

## Структура перикарпия *Orania palindan* (Blanco) Merr. в связи с проблемой определения морфогенетического типа плода

### Pericarp structure of *Orania palindan* (Blanco) Merr. in connection with the problem of determining the fruit morphogenetic type

Тимченко А. С.<sup>1</sup>, Романов М. С.<sup>1</sup>, Бобров А. В.<sup>2</sup>

Timchenko A. S.<sup>1</sup>, Romanov M. S.<sup>1</sup>, Bobrov A. V.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mails: ant.timchenko@yandex.ru, romanovmikhail@hotmail.com

<sup>1</sup> N. V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow, Russia

<sup>2</sup> Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: avfch\_bobrov@mail.ru

<sup>2</sup> M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**Реферат.** Род *Orania* Zipp. относится к монотипной трибе *Oranieae*, образующей самостоятельную кладу в подсемействе *Arecoideae*, и включает в себя 30 видов. Представители рода – плеонантные одноствольные пальмы с перистыми листьями без выраженного влагиалища, охватывающего ствол (crownshaft). С целью определения морфогенетического типа плода в роде *Orania* и особенностей развития и строения перикарпия нами были изучены плоды *Orania palindan* (Blanco) Merr. на 2 стадиях развития. Перикарпий исследованных видов дифференцирован на 3 гистогенетические зоны: однослойные экзокарпий и эндокарпий, а также многослойный мезокарпий. В зоне mA1 мезокарпия был обнаружен пояс склерейд, выполняющий структурную функцию, а в зоне mA2 – пояс механических элементов, выполняющий функцию защиты семени, тогда как эндокарпий сложен нелигнифицированными палисадными клетками и не способен обеспечить эффективную защиту семени. По совокупности признаков плоды *O. palindan* наиболее схожи с плодами *Socratea hecatonandra* (Dugand) R. Bernal из трибы *Iriarteae*. На основании проведенных исследований нами было установлено, что плоды исследуемого вида относятся к ягодам Nuphar-типа, а функционально аналогичны пиренариям *Latania*-типа.

**Ключевые слова.** Мезокарпий, перикарпий, плод, пиренарий *Latania*-типа, экзокарпий, эндокарпий, ягода Nuphar-типа, *Arecoideae*, *Oranieae*.

**Summary.** The genus *Orania* Zipp. forms the monotypic clade *Oranieae* of the subfamily *Arecoideae* and includes 30 species. Representatives of the genus are pleonant single-stemmed palms of small and large size with pinnate leaves without crownshaft. With the aim to determine the morphogenetic types of fruits of the genus *Orania*, the features of the development and structure of the mature pericarp, we studied the fruits of *Orania palindan* (Blanco) Merr. at 2 development stages. The pericarp of the studied species is divided into 3 histogenetic zones: single-layer exocarp and endocarp, and multilayer mesocarp. In the mA1 zone of the mesocarp, a sclereid belt was found that performs a structural function, and in the mA2 zone, a belt of mechanical elements that performs the function of protecting the seed, due to the endocarp is not lignified and is not able to provide effective protection of the seed. According to the totality of characters, the fruits of *O. palindan* are most similar to the fruits of *Socratea hecatonandra* (Dugand) R. Bernal from the tribe *Iriarteae*. Conducted research showed that the fruits of the studied species histogenetically belong to berry of Nuphar-type, and functionally to pyrenarium of *Latania*-type.

**Key words.** *Arecoideae*, berry of Nuphar type, endocarp, exocarp, fruit, mesocarp, *Oranieae*, pericarp, pyrenarium of *Latania* type.

**Введение.** Род *Orania* Zipp. включает в себя 30 видов (Plants of the World Online. URL: <http://rowo.science.kew.org>) плеонантных одноствольных пальм, распространённых на Мадагаскаре (около 5 видов) и в Юго-Восточной Азии (около 25 видов), где они произрастают в низинных влажных тропических лесах на высотах до 1700 м над ур. м. (Dransfield et al., 2008; Keim, Dransfield, 2012). Род *Orania* входит в монотипную трибу *Oranieae* подсемейства *Arecoideae* (*Arecaceae*) (Dransfield et al., 2008; Keim, Dransfield, 2012; Baker, Dransfield, 2016; Yao et al., 2023).

В настоящее время структура перикарпия представителей *Arecoideae* изучена недостаточно, в связи с чем возникает необходимость в анатомических исследованиях плодов этой группы. Целью

данной работы является выявление структурных признаков плодов для определения или уточнения морфогенетического типа плода, определение важнейших этапов развития плодов и дифференциации гистогенетических зон перикарпия. Для этого были изучены морфологические и анатомические особенности плодов *Orania palindan* (Blanco) Merr. на 2 стадиях развития.

**Материалы и методы.** Плоды были зафиксированы в 70 %-м растворе этилового спирта, их изучали на поперечных срезах, которые были получены с помощью салазочного микротомы МС-2 (Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004.). Для выявления лигнифицированных структур исследуемые срезы обрабатывали раствором флороглюцина, а затем соляной кислотой (Барыкина и др., 2004). Готовые препараты изучали на световом микроскопе OLYMPUS CX 41 с фотофиксацией. Для описания анатомии перикарпия мы использовали работы А. В. Боброва, А. П. Меликяна и М. С. Романова (Бобров, Меликян, Романов, 2009; Bobrov, Romanov, 2019). Для получения большей глубины резкости оригинальных анатомических фотографий применялась команда Auto-blend layer в программе Adobe Photoshop CC (Adobe Incorporated, San Jose, California, USA). Далее полученные снимки объединялись в панорамы с помощью команды Photomerge в Adobe Photoshop CC. В дальнейшем яркость и контраст анатомических снимков корректировалась с помощью Adobe Photoshop CC (Faulkner, Chavez, 2017).

**Результаты.** Незрелые плоды зеленые, имеют сферическую форму, и их диаметр составляет около 1,5 см. На зрелой стадии плоды достигают 6,5–7,5 см в диаметре. В зрелом состоянии плоды окрашены в зелено-желтый или ярко-желтый цвет, поверхность плодов гладкая. Незрелый перикарпий *O. palindan* (st 1) представлен 150–170 слоями клеток. Экзокарпий сложен 1 слоем клеток с утолщенными стенками, содержащими флобафены. Снаружи экзокарпий покрыт прозрачной кутикулой. Мезокарпий включает в себя 150–170 слоев клеток и подразделяется на 2 зоны: внешнюю (mA) и внутреннюю (mB). Внешняя зона мезокарпия (mA) на периферии состоит из отдельных плотно расположенных групп брахисклереид, которые располагаются среди паренхимных клеток и образуют пояс от нескольких до 10 слоев клеток толщиной. Внутренняя часть внешней зоны мезокарпия (mA) представлена 80–90 слоями тонкостенных клеток, среди которых располагаются отдельные таннин-содержащие клетки и многочисленные мощные механические радиально вытянутые тяжи, проходящие через всю внутреннюю часть внешней зоны мезокарпия и образованные преимущественно радиально направленными волокновидными склереидами. Внутренняя зона (mB) мезокарпия включает 60–80 слоев паренхимных клеток с большим количеством таннин-содержащих клеток, сгруппированных в тангентально вытянутые ряды. Также, в этой зоне отмечены многочисленные тангентальные и продольные проводящие пучки. Эндокарпий представлен одним слоем тонкостенных палисадных нелигнифицированных клеток.

Зрелый перикарпий *O. palindan* (st 2) состоит из 160–200 слоев клеток. Экзокарпий, как и на незрелой стадии, представлен одним слоем нелигнифицированных толстостенных клеток, заполненных флобафенами. Снаружи экзокарпий также покрыт тонкой кутикулой. Мезокарпий представлен 160–200 слоями клеток и подразделяется на наружную (mA) и внутреннюю зоны (mB). Наружная зона мезокарпия (mA) представлена 3 подзонами: mA1, mA2 и mA3. Как и на первой стадии, периферическая зона мезокарпия (mA1) представлена несколькими–10 слоями лигнифицированных клеток, формирующими пояс брахисклереид, разделенных паренхимными клетками. Зона mA2 сложена 25–30 слоями тонкостенных паренхимных клеток, среди которых отмечены одиночные крупные клетки, содержащие флобафены. Зона mA3 представлена 90–100 слоями тонкостенных клеток, включающими отдельные таннин-содержащие клетки и мощные механические тяжи, которые становятся менее удлиненными на поперечном срезе. Во внутренней зоне мезокарпия (mB) флобафен-содержащие клетки образуют концентрические скопления вокруг проводящих пучков, всего в этой зоне отмечено 90–110 слоев клеток. Эндокарпий зрелого плода *O. palindan*, как и на более ранней стадии, представлен одним слоем нелигнифицированных палисадных клеток.

**Дискуссия.** Полученные нами данные показывают, что перикарпий *Orania palindan* сложен большим числом слоев клеток (150–200 слоев) и дифференцирован на однослойные несклеренхиматизированные экзокарпий и эндокарпий, и многослойный мезокарпий (внешний – mA; и внутренний – mB).

В мезокарпии было выявлено 2 зоны, образованные склеренхимными элементами: наружный пояс склереид в зоне mA1, который мы рассматриваем как элемент перикарпия, несущий структурную функцию, и зона пояса механических радиально вытянутых тяжей, сформированных волокновидны-

ми склереидами, в зоне mA3, которая выполняет механическую функцию. Эндокарпий *O. palindan*, несмотря на то, что представлен палисадными клетками, нелигнифицирован. Схожая структура эндокарпия была ранее отмечена в трибе *Iriarteeae*, среди представителей которой встречаются виды как с лигнифицированным палисадным эндокарпием (*Iriartea deltoidea* Ruiz et Pav., *Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendl., *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. и *Wettinia cladospadix* (Dugand) H. E. Moore et J. Dransf.), так и с нелигнифицированным (*Dictyocaryum lamarckianum* (Mart.) H. Wendl., *Socratea hecatonandra* (Dugand) R. Bernal, *Wettinia castanea* H. E. Moore et J. Dransf. и *Wettinia quinaria* (O. F. Cook et Doyle) Burret). Ряд представителей *Iriarteeae* (*Socratea hecatonandra*, *S. exorrhiza*, *Wettinia castanea*, *W. quinaria*, *W. cladospadix*) имеют пояс волокновидных склереид, схожий с таковым в зоне mA3 мезокарпия *Orania palindan*. По совокупности признаков анатомической структуры перикарпия плоды *O. palindan* наиболее сходны с плодами *S. hecatonandra*, для которых также отмечены 2 зоны склереид в мезокарпии, и они относятся к ягодам Nuphar-типа.

Результаты исследований анатомии перикарпия *O. palindan* показали, что сплошной лигнифицированной зоны в перикарпии нет, следовательно, плод *O. palindan* следует отнести к верхним ценокарпным ягодам Nuphar-типа.

Несмотря на то, что в перикарпии выявлено 2 механических зоны, образованных брахисклереидами или волокновидными склереидами, обе эти зоны не являются непрерывными, и склеренхимные элементы разделяются участками паренхимы. По-видимому, внутренняя, более многослойная механическая зона (mA3) выполняет защитную функцию зародыша, в дополнение к защите, обеспечиваемой очень твердыми тканями эндосперма. В связи с чем высокоспециализированные ягоды *O. palindan* по уровню структурной организации являются функционально аналогичными пиренариям *Latania*-типа с механической зоной, располагающейся в средней части мезокарпия.

**Выводы.** Исследование плодов *Orania palindan* на разных стадиях развития позволило выявить, что наиболее значительные изменения происходят в структуре средней зоны мезокарпия, где тяжи волокновидных склереид располагаются плотнее, по сравнению с менее зрелой стадией (st 1) и становятся менее удлинёнными на поперечном срезе на более зрелой стадии развития. Кроме того, функцию защиты зародыша, помимо твердого эндосперма, также выполняет зона волокновидных склереид, расположенная в подзоне mA3 мезокарпия. На основании вышеперечисленных особенностей анатомического строения перикарпия мы относим плоды *O. palindan* к гистогенетическому типу ягод Nuphar-типа, а функционально – к пиренариям *Latania*-типа.

**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

- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
- Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С.** Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: Либроком, 2009. – 400 с.
- Прозина М. Н.** Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа, 1960. – 207 с.
- Baker W. J., Dransfield J.** Beyond Genera *Palmarum*: progress and prospects in palm systematics // Botanical Journal of the Linnean Society, 2016. – Vol. 182. – P. 207–233.
- Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S.** Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters, 2019. – P. 1–34. DOI: 10.1080/23818107.2019.1663448
- Dransfield J., Asmussen C. B., Baker W. J., Harley M. M., Lewis C. E.** Genera *Palmarum* – The Evolution and Classification of the Palms. – Kew: Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, 2008. – 732 p.
- Faulkner A., Chavez C.** Adobe Photoshop CC Classroom in a Book. – Adobe Press, 2017. – 400 p.
- Keim A. P., Dransfield J.** A monograph of the genus *Orania* (Arecaceae: *Oranieae*) // Kew bulletin, 2012. – Vol. 67. – P. 127–190.
- Yao G., Zhang Y.-Q., Barrett C., Xue B., Bellot S., Baker W. J., Ge X.-J.** A plastid phylogenomic framework for the palm family (Arecaceae) // BMC Biology, 2023. – Vol. 21, No. 50. – P. 1–15.
- POWO: *Plants of the World Online*. Kew: Royal Botanic Gardens. URL: <http://powo.science.kew.org> (Accessed 28 March 2023).