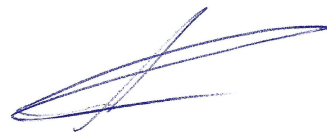


На правах рукописи

Тимченко Антон Сергеевич



**СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEAE И
CHAMAEDOREAE (ARECACEAE–ARECOIDEAE)**

1.5.9. – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2025

Работа выполнена в лаборатории тропических растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН)

Научный руководитель:

Романов Михаил Сергеевич,

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией тропических растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук»

Официальные оппоненты:

Маслова Наталья Павловна,

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории палеоботаники Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка Российской академии наук»

Константинова Александра Игоревна,

кандидат биологических наук, доцент кафедры высших растений биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук»

Защита состоится «__» _____ 2025 г. на заседании диссертационного совета 24.1.022.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН) по адресу: 127276, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4, конференц-зал. Факс: +7 (499) 977-91-72.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте www.gbsad.ru.

Автореферат разослан «__» _____ 2025 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Рябченко Андрей Сергеевич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Подсемейство *Arecoideae* является крупнейшим в *Arecaceae*, и в нем выделяют 14 триб, среди которых *Iriarteeae* является наиболее рано дивергировавшей трибой, а *Chamaedoreae* – рассматривается как следующая дивергирующая триба, сестринская всем остальным трибам *Arecoideae* (Asmussen et al., 2006; Baker et al., 2009; Faurby et al., 2016; Yao et al., 2023; Bellot et al., 2024). Однако, существуют другие варианты положения триб в подсемействе *Arecoideae*: трибы *Iriarteeae* и *Chamaedoreae* трактовались как наиболее рано дивергировавшие клады *Arecoideae* (бифуркация; Baker, Dransfield, 2016; Comer et al., 2016) или триба *Chamaedoreae* рассматривалась как сестринская всем остальным трибам подсемейства, включая *Iriarteeae* (Comer et al., 2015). Кроме того, неоднозначным является и положение родов внутри исследуемых триб: для *Iriarteeae* наиболее рано дивергировавшим является род *Iriarte* (Yao et al., 2023) или *Dictyocaryum* (Bellot et al., 2024), а для *Chamaedoreae* – роды *Hyophorbe* и *Wendlandiella* (Cuenca, Asmussen-Lange, 2007; Yao et al., 2023) или только *Hyophorbe* (Cuenca et al., 2008, 2009; Baker et al., 2009; Faurby et al., 2016; Bellot et al., 2024) формируют кладу, сестринскую всем остальным родам трибы.

Для представителей *Arecaceae* характерна высокая степень вариативности формы и строения стебля, листьев, соцветий и плодов (Имханицкая, 1985; Dransfield et al., 2008), в связи с чем систематика семейства многократно изменялась (Martius, 1839; Bentham, Hooker, 1883; Drude, 1889; Satake, 1962; Potzal, 1964; Moore, 1973). Исследования представителей семейства пальм имеют длительную историю, однако степень изученности этой группы (в особенности наиболее рано дивергировавших ее представителей) в систематическом и морфолого-анатомическом плане остается недостаточной, по сравнению с другими группами цветковых растений (Имханицкая, 1985; Dransfield et al., 2008). Среди работ, посвященных изучению карпологии представителей *Arecoideae*, следует выделить цикл статей, опубликованных Essig с соавторами (Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Essig et al., 1999; Essig et al., 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004), в которых рассматриваются особенности анатомического строения перикарпия представителей *Arecoideae*. В связи с неоднозначной трактовкой филогенетических связей наиболее рано дивергировавших представителей *Arecoideae*, а также в связи с фрагментарной изученностью анатомии плодов представителей *Arecoideae* и важностью установления апоморфий и плезиоморфий таксонов, сформированных на основе молекулярно-генетического анализа (Endress et al., 2013; Judd et al., 2016), исследование особенностей анатомического строения плодов представителей *Arecoideae* является актуальным.

Цель исследования – анализ особенностей строения и развития перикарпия представителей *Iriarteeae* и *Chamaedoreae* и выявление карпологических плезиоморфий и апоморфий для изученных групп.

Для достижения цели работы были поставлены следующие задачи:

1. установить особенности анатомической структуры зрелых плодов представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae;
2. выявить особенности строения и закономерности развития перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae на разных стадиях развития плода;
3. установить характерные морфогенетические типы плода для исследованных видов Iriarteeae и Chamaedoreeae;
4. установить карпологические плезиоморфии и апоморфии исследуемых групп, используя данные новейших филогенетических исследований Arecoideae и Arecaceae в целом.

Научная новизна. Впервые детально изучена и подробно описана анатомия перикарпия 9 видов из всех 5 родов трибы Iriarteeae и 15 видов из всех 5 родов трибы Chamaedoreeae, в том числе 13 видов из обеих групп на разных стадиях развития плода. Впервые установлены характерные особенности строения и развития перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae, и на их основании определены 5 типов дифференциации топографических зон мезокарпия (один из которых характерен для представителей как Iriarteeae, так и Chamaedoreeae) и установлены 2 морфогенетических типа плода – пиренарий Пех-типа и ягода Nuphar-типа. Впервые установлено присутствие двух типов эндокарпия у разных видов в пределах одного рода (*Wettinia*, *Socratea*, *Hyophorbe* и *Synechanthus*). Проведен анализ реконструкции анцестральных состояний карпологических признаков на основе новейших филогенетических исследований семейства Arecaceae, позволивший выявить плезиоморфии и апоморфии триб Iriarteeae и Chamaedoreeae.

Теоретическая и практическая значимость. Выявленные особенности анатомического строения и развития перикарпия значительно дополнили данные об анатомии плодов подсемейства Arecoideae. Данные о строении перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae могут быть использованы для определения родовой, а иногда и видовой принадлежности неопределенных представителей Arecoideae в гербариях и живых коллекциях, а выявленные закономерности развития перикарпия – для установления стадий развития плода видов из исследованных групп. Кроме того, данные об анатомическом строении плода могут быть использованы с целью сохранения биоразнообразия, так как пальмы играют важную роль в тропических биомах, а их плоды – в формировании пищевых цепей в этих биомах в связи с адаптациями к зоохории.

Методология и методы исследования. 45 образцов (24 вида из всех 10 родов Iriarteeae и Chamaedoreeae) на разных стадиях развития плода собраны в природе или получены из гербариев. Фотографии внешнего вида плодов сделаны с помощью цифровой камеры, исследование анатомической структуры проводилось с применением стандартных методов анатомических исследований и световой микроскопии (Johansen, 1940; Прозина, 1960). Всего в ходе исследования было изготовлено 148 микропрепаратов и было сделано более 41000 микрофотографий. Для проведения реконструкции анцестральных состояний карпологических признаков была использована программа Mesquite

v. 3.81. (Maddison, Maddison, 2023) с функцией ‘Trace Character History’; в ходе анализа использовался метод парсимонии (‘Parsimony Ancestral States’).

Положения, выносимые на защиту:

1. В трибах Iriarteeae и Chamaedoreeae представлено два морфогенетических типа плода: пиренарий Пех-типа и ягода Nuphar-типа.
2. У представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae представлены пять типов дифференциации мезокарпия – один общий для двух триб и по два уникальных.
3. Пиренарий Пех-типа является плезиоморфией представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae, а ягода Nuphar-типа – апоморфией исследованных триб.

Степень достоверности и апробация результатов. Наличие оригинальных микропрепаратов, микро- и макрофотографий, сделанных в ходе исследования, подтверждает достоверность полученных результатов, обоснованность положений, выносимых на защиту, и выводов в данной работе. Апробация полученных результатов проведена на всероссийских и международных конференциях: Международная конференция «Биоморфология растений: традиции и современность» (19–21 октября 2022, Киров), V (XIII) Международная ботаническая конференция молодых учёных в Санкт-Петербурге (25–29 апреля 2022, Санкт-Петербург), VI (XIV) Международная ботаническая конференция молодых учёных в Санкт-Петербурге (21–25 апреля 2025, Санкт-Петербург) и Twenty first meeting of the European Network of Palm Scientists (EUNOPS) (15–16 октября 2022, Женева, Швейцария).

Публикации. По теме исследования опубликовано 10 научных работ, среди которых 7 в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ (7 работ – в журналах, включенных в базу данных «Web of Science Collection» и/или «Scopus»).

Структура и объем диссертации. Диссертация включает в себя введение, 4 главы, заключение, выводы, список литературы (85 источников, в том числе 77 на иностранном языке). Работа включает 24 рисунка и 1 таблицу. Объем диссертации составляет 138 страниц машинописного текста.

Личный вклад автора. Автором сформулированы цель и задачи данной работы, а также проведены исследования и получены результаты, представленные в тексте диссертации. Автором работы проведен анализ и интерпретация полученных результатов, сформулированы выводы и положения, выносимые на защиту. Выводы и положения, содержащиеся в данной работе, представлены автором в виде научных статей и докладов на всероссийских и международных научных конференциях. Доклады на конференциях по теме диссертации подготовлены и представлены автором данной работы.

Связь с научными программами и плановыми научными исследованиями. Исследование выполнено в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН в рамках государственного задания №123120600006-9 («Репродуктивная биология, сравнительная морфология и структурная эволюция в ключевых группах семенных растений») на базе уникальной научной установки «Фондовая оранжерея».

Благодарности. Автор искренне признателен своему научному руководителю кандидату биологических наук Михаилу Сергеевичу Романову и своему учителю доктору биологических наук, профессору кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова Алексею Владимировичу Боброву за их советы, поддержку и консультации.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения систематики, морфологии и карпологии представителей *Iriarteeae* и *Chamaedoreeae*

В данном разделе диссертации приведено краткое описание подсемейства *Arecoideae*, а также триб *Iriarteeae* и *Chamaedoreeae*, после чего представлен литературный обзор работ, посвященных исследованию систематики и филогении триб *Iriarteeae* и *Chamaedoreeae*, а также – карпологии представителей *Areceae*–*Arecoideae*.

Глава 2. Материалы и методы

Раздел 2.1. Карпологические материалы. Для исследования морфологии и анатомии плодов на разных стадиях развития использовался материал, собранный в ботанических садах и полученный из гербариев. Собранный живой материал фиксировался в 70% растворе этанола. **Раздел 2.2. Макрофотографирование.** Для иллюстрации морфологических особенностей плодов исследованных представителей *Iriarteeae* и *Chamaedoreeae* использовались макрофотографии, сделанные при помощи цифровой камеры Canon EOS 6D. **Раздел 2.3. Световая микроскопия.** Для исследования особенностей анатомического строения перикарпия представителей *Iriarteeae* и *Chamaedoreeae* были подготовлены временные микропрепараты. Поперечные и продольные срезы плодов изготавливались с использованием салазочного микротомы MC-2 с замораживающим столиком OMT-2802E. С целью выявления одревесневших структур перикарпия срезы обрабатывались раствором флороглюцина и соляной кислоты. Всего было изготовлено 148 препаратов. Исследование анатомической структуры, а также фотографирование микропрепаратов производилось с помощью светового микроскопа Olympus CX41 и подключенной к нему через адаптер камерой Canon 7D Mark II. **Раздел 2.4. Реконструкция предковых состояний признаков.** Для проведения реконструкции предковых состояний выбранного признака была использована программа Mesquite v. 3.81. (Maddison, Maddison, 2023) с функцией ‘Trace Character History’. Для реконструкции анцестральных (исходных) состояний признака был выбран метод парсимонии (‘Parsimony Ancestral States’), в качестве основы для реконструкции использовались две топологии филогении *Areceae* согласно Yao et al. (2023) и Bellot et al. (2024) с уточнениями Bacon et al. (2016) и Cuenca et al. (2009). **Раздел 2.5. Терминология.** Для описания анатомической структуры перикарпия исследованных видов использовалась терминология, предложенная Bobrov, Romanov (2019). **Раздел 2.6. Принципы создания рисунков морфологического и анатомического строения плодов представителей *Iriarteeae* и *Chamaedoreeae*, а также их описаний.** Микро- и

макрофотографии плодов представлены на разных стадиях развития. Диаметр плода измерялась на уровне середины высоты плода, а длина – от основания плода до его рылец. Описания анатомического строения плодов представлены от наружного слоя клеток перикарпия ко внутреннему. Если вид был исследован на нескольких стадиях развития плода, то описания приведены от наиболее ранних стадий развития к наиболее поздним. **Раздел 2.7. Сокращения и условные обозначения.**

Глава 3. Морфология, анатомия и гистогенез плодов Iriarteeae и Chamaedoreeae

В этой главе представлены результаты изучения анатомии и морфологии плодов представителей 24 видов из всех 10 родов триб Iriarteeae и Chamaedoreeae, проиллюстрированные здесь на примере модельных видов.

Экзокарпий всех исследованных видов Iriarteeae и Chamaedoreeae однослойный, непрерывный и несклерифицированный (Рис. 1), у некоторых представителей Iriarteeae он образует 3–4 клеточные трихомы (например, *Socratea hecatonandra*; Рис. 1А).

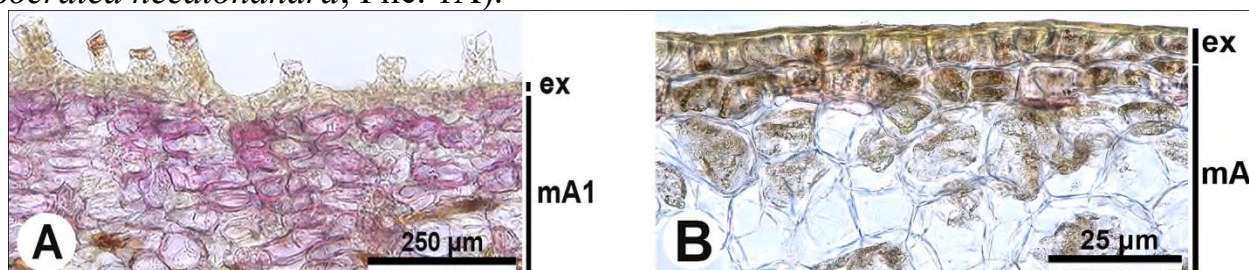


Рисунок 1. Анатомия экзокарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae. А, *Socratea hecatonandra* (St4). В, *Hyophorbe indica* (St4).

Многослойный **мезокарпий** видов Iriarteeae представлен несколькими топографическими зонами: периферической (mA) или периферической (mA1) и средней (mA2), а также внутренней (mB). Периферическая зона мезокарпия (mA; Рис. 2А–В) представлена паренхимой с поясом склереид и поясом флобафен-содержащих клеток (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartella setigera*) или с отдельными склереидами и группами флобафен-содержащих клеток (*Iriartea deltoidea*). В случаях дифференциации средней зоны мезокарпия (mA2; Рис. 2С), состоящей из радиальных или косо ориентированных склеренхимных тяжей (*Socratea hecatonandra*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia castanea*, *Wettinia quinaria*, *Wettinia fascicularis*) или округлых массивов волокновидных склереид (*W. castanea*), разделенных паренхимными клетками (*S. hecatonandra*, *S. exorrhiza*, *W. castanea*, *W. quinaria* и *W. fascicularis*), периферическая зона мезокарпия (mA1; Рис. 2С) представлена частично лигнифицированными паренхимными клетками с редкими отдельными радиально ориентированными склеренхимными тяжами (*S. hecatonandra*), поясом флобафен-содержащих клеток (*S. exorrhiza*, *W. quinaria*; Рис. 2С) с небольшими клетками, содержащими рафиды (*S. exorrhiza*), или паренхимой с отдельными склереидами (*W. fascicularis*). Внутренняя зона мезокарпия (mB; Рис. 2 А–С) представлена паренхимой с отдельными флобафен-содержащими клетками, продольными проводящими пучками без механических обкладок (*D. lamarckianum*, *I. deltoidea*, *I. setigera*, *S. hecatonandra*, *S. exorrhiza*, *W. castanea*,

W. quinaria и *W. fascicularis*) и клетками, содержащими рафиды (*D. lamarckianum*, *I. deltoidea*), при этом у *Iriartea deltoidea* в этой зоне отмечены крупные сферические или слабо тангентально удлинённые массивы волоконидных склерид.

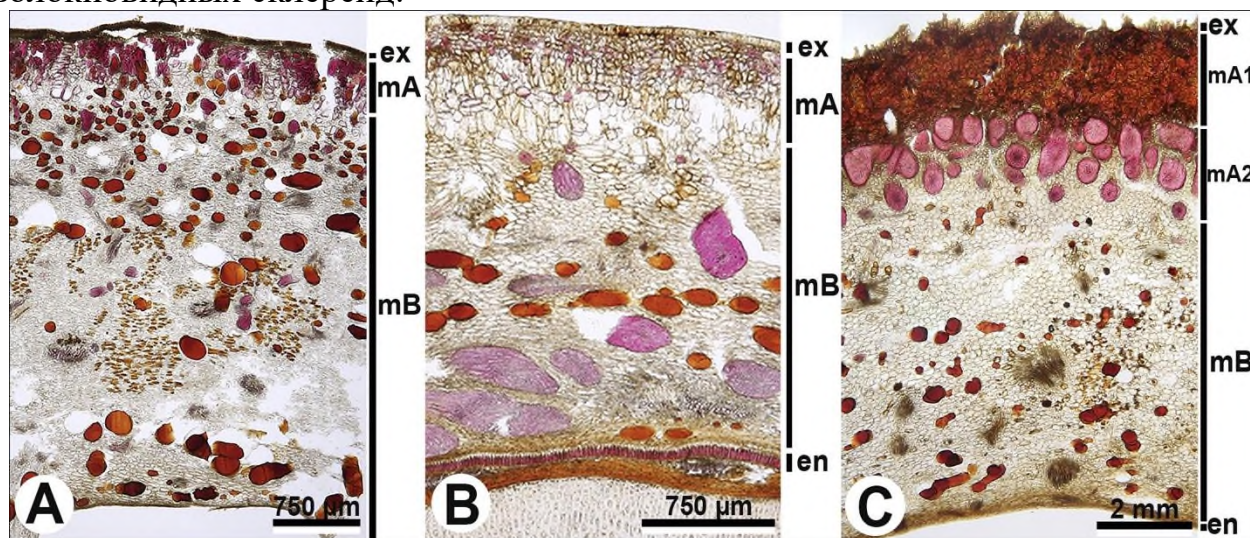


Рисунок 2. Анатомия перикарпия представителей Iriarteeae.

A, *Dictyocaryum lamarckianum* (St4). B, *Iriartea deltoidea* (St4). C, *Wettinia quinaria* (St4).

Мезокарпий представителей **Chamaedoreae** также дифференцирован на несколько топографических зон: периферическую (mA) и внутреннюю (mB) или внутреннюю (mB1) и внутреннюю субдермальную (mB2). Периферическая зона мезокарпия (mA; Рис. 3A–C) представлена паренхимой с отдельными флобафен-содержащими клетками (*Hyophorbe lagenicaulis*, *Hyophorbe vaughanii*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Synechanthus fibrosus*), клетками, содержащими рафиды (*Hyophorbe verschaffeltii*, *Hyophorbe indica*, *S. fibrosus*, *Gaussia gomez-pompe*, *Gaussia maya*, *Chamaedorea seifrizii*, *Chamaedorea angustisecta*), группами клеток с темными кристалловидными телами в полостях (предположительно друзы оксалата кальция; *H. vaughanii*), поясом склерид (*Hyophorbe amaricaulis*) или отдельными склереидами (*H. indica*). Внутренняя зона мезокарпия (mB; Рис. 3A, B) состоит из паренхимы, в которой отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (*H. verschaffeltii*, *S. fibrosus*, *G. gomez-pompe*, *G. maya*) или с обкладками (*H. vaughanii*, *H. indica*, *H. amaricaulis*, *S. warscewiczianus*) и клетки, содержащие рафиды (*H. verschaffeltii*), внутренняя зона (mB) *Chamaedorea angustisecta* полностью представлена лигнифицированной паренхимой с продольными проводящими пучками с механическими обкладками. При дифференциации внутренней субдермальной зоны мезокарпия (mB2; Рис. 3B), сложенной 1–3 прерывистыми слоями радиально удлинённых (*H. lagenicaulis*) или изодиаметрических (*C. seifrizii*) паренхимных клеток с лигнифицированными стенками, внутренняя зона мезокарпия (mB1; Рис. 3B) представлена паренхимой с расположенными в ней продольными проводящими пучками без механической обкладки (*H. lagenicaulis*) или с обкладкой (*C. seifrizii*), и флобафен-содержащими клетками (*H. lagenicaulis*, *C. seifrizii*).

Эндокарпий исследованных представителей Iriarteeae и Chamaedoreae представлен одним слоем эпидермальных несклерифицированных клеток со стенками разной степени утолщенности (например, *Socratea hecatonandra*, *Wettinia castanea*, *Hyophorbe vauhanii* и *Synechanthus warscewiczianus*; Рис. 4) или одним слоем палисадных склереид (например, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*, *Hyophorbe lagenicaulis* и *Synechanthus fibrosus*; Рис. 4А–Н).

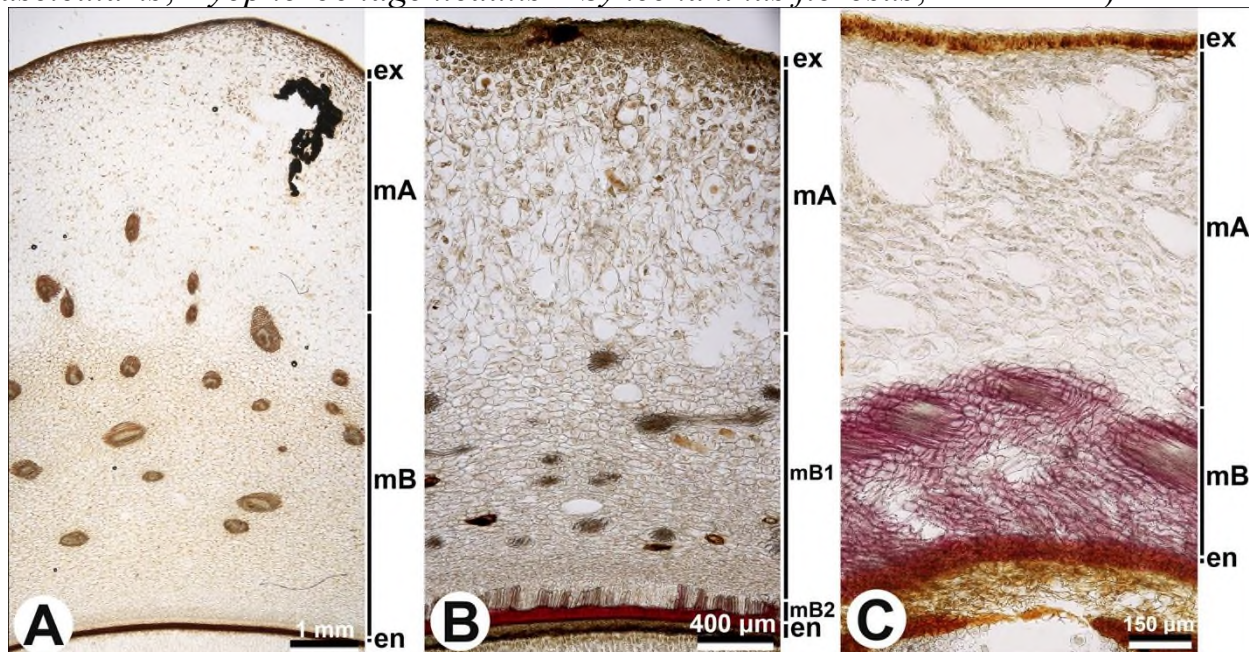


Рисунок 3. Анатомия перикарпия представителей Chamaedoreae. А, *Hyophorbe vauhanii* (St4). В, *Hyophorbe lagenicaulis* (St4). С, *Chamaedorea angustisecta* (St4).

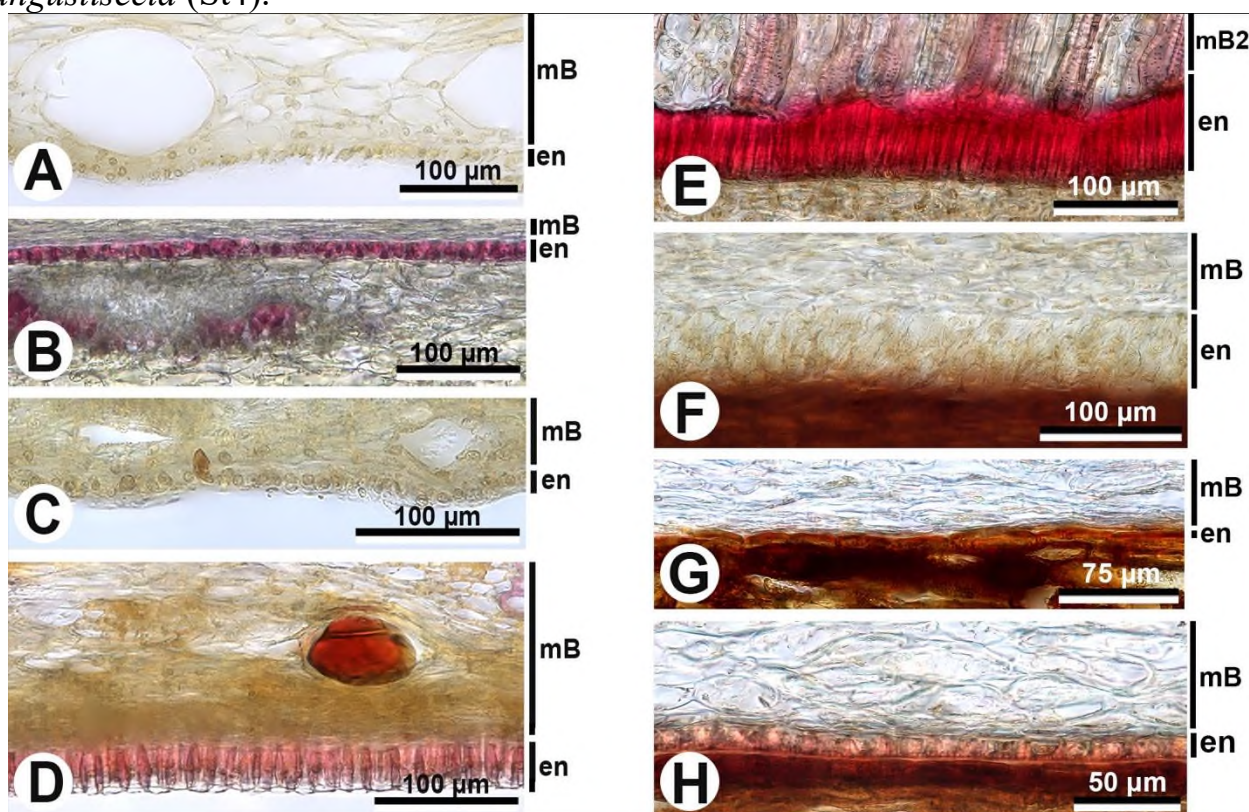


Рисунок 4. Анатомия эндокарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreae.

A, *Socratea hecatonandra* (St4). B, *Socratea exorrhiza* (St4). C, *Wettinia castanea* (St4). D, *Wettinia fascicularis* (St4). E, *Hyophorbe lagenicaulis* (St4). F, *Hyophorbe vaughanii* (St4). G, *Synechanthus warscewiczianus* (St4). H, *Synechanthus fibrosus* (St4).

Глава 4. Сравнительная карпология представителей триб Iriarteeae и Chamaedoreae в связи с вопросами эволюционной морфологии

Раздел 4.1. Особенности строения и гистогенеза перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreae. Установлены характерные черты строения перикарпия. **Экзокарпий** всех исследованных видов остается не склерифицированным на всех стадиях развития (St1–4) и представлен эпидермальными клетками со стенками разной степени утолщения (Рис. 1А–В). У некоторых представителей Iriarteeae экзокарпий образует трихомы, состоящие из 3–4 клеток (*Socratea hecatonandra*, *Wettinia quinaria*, *Wettinia fascicularis*; Рис. 1А). У исследованных видов Iriarteeae выявлено три типа дифференциации мезокарпия: 1) **I.I тип** (*Dictyocaryum lamarcianum*, *Iriartella setigera*; Рис. 2А), представленный периферической (mA) и внутренней (mB) зонами мезокарпия, для которого не было отмечено склеренхимных тяжей в мезокарпии; 2) **I.II тип** (*Socratea hecatonandra*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia castanea*, *Wettinia quinaria* и *Wettinia fascicularis*; Рис. 2С), представленный периферической (mA1), средней (mA2) и внутренней (mB) зонами мезокарпия, который отличается от I.I типа дифференциацией mA2 и присутствием в ней склеренхимных тяжей; 3) **I.III тип** (выявлен только у *Iriartea deltoidea*; Рис. 2В), сложенный периферической (mA) и внутренней (mB) зонами мезокарпия, характерной особенностью которого является расположение сферических массивов волокновидных склереид во внутренней зоне мезокарпия. У представителей Chamaedoreae также выделено три типа дифференциации мезокарпия: 1) **II.I тип** (*Hyophorbe verschaffeltii*, *Hyophorbe vaughanii*, *Hyophorbe indica*, *Hyophorbe amaricaulis*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Synechanthus fibrosus*, *Gaussia gomez-pompaе*, *Gaussia maya*; Рис. 3А), представленный периферической (mA) и внутренней (mB) зоной мезокарпия, имеет схожие черты строения с I.I типом, установленным у Iriarteeae; 2) **II.II тип** (*Hyophorbe lagenicaulis*, *Chamaedorea seifrizii*; Рис. 3В), сложенный периферической (mA), внутренней (mB1) и внутренней субдермальной (mB2) зоной мезокарпия, отличается от II.I типа дифференциации Chamaedoreae формированием внутренней прерывистой субдермальной зоны (mB2) паренхимных клеток с лигнифицированными стенками; 3) **II.III тип** (выявлен только у *Chamaedorea angustisecta*; Рис. 3С), представленный периферической (mA) и внутренней (mB) зоной мезокарпия, характерной особенностью которого является то, что внутренняя зона полностью состоит из лигнифицированной паренхимы, включающей продольные проводящие пучки с механическими обкладками. **Эндокарпий** исследованных представителей Iriarteeae и Chamaedoreae представлен двумя типами: одним слоем палисадных склереид или одним слоем несклерифицированных клеток (Рис. 4А–Н). Установлено, что для родов *Wettinia*, *Socratea*, *Hyophorbe*, *Synechanthus* (Рис. 4А–Н) характерно присутствие

двух типов эндокарпия (склерифицированного и несклерифицированного) в пределах одного рода.

На основании результатов исследования строения перикарпия на разных этапах развития плода установлены следующие **закономерности развития перикарпия видов Iriarteeae**: 1) радиально ориентированные склеренхимные тяжи (*Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*), расположенные в mA2 плотно друг к другу на незрелых стадиях развития (St2–3), разделяются за счет расширения паренхимных радиальных вставок между ними к стадии зрелого плода (St4), 2) склерификация радиально ориентированных склеренхимных тяжей, расположенных в средней зоне мезокарпия (mA2; *S. exorrhiza*, *W. fascicularis*), начинается на второй стадии развития (St2), и они полностью склеренхиматизируются на зрелой стадии (St4), 3) эндокарпий (*Iriartea deltoidea*, *Iriartella setigera*, *S. exorrhiza*, *W. fascicularis*) склерифицируется только к зрелой стадии развития плода (St4). У видов **Chamaedoreae** выявлены следующие **особенности развития перикарпия**: 1) индивидуальные обкладки продольных проводящих пучков начинают склерифицироваться со стадии молодого плода (St1; *Chamaedorea seifrizii*) или со стадии незрелого плода (St3; *Hyophorbe indica*), при этом у *Chamaedorea angustisecta* механические обкладки проводящих пучков полностью склеренхиматизированы уже на St3; 2) внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) *Hyophorbe lagenicaulis* лишь частично лигнифицируется к зрелой стадии развития (St4), тогда как у *C. seifrizii* mB2 она начинает лигнифицироваться с St3 и на стадии зрелого плода (St4) представлена практически сплошным слоем лигнифицированных паренхимных клеток; 3) клетки, содержащие рафиды, формируются с ранних стадий развития (St1–2) и в периферической зоне мезокарпия (mA) некоторых видов сильно увеличиваются в размере к зрелой стадии развития плода (St4; *Hyophorbe verschaffeltii*; *Gaussia gomez-pompaе*; *Chamaedorea seifrizii*); 4) эндокарпий у части изученных видов склерифицируется со стадии незрелого плода (St2–3; *Chamaedorea alternans*, *C. angustisecta*, *C. seifrizii*), либо эндокарпий склерифицируется только к зрелой стадии развития (St4) – у *H. lagenicaulis* и *H. indica*.

Общие особенности развития мезокарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreae. Было отмечено, что 1) дифференциация мезокарпия на топографические зоны начинается с ранних стадий развития плода (St1–2; *Iriartella stenocarpa*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*, *W. gracilis*, *Gaussia gomez-pompaе*, *Hyophorbe indica*, *H. verschaffeltii*, *Chamaedorea microspadix*, *C. pinnatifrons*, *C. seifrizii*, *Synechanthus warscewiczianus*), 2) у ряда видов число слоев клеток мезокарпия увеличивается на незрелых стадиях развития (St1–3; *S. exorrhiza*, *Hyophorbe lagenicaulis*, *S. warscewiczianus*, *G. gomez-pompaе*) или остается неизменным на исследованных стадиях развития (*Iriartea deltoidea*, *Iriartella setigera*, *H. verschaffeltii*, *H. indica*), 3) для некоторых видов выявлено, что количество флобафен-содержащих клеток увеличивается по мере развития плода (St2–3 у *I. deltoidea*, *S. exorrhiza*, *W. quinaria*; St1–2 у *H. lagenicaulis*; St2–4

у *C. seifrizii*), при этом у *I. deltoidea*, *W. quinaria*, *H. lagenicaulis* их количество уменьшается к зрелой стадии (St4).

Раздел 4.2. Морфогенетические типы плода представителей Iriarteeae и Chamaedoreae. На основании выявленных особенностей строения зрелого перикарпия и его развития установлено, что плоды исследованных видов относятся к двум морфогенетическим типам: пиренарий Plex-типа (со сплошной склерифицированной зоной в эндокарпии; *Iriartea deltoidea*, *Iriartella setigera*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*, *Hyophorbe lagenicaulis*, *H. verschaffeltii*, *H. indica*, *Synechanthus fibrosus*, *Chamaedorea seifrizii*, *C. angustisecta*) и ягода Nuphar-типа (без сплошной склерифицированной зоны в перикарпии; *Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea hecatonandra*, *Wettinia castanea*, *W. quinaria*, *Hyophorbe vaughanii*, *H. amaricaulis*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Gaussia gomez-pompe*, *G. maya*). Тем не менее, благодаря присутствию лигнифицированной паренхимы во внутренней части мезокарпия, плоды *H. lagenicaulis*, *C. seifrizii* и *C. angustisecta* мы относим к переходному типу от пиренария Plex-типа к пиренарию Butia-типа, который был ранее отмечен у других исследованных представителей Arecoideae (Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Essig et al., 1999, 2001; Chapin et al, 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004; Bobrov, Romanov, 2019; de Jesus Matias Ventura et al., 2022). Таким образом, два из трех морфогенетических типов плода, которые ранее были описаны у представителей Arecoideae, были выявлены у исследованных видов двух наиболее рано дивергировавших триб подсемейства (Iriarteeae и Chamaedoreae).

Раздел 4.3. Состояние карпологических признаков представителей Iriarteeae и Chamaedoreae. В данном разделе описываются выявленные карпологические плезиоморфии и апоморфии для исследуемых групп. Установлено три состояния признака «морфогенетический тип плода», характерных для представителей Arecoideae – пиренарий Plex-типа, ягода Nuphar-типа и пиренарий Butia-типа. В качестве внешней группы выбран представитель близкородственного подсемейства Ceroxyloideae – *Pseudophoenix sargentii*, так как структура его перикарпия была исследована ранее (Murray, 1973; Бобров и др., 2007; Михайлова и др., 2023) и, соответственно, можно установить состояние признака для этого вида. Для рода *Wendlandiella* не удалось установить характерный тип плода (так как его плоды не исследовались на зрелой стадии развития (St4)), поэтому на филогенетическом дереве эта клада будет отмечена отдельным цветом (Рис. 5А–В).

По результатам реконструкции предковых состояний признака пиренарий Plex-типа является плезиоморфией клад Ceroxyloideae–Arecoideae и Arecoideae в сценариях А и В (Рис. 5А–В), основанных на топологиях Yao et al. (2023) и Bellot et al. (2024) соответственно.

Анализ состояний признака морфогенетического типа плода представителей Iriarteeae. В работе Yao et al. (2023) род *Iriartea* является сестринским остальным родам трибы, и, согласно проведенному нами анализу, пиренарий Plex-типа – плезиоморфное состояние признака для представителей трибы, а ягода Nuphar-типа – апоморфное (Рис. 5А). Для клады *Dictyocaryum*–

Iriartella–Socratea–Wettinia (Рис. 5А) с топологией Yao et al. (2023) возможны **две равновероятные интерпретации** состояний признаков:

- 1) Пиренарий Пех-типа, выявленный у *Iriartella setigera*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*, является плезиоморфией клады *Dictyocaryum–Iriartella–Socratea–Wettinia* (Рис. 5А), тогда как ягода Nuphar-типа является апоморфией и возникает независимо несколько раз у разных таксонов клады (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea hecatonandra*, *Wettinia castanea*, *Wettinia quinaria*). Таким образом, ягода Nuphar-типа может рассматриваться как гомоплазия клад *Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea hecatonandra*, *Wettinia castanea* и *Wettinia quinaria*;
- 2) Ягода Nuphar-типа может рассматриваться как плезиоморфное состояние признака клады *Dictyocaryum–Iriartella–Socratea–Wettinia* (Рис. 5А), в таком случае позднее дивергировавшие представители клады три раза возвращались к исходному состоянию признака для всей трибы Iriarteeae – пиренарию Пех-типа (реверсия; *I. setigera*, *S. exorrhiza*, *W. fascicularis*).

По топологии Bellot et al. (2024; Рис. 5В) род *Dictyocaryum* является сестринским остальным представителям трибы. Анализ реконструкции состояний признака, основанный на этой кладограмме (Рис. 5В), позволил выявить изменения состояний признака в трибе Iriarteeae, отличающиеся от полученных результатов по топологии Yao et al. (2023). Схоже с вышеописанным анализом (Рис. 5А), пиренарий Пех-типа является плезиоморфией клады Iriarteeae, тогда как состояние признака ягода Nuphar-типа – апоморфией клады, которая возникла параллельно три или четыре раза у *D. lamarckianum*, *W. castanea*, *W. quinaria* и *Socratea hecatonandra*, и представляет собой гомоплазию (Рис. 5В). Для клады *Wettinia* (Рис. 5В) возможны **две равновероятные интерпретации** состояний признака:

- 1) Пиренарий Пех-типа (выявлен у *Wettinia fascicularis*) – плезиоморфия представителей этой клады, а ягода Nuphar-типа – апоморфия (состояние признака возникало независимо дважды у *W. castanea* и *W. quinaria*);
- 2) Ягода Nuphar-типа является плезиоморфным состоянием признака клады *Wettinia* и, в этом случае, пиренарий Пех-типа у *W. fascicularis* является реверсией (произошел возврат к исходному состоянию признака для всей трибы Iriarteeae).

Анализ состояний признака морфогенетического типа плода представителей Chamaedoreeae. Согласно топологии, предложенной Yao et al. (2023; Рис. 5А), род *Hyophorbe* и *Wendlandiella* образуют кладу, сестринскую остальным родам трибы Chamaedoreeae. Для клады *Hyophorbe–Wendlandiella* (Рис. 5А) плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Пех-типа, при этом яготу Nuphar-типа можно рассматривать как апоморфию этой клады (*H. vaughanii*, *H. amaricaulis*). При рассмотрении клады *H. vaughanii–H. indica–H. amaricaulis* (Рис. 5А) возможны **две интерпретации** состояний признака:

- 1) Пиренарий Пех-типа может рассматриваться как плезиоморфное состояние признака клады *H. vaughanii–H. indica–H. amaricaulis* (Рис. 5А), при этом ягода Nuphar-типа является апоморфным состоянием признака, которое возникает независимо у *H. vaughanii* и *H. amaricaulis* (гомоплазия);

2) Если рассматривать ягоду Nuphar-типа как плезиоморфию клады *H. vauhanii*–*H. indica*–*H. amaricaulis* (Рис. 5А), то в таком случае пиренарий Пех-типа может рассматриваться как реверсия (у *H. indica* произошел возврат к исходному для рода состоянию признака – пиренарию Пех-типа).

Для представителей клады *Synechanthus*–*Gaussia*–*Chamaedorea* (Рис. 5А) плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Пех-типа, а ягода Nuphar-типа – может рассматриваться как апоморфный признак, независимо возникающий в этой кладе дважды (*S. warscewiczianus* и *Gaussia*), то есть являющийся гомоплазией.

Топология кладограммы, предложенная Bellot et al. (2024; Рис. 5В), трактует кладу *Hyophorbe* как сестринскую всем остальным кладам *Chamaedoreaceae*. При этом, несмотря на отличия от топологии Yao et al. (2023; Рис. 5А), реконструкция состояний признака на основе кладограммы Bellot et al. (2024) установила схожие интерпретации: для трибы *Chamaedoreaceae* плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Пех-типа. Для клады *Hyophorbe* (Рис. 5В) пиренарий Пех-типа рассматривается как плезиоморфия, при этом для клады *Hyophorbe vauhanii*–*Hyophorbe indica*–*Hyophorbe amaricaulis* (Рис. 5В) возможны два варианта интерпретации, описанные выше для другой топологии (Yao et al., 2023; Рис. 5А). При рассмотрении клады *Wendlandiella*–*Synechanthus*–*Gaussia*–*Chamaedorea* (Рис. 5В) пиренарий Пех-типа является плезиоморфным состоянием признака, а ягода Nuphar-типа – апоморфией, независимо возникшей у *S. warscewiczianus* и в роде *Gaussia*, то есть гомоплазией.

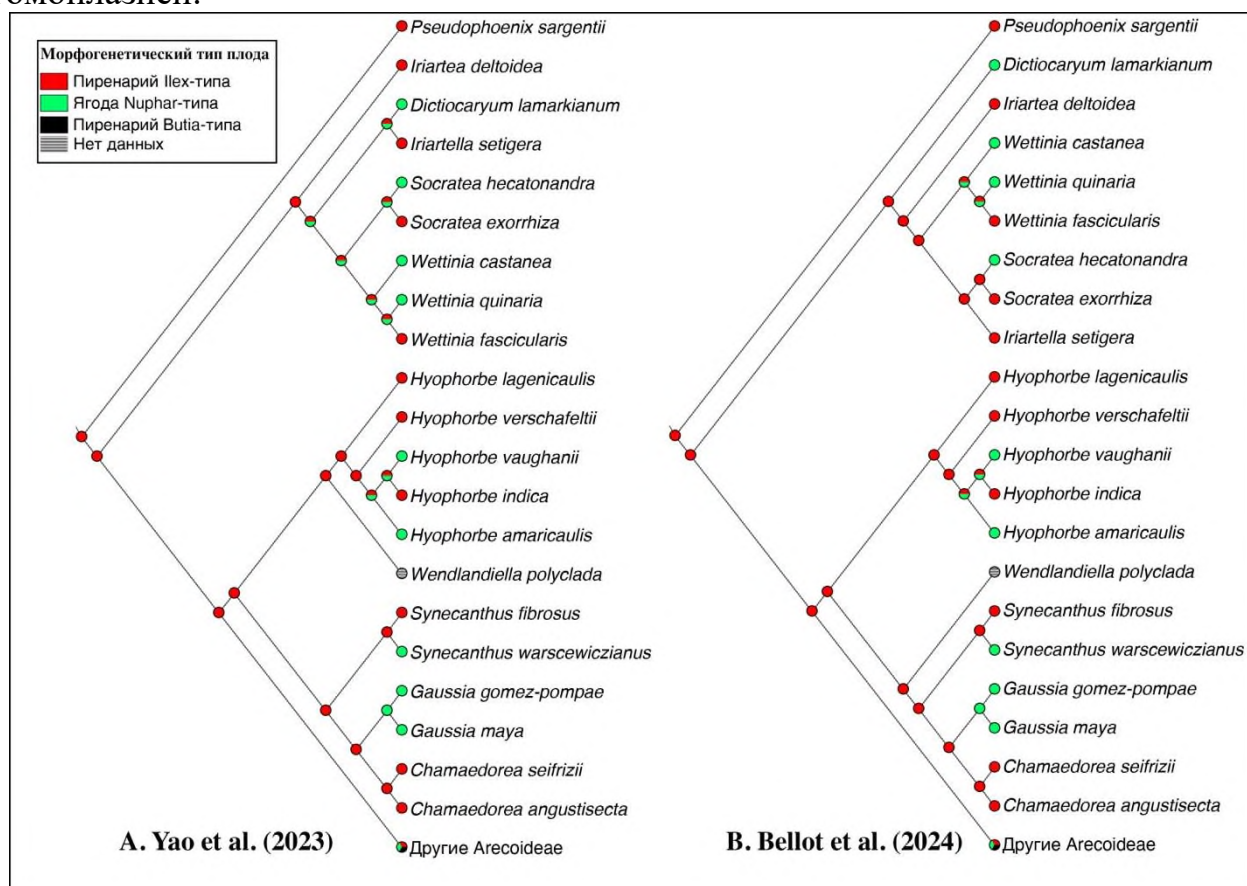


Рисунок 5. Реконструкция предковых состояний признака морфогенетический тип плода.

А, топология согласно Yao et al. (2023). В, топология согласно Bellot et al. (2024).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования плодов представителей всех 5 родов Iriarteeae (9 видов) и всех 5 родов Chamaedoreeae (15 видов) выявлены особенности строения и развития перикарпия, определены морфогенетические типы плода, характерные для изученных представителей, а также установлены карпологические апоморфии и плезиоморфии представителей исследуемых триб и Arecaceae—Arecoidae в целом.

Среди **характерных особенностей строения перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae** наиболее интересны следующие: **экзокарпий** всех исследованных видов не склерифицируется в течение всего развития и представлен эпидермальными клетками. **У исследованных видов Iriarteeae и Chamaedoreeae выявлено по три типа дифференциации мезокарпия**, I.I тип Iriarteeae имеет схожее строение с II.I типом дифференциации мезокарпия, выявленным у Chamaedoreeae. **Эндокарпий** исследованных видов Iriarteeae и Chamaedoreeae представлен одним слоем склерифицированных или не склерифицированных клеток. Впервые установлено присутствие двух разных типов эндокарпия (склерифицированного и не склерифицированного) в пределах одного рода (*Wettinia*, *Socratea*, *Hyophorbe*, *Synechanthus*).

Был выявлен ряд общих особенностей развития перикарпия для Iriarteeae и Chamaedoreeae. Так, 1) мезокарпий исследованных видов дифференцируется на топографические зоны с ранних стадий развития плода (St1–2), 2) у ряда видов число слоев клеток мезокарпия увеличивается на незрелых стадиях развития (St1–3; *S. exorrhiza*, *Hyophorbe lagenicaulis*, *S. warscewiczianus*, *G. gomez-pompa*), 3) для некоторых видов выявлено, что количество флобафен-содержащих клеток увеличивается по мере развития плода (St2–3 у *I. deltoidea*, *S. exorrhiza*, *W. quinaria*; St1–2 у *H. lagenicaulis*; St2–4 у *C. seifrizii*), при этом у *I. deltoidea*, *W. quinaria*, *H. lagenicaulis* их количество уменьшается к зрелой стадии (St4).

Установлены характерные для Iriarteeae и Chamaedoreeae морфогенетические типы плода: 1) пиренарий Пех-типа, характеризующийся присутствием непрерывной склерифицированной зоны в эндокарпии и 2) ягода Nuphar-типа, для которой характерно отсутствие сплошной склерифицированной зоны в перикарпии. Среди видов Chamaedoreeae (*H. amaricaulis*, *C. seifrizii*, *C. angustisecta*), плоды которых относятся к пиренариям Пех-типа, был установлен особый, переходный тип плода от пиренария Пех-типа к пиренарию Butia-типа. Результаты проведенного парсимоничного анализа анцестрального состояния(ий) признаков на основании оригинальных анатомических данных позволили установить плезиоморфии и апоморфии триб Iriarteeae и Chamaedoreeae. Для обеих исследуемых триб (Iriarteeae и Chamaedoreeae) плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Пех-типа, тогда как

ягода Nuphar-типа рассматривается как апоморфия. Кроме того, анализ позволил выявить, что для подсемейства Arecoideae в целом пиренарий Plex-типа также является плезиоморфией, а ягода Nuphar-типа – апоморфией.

ВЫВОДЫ

1. В зрелом перикарпии всех исследованных видов пальм – представителей триб Iriarteeae и Chamaedoreae – сохраняются 3 гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий не склерифицирован на всех стадиях развития, у некоторых представителей Iriarteeae экзокарпий образует трихомы, состоящие из 3–4 клеток (*Socratea hecatonandra*, *Wettinia quinaria* и *W. fascicularis*).
2. Среди исследованных видов Iriarteeae и Chamaedoreae выявлено по три типа дифференциации топографических зон мезокарпия для каждой трибы, один из которых имеет схожее строение у представителей обеих триб; топографические зоны мезокарпия начинают дифференцироваться с ранних стадий развития плода. Для большинства исследованных представителей трибы Iriarteeae было выявлено присутствие склеренхимных тяжей или массивов волокновидных склереид в мезокарпии. Для большинства видов Chamaedoreae характерно наличие в мезокарпии крупных клеток, содержащих рафиды, лигнифицированной паренхимы и продольных проводящих пучков с механической обкладкой во внутренней части мезокарпия.
3. Эндокарпий Iriarteeae и Chamaedoreae представлен одним слоем склерифицированных или несклерифицированных клеток; клетки эндокарпия большинства исследованных видов обеих триб склерифицируются к зрелой стадии развития; раннее начало склерификации эндокарпия со стадии незрелого плода установлено у представителей *Chamaedorea*. Для *Wettinia*, *Socratea*, *Hyophorbe* и *Chamaedorea* отмечено присутствие склерифицированного и не склерифицированного эндокарпия в пределах одного рода.
4. Плоды представителей Iriarteeae и Chamaedoreae относятся к двум морфогенетическим типам: пиренарий Plex-типа (*Iriarte deltoidea*, *I. setigera*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*, *Hyophorbe lagenicaulis*, *H. verschaffeltii*, *H. indica*, *Synechanthus fibrosus*, *Chamaedorea seifrizii*, *C. angustisecta*) и ягода Nuphar-типа (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea hecatonandra*, *Wettinia castanea*, *W. quinaria*, *Hyophorbe amaricaulis*, *H. vauhanii*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Gaussia gomez-pompe*, *G. maya*).
5. Для представителей Iriarteeae и Chamaedoreae плезиоморфией является пиренарий Plex-типа, тогда как ягода Nuphar-типа – апоморфия двух исследованных триб Arecoideae.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В рецензируемых научных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, в том числе включенных в базу данных Web of Science и/или Scopus (*):

1. ***Timchenko A. S.**, Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Zdravchev N. S., Iovlev P. S., Mikhaylova A. A., Kuptsov K. V., Sorokin A. N. Fruit characters in early divergent Arecaceae-Arecoideae: comparative carpology of *Hyophorbe* Gaertn. (Chamaedoreae) // Botany Letters. 2024. Vol. 172. P. 101–115.
2. ***Timchenko A. S.**, Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Zdravchev N. S., Iovlev P. S., Mikhaylova A. A., Roslov M. S., Kuptsov, K. V., Sorokin A. N. Fruit structure and development in representatives of Iriarteeae (Arecaceae–Arecoideae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2025. boaf005. P. 1–18.
3. *Иовлев П. С., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., **Тимченко А. С.**, Кандидов М. В., Васеха Н. Д., Михайлова А. А., Стеванович М. Б., Купцов К. В., Сорокин А. Н. Расселение представителей семейства Liliaceae в связи со строением их репродуктивных органов // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2024. Т. 79. С. 3–16.
4. *Bobrov A. V. F. Ch., Zdravchev N. S., Romanov M. S., Iovlev P. S., Mikhaylova A. A., Kuptsov K. V., **Timchenko A. S.**, Vasekha N. D., Sorokin A. N. Trends of fruit morphogenesis in Pandanaceae: comparative carpology of *Freycinetia* Gaudich. // Botanical Journal of the Linnean Society. 2024. Vol. 206. P. 55–68.
5. *Sorokin A. N., Yatsenko O. V., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Iovlev P. S., **Timchenko A. S.**, Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Kuptsov K. V. The pericarp structure and histogenesis in *Enkianthus*: on the ancestral fruit type in Ericaceae family // Botanical Journal of the Linnean Society. 2024. Vol. 204. P. 76–85.
6. *Zdravchev N. S., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Iovlev P. S., **Timchenko A. S.**, Sorokin A. N., Mikhaylova A. A., Stevanovich M. B., Roslov M. S., Romanova E. S., Vasekha N. D. A new morphogenetic type of fruit for Hamamelidaceae: the case of *Loropetalum* // Botanical Journal of the Linnean Society. 2023. Vol. 202. P. 529–541.
7. *Zdravchev N. S., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Iovlev P. S., **Timchenko A. S.**, Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Kuptsov K. V., Sorokin A. N., Kolomeitseva G. L. Structure of monomerous diaspores of *Pandanus* (Pandanaceae): further steps for interpretation of their nature // Botanica Pacifica. 2023. Vol. 12. P. 23–31.

В прочих изданиях:

1. **Тимченко А. С.**, Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Иовлев П. С., Сорокин А. Н. 2022. Структура перикарпия базальных родов трибы Iriarteeae // Материалы Международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность» (19–21 октября 2022 г., Киров). С. 375–380.
2. **Тимченко А. С.**, Здравчев Н. С., Романов М. С., Бобров А. В. 2022. Структура перикарпия и возможные способы распространения *Dryophloeus pachycladus* (Burret) H.E. Moore (Arecaceae: Arecoideae) // Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (25–29 апреля 2022 года). СПб.: БИН РАН. С. 164.

3. **Тимченко А. С.**, Романов М. С., Бобров А. В. 2025. Сравнительная карпология представителей *Hyophorbe* Gaertn. (Arecaceae–Arecoidae–Chamaedoreae) // Материалы VI (XIV) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (21–25 апреля 2025 года). СПб.: БИН РАН. С. 184.