

ЛИТЕРАТУРА

- Прозина М. Н.** Ботаническая микротехника: Учебное пособие. – М.: Высшая школа, 1960. – 207 с.
Baker W., Dransfield J. Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics // Botanical Journal of the Linnean Society, 2016. – Vol. 182. – P. 207–213.

Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters, 2019. – Vol. 166 (3). – P. 366–399.

Dransfield J., Uhl N. W., Asmussen C. B., Baker W. J., Harley M., Lewis C. Genera Palmarum: the evolution and classification of palms. – Richmond, UK: Kew Pub., 2008. – 732 pp.

O'Brien T. P., McCully M. E. The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods. – Melbourne: Termarcarphi & Pty. Ltd, 1981. – 357 pp.

Yao G., Zhang Y.-Q., Barrett C., Xue B., Bellot S., Baker W., Ge X.-J. A plastid phylogenomic framework for the palm family (Arecaceae) // BMC Biology, 2023. – Vol. 21 (50). – P. 1–15.