ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

УДК 581.8

*На правах рукописи*

**Тимченко Антон Сергеевич**

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE (ARECACEAE–ARECOIDEAE)

1.5.9. – Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
Романов Михаил Сергеевич

Москва – 2025

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение ... 3

глава 1. история изучения систематики, морфологии и карпологии представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae ... 7

Глава 2. Материалы и методы ... 42

2. 1. Карпологические материалы ... 42

2. 2. Макрофотографирование ... 46

2.3. Световая микроскопия ... 46

2.4. Реконструкция предковых состояний признаков ... 46

2.5. Терминология ... 46

2.6. Принципы составления рисунков морфологического и анатомического строения плодов представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae, а также их описаний ... 49

2.7. Сокращения и условные обозначения ... 49

Глава 3. Морфология, анатомия и гистогенез плодов представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae ... 50

3.2. Триба Chamaedoreeae ... 75

Глава 4. Сравнительная карпология представителей триб Iriarteeae и Chamaedoreeae в связи с вопросами эволюционной морфологии ... 109

4.1. Особенности строения и гистогенеза перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae ... 109

4.2. Морфогенетические типы плодов представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae ... 122

4.3. Состояние карпологических признаков представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae . 124

Заключение ... 129

Выводы ... 132

Список литературы ... 133

# ВВЕДЕНИЕ

**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 Chamaedoreeae – рассматривается как следующая наиболее рано дивергировавшая 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 трактования положения триб в подсемействе Arecoideae: трибы Iriarteeae и Chamaedoreeae трактовались как наиболее рано дивергировавшие клады Arecoideae (бифуркация; Baker, Dransfield, 2016; Comer et al., 2016) или триба Chamaedoreeae 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 *Iriartea* (Yao et al., 2023) или *Dictyocaryum* (Bellot et al., 2024), а для Chamaedoreeae – 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 неоднозначным трактованием 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 Chamaedoreeae 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 Ilex-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 Ilex-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 Ilex-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, полученных 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 No123120600006-9 («Репродуктивная биология, сравнительная морфология и структурная эволюция в ключевых группах семенных растений») на базе уникальной научной установки «Фондовая оранжерея».

**Благодарности.** Автор выражает глубокую признательность своим коллегам, друзьям и родственникам за их помощь и поддержку во время подготовки данной работы. Автор благодарит коллег из ботанических садов и гербариев, которые помогали при сборе материала для исследования: W. L. Crepet, E. Cope, S. Vance (Bailey Hortorium, Cornell University), Исаева С. (Ботанический сад Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова), B. Millan (Natural History Museum of the San Marcos University, Lima), C. Martel (Royal Botanic Gardens, Kew), и F. Stauffer (Phanerogamy herbarium, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève), C. Jones (Fairchild Botanical Garden, Miami, Florida, USA), L. Noblick, M. P. Griffith, J. B. Fisher (Montgomery Botanical Center, Miami, Florida, USA), D. H. Lorence (National Tropical Botanical Garden, Honolulu, Hawaii, USA), A. T. L. Sánchez, A. Palmarola Bejerado, L. P. Montesino (Jardin Botanico Nacional de Cuba, Habana, Cuba). Глубокую благодарность автор выражает своим коллегам за помощь в оформлении текста и рисунков, а также за советы: Н. С. Здравчеву, П. С. Иовлеву, А. А. Михайловой, М. С. Рослову, Сорокину А. Н., М. Б. Стеванович, В. А. Ковалю, Н. Д. Васехе и К. В. Купцову. 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 готовность всегда оказать помощь. Кроме того, автор выражает большую благодарность своим родителям, брату и невесте за их всестороннюю поддержку и помощь в течение многих лет.

# ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИКИ, МОРФОЛОГИИ И КАРПОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE

Настоящий раздел начинается с анализа работ, посвященных морфологии и систематике исследуемых триб (Iriarteeae и Chamaedoreeae), включенных в подсемейство Arecoideae (Dransfield et al., 2008; Baker, Dransfield, 2016). Затем представлен обзор карпологических исследований семейства Arecaceae.

Представители этого подсемейства – плеонантные однодомные или двудомные пальмы, для которых характерно наличие редупликатных перистых листьев. Соцветия представителей Arecoideae – пазушные метелки с колосовидными рахиллами (конечными осями соцветия). Их цветки собраны в триады (группы по 3 цветка: с пестичным цветком в середине и двумя тычиночными цветками по краям) или их дериваты (спирали и одиночные цветки), также для представителей трибы Chamaedoreeae характерны особые структуры – ацервулы, которые представляют собой группу цветков (один пестичный и несколько тычиночных), расположенных в ряд. Брактеи рахилл преимущественно незаметны, что является особенностью Arecoideae и Ceroxyloideae (Имханицкая, 1985; Dransfield et al., 2008).

Представители трибы Iriarteeae – однодомные многоствольные или одноствольные пальмы с тонкими или мощными стволами, которые иногда покрыты шипами. Стебель прямой, редко вздутый (*Dictyocaryum*), с рубцами, остающимися после опадания листьев, и ходульными корнями, развивающимися у его основания. Листья перисто-рассеченные, обычно представлены на растении в небольшом количестве, сегменты листа имеют неровный («выгрызенный») край. Влагалища листьев образуют «кроновый цилиндр» (‘crownshaft’), который покрыт редкими или густо расположенными щетинками или волосками. Соцветия одиночные или образуются по несколько штук, однополые или двуполые, интерфолиарные или инфрафолиарные, ветвятся до 1–2 порядков или могут не ветвиться вовсе. У соцветий образуется профилл, а также несколько обычно крупных педункулярных брактей. Цветки двуполые или однополые, сидячие или немного погруженные в рахиллы, образуют триады или их дериваты. Периант двойной, представлен 3 (редко 4) чашелистиками и 3 (редко 4) лепестками. У тычиночных цветков чашелистики округлой, треугольной или килевидной формы, сросшиеся (иногда сросшиеся только базально), иногда опушенные. Лепестки не сросшиеся или сросшиеся базально, продолговатые или ланцетовидной формы, створчатые, длиннее чашелистиков, иногда тоже бывают опушенными. Тычинок 6–145 с очень тонкими или широкими, иногда мясистыми тычиночными нитями и продолговатыми пыльниками. Пестичные цветки представителей Iriarteeae меньше тычиночных, они имеют широкие несросшиеся или сросшиеся у основания чашелистики. Лепестки имеют треугольную или округлую форму, они срастаются у основания,

а наверху они заостренные, либо лепестки полностью свободные, часто длиннее или шире чашелистиков. В пестичном цветке также часто расположено 6–12 небольших зубчатых стаминодиев. Гинецей с тремя локулами (гнездами), в которых расположено по одному семязачатку (в роде *Wettinia* Poepp. ex Endl. гинецей с 1–3 слегка опушенными развитыми карпеллами, а также 0–2 абортированными карпеллами, то есть, иногда гинецей псевдомономерный), и с тремя рыльцами. Плод обычно развивается из одной карпеллы (редко из двух) и имеет красный, оранжевый, желтый или коричневый цвет, и вытянутую или шаровидную форму. Представители трибы Iriarteeae распространены в Центральной Америке, а также в северной части Южной Америки, где они произрастают в низинных тропических дождевых лесах Амазонии (до 1200 м н. ур. м.), а некоторые представители также встречаются в горных лесных сообществах на средних высотах (Имханицкая, 1985; Herderson, 1995; Dransfield et al., 2008).

Представители трибы Chamaedoreeae – плеонантные двудомные или однодомные пальмы, имеющие небольшие или средние размеры и один или несколько прямых или лежащих стволов без шипов. Ствол обычно тонкий, покрытый рубцами, оставшимися после опавших листьев, или гладкий, у некоторых представителей ствол может быть вздутым (виды *Hyophorbe*). Листья перистые различной степени рассеченности, редко цельные (точнее – двунадрезные). Влагалище листа закрытое или открытое (разделено), короткое или удлиненное, иногда влагалища образуют «кроновый цилиндр». Соцветия инфрафолиарные или интерфолиарные, одиночные или образуются по несколько штук в пазухе листа, ветвящиеся на 1–4 порядка или не ветвящиеся. Часто мужские соцветия более разветвленные, чем женские. Профилл трубчатый, иногда короткий, у некоторых представителей с заостренной раздвоенной верхушкой, педункулярных брактей 1–9. Рахиллы короткие или длинные, с тесно или достаточно свободно расположенными по спирали тычиночными или пестичными цветками, у некоторых представителей образуются ацервулы с тычиночными цветками и иногда с одним пестичным цветком. Цветки сидячие или частично погружены в рахиллы, небольшие. Тычиночные цветки имеют 3 чашелистика, сросшихся полностью или только у основания, реже чашелистики свободные. Лепестков 3, они могут быть свободными или сросшимися на разных уровнях. Тычинок 6, тычиночные нити короткие, широкие, иногда сросшиеся у основания или с лепестками, пыльники удлиненные. Пестичные цветки с 3 чашелистиками и 3 лепестками. Чашелистики иногда срастаются у основания, образуя купулу. Лепестки обычно сросшиеся, имеют створчатую или черепитчатую форму. Стаминодии отсутствуют или, если присутствуют, имеют зубчатую форму. Гинецей синкарпный, трехкарпельный, с тремя локулами, в каждой из которых расположено по одному семязачатку, рыльца маленькие и изогнутые. Плод небольшого размера, сферический или продолговатый. Представители трибы Chamaedoreeae распространены в Центральной и Южной Америке, где они встречаются в низинных тропических лесах западной Амазонии и в горных

лесных сообществах до 1200 м н. ур. м. Представители рода *Hyophorbe* являются эндемиками Маскаренских островов, где они встречаются в горных или равнинных лесных сообществах (Moore, 1978; Имханицкая, 1985; Dransfield, 1996; Askgaard et al., 2008; Dransfield et al., 2008; Ortega-Chavez, Stauffer, 2011).

Согласно современным литературным данным трибы Iriarteeae и Chamaedoreeae включены в подсемейство Arecoideae, которое является терминальным в семействе Arecaceae (Asmussen et al., 2006; Dransfield et al., 2008; Baker et al., 2009; Comer et al., 2015; Comer et al., 2016; Faurby et al., 2016; Baker, Dransfield, 2016; Yao et al., 2023; Bellot et al., 2024). Положение исследуемых триб внутри подсемейства остается неоднозначным, так как существует несколько трактований порядка их ответвления в филогенетической систематике. Так, часть авторов трактуют трибы Iriarteeae и Chamaedoreeae как наиболее рано дивергировавшие клады Arecoideae (Baker, Dransfield, 2016; Comer et al., 2016), другие работы описывают трибу Iriarteeae (Asmussen et al., 2006; Baker et al., 2009; Faurby et al., 2016; Yao et al., 2023; Bellot et al., 2024) или Chamaedoreeae (Comer et al., 2015) как сестринскую всем остальным трибам подсемейства.

В настоящее время в трибу Iriarteeae входят роды *Dictyocaryum*, *Iriartea*, *Iriartella*, *Socratea* и *Wettinia* (Dransfield et al., 2008; Baker et al., 2009; Baker, Dransfield, 2016; Yao et al., 2023; Bellot et al., 2024). Согласно данным современной филогении пальм, представленных Yao et al. (2023), род *Iriartea* является сестринским всем остальным родам трибы Iriarteeae, которые образуют клады *Iriartella–Dictyocaryum* и *Wettinia–Socratea*. Помимо этого, согласно данным Bellot et al. (2024), род *Dictyocaryum* является наиболее рано дивергировавшей кладой в трибе Iriarteeae, сестринской всем остальным кладам, в то время как род *Iriartea* трактуется как клада, сестринская родам *Wettinia, Iriartella* и *Socratea*, среди которых роды *Iriartella* и *Socratea* образуют терминальную для трибы кладу *Iriartella–Socratea*. В трибу Chamaedoreeae включаются роды *Hyophorbe*, *Wendlandiella*, *Synechanthus*, *Gaussia* и *Chamaedorea* (Dransfield et al., 2008; Baker et al., 2009; Baker, Dransfield, 2016; Yao et al., 2023; Bellot et al., 2024). По данным Cuenca, Asmussen-Lange (2007) и Yao et al. (2023) роды *Hyophorbe* и *Wendlandiella* образуют наиболее рано дивергировавшую кладу, сестринскую остальным родам трибы, среди которых род *Synechanthus* является сестринским родам *Gaussia* и *Chamaedorea*, которые образуют терминальную для трибы кладу *Gaussia–Chamaedorea*. Согласно работам Cuenca et al. (2008, 2009), Baker et al. (2009), Faurby et al. (2016) и Bellot et al. (2024) род *Hyophorbe* является наиболее рано ответвившейся кладой в трибе Chamaedoreeae, сестринской всем остальным родам. Род *Wendlandiella*, в свою очередь, является сестринским родам *Synechanthus*, *Gaussia* и *Chamaedorea*, среди которых *Gaussia* и *Chamaedorea* образуют терминальную для трибы кладу *Gaussia–Chamaedorea*.

Впервые трибы Iriarteeae и Chamaedoreeae были описаны G. Bentham и J. D. Hooker в работе «Genera Plantarum» (1883) как подтрибы Iriarteeae и Chamaedoreae в трибе Areceae. В то время подтриба Iriarteeae включала роды *Iriartea*, *Socratea*, *Dictyocaryum* и *Iriartella*, а Chamaedoreeae – *Chamaedorea*, *Synechanthus*, *Gaussia* и *Hyophorbe*. Род *Wettinia*, который в настоящее время входит в состав трибы Iriarteeae, Bentham и Hooker включали в подтрибу Wettinieae трибы Areceae.

Позднее в работе «Die Natürlichen Pflanzenfamilien» (Drude, 1889) 128 родов пальм включались в 5 подсемейств: Coriphinae, Borassinae, Lepidocaryinae, Ceroxylinae и Phytelephantinae. В этой работе была выделена подтриба Iriarteeae (входила в трибу Arecineae), в которую включались роды *Iriartea*, *Catoblastus* (= *Wettinia*), *Wettinia*, *Ceroxylon* и *Juania*. Часть родов, которые входят в современную трибу Chamaedoreeae, были включены в подтрибу Moranieae, которая включала роды *Chamaedorea*, *Morenia* (= *Chamaedorea*), *Kunthia* (= *Chamaedorea*), *Hyophorbe*, *Gaussia*, *Pseudophoenix*, *Synechanthus* и *Reinhardtia*.

В 1973 г. H. E. Moore опубликовал классификацию Arecaceae в работе «The major groups of palms and their distribution», в которой он выделил 15 групп пальм без формального таксономического ранга, среди которых были Iriarteoid palms и Chamaedoreoid palms. К Iriarteoid palms были отнесены 8 родов: *Dictyocaryum*, *Iriartella*, *Iriartea*, *Socratea*, *Metasocratea* (= *Socratea*), *Catoblastus* (= *Catoblastus*), *Wettinia*, *Wettiniicarpus* (= *Wettinia*). В группу Chamaedoreoid palms включались следующие 6 родов: *Synechanthus*, *Gaussia*, *Opsiandra* (= *Gaussia*), *Hyophorbe*, *Chamaedorea*, *Wendlandiella*.

Ниже нами будут рассмотрены работы, посвященные изучению анатомической структуры и развития перикарпия представителей Arecaceae. С целью избегания повторений, а также для удобства изложения нами был проведен анализ литературных данных в систематическом порядке (публикации упоминаются в порядке, соответствующем тому, как таксоны, которым посвящены публикации, стоят в филогенетической классификации Yao et al. (2023)). При этом, публикации, в которых рассмотрены представители разных систематических групп (Guerin, 1949; Murray, 1973), рассмотрены в первую очередь, а цикл работ Essig с соавторами (Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Essig et al., 1999; Essig et al., 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004), которые посвящены “higher Arecoids”, будут рассмотрены в конце главы.

**H. P. Guerin (1949)** в работе «Contribution à l'étude du fruit et de la graine des palmiers» приводит результаты оригинальных исследований строения гинецея, перикарпия и эндосперма различных представителей пальм, однако, в рамках данной работы, нами будут рассмотрены только данные о строении перикарпия. В статье автор основывается на классификации пальм, предложенной Drude в работе «Pflanzenfamilien» Engler и Prantl (1889).

Плоды пальм Guerin описывает как ягоды или костянки. Для костянок характерна волокнистая (*Cocos*) или маслянистая (*Elaeis*) наружная зона перикарпия. У *Phytelephas* и *Nypa* образуются соплодия, состоящие из нескольких костянок.

Ceroxylinae является самым большим подсемейством по количеству родов и видов. Представители Ceroxylinae делятся на 2 трибы: Arecineae и Cocoineae. Guerin описывает плоды Arecineae как ягоды, тогда как плоды Cocoineae – как костянки, содержащие 1 семя, прилегающее к эндокарпию.

Guerin описывает **эпикарпий** (= **экзокарпий**, далее в тексте мы будем использовать термин экзокарпий, см. раздел 2.5 Терминология) пальм как чаще всего сложенный небольшими клетками правильной формы с целлюлозной оболочкой, иногда покрытыми кутикулой. Иногда экзокарпий бывает одревесневшим, что было отмечено у *Erythea armata* (S. Watson) S. Watson (= *Brahea armata* S. Watson) и *Oreodoxa regia* Kunth (= *Roystonea regia* (Kunth) O. F. Cook). Для *Trachycarpus excelsus* (Thunb.) H. Wendl. (= *Rhapis excelsa* (Thunb.) A. Henry) характерен палисадный экзокарпий, а у *Rhopaloblaste*, *Ptychoraphis* (= *Rhopaloblaste*), *Pinanga*, *Orbignya* (= *Attalea*), *Attalea*, *Cocos*, *Arikuryroba* (= *Syagrus*) и *Astrocaryum* клетки экзокарпия имеют зубчатую форму.

Guerin отмечает, что на ранних этапах развития плодов на поверхности экзокарпия могут располагаться более или менее обильные волоски. У *Chamaerops excelsa* Thunb. (= *Rhapis excelsa* (Thunb.) A. Henry) молодые плоды покрыты многочисленными длинными одноклеточными волосками, которые исчезают по мере созревания плода. У некоторых представителей пальм волоски многоклеточные, разветвленные и могут сохраняться на поверхности зрелых плодов, например у *Attalea humilis* Mart. ex Spreng., *Cocos coronata* Mart. (= *Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) и *Cocos edulis* Barb. Rodr. (Guerin, 1949). Помимо этого, различные виды волосков характерны для *Astrocaryum ayri* (= *Astrocaryum aculeatissimum*), *Astrocaryum gymnacanthum* (= *Astrocaryum aculeatum*) и *Astrocaryum vulgare*.

**Проводящие пучки** плода чаще всего располагаются по кругу во внутренней зоне мезокарпия вблизи эндокарпия (*Acanthophoenix rubra* (Bory) H. Wendl., *Ptychosperma elegans* (R. Br.) Blume), реже они образуют два и более круга (например, у представителей рода *Dypsis*, *Neodypsis lastelliana* Baill. (= *Chrysalidocarpus lastellianus* (Baill.) Eiserhardt & W. J. Baker), *Cyrtostachys lakka* Becc. (= *Cyrtostachys renda* Blume)). Кроме того, Guerin описывает случаи, когда проводящие пучки расположены по всей толщине мезокарпия (*Actinorhytis calapparia*). Помимо этого, он приводит примеры исключений, когда внутренняя зона мезокарпия склерифицирована, а проводящие пучки, наоборот, расположены в периферической зоне мезокарпия (*Elaeis*, *Orbignya* (= *Attalea*), *Attalea* и *Cocos*).

Проводящие пучки, лишенные каких-либо защитных элементов (колленхимы/склеренхимы), были обнаружены Guerin у 24 родов пальм (например, *Nephrosperma*, *Verschaffeltia*, *Kentiopsis* (= *Chambeyronia*)). Для этих родов может быть характерно наличие внешней защитной системы, представленной склерифицированным экзокарпием, слоем склереид в периферической зоне мезокарпия или панцирем из чешуек (Lepidocarinae). В то же время, Guerin отмечает, что для представителей подтриб Iriarteae (*Iriartea exorrhiza* Mart. (= *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.)) и Geonomeae характерно наличие проводящих пучков с защитными структурами. У *Copernicia cerifera* (Arruda) Mart. (= *Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore) обнаружены проводящие пучки, окруженные оболочкой из колленхимы. У *Chamaerops humilis* L., *Martinezia truncata* Brongn. ex Mart. (= *Aiphanes truncata* (Brongn. ex Mart.) H. Wendl.) и *Martinezia caryotaefolia* Kunth (= *Aiphanes horrida* (Jacq.) Burret) проводящие пучки могут сопровождаться защитными структурами, но иногда встречаются и без них. В родах *Livistona* и *Pritchardia* защитные структуры проводящих пучков представлены склерифицированными волокнами или отдельными склереидами. Guerin отмечает, что проводящие пучки *Neodypsis heteromorphus* Jum. (= *Chrysalidocarpus heteromorphus* (Jum.) Eiserhardt & W. J. Baker), *Ptychococcus paradoxus* (Scheff.) Becc. и *Astrocaryum vulgare* Mart. покрыты оболочкой из целлюлозных волокон.

**Кремниевые конкреции** часто встречаются в плодах пальм на поверхности проводящих пучков, где они представлены в виде кристалла внутри специализированных округлых клеток – стегмат. Стегматы отмечаются на ранних этапах развития плода, когда волокна ещё не дифференцированы и не склерифицированы, их клеточные стенки утолщены со стороны, соприкасающейся с волокном, а их внешняя сторона, к которой приближен кремниевый кристалл, очень тонкая. Стегматы обычно располагаются на волокнах, которые образуют проводящие пучки и могут быть очень многочисленны. В то же время Guerin отмечает, что у некоторых таксонов они редки, например в роде *Dypsis*.

Помимо проводящих пучков в мезокарпии, которые выполняют защитную и механическую функции (в случаях наличия механической обкладки), также эту функцию несут колленхима и склеренхима. Guerin пишет, что колленхима и склеренхима полностью отсутствуют в роде *Chamaedorea*, у нескольких представителей рода *Dypsis* и *Neophloga* (= *Dypsis*), а также у *Chrysalidocarpus rivularis* Jum. & H. Perrier (= *Dypsis rivularis* (Jum. & H. Perrier) Beentje & J. Dransf.) и *Cyrtostachys lakka* (= *Cyrtostachys renda*).

Согласно Guerin, **колленхима** у представителей пальм встречается в плодах нечасто, лишь в виде небольших групп клеток вблизи эндокарпия у *Ravenea robustior* Jum. & H. Perrier и *Ravenea latisecta* Jum., для которых характерны проводящие пучки без склерифицированной оболочки, а в мезокарпии – отсутствуют какие-либо склерифицированные элементы. Внешнее

колленхимное кольцо (пояс) отмечено автором у *Neodypsis heteromorphus* (= *Chrysalidocarpus heteromorphus*) и *Phloga polystachya* (Baker) Noronha ex Baill. (= *Dypsis nodifera* Mart.), у которых, помимо этого, встречаются отдельные склереиды в мезокарпии.

Guerin отмечает наличие колленхимы вблизи эндокарпия у *Corypha gebang* Mart. (= *Corypha utan* Lam.), *Erythea edulis* (H. Wendl. ex S. Watson) S. Watson (= *Brahea edulis* H. Wendl. ex S. Watson), *Pritchardia robusta* (H. Wendl.) Nabonnand (= *Washingtonia filifera* var. *robusta* (H. Wendl.) Parish), *Pritchardia filifera* T. Moore & Mast. (= *Washingtonia filifera* (T.Moore & Mast.) H. Wendl. ex de Bary), *Brahea serrulate* (Michx.) H. Wendl. (= *Serenoa repens* (W. Bartram) Small). У *Erythea armata* (= *Brahea armata*) колленхима была обнаружена автором в мезокарпии вблизи экзокарпия и эндокарпия.

**Склеренхиму** Guerin описывает как распространенную в большинстве плодов пальм, в которых она может располагаться в различных зонах. Плоды Lepidocaryinae покрыты чешуйками, которые как минимум частично состоят из склеренхимы (периферическая зона мезокарпия). Для всех остальных пальм Guerin отмечает наличие склереид или склерифицированных волокон, или того и другого вместе, которые играют первостепенную роль для идентификации видов пальм.

Guerin указывает, что механические элементы в плодах пальм могут быть представлены следующими вариантами:

1. Склереиды (‘cellules scléreuses’, одиночные или формирующие какие-либо структуры);
2. Косточкой (‘noyau’), состоящей из плотно расположенных склереид (‘scléreuses’) или склеренхимных волокон (‘fibres’);
3. Склеренхимными волокнами (‘fibres’) и склерифицированными структурами (‘éléments scléreux’), которые не образуют единый пояс;
4. Пояс склереид, включающий в себя радиальные или косо ориентированные механические тяжи (‘manchon hétérogène’).

*1. Склереиды*

Согласно Guerin (1949), склереиды могут быть одиночными, собранными в небольшие группы или объединенными в один или два пояса в перикарпии. Guerin отметил одиночные или собранные в небольшие группы склереиды у *Pholidocarpus macrocarpus* Becc., *Bentinckia nicobarica* (Kurz) Becc., *Heterospathe elata* Scheff., *Nephrosperma vanhoutteanum* (H. Wendl. ex Van Houtte) Balf. f., *Stevensonia grandifolia* Duncan ex Balf. f. (=*Phoenicophorium borsigianum* (K. Koch) Stuntz), *Ptychoraphis augusta* (Kurz) Becc. (=*Rhopaloblaste augusta* (Kurz) H. E. Moore), а также в роде *Adelodypsis* (=*Dypsis*).

Обычно склереиды имеют небольшой размер и утолщенные стенки, однако у *Nephrosperma vanhoutteanum* в средней части мезокарпия располагаются склереиды большого размера (отдельные одиночные или объединенные в небольшие группы), которые удлинены в радиальном направлении. У *Chrysalidocarpus midongensis* Jum. (=*Chrysalidocarpus onilahensis* Jum. & H. Perrier) в мезокарпии автор выделяет 2 вида склереид: с очень сильно утолщенными стенками и небольшой полостью (брахисклереиды), и более крупные с обширной полостью. У *Stevensonia grandifolia* (=*Phoenicophorium borsigianum*) небольшое количество очень крупных склереид расположено в периферической части мезокарпия. У *Pholidocarpus macrocarpus* склереиды образуют округлые в поперечном сечении группы во внутренней части мезокарпия, кроме того, они могут располагаться во внешней части мезокарпия.

Часто склереиды объединены в один большой пояс, который расположен в мезокарпии. Guerin описывает несколько возможных вариантов расположения этого пояса склереид: вблизи экзокарпия (*Phoenix*, *Corypha*, *Brahea*, *Sabal*, *Caryota*, *Arenga*, *Didymosperma* (= *Arenga*), *Ravenea*, *Louvelia* (= *Ravenea*), *Neodypsis* (= *Chrysalidocarpus* H. Wendl.), *Oreodoxa*, *Verschaffeltia*, *Acanthophoenix*, *Kentiopsis*, *Rhopaloblaste*, *Nenga*, *Pinanga*), в средней части мезокарпия (*Vonitra*) или вблизи эндокарпия (*Chamaerops*, *Trachycarpus*, *Livistona*, *Pritchardia*, *Acoelorraphe*, *Hyophorbe*, *Erythea edulis* (= *Brahea edulis*)).

У *Livistona chinensis* (Jacq.) R.Br. ex Mart., *Acoelorraphe wrightii* (Griseb. & H. Wendl.) H. Wendl. ex Becc., *Louvelia madagascariensis* Jum. & H. Perrier (= *Ravenea louvelii* Beentje) и *Kentiopsis macrocarpa* Brongn. (= *Chambeyronia macrocarpa* (Brongn.) Vieill. ex Becc.), помимо пояса склереид, в мезокарпии Guerin отмечает одиночные склереиды или их группы.

Отдельно Guerin приводит список родов, у которых было отмечено 2 пояса склереид. К таким видам относятся *Rhapis flabelliformis* L'Hér. (= *Rhapis excelsa* (Thunb.) A. Henry), *Licuala rumphii* Blume, *Erythea armata* (= *Brahea armata*), *Copernicia cerifera* (= *Copernicia prunifera*), *Arenga ambong* Becc. (= *Arenga undulatifolia* Becc.), *Arenga obtusifolia* Mart., *Rhopaloblaste hexandra* (= *Rhopaloblaste ceramica*), *Orania aruensis* (= *Orania regalis*).

У *Erythea armata* (= *Brahea armata*) наружный пояс склереид вплотную прилегает к склерифицированному экзокарпию. У *Arenga ambong* (= *Arenga ndulatifolia*) наружный пояс расположен непосредственно под не склерифицированным экзокарпием. Внешний пояс склереид у *Rhopaloblaste hexandra* Scheff. (= *Rhopaloblaste ceramica*) имеет несколько точек соприкосновения с экзокарпием. У большинства остальных видов пояс склереид отделен от экзокарпия несколькими слоями паренхимных клеток.

Обычно группы и пояса склереид образованы клетками округлой формы, которые расположены в несколько рядов. Однако, иногда склереиды могут быть вытянуты в радиальном направлении и, располагаясь плотно друг к другу, образовывать пояс из одного или двух рядов

клеток. Такая особенность отмечена Guerin у *Corypha gebang* (= *Corypha utan*), *Brahea serrulata* (= *Serenoa repens*), *Caryota mitis* и *Arenga saccharifera* Labill. ex DC. (= *Arenga pinnata* (Wurmb) Merr.).

Guerin описывает своеобразное строение пояса склереид у *Acanthophoenix rubra*. Он расположен на небольшом удалении от экзокарпия и состоит из двух видов склерифицированных клеток. Одни клетки удлинены в радиальном направлении, а вторые, более округлой формы, соединяют эти вытянутые клетки между собой, образуя сплошной пояс.

2. *Косточка*

Косточку, образованную изодиаметрическими склереидами или склеренхимными волокнами, Guerin отмечает у всех представителей Cocoineae. Кроме того, он отметил эту особенность в родах *Latania* и *Beccariophoenix*.

Guerin отмечает, что для всех родов, включенных в Cocoineae, характерно наличие склеренхимных тяжей, ориентированных в радиальном направлении, в периферической части мезокарпия. Скопления таких тяжей выявлены у *Martinezia caryotifolia* Kunth (= *Aiphanes horrida* (Jacq.) Burret), *Martinezia truncata* Brongn. ex Mart. (= *Aiphanes truncata* (Brongn. ex Mart.) H. Wendl.), *Astrocaryum ayri* Mart. (= *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret), *Astrocaryum munbaca* Mart. (= *Astrocaryum aculeatum* G. Mey.), *Astrocaryum vulgare* Mart.

Вокруг скоплений проводящих пучков часто расположены склерифицированные клетки, иногда ориентированные в продольном или радиальном направлениях, например, у *Attalea spectabilis* Mart. Guerin отмечает, что *Acrocomia intumescens* Drude и *Acrocomia sclerocarpa* Mart. (= *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Sweet) обладают поясом склереид, чередующимися с радиальными или косо ориентированными склеренхимными тяжами.

3. *Склеренхимные волокна и склерифицированные структуры, которые не тесно связаны друг с другом*

Склеренхимные волокна встречаются в перикарпии большого числа пальм. Guerin в своей работе рассматривает несколько вариантов организации склеренхимных волокон в перикарпии:

1. Переплетенные склеренхминые волокна, расположенные группами, формирующие единую зону в перикарпии (*Bismarckia nobilis* Hildebrandt & H. Wendl., *Hyphaene shatan* Bojer ex Dammer (= *Hyphaene coriacea* Gaertn.), *Borassus flabellifer*, *Nypa fruticans* Wurmb). Такие структуры автор называет ‘fibres en écheveaux’ (далее мы будем использовать термин «зона переплетенных склеренхимных волокон», см. раздел 2.5 Терминология);
2. более или менее короткие склеренхимные волокна, собранные в радиально ориентированные группы различной длины – ‘piliers fibreux’ (*Bismarckia nobilis*) (далее

мы будем использовать термин «радиально ориентированные склеренхимные тяжи», см. раздел 2.5 Терминология);

3. длинные склеренхимные волокна, собранные в один длинный продольный волокнистый тяж (‘cordons fibreux’, согласно Guerin, 1949), который проходит через всю толщину или часть перикарпия в продольном направлении (*Ptychandra glauca* (= *Heterospathe glauca*), *Rhopalostylis sapida* H. Wendl. & Drude, *Veitchia joannis, Gronophyllum microcarpum* (= *Hydriastele microcarpa*), *Areca catechu*) (далее мы будем использовать термин «продольные склеренхимные тяжи», см. раздел 2.5 Терминология).

Зона переплетенных склеренхимных волокон, согласно Guerin, характерна для *Bismarckia nobilis* Hildebrandt & H. Wendl., *Hyphaene shatan* Bojer ex Dammer (= *Hyphaene coriacea* Gaertn.), *Borassus flabellifer*, *Nypa fruticans*. У *Bismarckia nobilis* в периферической зоне мезокарпия, помимо этого, отмечены радиально ориентированные склеренхимные тяжи. У *Eugeissona tristis* Griff. и *Borassus flabellifer* кроме зоны переплетенных склеренхимных волокон в периферической зоне мезокарпия расположены продольные склеренхимные тяжи. Guerin отмечает, что на поверхностях всех этих скоплений склеренхимных волокон встречаются многочисленные стегматы.

В своей работе Guerin описывает радиально ориентированные склеренхимные тяжи как достаточно редкие структуры для плодов пальм, которые были им изучены. Согласно его данным, такая организация волокон характерна всего для 8 видов: *Bismarckia nobilis*, *Orania aruensis* Becc. (= *Orania regalis* Zipp.), *Linospadix petrickianus* Sander (= *Calyptrocalyx forbesii* (Ridl.) Dowe & M. D. Ferrero), *Martinezia truncata* (= *Aiphanes truncata*), *Martinezia caryotaefolia* (= *Aiphanes horrida*), *Astrocaryum ayri* (= *Astrocaryum aculeatissimum*), *Astrocaryum munbaca* (= *Astrocaryum aculeatum*), *Astrocaryum vulgare*.

У *Orania aruensis* (= *Orania regalis*) кроме больших радиально ориентированных склеренхимных тяжей в средней части мезокарпия дифференцируются ещё два пояса, образованных склереидами. Один пояс расположен во внешней зоне, а второй – во внутренней зоне мезокарпия (примыкает к эндокарпию). У *Linospadix petrickianus* (= *Calyptrocalyx forbesii*) в периферической зоне мезокарпия расположены как радиально ориентированные склеренхимные тяжи, так и большое количество мелких склереид. У двух вышеперечисленных видов *Martinezia* (= *Prestoea*) радиально ориентированные склеренхимные тяжи, расположенные в периферической зоне мезокарпия, Guerin описывает как небольшие. У трех видов *Astrocaryum* эти тяжи вытянутые, у *Astrocaryum munbaca* (= *Astrocaryum aculeatum*) и *A. vulgare* они в совокупности с паренхимными клетками мезокарпия и экзокарпием формируют эпидермальные волоски. Помимо радиально ориентированных склеренхимных тяжей у трех видов *Astrocaryum* в периферической зоне мезокарпия Guerin отмечает наличие отдельных склереид.

Третий вариант организации одревесневших волокон – продольные склеренхимные тяжи – Guerin описывает как редко встречающиеся, он их отмечает у небольшого числа видов, в том числе – у *Ptychandra glauca* Scheff. (= *Heterospathe glauca* (Scheff.) H. E. Moore), *Rhopalostylis sapida*, *Veitchia joannis* H.Wendl., *Gronophyllum microcarpum* Scheff. (= *Hydriastele microcarpa* (Scheff.) W. J. Baker & Loo), *Areca catechu* L. и некоторых представителей Cocoineae.

У перечисленных видов скопления волокон в виде продольных склеренхимных тяжей отмечены Guerin преимущественно в периферической зоне мезокарпия. У *Gronophyllum microcarpum* (= *Hydriastele microcarpa*) они приурочены к средней зоне мезокарпия, а у *Areca catechu* тяжи расположены равномерно по всей толще мезокарпия.

4. *Пояс склереид, включающий в себя радиальные или косо ориентированные механические тяжи*

Для большого количества видов пальм характерно формирование пояса склереид в мезокарпии, включающего радиальные или косо ориентированные склеренхимные тяжи в результате «тесного» расположения скоплений склерифицированных волокон и склереид. Guerin пишет, что такая структура характерна для *Geonoma princeps* Linden, *Iriartea exorrhiza* (= *Socratea exorrhiza*), *Howea forsteriana* (F. Muell.) Becc., *Calyptrocalyx spicatus* (Lam.) Blume, *Oncosperma filamentosa* (Kunth) Blume (= *Oncosperma tigillarium* (Jack) Ridl.), *Euterpe oleracea* Mart., *Euterpe edulis* Mart., *Actinophloeus propinquum* (Becc.) Becc. (= *Ptychosperma propinquum* (Becc.) Becc. ex Martelli), *Ptychococcus paradoxus*, *Ptychosperma elegans*, *Coleospadix oninensis* (Becc.) Becc. (= *Drymophloeus litigiosus* (Becc.) H. E. Moore), *Actinorhytis calapparia*, *Archontophoenix alexandrae* (F. Muell.) H. Wendl. & Drude, *Phytelephas poeppigii* Gaudich.

**Эндокарпий** иногда сложно выявить из-за небольшого размера его клеток, а также в случаях, когда клетки тонкостенные, как и клетки внутреннего мезокарпия, прилегающие к эндокарпию. У некоторых видов пальм Guerin отмечает наличие палисадного эндокарпия (его клетки вытянуты в радиальном направлении). Преимущественно клетки такого эндокарпия склерифицированные, однако у *Ptychoraphis augusta* (Kurz) Becc. (= *Rhopaloblaste augusta* (Kurz) H. E. Moore) клетки эндокарпия удлиняются, но остаются не склерифицированными. Guerin указывает в своей работе следующие роды, для которых характерен палисадный эндокарпий: *Orania*, *Bentinckia*, *Geonoma*, *Hyophorbe*, *Louvelia* (= *Ravenea*), *Howea*, *Heterospathe*, *Nephrosperma*, *Oncosperma*, *Ptychandra* (= *Heterospathe*), *Kentia* (= *Hydriastele*), *Ptychococcus*, *Coleospadix* (= *Drymophloeus*), *Actinorhytis*, *Rhopaloblaste*, *Archontophoenix*, *Gronophyllum* (= *Hydriastele*), *Phytelephas*. Также, склерифицированный и хорошо дифференцируемый эндокарпий указан автором для *Ravenea*, *Linospadix*, *Actinophloeus* (= *Ptychosperma*) и *Cyrtostachys*. У большинства Cocoineae одревесневший эндокарпий входит в состав косточки

плода, образованной преимущественно внутренней частью мезокарпия. Помимо этого, Guerin указывает, что у *Orania* в одревеснивших клетках эндокарпия содержатся кремниевые включения.

*Клетки перикарпия с различными включениями*

В клетках перикарпия пальм часто содержатся минеральные вещества, например оксалат кальция, кремний и флобафены. Оксалат кальция содержится в клетках в виде призматических игл (рафиды) и встречается в большом количестве видов пальм. Специальные клетки, называемые «стегматами», содержат кремниевые включения.

Рафиды, обнаруженные в плодах большого количества пальм, дифференцируются ещё на ранних стадиях развития гинецея. Guerin отмечает их отсутствие только у 33 видов из 172 исследованных (например, у *Rhapis flabelliformis* (= *Rhapis excelsa*), *Calamus caesius* Blume, *Orania aruensis* (= *Orania regalis*), *Actinorhytis calapparia*, *Phytelephas poeppigii*, *Nypa fruticans*). Большое количество рафид было отмечено у *Sabal texana* (O. F. Cook) Becc. (= *Sabal Mexicana* Mart.), *Arenga saccharifera* (= *Arenga pinnata*), *Chamaedorea*, *Actinophloeus propinquum* (= *Ptychosperma propinquum*), *Cyrtostachys lakka* (= *Cyrtostachys renda*), *Cocos romanzoffanopulposa* Barb. Rodr. (= ×*Butyagrus nabonnandii* (Prosch.) Vorster). У *Adelodypsis gracilis* (Bory ex Mart.) Becc. (= *Dypsis pinnatifrons* Mart.) и *Adelodypsis sambiranensis* (Jum. & H. Perrier) (= *Dypsis pinnatifrons*) рафиды встречаются в средней части мезокарпия или по всей его толщине. Расположение рафид во внутренней зоне мезокарпия характерно для *Bismarckia nobilis* и *Nenga schefferiana* Becc. (= *Nenga pumila* var. *pachystachya* (Blume) Fernando).

Отдельно Guerin приводит роды пальм, в перикарпии которых рафидные клетки удлинены таким образом, что представляют собой трубчатые структуры, которые часто ориентированы в продольном направлении (например, *Corypha*, *Brahea*, *Sabal*, *Didymosperma*, *Hyophorbe*, *Phloga* Noronha ex Hook. f. (= *Dypsis*), *Arenga microcarpa* Becc. (= *Arenga australasica* (H. Wendl. & Drude) S. T. Blake ex H. E. Moore), *Dypsis linearis* Jum., *Dypsis louvelii* Jum. & H. Perrier, *Neophloga catatiana* (Baill.) Becc. (= *Dypsis catatiana* (Baill.) Beentje & J. Dransf.)).

Целлюлозная стенка рафидных клеток чаще всего имеет ту же толщину, что и окружающие клетки. Однако, Guerin в своей работе указывает, что у *Louvelia lakatra* Jum. (= *Ravenea lakatra* (Jum.) Beentje) и *Louvelia madagascariensis* (= *Ravenea louvelii*) и у ряда других видов, были отмечены клетки, стенки которых утолщены, но остаются целлюлозными.

Размер кристаллов оксалата кальция не всегда пропорционален размеру клеток, в которых они содержаться. Например, у *Dypsis* и *Adelodypsis* клетки большого размера содержат относительно небольшие группы рафид.

Guerin пишет, что рафиды, как правило, одиночны, но также могут быть сгруппированы или расположены плотно друг к другу в ряды различной длины. Такие особенности характерны для представителей *Dypsis* и *Neophloga* (= *Dypsis*).

Содержание флобафенов очень велико в плодах и семенах пальм, и особенно большое их количество автор отмечает в слизесодержащих клетках перикарпия. Такие клетки могут образовывать сплошной пояс на поперечном срезе плода (*Phoenix*, *Chamaerops*, *Trachycarpus*, *Gronophyllum*). Пояс из клеток, содержащих флобафены, отмечен во внешней зоне (*Chamaerops*, *Gronophyllum*) или в средней зоне (*Phoenix, Trachycarpus*) мезокарпия. Иногда флобафен-содержащие клетки распространены по всей толщине мезокарпия (*Copernicia cerifera* (= *Copernicia prunifera*), *Actinorhytis calapparia*, *Nenga schefferiana* (= *Nenga pumila* var. *pachystachya*)), *Livistona oliviformis* (Hassk.) Mart.

**Susan G. Murray** в своей работе “The formation of endocarp in palm fruits” (1973) приводит результаты исследований строения и развития внутренней части перикарпия представителей шести групп пальм (согласно классификации Moore, 1973): Coryphoid palms, Caryotoid palms, Chamaedoreoid palms, Arecoid palms, Cocosoid palms, Pseudophoenicoid palms. В статье Murray использует термин «эндокарпий» в морфолого-функциональном значении. Он включает в себя несколько типов склерифицированных тканей – производные внутренней (локулярной) эпидермы и прилегающие к ней части перикарпия, включая проводящие пучки с механическими обкладками и механическую ткань (склеренхима или склеренхиматизированная паренхима), а также редкие склеренхимные тяжи. В нашей работе мы будем использовать термин эндокарпий в гистогенетическом значении (см. раздел 2.5 Терминология).

На основании проведенных исследований анатомического строения перикарпия исследованных видов, Murray описывает 3 типа организации склеренхимных структур во внутренней части перикарпия (3 типа «эндокарпия», согласно Murray, 1973) пальм: (1) одревесневает только эндокарпий (локулярный эпидермис), клетки которого могут быть изодиаметрическими или радиально удлиненными, (2) склерифицированные структуры внутреннего перикарпия, расположенные во внутренней части мезокарпия, представлены поясом склереид, в то время как эндокарпий остается несклерифицированным или (3) во внутреннем перикарпии присутствуют три типа склерифицированных тканей (склерифицированный эндокарпий, механические обкладки проводящих пучков и склерифицированная паренхима).

Первый тип организации склеренхимных структур Murray описывает как характерный для представителей Pseudophoenicoid (*Pseudophoenix sargentii* H. Wendl. ex Sarg.), Chamaedoreoid (*Mascarena lagenicaulis* L. H. Bailey (= *Hyophorbe lagenicaulis* (L. H. Bailey) H. E. Moore), *Chamaedorea pochutlensis* Liebm.) и Caryotoid palms (*Caryota mitis*, *Caryota urens* L.). Второй тип организации был отмечен только у представителей Coryphoid palms (*Thrinax* sp., *Pritchardia*

*pacifica* Seem. & H. Wendl., *Livistona chinensis*, *Rhapidophyllum hystrix* (Fraser ex Thouin) H. Wendl. & Drude), а третий – у представителей Cocosoid (*Arecastrum romanzoffianum* (Cham.) Becc. (= *Syagrus romanzoffiana*)) и Arecoid palms (*Veitchia arecina* Becc., *V. merrillii* (Becc.) H. E. Moore (= *Adonidia merrillii* (Becc.) Becc.), *Ptychosperma macarthurii* (H. Wendl. ex H. J. Veitch) H. Wendl. ex Hook. f. (= *Ptychosperma propinquum*), *Ptychosperma lineare* (Burret) Burret)).

В 2012 году **Bobrov A. V. F. Ch., Dransfield J., Romanov M. S. & Romanova M. S.** опубликовали статью "Gynoecium and fruit histology and development in *Eugeissona* (Calamoideae: Arecaceae)", в которой были приведены результаты исследований строения и развития гинецея, а также плодов четырех представителей рода *Eugeissona*. В данной части литературного обзора нами будут рассмотрены результаты исследования строения перикарпия, представленные в этой статье. Экзокарпий и эндокарпий слабо дифференцированы в зрелом перикарпии. В мезокарпии Bobrov с соавторами выделяют четыре топографические зоны, которые начинают дифференцироваться на ранних стадиях развития плода: периферическая (этой зоной мезокарпия и экзокарпием представлены чешуйки, расположенные на поверхности плодов представителей Calamoideae), вторая зона (включает в себя паренхиму и множество проводящих пучков с механическими обкладками), третья зона (косточка ('pyrene'), представленная поясом волокновидных склереид, включающих продольные проводящие пучки с механическими обкладками) и внутренняя зона мезокарпия (зона паренхимы, клетки которой сильно смяты развивающимся эндоспермом). Плоды представителей *Eugeissona* авторы относят к пиренариям Latania-типа. Помимо этого, в статье проводится сравнение с другими представителями подсемейства, по результатам которого авторы отмечают, что плоды *Eugeissona* сильно отличаются от них по строению и развитию перикарпия (нет зоны косточки в мезокарпии).

В 2012 году коллективом авторов **Bobrov A. V. F. Ch., Lorence D. H., Romanov M. S., Romanova E. S.** была опубликована статья "Fruit development and pericarp structure in *Nypa fruticans* Wurmb (Arecaceae): a comparison with other palms", посвященная изучению развития и строения перикарпия *Nypa fruticans* (Nypoideae–Arecaceae), которые, как отмечают авторы, во многом схожи с ранее опубликованными данными по строению и развитию плодов *Eugeissona* (Bobrov et al., 2012). В работе приведены результаты исследований морфологии и анатомии плодов *N. fruticans* на шести стадиях развития (от гинецея вскоре после опыления до зрелого плода). Среди характерных черт строения плода *N. fruticans* авторы отмечают, что экзокарпий представлен одним слоем клеток с утолщенными склерифицированными стенками, мезокарпий включает в себя три топографические зоны, а эндокарпий сложен одним слоем неспециализированных эпидермальных клеток. По совокупности признаков плоды были отнесены авторами к костянкам Rhapis-типа. Дифференциация мезокарпия *N. fruticans* на топографические зоны происходит с ранних стадий развития плода: периферическая зона –

аэренхима, средняя зона – косточка (‘pyrene’) и внутренняя зона – паренхима. Формирование аэренхимы в периферической зоне мезокарпия, согласно исследованиям авторов, происходит на поздних стадиях развития плода, развитие косточки в средней зоне начинается на средних стадиях развития, а внутренняя (паренхимная) зона мезокарпия на поздних стадиях развития плода сминается из-за развития эндосперма.

В 2011, а позднее и в 2021 годах, были опубликованы две статьи, посвященные карпологии представителей **подсемейства Coryphoideae**: “Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (Arecaceae–Coryphoideae–Borasseae)” (Romanov et al., 2011) и “Gynoecium and fruit histology, structure and development in corky-warted representatives of Livistoninae (Trachycarpeae: Coryphoideae: Arecaceae)” (Bobrov et al., 2021). В статье 2011 года авторы приводят результаты исследований строения и развития перикарпия представителей Borasseae. Среди ключевых особенностей строения перикарпия в статье отмечается, что экзокарпий представителей исследуемой группы представлен одним слоем эпидермальных клеток с утолщенными стенками, содержащими флобафены, мезокарпий очень многослойный и дифференцируется на несколько топографических зон – одна или несколько зон в периферической части мезокарпия, включающих паренхимные клетки со склеренхимными элементами и проводящими пучками, средняя зона (косточка, представленная поясом волокновидных склереид, включающих проводящие пучки с механическими обкладками) и одна или несколько паренхимных зон во внутренней части мезокарпия. Эндокарпий сложен одним слоем неспециализированных эпидермальных клеток. Помимо этого, в статье отмечено, что анатомическая дифференциация перикарпия начинается уже с самых ранних стадий развития (практически сразу после опыления), косточка в средней части мезокарпия также начинает формироваться на ранних стадиях развития плода, а завершает свое формирование она задолго до того, как плод созреет. Внутренняя часть мезокарпия, представленная паренхимой, сильно сминается по мере развития эндосперма. По результатам исследования анатомической структуры перикарпия представителей Borasseae авторы статьи относят плоды исследованных представителей к пиренариям Latania-типа. Также отмечается, что схожие черты строения и развития перикарпия были отмечены у представителей Calamoideae (*Eugeissona*) и Nypoideae (*Nypa fruticans*).

В статье “Gynoecium and fruit histology, structure and development in corky-warted representatives of Livistoninae (Trachycarpeae: Coryphoideae: Areceae)” Bobrov A. V. F. Ch. с соавторами описывали строение и развитие гинецея и плодов представителей Livistoninae. Среди особенностей плодов представителей этой группы наиболее заметной является наличие выростов (‘warts’) на поверхности плодов, которые начинают формироваться еще на ранних стадиях развития (вскоре после опыления). Как отмечают авторы статьи, подобные структуры образуются в результате суберинизации экзокарпия с ранних стадий развития плода, и/или

разрастания периферической зоны мезокарпия, и/или растрескивания периферической части перикарпия. В перикарпии зрелых плодов исследованных представителей Livistoninae экзокарпий может стираться или сохраняться. По структуре эти выросты могут быть представлены паренхимными клетками со склереидами или клетками с суберинизированными стенками со склереидами. Плоды исследованных представителей Livistoninae Bobrov с соавторами относят к костянкам Rhapis-типа, для которых характерно наличие косточки во внутренней зоне мезокарпия. Как отмечают авторы, для исследованных представителей характерно два сценария развития косточки в мезокарпии: у *Johannesteijsmannia* на ранних стадиях развития эта зона представлена отдельными группами склереид, которые в зрелом перикарпии объединяются в единый слой, а у представителей *Licuala* и *Pholidocarpus* непрерывный пояс склереид во внутренней части мезокарпия присутствует с ранних стадий развития.

Большее количество работ было опубликовано по **карпологии представителей Arecoideae**. Так, данные о **структуре перикарпия *Acrocomia aculeata*** (Jacq.) Sweet были представлены в статьях “Pericarp development in the macaw palm *Acrocomia aculeata* (Arecaceae)” (Reis et al., 2012) и “Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits” (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015). В этих работах, помимо исследования строения перикарпия, авторы также проводили гистохимические исследования (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015) и исследования развития плода (Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015). Авторы обеих работ выделяют в перикарпии *A. aculeata* 3 зоны – экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий – при этом авторы сходятся в принципе выделения экзокарпия (образован наружной эпидермой и периферическими слоями мезофилла (= мезокарпия)) и мезокарпия, однако в статье Reis et al. (2012) авторы описывают эндокарпий как образованный внутренней эпидермой и прилегающими внутренними слоями мезофилла (= мезокарпия), а Mazzottini-dos-Santos с соавторами (2015) трактуют эндокарпий как образованный только из внутренней эпидермы.

Как и прежде, для описания анатомической структуры перикарпия мы будем использовать термины экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий в гистогенетическом понимании (см. раздел 2.5 Терминология). Авторы статей не приводят данных о степени склеренхиматизации экзокарпия, также на рисунках нет возможности это оценить. В мезокарпии, по описаниям авторов, можно выделить 3 части: периферическую (представлена паренхимой, включающей группы склереид и радиальные склеренхимные тяжи), среднюю (представлена паренхимными клетками, среди которых отмечены клетки, содержащие слизь) и внутреннюю (представляет собой косточку (пояс склереид)). Эндокарпий, согласно описаниям авторов статей, сложен одним слоем склеренхиматизированных клеток.

В 2022 году была опубликована статья “Pericarp histogenesis and histochemistry during fruit development *in Butia capitata* (Arecaceae)” (de Jesus Matias Ventura et al., 2022), в которой были представлены результаты исследований **строения и развития плодов *Butia capitata*** (Mart.) Becc., включая результаты проведенных гистохимических реакций для выявления полисахаридов, крахмала, жиров, протеинов, а также слизистых и фенольных соединений в структуре плода. Авторы разделяют процесс развития плода от опыления до его полной зрелости на 3 этапа: 1 – гистогенез (до 42 дня после опыления), 2 – формирование косточки (42 до 70 дней после опыления) и 3 – созревание мезокарпия (70 до 84 дней после опыления). На первом этапе (который соответствует ранним стадиям развития) происходит дифференциация гистогенетических зон перикарпия. Авторы статьи также отмечают, что между этапами 2 и 3 происходит расходование фенольных соединений, что свидетельствует об их необходимости для формирования склеренхимных структур (склеренхимных тяжей, механических обкладок проводящих пучков или косточки). На втором этапе развития плода происходит склеренхиматизация зон перикарпия, участвующих в образовании косточки. Далее, на 3 этапе, происходит развитие и созревание экзокарпия и мезокарпия. В статье авторы описывают экзокарпий как производное наружного эпидермиса и периферических слоев клеток мезофилла), однако, для избегания путаницы в терминологии, мы будем использовать термин экзокарпий в гистогенетическом смысле (см. раздел 2.5 Терминология). Так, экзокарпий зрелого плода *B. capitata* представлен одним слоем тонкостенных клеток треугольной формы. Мезокарпий можно разделить на 3 части: периферическую (в понимании авторов входит в зону экзокарпия; паренхима, включающая фенольные идиобласты, продольные склеренхимные тяжи и продольные проводящие пучки), среднюю (‘outer mesocarp’; паренхима, включающая клетки, содержащие рафиды, крупные радиально удлиненные полости и небольшие продольные проводящие пучки), и внутреннюю (периферическая часть внутреннего мезокарпия (‘inner mesocarp’) представлена паренхимными клетками различной формы с идиобластами, содержащими фенолы и продольными проводящими пучками). Остальная часть внутреннего мезокарпия (‘pyren’), вплоть до эндокарпия, представляет собой косточку). Эндокарпий представлен одним слоем склерифицированных клеток, который авторы статьи включают в зону косточки (‘pyren’). Основываясь на результатах анатомических исследований структуры перикарпия, авторы относят плоды *B. capitata* к пиренариям Butia-типа.

Одни из наиболее ранних работ по карпологии представителей Arecoideae посвящены исследованию **строения структуры плодов *Cocos nucifera*** L.: “The anatomy of the fruit of *Cocos nucifera*” (Winton, 1901) и “Origin, development, and nature of the stony layer of the coconut (*Cocos nucifera* Linnaeus)” (Juliano, 1926). В этих статьях авторы описывают строение и развитие плодов *C. nucifera*, а также морфологическое описание плодов, цветков и соцветий. В обеих статьях

авторы выделяют в перикарпии 3 зоны – экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий – при чем эндокарпий (‘endocarp’) образован из внутренней части мезофилла, внутренней эпидермы, а также клетками наружного интегумента. Данные об участии наружного интегумента в образовании косточки (‘endocarp’) изначально были выдвинуты Winton и позднее Juliano в своей работе их подтвердил. С целью избегания путаницы мы будем описывать строение перикарпия *C. nucifera* в соответствии с выделением гистогенетических зон перикарпия, предложенным Bobrov, Romanov (2019; см. раздел 2.5 Терминология). Так, перикарпий исследованного вида представлен: экзокарпием (‘epicarp’; представлен одним слоем несклерифицированных клеток с темно-коричневым содержимым), мезокарпием (в котором авторы выделяют 3 части), а также эндокарпием (представленным одним слоем тангентально удлиненных склерифицированных клеток). Периферическая часть мезокарпия представлена слоями паренхминых клеток с утолщенными стенками (‘hard ground tissue’, согласно Winton, 1901), среди которых авторы отмечают присутствие продольных склеренхимных тяжей (‘Bast-fiber bundles’, согласно Winton, 1901). Средняя часть мезокарпия образована паренхимными клетками с тонкими стенками (‘soft ground tissue’, согласно Winton, 1901), среди которых встречаются продольные проводящие пучки с механическими обкладками (‘fibers (coir)’, согласно Winton, 1901), на поверхности которых расположены стегматы. Внутренняя часть мезокарпия сложена сплошной зоной тангентально удлиненных склереид, среди которых отмечаются отдельные группы продольно удлиненных склереид. Также, на основании проведенных исследований строения плода на разных стадиях развития, авторы статей отмечают, что дифференциация перикарпия на зоны происходит на очень ранних этапах развития, а образование косточки начинается непосредственно сразу после окончательной дифференциации зон перикарпия (что также соответствует ранним стадиям развития плода).

Еще одним представителем трибы Cocoseae, данные о структуре и развитии перикарпия которого были опубликованы в работе “Fruit development and histochemistry of *Attalea microcarpa* Mart. (Arecaceae–Arecoideae)” (Melo et al., 2017), является ***Attalea microcarpa*** Mart. Среди характерных черт строения перикарпия авторы отмечают, что экзокарпий *A. microcarpa* на зрелой стадии развития несклерифицирован и его клетки содержат темные включения. В процессе развития плода экзокарпий не претерпевает значительных изменений, в отличие от других зон перикарпия. В мезокарпии Melo с соавторами выделяют 3 топографические зоны (‘layers’): периферическую (паренхима с продольными склеренхимными тяжами, продольными проводящими пучками с механическими обкладками и отдельными склереидами), среднюю (представлена множеством слоев паренхимных клеток, среди которых встречаются запасающие клетки) и внутреннюю (паренхима с крупными продольными проводящими пучками без механических обкладок или проводящие пучки меньшего размера, но с обкладками, с большим

количеством кремнистых телец (‘silica bodies’)). Дифференциация мезокарпия на 3 топографические зоны, как отмечают авторы, начинается на ранних этапах развития плода, при чем склерификация структур в мезокарпии начинается сначала в периферической зоне (примерно на 40 день развития), затем (после 80 дня развития плода) происходит одревеснение структур во внутренней зоне, а на более поздних этапах идет процесс разрастания средней паренхимной зоны. Эндокарпий *A. microcarpa* сложен одним слоем склерифицированных клеток с сильно утолщенными клеточными стенками. Его склерификация начинается на ранних этапах развития плода и в зрелом плоде полностью склерифицированный эндокарпий, как отмечают авторы, сливается с семенной кожурой.

Большая серия работ, посвященных карпологии представителей преимущественно высших Arecoideae была опубликована **Frederick B. Essig с соавторами** (Bussard L., Hernandez N., Litten L., Manka T. J., Young B. E.). Цикл работ «A Systematic Histological Study of Palm Fruits…» основан на оригинальных данных Essig с соавторами, а также на данных Guerin (1949) и Murray (1971, 1973). Авторы ставили своей задачей провести синтез имеющихся данных, чтобы сделать предположения о таксономии и филогении исследуемых групп пальм. Первые 2 работы из цикла (Essig, 1977; Essig, Young, 1979) основаны на систематике, предложенной Moore (1973), и описывают строение перикарпия представителей *Ptychosperma* alliance (sensu Moore, 1973) и *Areca* alliance (sensu Moore, 1973). Более поздние работы (Essig et al., 1999; Essig et al., 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, 2002, 2008; Essig, Litten, 2004) были основаны на систематике, предложенной Uhl, Dransfield (1987) и посвящены следующим группам: подтрибы Iguanurinae, Oncospermatinae, Archontophoenicinae, Linospadicinae, Cyrtostachydinae и Dypsidinae.

В своих работах Essig с соавторами используют термины «экзокарпий» и «эндокарпий» в понимании Murray (1971, 1973). Они описывают экзокарпий как многослойную периферическую часть «мезокарпия» (согласно Bobrov, Romanov (2019), развивающуюся из периферической зоны мезофилла карпеллы), при этом вместо термина эпикарпий (‘epicarp’, согласно Murray 1971, 1973) авторы используют термин эпидермис, описывая наружный слой клеток перикарпия (экзокарпий, согласно Bobrov, Romanov, 2019). Периферическая часть мезокарпия (экзокарпий по Essig, 1977) обычно образована паренхимной тканью, среди клеток которой располагаются продольные склеренхимные тяжи, группы склереид или отдельные склереиды. Термин «эндокарпий» авторы цикла работ используют в морфолого-функциональном значении (Согласно Murray, 1973). В нашей работе мы будем использовать термины экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий как описывающие гистогенетические зоны перикарпия (см. раздел 2.5 Терминология).

В первой работе из цикла, посвященной ***Ptychosperma* alliance** (sensu Moore, 1973; Essig, 1977) описано строение перикарпия 8 родов пальм: *Ptychosperma*, *Veitchia*, *Brassiophoenix*,

*Ptychococcus*, *Ptychosperma*, *Normanbya*, *Carpentaria* и *Drymophloeus*. Схожими чертами строения перикарпия у всей исследуемой группы являются экзокарпий, как правило представленный одним слоем несклерифицированных эпидермальных клеток (зубчатых (выступающих) у *Carpentaria*), преимущественно паренхимный мезокарпий и эндокарпий, сложенный одним слоем палисадных склерифицированных клеток (у большинства видов), либо слоем склерифицированных не палисадных клеток (*Drymophloeus pachycladus* (Burret) H. E. Moore (= *Veitchia pachyclada* (Burret) C. Lewis & Zona), *Balaka seemannii* (H. Wendl.) Becc., *Ptychosperma schefferi* Becc. ex Martelli).

Мезокарпий представителей *Ptychosperma* alliance Essig описывает как преимущественно паренхимный, состоящий из изодиаметрических или немного дорзивентрально уплощенных клеток. Большая часть изодиаметрических или слабо уплощенных клеток располагаются в середине мезокарпия, а по мере приближения к экзокарпию или эндокарпию степень их уплощения увеличивается. Essig отмечает, что среди паренхимных клеток в мезокарпии часто встречаются одиночные клетки, содержащие рафиды. Клетки, содержащие флобафены, могут располагаться по всей толщине паренхимы мезокарпия или могут быть сконцентрированы в определенных ее частях, например в виде прерывистого пояса флобафен-содержащих клеток. В средней части мезокарпия *Ptychosperma salomonense* Burret. Essig отмечает, что если в перикарпии присутствует большое количество клеток, содержащих флобафены, то, как правило, клеток, содержащих рафиды, либо очень мало, либо они вовсе отсутствуют.

Периферическая часть мезокарпия представителей альянса – комплексная субэпидермальная зона, представленная несколькими слоями паренхимных клеток, среди которых расположены продольные склеренхимные тяжи, группы склереид и отдельные склереиды. Склереиды встречаются как одиночные клетки (*Normanbya*, *Veitchia*, *Drymophloeus subdistichus* (H. E. Moore) H. E. Moore (= *Veitchia subdisticha* (H. E. Moore) C. Lewis & Zona), *Brassiophoenix*), могут быть собраны в группы (*Carpentaria*, *Balaka*, *Ptychosperma*) или в непрерывный пояс (*Ptychococcus*), или же они могут и вовсе отсутствовать (*Drymophloeus beguinii* (Burret) H. E. Moore (= *Drymophloeus litigiosus* (Becc.) H. E. Moore)). У большинства представителей *Ptychosperma* alliance Essig отмечает среднее или большое количество брахисклереид, расположенных на периферии мезокарпия, где они заполняют пространство между склеренхимными тяжами.

Склеренхимные структуры, расположенные в периферической части мезокарпия, согласно описанию Essig, имеют разные размеры не только в пределах разных видов и родов, но и в пределах одного вида. Всего Essig различает 3 типа склеренхимных структур в перикарпии представителей *Ptychosperma* alliance: 1) длинные продольные проводящие пучки с механической обкладкой разной степени мощности, 2) длинные продольные склеренхимные

тяжи без обкладки (‘cordons fibreux’, согласно Guerin, 1949) и 3) короткие, почти изодиаметрические склеренхимные тяжи, которые de facto представляют собой практически изодиаметрические группы склереид. В периферической части мезокарпия представителей *Ptychosperma* alliance встречаются 2 типа склеренхимных тяжей – 2 и 3 типы («тяжи» без проводящих элементов). Essig отмечает расположение первого типа пучков в средней и внутренней частях мезокарпия большинства представителей *Ptychosperma* alliance. У *Veitchia* и *Normanbya* короткие склеренхимные тяжи расположены в периферической части мезокарпия (у *Veitchia joannis* часть тяжей сгруппированы в пояс под экзокарпием), а по направлению к внутренней части мезокарпия их длина увеличивается и в середине мезокарпия располагаются длинные продольные склеренхимные тяжи. В периферической части мезокарпия *Drymophloeus beguinii* (= *Drymophloeus litigiosus*) и некоторых представителей *Ptychosperma* Essig отмечает наличие длинных продольных склеренхимных тяжей.

Средняя часть мезокарпия большинства представителей *Ptychosperma* alliance представлена многочисленными слоями паренхимных клеток, среди которых встречаются клетки, содержащие рафиды (кроме представителей *Normanbya* и *Ptychococcus*) и флобафены (представители *Balaka*, *Ptychosperma*, *Brassiophoenix*, *Ptychococcus*). У представителей *Carpentaria* и *Ptychococcus* в середине мезокарпия присутствуют длинные продольные проводящие пучки практически без механической обкладки.

Во внутренней части мезокарпия Essig выделяет несколько типов организации склеренхимных структур: 1) паренхиму, в которой располагаются длинные продольные проводящие пучки с механической обкладкой и редкие продольные склеренхимные тяжи, 2) одревесневшую паренхиму (‘sclerified ground tissue’), среди которой располагаются продольные проводящие пучки с механической обкладкой и 3) единую зону (‘mantle’, согласно Essig, 1977), образованную путем латерального срастания механических обкладок проводящих пучков. Внутренняя зона мезокарпия изученных видов *Veitchia*, *Normanbya*, *Drymophloeus*, и *Brassiophoenix schumannii* (Becc.) Essig представлена первыми двумя типами организации склеренхимных структур: периферическая часть внутреннего мезокарпия сложена первым типом, а внутренняя – вторым. У *Carpentaria* и *Ptychosperma* внутренняя часть мезокарпия представлена первым типом дифференциации. У *Balaka* и *Brassiophoenix* внутренняя часть мезокарпия образована вторым типом организации. Третий тип (единая зона, сформированная путем латерального срастания механических обкладок пучков) образует внутреннюю часть мезокарпия *Ptychosperma salomonense*, а также периферическую часть внутреннего мезокарпия *Ptychococcus* aff. *elatus* Becc. (= *Ptychococcus* aff. *paradoxus* (Scheff.) Becc.). Для внутренней части внутреннего мезокарпия *Ptychococcus* aff. *elatus* характерен четвертый тип организации,

представленный склеренхиматизированной паренхимой (‘sclerified ground tissue’) без включений иных склеренхимных элементов.

Для продольных проводящих пучков, расположенных во внутренней части мезокарпия, характерна разная форма механической обкладки – тангентально удлиненная (*Veitchia*, *Carpentaria, Ptychosperma* и *Balaka*), радиально удлиненная (*Veitchia*) или округлая в поперечном сечении (*Normanbia*, *Drymophloeus*, *Balaka*, *Ptychosperma*, *Brassiophoenix*). Тангентально-удлиненные механические обкладки проводящих пучков некоторых представителей *Ptychosperma* и *Ptychococcus* срастаются латеральными сторонами, образуя единую кольцевую механическую структуру (‘mantle’, согласно Essig, 1977).

Эндокарпий ряда представителей *Ptychosperma* alliance представлен слоем палисадных клеток длиной до 330 μm (*Veitchia joannis*), которые формируются путем радиального удлинения клеток внутренней эпидермы и склерификации их клеточных стенок (*Veitchia*, *Carpentaria*, *Drymophloeus subdistichus* (= *Veitchia subdisticha*), *Brassiophoenix*, *Ptychococcus*). У некоторых таксонов *Ptychosperma* alliance внутренняя эпидерма одревесневает, но клетки при этом не претерпевают удлинения (*Balaka*, *Drymophloeus pachycladus* (= *Veitchia pachyclada*) и *Ptychosperma*). В то же время в работе Essig не выявлен палисадный склеренхимный эндокарпий у ряда представителей *Ptychosperma* alliance, включая *Ptychosperma* (*Ptychosperma salomonense*), *Normanbya* и *Drymophloeus* (*Drymophloeus beguinii* (= *Drymophloeus litigiosus*)).

Вторая работа из цикла посвящена строению перикарпия представителей ***Areca* alliance** (sensu Moore, 1973; Essig, Young, 1979; *Loxococcus*, *Gronophyllum*, *Nengella* (= *Hydriastele*), *Siphokentia* (= *Hydriastele*), *Hydriastele*, *Gulubia* Becc. (= *Hydriastele*), *Nenga*, *Pinanga*, *Areca* и *Gigliolia* (= *Areca*)), широко распространенных в тропиках Старого Света (от Индии до островов Микронезии и архипелага Новых Гибрид).

Essig и Young описывают перикарпий представителей *Areca* alliance как состоящий из экзокарпия, представленного 1 слоем несклерифицированных клеток с разной степенью содержания флобафенов, преимущественно паренхимного мезокарпия и эндокарпия, который представлен одним слоем палисадных склерифицированных клеток (у большинства видов), либо склерифицированных не палисадных клеток, либо одним слоем тонкостенных клеток внутренней эпидермы.

Мезокарпий представителей *Areca* alliance авторы описывают как состоящий из паренхимных клеток, среди которых встречаются клетки, содержащие флобафены, рафиды, склереиды без включений и склереиды, содержащие стегматы (*Areca* cf. *guppyana* Becc. (= *Areca novohibernica* (Lauterb.) Becc.)), а также продольные проводящие пучки и склеренхимные тяжи (‘cordons fibreux’, согласно Guerin, 1949).

Периферическая часть мезокарпия представителей *Areca* alliance сложена несколькими слоями паренхимных клеток, среди которых Essig и Young отмечают присутствие брахисклереид, клеток, содержащих флобафены, и склеренхимных пучков. Брахисклереиды отмечены в периферической части мезокарпия представителей 5 исследованных родов (*Areca*, *Pinanga*, *Nenga*, *Gigliolia* (= *Areca*) и *Loxococcus*), которые авторы работы неформально объединяют в *Areca* group (остальные изученные роды Essig и Young объединяют в *Gronophyllum* group). В перикарпии этих представителей брахисклереиды могут присутствовать в виде отдельных клеток или в неплотных группах. В перикарпии представителей *Pinanga* брахисклереиды встречаются по всей толщине мезокарпия, в то время как у представителей других 4 родов *Areca* group они сконцентрированы на периферии мезокарпия. У представителей *Areca* и *Gigliolia* (= *Areca*) брахисклереиды представлены отдельными клетками, сконцентрированными в периферической части мезокарпия на небольшом расстоянии от экзокарпия. У видов *Loxococcus* и *Nenga* брахисклереиды собраны в небольшие группы и образуют прерывистый пояс.

Помимо брахисклереид в периферической части мезокарпия также встречаются клетки, содержащие флобафены. У представителей родов *Gulubia* (= *Hydriastele*), *Hydriastele*, *Siphokentia* (= *Hydriastele*), *Nengella* (= *Hydriastele*) и *Gronophyllum* (= *Hydriastele*) (которых Essig и Young объединяют в неформальную *Gronophyllum* group) флобафены сгруппированы в мощный, в большинстве случаев непрерывный пояс, расположенный в периферической части мезокарпия на значительном расстоянии от экзокарпия (2–5 слоев крупных клеток округлой или тангентально вытянутой формы). В периферической части мезокарпия *Gulubia costata* (Becc.) Becc. (= *Hydriastele costata* F. M. Bailey), *Gulubia macrospadix* (Burret) H. E. Moore (= *Hydriastele macrospadix* (Burret) W. J. Baker & Loo) и *Hydriastele microspadix* (Warb. ex K. Schum. & Lauterb.) Burret (= *Hydriastele wendlandiana* (F. Muell.) H. Wendl. & Drude) этот пояс клеток, содержащих флобафены, разделяется на фрагменты продольными проводящими пучками с мощной механической обкладкой (*Gulubia costata* (= *Hydriastele costata*) и *Gulubia macrospadix* (= *Hydriastele macrospadix*)) или продольными склеренхимными тяжами (*Hydriastele microspadix* (= *Hydriastele wendlandiana*)). Кроме того, авторы работы указывают, что брахисклереиды расположены среди пояса клеток, содержащих флобафены, в периферической части мезокарпия *Gigliolia insignis* Becc. (= *Areca insignis* (Becc.) J. Dransf.). В перикарпии *Pinanga punicea* (Zipp. ex Blume) Merr. (= *Pinanga rumphiana* (Mart.) J. Dransf. & Govaerts) клетки с содержанием флобафенов разбросаны среди паренхимных клеток мезокарпия, а также сгруппированы в 2 пояса, представленных 1 слоем клеток непосредственно под экзокарпием и вблизи эндокарпия. Essig и Young указывают на большое количество флобафен-содержащих клеток, расположенных в средней части мезокарпия *Nenga sp*. Эти клетки не отмечены во внутренней части мезокарпия

*Nenga sp*. или на его периферии. Клетки, содержащие рафиды, авторы описывают как редкие и встречающиеся в периферической части мезокарпия представителей, у которых в этой части мезокарпия нет флобафенов. Стегматы отмечены на периферии мезокарпия *Areca* cf. *guppyana* (= *Areca* cf. *novohibernica*) и *Gigliolia insignis* (= *Areca insignis*) внутри отдельных склереид. В периферической части мезокарпия некоторых представителей *Areca* alliance отмечены продольные длинные (*Areca* cf. *guppyana* (= *Areca* cf. *novohibernica*)) или короткие (*Gronophyllum chaunostachys* (Burret) H. E. Moore (= *Hydriastele ledermanniana* (Becc.) W. J. Baker & Loo)) склеренхимные тяжи.

У ряда видов продольные склеренхимные тяжи могут быть сконцентрированы в середине мезокарпия (*Gulubia macrospadix* (= *Hydriastele macrospadix*)*, Nengella sp.*), во внутренней и средней частях мезокарпия (*Siphokentia beguinii* Burret (= *Hydriastele beguinii* (Burret) W. J. Baker & Loo)) или вблизи эндокарпия (*Areca* cf. *guppyana* (= *Areca* cf. *novohibernica*), *Loxococcus rupicola* (Thwaites) H. Wendl. & Drude, *Gulubia* (= *Hydriastele*)). В перикарпии *Areca catechu* продольные, преимущественно короткие, склеренхимные тяжи расположены по всей толщине мезокарпия.

Во внутренней части мезокарпия всех представителей *Areca* alliance Essig и Young отмечают расположение продольных проводящих пучков с механической обкладкой разной степени мощности. У *Gulubia costata* (= *Hydriastele costata*) наиболее крупные продольные проводящие пучки с мощной механической обкладкой расположены в средней части мезокарпия, где они прерывают пояс клеток, содержащих флобафены. Проводящие пучки без механической обкладки отмечены у *Nengella sp.* и *Gigliolia insignis* (= *Areca insignis*) вблизи эндокарпия. Во внутренней части мезокарпия *Gigliolia insignis* (= *Areca insignis*), видов *Gulubia* (= *Hydriastele*), *Hydriastele microspadix* (= *Hydriastele wendlandiana*), *Nengella sp.* и *Gronophyllum chaunostachys* (= *Hydriastele ledermanniana*) среди проводящих пучков расположены отдельные клетки, содержащие флобафены. Во внутренней зоне мезокарпия, непосредственно вблизи эндокарпия, у *Areca* cf. *guppyana* (= *Areca* cf. *novohibernica*), *Gigliolia insignis* (= *Areca insignis*) и *Gronophyllum chaunostachys* (= *Hydriastele ledermanniana*) располагается одревесневшая паренхима (‘sclerified ground tissue’).

Эндокарпий видов *Areca* alliance представлен одним из трех типов клеток: одним слоем палисадных радиально удлиненных склерифицированных клеток (*Aerca* cf. *guppyana* (= *Areca* cf. *novohibernica*), *Gigliolia insignis* (= *Areca insignis*), *Gulubia* (= *Hydriastele*), *Hydriastele microspadix* (= *Hydriastele wendlandiana*), *Gronophyllum chaunostachys* (= *Hydriastele ledermanniana*)), одним слоем склерифицированных изодиаметрических клеток (*Areca catechu*, *Nengella sp.*) или одним слоем тонкостенных не одревесневших эпидермальных клеток (*Loxococcus rupicola*), которые могут быть смяты или облитерированы (*Nenga sp.*, *Pinanga punicea* (= *Pinanga rumphiana*)).

Третья работа из цикла «A Systematic Histological Study of Palm Fruits…» посвящена строению перикарпия представителей подтрибы **Iguanurinae** (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, Manka, Bussard, 1999). Авторы рассматривают подтрибу Iguanurinae как одну из наиболее крупных в подсемействе Arecoideae, включающую 27 родов. Представители этой группы распространены в Западном Тихоокеанском регионе, на Новой Гвинее, в Индонезии, достигая Южной Индии и Маскаренских островов.

В отличии от предыдущих работ (Essig, 1977; Essig, Young, 1979) Essig, Manka, Bussard (1999) не приводят описания анатомического строения для экзокарпия представителей подтрибы Iguanurinae, но дают схематические рисунки для избранных видов. На рисунках в своей работе Essig с соавторами выделяют 2 типа экзокарпия: гладкий (*Iguanura ambigua* Becc., *Pelagodoxa henryana* Becc., *Bentinckia nicobarica*, *Brongniartikentia vaginata* (Brongn.) Becc. (= *Clinosperma vaginata* (Brongn.) Pintaud & W. J. Baker), *Cyphokentia macrostachya* Brongn., *Clinosperma bracteale* (Brongn.) Becc., *Lavoixia macrocarpa* H. E. Moore (= *Clinosperma macrocarpa* (H. E. Moore) Pintaud & W. J. Baker), *Heterospathe obriensis* (Becc.) H. E. Moore, *Sommieria affinis* Becc. (= *Sommieria leucophylla* Becc.), *Alsmithia longipes* H. E. Moore (= *Heterospathe longipes* (H. E. Moore) Norup), *Carpoxylon macrospermum* H. Wendl. & Drude, *Dictyosperma album* (Bory) Scheff., *Actinorhytis calapparia*, *Clinostigma gronophyllum* H. E. Moore, *Basselinia velutina* Becc., *Alloschmidia glabrata* (Becc.) H. E. Moore (= *Basselinia glabrata* Becc.), *Campecarpus fulcitus* (Brongn.) H. Wendl. ex Becc. (= *Cyphophoenix fulcita* (Brongn.) H. Wendl. ex Salomon), *Burretiokentia vieillardii* (Brongn. & Gris) Pic. Serm., *Cyphophoenix nucele* H. E. Moore, *Lepidorrhachis mooreana* (F. Muell.) O. F. Cook, *Cyphosperma trichospadix* (Burret) H. E. Moore, *Physokentia rosea* H. E. Moore (= *Physokentia petiolate* (Burret) D. Fuller)) и зубчатый (с выступающими клетками; *Moratia cerifera* H. E. Moore (= *Cyphokentia cerifera* (H. E. Moore) Pintaud & W. J. Baker), *Neoveitchia storckii* (H. Wendl.) Becc., *Rhopaloblaste ledermanniana* Becc., *Satakentia liukiuensis* (Hatus.) H. E. Moore и *Veillonia alba* H. E. Moore (= *Cyphophoenix alba* (H. E. Moore) Pintaud & W. J. Baker)).

Мезокарпий представителей подтрибы Iguanurinae сложен преимущественно паренхимными клетками, среди которых Essig с соавторами отмечают такие структуры как продольные склеренхимные тяжи (‘cordons fibreux’, согласно Guerin, 1949), радиальные склеренхимные тяжи (‘piliers fibreux’, согласно Guerin, 1949), продольные проводящие пучки с механическими обкладками, брахисклереиды, клетки, содержащие флобафены и рафиды, а также опробковевшие (‘corky’) участки мезокарпия.

Периферическая часть мезокарпия видов подтрибы Iguanurinae очень разнообразна по строению. В этой части мезокарпия многих видов исследуемой группы расположен пояс флобафенов (пигментов, согласно Essig, Manka, Bussard, 1999). Наиболее мощный пояс флобафенов отмечен авторами у *Neoveitchia storckii*, *Campecarpus fulcitus* (= *Cyphophoenix*

*fulcita*), *Lepidorrhachis mooreana* и *Physokentia rosea* (= *Physokentia petiolate*), меньшим количеством флобафенов этот пояс представлен у *Bentinckia nicobarica*, *Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*), *Dictyosperma album*, *Basselinia velutina* и *Veillonia alba* (= *Cyphophoenix alba*), у *Moratia cerifera*, *Clinostigma gronophyllum* и *Burretiokentia viellardii* он сравнительно тонкий и местами прерывается. У двух видов (*Iguanura ambigua*, *Alloschmidia glabrata*) Essig с соавторами отмечают присутствие пояса отдельных флобафен-содержащих клеток в периферической части мезокарпия. Отдельные редкие клетки, содержащие флобафены, отмечены в периферической части мезокарпия *Cyphosperma trichospadix*.

Непосредственно под поясом флобафенов (пигментов) у некоторых видов подтрибы Iguanurinae отмечен непрерывный пояс брахисклереид с включением коротких радиальных склеренхимных тяжей (*Basselinia velutina*, *Actinorhytis calaparia*, *Veillonia alba* (= *Cyphophoenix alba*), *Cyphosperma trichospadix*, *Physokentia rosea* (= *Physokentia petiolata*)) или коротких продольных округлых в поперечном сечении склеренхимных тяжей (*Alloschmidia glabrata* (= *Basselinia glabrata*)). У *Lepidorrhachis mooreana* пояс брахисклереид, включающий также в себя радиальные склеренхимные тяжи, представлен отдельными группами брахисклереид. Непрерывный пояс брахисклереид *Moratia cerifera* (= *Cyphokentia cerifera*), *Clinosperma bracteale*, *Lavoixia macrocarpa* (= *Clinosperma macrocarpa*), а также пояс отдельных групп брахисклереид *Cyphokentia macrostachya* расположены в периферической части мезокарпия на значительном расстоянии от экзокарпия. Отдельные брахисклереиды представлены в периферической части мезокарпия (разбросаны среди паренхимы) *Bentinckia nicobarica, Heterospathe obriensis, Neoveitchia storckii, Satakentia liukuiensis*, *Veillonia alba* (= *Cyphophoenix alba*), *Campecarpus fulcitus* (= *Cyphophoenix fulcita*) и *Dictyosperma album*, на периферии мезокарпия *Neoveitchia storckii* отдельные редкие брахисклереиды погружены в пояс флобафенов (пигментов), а отдельные группы брахисклереид встречаются в периферической части мезокарпия *Rhopaloblaste ledermanniana* и *Clinostigma gronophyllum*.

У ряда видов в периферической части мезокарпия среди паренхимных клеток отмечены короткие продольные округлые в поперечном сечении склеренхимные тяжи, расположенные в 4–8 рядов (*Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*), *Neoveitchia storckii, Carpoxylon macrospermum*, *Campecarpus fulcitus* (= *Cyphophoenix fulcita*), *Burretiokentia viellardii*, *Cyphophoenix nucele*) или в 1–2 ряда (*Satakentia liukiuensis*, *Dictyosperma album*). У *Heterospathe obriensis* несколько рядов продольных коротких, округлых в поперечном сечении склеренхимных тяжей и радиальных склеренхимных тяжей заходят в периферическую часть мезокарпия из средней части. На периферии мезокарпия *Neoveitchia storckii* в поясе флобафенов (пигментов) также расположены редкие небольшие короткие продольные, округлые на поперечном сечении склеренхимные тяжи. На поверхности продольных склеренхимных тяжей,

расположенных в периферической части мезокарпия *Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*), авторы статьи отмечают небольшие флобафен-содержащие клетки, которые покрывают эти тяжи.

Принципиально другое строение периферической части мезокарпия Essig с соавторами отмечают для *Pelagodoxa henryana* и *Sommieria affinis* (= *Sommieria leucophylla*), у которых она представлена опробковевшими клетками, среди которых расположены редкие короткие продольные, округлые на поперечном сечении склеренхимные тяжи (*Pelagodoxa henryana, Sommieria affinis*) или радиально вытянутые склеренхимные тяжи (*Sommieria affinis*), а также отдельные клетки, содержащие флобафены (*Sommieria affinis*).

Клетки, содержащие рафиды, отмечены в периферической части мезокарпия ряда видов подтрибы Iguanurinae. Так, крупные рафидосодержащие клетки отмечены авторами у *Dictyosperma album, Brongniartikentia vaginata*, *Cyphokentia macrostachya*, *Moratia cerifera* (= *Cyphokentia cerifera*), *Clinosperma bracteale*, *Lavoixia macrocarpa* (= *Clinosperma macrocarpa*), *Heterospathe obriensis*, *Carpoxylon macrospermum*, *Satakentia liukiuensis* и *Clinostigma gronophyllum*.

В средней части мезокарпия ряда видов исследуемой подтрибы авторы статьи отмечают присутствие двух типов продольных проводящих пучков с мощной механической обкладкой или вовсе без нее (*Brongniartikentia vaginata* (= *Clinosperma vaginata*), *Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*), *Neoveitchia storckii*). У *Actinorhytis calaparia* в этой части мезокарпия отмечены только продольных проводящих пучков с механической обкладкой. Кроме того, у *Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*) в средней части мезокарпия описаны узкие продольные проводящие пучки без механической оболочки. Продольные округлые в поперечном сечении склеренхимные тяжи отмечены в большом количестве в средней части мезокарпия *Heterospathe obriensis*, а в средней части мезокарпия *Clinostigma gronophyllum* радиальные склеренхимные тяжи образуют пояс, в котором пространство между тяжами занимают паренхимные клетки, среди которых разбросаны отдельные группы брахисклереид. Также отдельные брахисклереиды отмечены Essig с соавторами в средней части мезокарпия *Brongniartikentia vaginata* (= *Clinosperma vaginata*). У ряда видов в этой части мезокарпия среди паренхимных клеток отмечены отдельные клетки, содержащие флобафены (*Brongniartikentia vaginata* (= *Clinosperma vaginata*), *Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*), *Neoveitchia storckii*, *Actinorhytis calaparia*). На периферии и поверхности всех проводящих пучков *Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*) расположены небольшие клетки, содержащие флобафены. Средняя часть мезокарпия *Iguanura ambigua* представлена паренхимными клетками, среди которых расположены отдельные крупные клетки, содержащие рафиды.

Во внутренней части мезокарпия представителей Iguanurinae Essig с соавторами отмечают наличие среди паренхимных клеток продольных проводящих пучков с мощной (*Iguanura ambigua*, *Pelagodoxa henryana*, *Bentinckia nicobarica*, *Moratia cerifera* (= *Cyphokentia cerifera*), *Neoveitchia storckii*, *Carpoxylon macrospermum*, *Rhopaloblaste ledermanniana*, *Satakentia liukiuensis*, *Dictyosperma album*, *Basselinia velutina*) или тонкой механической обкладкой (*Bentinckia nicobarica*, *Brongniartikentia vaginata* (= *Clinosperma vaginata*), *Cyphokentia macrostachya*, *Moratia cerifera* (= *Cyphokentia cerifera*), *Clinosperma bracteale*, *Heterospathe obriensis*, *Sommieria affinis* (= *Sommieria leucophylla*), *Neoveitchia storckii*, *Satakentia liukiuensis*, *Clinostigma gronophyllum*, *Campecarpus fulcitus*, *Burretiokentia viellardii*, *Cyphophoenix nucele*, *Cyphosperma trichospadix*), а также вовсе без нее (*Bentinckia nicobarica*, *Lavoixia macrocarpa* (= *Clinosperma macrocarpa*), *Heterospathe obriensis*, *Alloschmidia glabrata* (= *Basselinia glabrata*), *Lepidorrhachis mooreana*, *Veillonia alba* (= *Cyphophoenix alba*), *Physokentia rosea* (= *Physokentia petiolate*)). Продольные склеренхимные тяжи отмечены во внутренней части мезокарпия *Iguanura ambigua*, *Pelagodoxa henryana*, *Basselinia velutina*, а особо крупные тяжи подкововидной формы авторы описывают у *Alsmithia longipes* Moore (= *Heterospathe longipes*). Кроме того, Essig с соавторами отмечают во внутренней части мезокарпия большинства видов исследуемой группы наличие флобафен-содержащих клеток, представленных отдельными клетками (*Pelagodoxa henryana*, *Cyphokentia macrostachya*, *Moratia cerifera* (= *Cyphokentia cerifera*), *Clinosperma bracteale*, *Heterospathe obriensis*, *Sommieria affinis* (= *Sommieria leucophylla*), *Neoveitchia storckii*, *Carpoxylon macrospermum*, *Satakentia liukiuensis*, *Basselinia velutina*, *Burretiokentia viellardii*, *Campecarpus fulcitus* (= *Cyphophoenix fulcita*), *Cyphophoenix nucele*, *Lepidorrhachis mooreana*, *Veillonia alba*, *Physokentia rosea* (= *Physokentia petiolate*)), поясом клеток (*Brongniartikentia vaginata* (= *Clinosperma vaginata*), *Sommieria affinis* (= *Sommieria leucophylla*), *Dictyosperma album*, *Basselinia velutina*) или группами клеток (*Alloschmidia glabrata* (= *Basselinia glabrata*), *Cyphophoenix nucele*). Отдельные клетки, содержащие флобафены отмечены авторами во внутренней части мезокарпия на поверхности и на периферии проводящих пуков или их обкладок у *Lavoixia macrocarpa* (= *Clinosperma macrocarpa*) и *Cyphosperma trichospadix*, а у *Alsmithia longipes* (= *Heterospathe longipes*) только на периферии продольных склеренхимных тяжей. Непосредственно вблизи эндокарпия *Neoveitchia storckii* и *Rhopaloblaste ledermanniana* расположена зона склеренхиматизированной паренхимы (‘sclerified parenchyma’).

Для всех представителей подтрибы Iguanurinae Essig с соавторами отмечают наличие однослойного палисадного склерифицированного эндокарпия с разной степенью радиального удлинения клеток. Наиболее мощный эндокарпий описан для *Moratia cerifera* (= *Cyphokentia cerifera*; 0,45 мм), также сильно радиально удлиненные клетки эндокарпия характерны для *Neoveitchia storckii* (0,2 мм), *Actinorhytis calapparia* (Blume) H. Wendl. & Drude ex Scheff. (0,25

мм), *Campecarpus fulcitus* (= *Cyphophoenix fulcita*; 0,25 мм), *Physokentia rosea* (= *Physokentia petiolate*; 0,3 мм).

В четвертой статье из серии «A Systematic Histological Study of Palm Fruits…» Essig, Bussard, Hernandez рассматривают строение перикарпия представителей подтрибы **Oncospermatinae** (согласно Essig, Bussard, Hernandez, 2001). Подтриба Oncospermatinae описана авторами статьи как небольшая, состоящая из восьми, преимущественно монотипичных, родов. Представителей этой подтрибы Essig с соавторами разделяют на 2 группы родов: *Verschaffeltia*, *Phoenicophorium*, *Roscheria*, *Nephrosperma* и *Acanthophoenix*, *Tectiphiala*, *Deckenia*, *Oncosperma*. Авторы отмечают, что среди различий строения перикарпия этих двух групп наиболее значимым является наличие коротких, косо или радиально ориентированных склеренхимных тяжей в средней или периферической частях мезокарпия *Acanthophoenix*, *Tectiphiala*, *Deckenia*, *Oncosperma*.

Как и в предыдущей статье, авторы не приводят подробного описания анатомического строения экзокарпия. Судя по представленным в работе схематическим рисункам, экзокарпий представителей Oncospermatinae сложен одним слоем несклерифицированных клеток, содержащих флобафены (*Tectiphiala ferox* H. E. Moore, *Deckenia nobilis* H. Wendl. ex Seem., *Acanthophoenix rubra* и *Oncosperma horridum* (Griff.) Scheff.), или с прозрачным содержимым (*Verschaffeltia splendida* H. Wendl., *Phoenicophorium borsigianum*, *Roscheria melanochaetes* (B. S. Williams) H. Wendl. ex Balf. f., *Nephrosperma vanhoutteanum*).

Многослойный мезокарпий представителей подтрибы Oncospermatinae представлен преимущественно паренхимными клетками, среди которых авторы отмечают одревесневающую паренхиму, продольные проводящие пучки с механическими обкладками, отдельные склеренхимные тяжи, брахисклереиды и клетки, содержащие флобафены и рафиды.

В периферической части мезокарпия исследованных видов Oncospermatinae авторы отмечают следующие структуры: непрерывный пояс клеток, содержащих флобафены (*Nephrosperma vanhoutteanum*, *Deckenia nobilis*, *Acanthophoenix rubra*, *Oncosperma horridum*), отдельные (*Verschaffeltia splendida*, *A. rubra*) или собранные в группы (*Phoenicophorium borsigianum*, *V. splendida*) флобафен-содержащие клетки, пояс брахисклереид (*V. splendida*), отдельные брахисклереиды (*D. nobilis*) или их группы (*O. horridum*), продольные (*Tectiphiala ferox*, *D. nobilis*) или радиально (*O. horridum*) ориентированные склеренхимные тяжи и продольные проводящие пучки с механической обкладкой (*T. ferox*). Также, в периферической части мезокарпия исследованных видов Essig с соавторами описывают наличие клеток, содержащих рафиды (*P. borsigianum*, *N. vanhoutteanum*, *Roscheria melanochaetes*), а также крупных радиально удлиненных склереид, собранных в небольшие группы (. *borsigianum*).

Средняя часть мезокарпия представителей Oncospermatinae представлена паренхимными клетками, среди которых встречаются отдельные или собранные в группы клетки, содержащие флобафены (*Verschaffeltia splendida*, *Oncosperma horridum*), радиальные склереиды, собранные в отдельные группы (*Nephrosperma vanhoutteanum*), пояс брахисклереид, включающий в себя радиальные склеренхимные тяжи (*Acanthophoenix rubra*), отдельные группы брахисклереид (*Roscheria melanochaetes*) и продольные проводящие пучки с небольшой (*V. splendida*) механической оболочкой или вовсе без нее (*O. horridum*). Средняя часть мезокарпия *Deckenia nobilis*, согласно описаниям авторов, представлена преимущественно крупными клетками, содержащими флобафены, среди которых расположены продольные проводящие пучки с мощными механическими обкладками. Клетки, содержащие рафиды, были описаны в среднем мезокарпии *R. melanochaetes* и *V. splendida*.

Внутренняя часть мезокарпия изученных представителей Oncospermatinae (Essig, Bussard, Hernandez, 2001) преимущественно представлена паренхимными клетками, среди которых авторы отмечают присутствие продольных округлых (*Phoenicophorium borsigianum*) или тангентально удлиненных (*Nephrosperma vanhoutteanum*) на поперечном срезе проводящих пучков с механической обкладкой или тангентально удлиненных на поперечном срезе проводящих пучков без обкладки (*Roscheria melanochaetes, Acanthophoenix rubra*). Также, во внутреннем мезокарпии всех представителей подтрибы встречаются клетки, содержащие флобафены, собранные в группы (*Deckenia nobilis*, *A. rubra, Oncosperma horridum*), сплошной пояс (*P. borsigianum, N. vanhoutteanum, R. melanochaetes, Verschaffeltia splendida, Tectiphiala ferox*) или встречающиеся по отдельности (*A. rubra, O. horridum*). Группы флобафен-содержащих клеток во внутреннем мезокарпии *V. splendida* сгруппированы в узкие, радиально или косо-радиально ориентированные, ветвящиеся группы клеток. Во внутреннем мезокарпии *N. vanhoutteanum* внутри пояса флобафен-содержащих клеток авторами отмечены отдельные тангентально удлиненные склеренхимные тяжи. Среди исследованных авторами представителей Oncospermatinae только для *O. horridum* было описано присутствие склерифицированной паренхимы, преимущественно которой представлена внутренняя часть мезокарпия.

Для всех представителей подтрибы Oncospermatinae Essig с соавторами отмечают характерное наличие палисадного склерифицированного эндокарпия. Для большинства исследованных видов характерны сильно радиально вытянутые клетки эндокарпия, и только у *Phoenicophorium borsigianum* клетки палисадного эндокарпия сравнительно короткие.

Пятая статья из серии «A Systematic Histological Study of Palm Fruits…» (Essig, Hernandez, 2002) посвящена карпологии представителей подтрибы **Archontophoenicinae** (согласно Essig, Hernandez, 2002). Эта группа состоит из 6 родов, представители которых произрастают в Австралии (*Archontophoenix*), Новой Каледонии (*Chambeyronia*, *Actinokentia* (= *Chambeyronia*),

*Kentiopsis* (= *Chambeyronia*)) и Новой Зеландии (*Rhopalostylis*, *Hedyscepe*). Среди характерных анатомических особенностей представителей Archontophoenicinae авторы отмечают наличие мощных механических обкладок проводящих пучков в перикарпии, а также сравнительно тонкого эндокарпия.

В работе авторы приводят схематичные изображения срезов перикарпия представителей Archontophoenicinae, судя по которым, экзокарпий всех представителей исследуемой подтрибы можно описать как однослойный и несклерифицированный.

Среди особенностей представителей новокаледонских и австралийских родов (*Archontophoenix*, *Chambeyronia*, *Actinokentia* (= *Chambeyronia*) и *Kentiopsis* (= *Chambeyronia*)) авторы отмечают наличие пояса брахисклереид в периферической части мезокарпия, который включает в себя округлые на поперечном срезе (*Archontophoenix cunninghamiana* (H. Wendl.) H. Wendl. & Drude, *Kentiopsis oliviformis* (Brongn. & Gris) Brongn. (= *Chambeyronia oliviformis* (Brongn. & Gris) Hodel & C. F. Barrett)) или радиально ориентированные (*Chambeyronia macrocarpa* (Brongn.) Vieill. ex Becc., *Actinokentia divaricata* (Brongn.) Dammer (= *Chambeyronia divaricata* (Brongn.) Hodel & C. F. Barrett), *Kentiopsis magnifica* (H. E. Moore) Pintaud & Hodel (= *Chambeyronia magnifica* (H. E. Moore) Hodel & C. F. Barrett)) склеренхимные тяжи. Для представителей новозеландских родов (*Rhopalostylis sapida*, *Hedyscepe canterburyana* (C. Moore & F. Muell.) H. Wendl. & Drude) подобной структуры в перикарпии не было обнаружено. Помимо этого, в периферической части мезокарпия представителей Archontophoenicinae авторами были отмечены продольные склеренхимные тяжи (*R. sapida*, *H. canterburyana*), одиночные или собранные в группы склереиды (*Chambeyronia macrocarpa*), а также клетки, содержащие рафиды (*R. sapida*, *H. canterburyana*, *Archontophoenix cunninghamiana*, *C. macrocarpa*, *Actinokentia divaricata* (= *Chambeyronia divaricate*), *Kentiopsis oliviformis* (= *Chambeyronia oliviformis*)).

Во внутренней части мезокарпия исследованных представителей Archontophoenicinae среди паренхимных клеток авторы отмечают наличие следующих структур: продольных проводящих пучков с механической обкладкой (*Rhopalostylis sapida*, *Chambeyronia macrocarpa*, особенно мощной у *Hedyscepe canterburyana*, *Archontophoenix cunninghamiana*, *Actinokentia divaricata* (= *Chambeyronia divaricate*)) или без нее (*Kentiopsis oliviformis* (= *Chambeyronia oliviformis*), *Kentiopsis magnifica* (= *Chambeyronia magnifica*)), продольных склеренхимных тяжей (*Rhopalostylis sapida*, *Hedyscepe canterburyana*, *Chambeyronia macrocarpa*) и одиночных (*Hedyscepe canterburyana*, *Archontophoenix cunninghamiana*, *Chambeyronia macrocarpa*, *Actinokentia divaricata* (= *Chambeyronia divaricate*), *Kentiopsis magnifica* (= *Chambeyronia magnifica*)) или собранных в группы (*Hedyscepe canterburyana*, *Chambeyronia macrocarpa*, *Kentiopsis magnifica* (= *Chambeyronia magnifica*)) флобафен-содержащих клеток. Во внутреннем мезокарпии *Archontophoenix cunninghamiana* флобафен-содержащие клетки формируют

‘обкладку’ поверх механической обкладки пучков, также часть клеток, содержащих флобафены, во внутренней части мезокарпия *Hedyscepe canterburyana* расположены на поверхности небольших механических обкладок продольных проводящих пучков. Отдельно Essig и Hernandez отмечают наличие склерифицированной паренхимы во внутренней части мезокарпия *Chambeyronia macrocarpa*, которая примыкает к эндокарпию. Помимо этого, авторы описывают характерные особенности для двух исследованных видов рода *Kentiopsis*: наличие во внутреннем мезокарпии двух поясов сильно тангентально удлиненных склеренхимных тяжей, примыкающих к эндокарпию (*Kentiopsis oliviformis* (= *Chambeyronia oliviformis*)) и дополнительного палисадного слоя радиально удлиненных склереид (*Kentiopsis magnifica* (= *Chambeyronia magnifica*)).

Эндокарпий представителей Archontophoenicinae авторы работы описывают как палисадный, склерифицированный и сравнительно тонкий (наиболее тонкий эндокарпий отмечен у *Rhopalostylis sapida* и *Archontophoenix cunninghamiana*).

Шестая статья Essig (2002) из цикла «A Systematic Histological Study of Palm Fruits…» посвящена структуре перикарпия представителей подтрибы **Linospadicinae** (согласно Essig, 2002), которая включает в себя 4 рода: *Laccospadix*, *Linospadix*, *Howea* и *Calyptrocalyx*.

Экзокарпий всех представителей Linospadicinae Essig изображает на схематических рисунках как несклерифицированный и однослойный.

Мезокарпий всех представителей исследуемой группы преимущественно представлен паренхимными клетками, среди которых автор отмечает структуры, которые характерны и для других ранее исследованных групп пальм.

В периферической части мезокарпия Essig описывает следующие структуры: клетки, содержащие рафиды (*Linospadix* spp., *Howea forsteriana* и особенно крупные клетки у *Laccospadix australasica* H. Wendl. & Drude), продольные (*Linospadix monostachya* (Mart.) H. Wendl., *Calyptrocalyx lepidotus* (Burret) Dowe & M. D. Ferrero) и радиальные (*Calyptrocalyx albertisianus* Becc., *Calyptrocalyx lauterbachianus* Becc.) склеренхимные тяжи, одиночные (*Calyptrocalyx lepidotus*, *C. albertisianus*) или собранные в группы вокруг радиальных склеренхимных тяжей склереиды (*C. lauterbachianus*), а также пояс брахисклереид, включающий продольные проводящие пучки с механической обкладкой, продольные склеренхимные тяжи и редкие небольшие группы флобафен-содержащих клеток (*H. forsteriana*).

В средней части мезокарпия представителей *Calyptrocalyx* среди паренхимных клеток были отмечены клетки, содержащие рафиды (*Calyptrocalyx lepidotus*, *Calyptrocalyx albertisianus*), продольные проводящие пучки с механической обкладкой (*C. albertisianus*) или без нее (*C. lepidotus*, *Calyptrocalyx lauterbachianus*), продольные склеренхимные тяжи (*C. albertisianus*) и клетки, содержащие флобафены (*C. lauterbachianus*).

Во внутренней части мезокарпия подтрибы Linospadicinae автор отмечает присутствие продольных (*Laccospadix australasica*) и радиальных (*Linospadix microcarya* (Domin) Burret) склеренхимных тяжей, продольных проводящих пучков с механической обкладкой (*L. australasica*, *Linospadix monostachya* (Mart.) H.Wendl., *Howea forsteriana*, *Calyptrocalyx* spp.) или без нее (*L. microcarya*), а также одиночные (*L. australasica*, *L. microcarya*) или собранные в небольшие группы (*L. microcarya*) клетки, содержащие флобафены.

Согласно данным Essig, эндокарпий представителей Linospadicinae описывается как преимущественно тонкий, часто трудно отличимый от паренхимных клеток мезокарпия (*Linospadix* spp., *Calyptrocalyx* spp.). Для *Laccospadix australasica* характерен склерифицированный тонкий эндокарпий, а у *Howea forsteriana* отмечен мощный палисадный склерифицированный эндокарпий.

Седьмая статья из серии работ «A Systematic Histological Study of Palm Fruits…» посвящена подтрибе **Cyrtostachydinae** (согласно Essig, Litten, 2004), которая включает в себя один род *Cyrtostachys*. В работе Essig и Litten проанализирована структура перикарпия пяти представителей *Cyrtostachys*: *C. renda* Blume, *C. glauca* H. E. Moore, *C. kisu* Becc. (= *C. loriae* Becc.), а также двух неопределенных видов *Cyrtostachys* (авторы разделяют их по месту сбора образцов на *Cyrtostachys* sp. (from Heatubun 194, K) и *Cyrtostachys* sp. (from Baker 1110, K)).

Для всех исследованных представителей *Cyrtostachys* Essig и Litten описывают экзокарпий как зубчатый (с выступающими клетками), покрытый отчетливо заметной кутикулой, клетки которого заполнены флобафенами (*C. renda*, *Cyrtostachys* sp. (from Baker 1110, K), *C. glauca*) или бесцветным содержимым (*Cyrtostachys* sp. (from Heatubun 194, K) и *C. kisu* (= *C. loriae*)).

Мезокарпий представителей *Cyrtostachys* сложен преимущественно паренхимными клетками. Характерной чертой для них является наличие пояса флобафен-содержащих клеток в периферической части мезокарпия (*C. renda*, *C. glauca*, *Cyrtostachys* sp. (from Heatubun 194, K), *Cyrtostachys* sp. (from Baker 1110, K)). Кроме того, в периферической части мезокарпия отмечены клетки, содержащие рафиды (*C. renda*) и продольные склеренхимные тяжи (*Cyrtostachys* sp. (from Baker 1110, K) и *C. glauca*).

Во внутреннем мезокарпии представителей *Cyrtostachys*, среди паренхимных клеток, Essig и Litten отмечают присутствие продольных (*C. renda*, *Cyrtostachys* sp. (from Heatubun 194, K), *Cyrtostachys* sp. (from Baker 1110, K) и *C. glauca*) и тангентальных (*Cyrtostachys* sp. (from Heatubun 194, K), *Cyrtostachys* sp. (from Baker 1110, K), *C. glauca*) склеренхимных тяжей, продольных проводящих пучков с механической обкладкой (*C. renda*, *C. glauca*, *Cyrtostachys* sp. (from Heatubun 194, K), *Cyrtostachys* sp. (from Baker 1110, K)).

Для *C. kisu* (= *C. loriae*) характерна особая структура мезокарпия: пояс флобафен-содержащих клеток занимает всю толщину мезокарпия и включает в себя продольные,

тангентальные склеренхимные тяжи и продольные проводящие пучки с механической оболочкой.

Эндокарпий всех исследованных представителей Cyrtostachydinae авторы работы описывают как тонкий и склерифицированный.

В заключительной статье из серии работ «A Systematic Histological Study of Palm Fruits…» описывается строение перикарпия представителей подтрибы **Dypsidinae** (согласно Essig, 2008). Эта подтриба включает в себя четыре рода (*Lemurophoenix*, *Marojejya*, *Masoala*), среди которых род *Dypsis* является наиболее крупным, включая в себя порядка 140 видов (Essig, 2008).

Автор работы не приводит детального описания строения экзокарпия, однако, на схематических рисунках перикарпия видно, что он представлен одним слоем несклерифицированных клеток, которые иногда содержат флобафены (*Dypsis lastelliana* (Baill.) Beentje & J. Dransf. (= *Chrysalidocarpus lastellianus*), *D. concinna* Baker, *D. confusa* Beentje, *D. catatiana, D. crinita* (Jum. & H. Perrier) Beentje & J. Dransf. (= *Vonitra crinita* Jum. & H. Perrier)).

Мезокарпий представителей подтрибы многослойный и преимущественно представлен паренхимными клетками. В периферической части мезокарпия представителей родов Dypsidinae автор отмечает присутствие флобафен-содержащих клеток в виде пояса (*Lemurophoenix halleuxi* J. Dransf., *Marojejya darianii* J. Dransf. & N. W. Uhl, *Dypsis pembana* (H. E. Moore) Beentje & J. Dransf. (= *Chrysalidocarpus pembanus* H. E. Moore), *D. macdonaldiana* Beentje, *D. concinna*, *D. confusa*, *D. catatiana*, *D. lantzeana* Baill., *D. mirabilis* J. Dransf., *D. nodifera* Mart., *D. mocquerysiana* (Becc.) Becc.), в виде отдельных клеток (*D. ampasindavae* Beentje (= *C. loucoubensis* (Jum.) Eiserhardt & W. J. Baker), *D. andrianatonga* Beentje (= *C. andrianatonga* (Beentje) Eiserhardt & W. J. Baker), *D. pinnatifrons*, *D. fasciculata* Jum.) или собранных в группы (*D. ampasindavae* (= *C. loucoubensis*), *D. andrianatonga* (= *C. andrianatonga*), *D. decaryi* (Jum.) Beentje & J. Dransf. (= *C. decaryi* (Jum.) Eiserhardt & W. J. Baker), *D. pinnatifrons*). У *D. crinita* (= *Vonitra crinite*) паренхимные клетки во всей толще мезокарпия содержат флобафены. Также, в периферической части мезокарпия исследованных видов авторами были отмечены брахисклереиды, представленные отдельными клетками (*Marojejya darianii*), группами клеток (*Lemurophoenix halleuxi*, *Masoala madagascariensis* Jum.) или непрерывным поясом клеток (*Marojejya darianii*, *D. decaryi* (=*C. decaryi*), *D. perrieri* (Jum.) Beentje & J. Dransf. (= *Vonitra perrieri* (Jum.) Eiserhardt & W. J. Baker). Также, часто на периферии мезокарпия представителей Dypsidinae встречаются клетки, содержащие рафиды (*Masoala madagascariensis*, *D. andrianatonga* (= *C. andrianatonga*), *D. lastelliana*, *D. concinna*, *D. fasciculata*).

В средней части мезокарпия, среди паренхимных клеток, у исследованных видов встречаются следующие структуры: отдельные брахисклереиды (*Dypsis ampasindavae* (= *Chrysalidocarpus loucoubensis*), *D. pembana* (= *C. pembanus*), *D. macdonaldiana*, *D. lantzeana*, *D.*

*mirabilis*), собранные в группы (*D. ampasindavae* (= *C. loucoubensis*), *D. crinita* (= *Vonitra crinita*)) или пояс (*D. lastelliana*), отдельные флобафен-содержащие клетки (*D. pembana* (= *C. pembanus*)), а также клетки, содержащие рафиды (*D. ampasindavae* (= *C. loucoubensis*), *D. andrianatonga* (= *C. andrianatonga*), *D. pembana* (= *C. pembanus*), *D. macdonaldiana*, *D. concinna*, *D. confusa*, *D. lantzeana*, *D. pinnatifrons*, *D. mirabilis*, *D. nodifera*, *D. mocquerysiana*).

Во внутреннем мезокарпии представителей Dypsidinae Essig отмечает присутствие продольных (*D. ampasindavae* (= *C. loucoubensis*), *D. decipiens* (Becc.) Beentje & J. Dransf. (= *C. decipiens* Becc.), *D. lastelliana*, *D. macdonaldiana*, *D. concinna*, *D. catatiana*, *D. confusa, D. mirabilis*, *D. perrieri* (= *Vonitra perrieri*), *D. mocquerysiana*), радиальных (*Masoala madagascariensis*) или тангентальных (*Marojejya darianii*, *D. crinita* (= *Vonitra crinita*)) склеренхимных тяжей, продольных проводящих пучков с механическими обкладками (*Lemurophoenix halleuxi*, *Marojejya darianii*, *Masoala madagascariensis, Dypsis* spp.), которые иногда срастаются латеральными частями, образуя единую зону (*D. andrianatonga* (= *C. andrianatonga*), *D. pinnatifrons*), при этом у *D. pinnatifrons* волокна, которыми сложены эти механические оболочки, тонкостенные и содержат флобафены. Помимо этого, встречаются продольные проводящие пучки без механических обкладок (*Lemurophoenix halleuxi*, *Masoala madagascariensis*). Кроме того, во внутренней части мезокарпия автор статьи описывает присутствие отдельных брахисклереид (*Lemurophoenix halleuxi*), отдельных (*L. halleuxi*, *Marojejya darianii*, *D. concinna*) или собранных в пояс (*D. decipiens* (= *C. decipiens*), *D. lastelliana*, *D. decaryi* (= *C. decaryi*), *D. macdonaldiana*, *D. confusa*, *D. catatiana*, *D. lantzeana*, *D. mirabilis*, *D. fasciculata*, *D. perrieri* (= *Vonitra perrieri*), *D. nodifera*, *D. mocquerysiana*) флобафен-содержащих клеток, а также клеток, содержащих рафиды (*D. ampasindavae* (= *C. loucoubensis*), *D. lastelliana*, *D. decaryi* (= *C. decaryi*)).

Эндокарпий представителей подтрибы Dypsidinae Essig описывает как преимущественно однослойный, несклерифицированный, однако для *Lemurophoenix halleuxi* характерен мощный склерифицированный палисадный эндокарпий.

# ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

## 2. 1. КАРПОЛОГИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

Морфология и анатомия плодов представителей триб Iriarteeae и Chamaedoreeae изучались на разных стадиях развития (Таблица 1). Для исследования использовался материал, собранный в ботанических садах и полученный из гербариев (Таблица 1). Собранный живой материал фиксировался в 70% растворе этилового спирта, а сухой материал из гербарных образцов – в FAA (формальдегил:этиловый спирт:уксусная кислота = 10%:50%:5% + 35% воды), после чего также был помещен в 70% раствор этанола (Johansen, 1940; Прозина, 1960). Все собранные материалы хранятся в спиртовой коллекции Гербария географического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (MWG). Для исследования было отобрано 45 образцов (24 вида из 10 родов). При составлении Таблицы 1 были использованы следующие сокращения: H – образцы взяты из гербария; BH – Bailey Hortorium Herbarium at Cornell University; MWG – Гербарий географического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова; Cult – образцы взяты из ботанических садов и предоставлены коллегами; СБСК – Субтропический ботанический сад Кубани (Сочи, Россия); St1–4 – стадии развития плода, где St1 – молодой плод, St2–3 – незрелый плод, а St4 – зрелый плод.

**Таблица 1. Список образцов плодов Iriarteeae и Chamaedoreeae, которые были использованы для карпологических исследований.**

| Вид | Номер образца (MWG) | Дата сбора | Место сбора | Стадия развития |
|---|---|---|---|---|
| *Dictyocaryum lamarckianum* | 64 | 09.12.2008 | H (BH): = *Dictyocaryum* sp.; Moore, #9832; USA | St4 |
| *Iriartea deltoidea* | 90 | 09.12.2008 | H (BH): =*Iriartea* sp.; Moore, #10227; USA | St3 |
| *Iriartea deltoidea* | 91 | 09.12.2008 | H (BH): =*Iriartea* sp.; Moore, #10185; USA | St4 |
| *Iriartella stenocarpa* | 1546 | 14.10.2009 | Cult: Reserva Nacional Alpachuayo Mishana (Peru); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St1 |
| *Iriartella setigera* | 62 | 09.12.2008 | H (BH): Henderson, #681; USA | St3 |
| *Iriartella setigera* | 63 | 09.12.2008 | H (BH): Moore, #9533; USA | St4 |
| *Socratea hecatonandra* | 197 | 09.12.2008 | H (HB): *Metasocratea hecatonandra* Dugand; Moore, #10206; USA | St3 |
| *Socratea hecatonandra* | 75 | 09.12.2008 | H (BH): *Metasocratea hecatonandra* Dugand; Moore, #1026; USA | St4 |
| *Socratea exorrhiza* | 1527 | 12.10.2009 | Cult: Reserva Nacional Alpachuayo Mishana (Peru); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St2, St3, St4 |
| *Wettinia castanea* | 77 | 09.12.2008 | H (BH): Moore, Patino, #10311; USA | St4 |
| *Wettinia quinaria* | 262 | 09.12.2008 | H (BH): Moore et al., #9451; USA | St3, St4 |
| *Wettinia fascicularis* | 226 | 09.12.2008 | H (BH): =*Wettinia cladospadix* (Dugand) H.E. Moore & J.Dransf.; Moore, | St2, St4 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Anderson, Patiño, #10205; USA | |
| *Hyophorbe lagenicaulis* | 854 | 07.03.2008 | Cult: Fairchild Tropical Botanical Garden (USA); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St1, St4 |
| *Hyophorbe lagenicaulis* | 579 | 26.03.2007 | Cult: Jardin Botanico Nacional de Cuba (Cuba); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St2 |
| *Hyophorbe verschaffeltii* | 868 | 07.03.2008 | Cult: Montgomery Botanical Center (USA); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St2, St4 |
| *Hyophorbe vaughanii* | 157 | 09.12.2008 | H (BH): Moore, Gueho, #10099; USA | St4 |
| *Hyophorbe indica* | 1308 | 25.11.2008 | Cult: National Tropical Botanical Garden (USA); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St2, St3, St4 |
| *Hyophorbe amaricaulis* | 158 | 09.12.2008 | H (BH): Moore, #10097; USA | St4 |
| *Wendlandiella gracilis* | 250 | 09.12.2008 | H (BH): =*Wendlandiella polyclada*; Moore et al., #9511; USA | St1 |
| *Synechanthus warscewiczianus* | 1253 | 18.11.2008 | Cult: Lyon Arboretum (USA); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St2, St3 |
| *Synechanthus warscewiczianus* | 284 | 09.12.2008 | H (BH): =*Synechanthus* sp.; Moore, Parthasarathy, #9409; USA | St4 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *Synechanthus fibrosus* | 1229 | 17.11.2008 | Cult: Lyon Arboretum (USA); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St4 |
| *Gaussia gomez-pompae* | 901 | 25.03.2008 | Cult: Jardin Botanico Nacional de Cuba (Cuba); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St1, St2, St3, St4 |
| *Gaussia maya* | 1372 | 2.12.2008 | Cult: Fairchild Tropical Botanical Garden (USA); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St4 |
| *Chamaedorea microspadix* | 4710 | 2002/2004 | Cult: СБСК; MS Romanov, AVFCh Bobrov | St2 |
| *Chamaedorea seifrizii* | 967 | 07.04.2008 | Cult: Jardin Botanico Cienfuegos (Cuba); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St1, St2 |
| *Chamaedorea seifrizii* | 841 | 06.03.2008 | Cult: Montgomery Botanical Center (USA); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St3, St4 |
| *Chamaedorea alternans* | 3905 | 07.07.2022 | Cult: Kew Gardens, Palm house (Great Britain); AVFCh Bobrov, NS Zdravchev, PS Iovlev | St3 |
| *Chamaedorea angustisecta* | 38 | 09.12.2008 | H (BH): =*Chamaedorea leonis* H.E. Moore; USA | St3, St4 |
| *Chamaedorea pinnatifrons* | 1534 | 12.10.2009 | Cult: Reserva Nacional Alpachuayo Mishana (Peru); MS Romanov, AVFCh Bobrov | St2 |

## 2. 2. МАКРОФОТОГРАФИРОВАНИЕ

Для описания морфологических особенностей плодов исследованных представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae использовались макрофотографии, сделанные при помощи цифровой камеры Canon EOS 6D, объективов Canon EF 100mm f/2.8L Macro IS USM и Canon MP-E 65mm f/2.8 1–5x Macro Photo, а также фотовспышки Canon Macro Ring Lite MR-14 EX.

## 2.3. СВЕТОВАЯ МИКРОСКОПИЯ

Для исследования особенностей анатомического строения перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae были подготовлены временные микропрепараты. Поперечные и продольные срезы плодов изготавливались в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина на базе УНУ «Фондовая оранжерея» с использованием салазочного микротома МС-2 с замораживающим столиком ОМТ-2802Е (толщина срезов составляла от 30 до 60 μm). С целью выявления одревесневших структур перикарпия срезы обрабатывались раствором флороглюцина и соляной кислоты (Прозина, 1960). Рафиды преимущественно вымывались из клеток, содержащих рафиды, или растворялись на этапе обработки срезов соляной кислотой. 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. В ходе исследования было сделано более 41000 фотографий. С целью получения большей глубины резкости на фотографиях нами использовалась дополнительная обработка фотографий (создание стеков изображений) в программе Adobe Photoshop CC (2024) при помощи команды «Автоналожение слоев» (‘Auto-blend layers’). Полученные стеки изображений в дальнейшем сшивались в панорамы при помощи команды ‘Photomerge’ в программе Adobe Photoshop CC (2024). Также регулировались яркость и контрастность полученных изображений при помощи программы Adobe Photoshop CC (2024).

## 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 Arecaceae согласно Yao et al. (2023) и Bellot et al. (2024).

## 2.5. ТЕРМИНОЛОГИЯ

В данной работе для описания анатомической характеристики плодов используется современная терминология, предложенная Borbov, Romanov (2019). Ниже приведены трактования некоторых используемых терминов:

**Перикарпий** – часть плода, развивающаяся из стенки карпеллы. В перикарпии дифференцируются три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий.

**Эпикарпий** – часть стенки плода, развивающаяся из экстракарпеллярной части цветка (не из гинецея).

**Гистогенетическая зона перикарпия** – часть перикарпия, развивающаяся из определенной ткани стенки карпеллы.

**Топографическая зона перикарпия** – периферическая, средняя и внутренняя зоны перикарпия, которые выделяются на основании совокупности гистологических признаков внутри одной гистогенетической зоны перикарпия.

**Экзокарпий** – часть перикарпия, развивающаяся из наружной эпидермы карпеллы.

**Мезокарпий** – часть перикарпия, развивающаяся из мезофилла карпеллы.

**Эндокарпий** – часть перикарпия, развивающаяся из внутренней эпидермы карпеллы.

**Периферическая (наружная) зона мезокарпия (mA)** (в настоящей работе) – топографическая зона, выделяемая в мезокарпии, для которой характерно отсутствие продольных проводящих пучков. Помимо этого, паренхимные клетки этой зоны часто отличаются по форме или размеру от внутренней зоны мезокарпия. Если в периферической зоне мезокарпия расположен пояс склеренхимных тяжей, то она подразделяется на 2 топографические зоны**: периферическую (mA1)**, в которой отсутствует пояс склеренхимных тяжей, и **среднюю (mA2)**, для которой характерно присутствие такого пояса.

**Внутренняя зона мезокарпия (mB)** (в настоящей работе) – топографическая зона, выделяемая в мезокарпии, для которой характерно присутствие продольных проводящих пучков. Помимо этого, паренхимные клетки этой зоны часто отличаются по форме или размеру от периферической зоны мезокарпия. В случаях, когда во внутренней зоне мезокарпия отмечаются лигнифицированные внутренние субдермальные слои паренхимных клеток, то эта зона подразделяется на **внутреннюю (mB1)** и **внутреннюю субдермальную (mB2)** зоны мезокарпия. Для внутренней зоны мезокарпия (mB1) характерно отсутствие лигнифицированной паренхимы, а для внутренней субдермальной зоны (mB2) наоборот характерно наличие лигнифицированной паренхимы.

**Склеренхимные волокна** (в настоящей работе) – удлиненные клетки мезокарпия (длина которых в разы превышает их ширину), стенки которых склерифицированы.

**Зона переплетенных склеренхимных волокон** (в настоящей работе) – сплошная зона мезокарпия, в которой склеренхимные волокна расположены плотно друг к другу и переплетены между собой.

**Радиально ориентированные склеренхимные тяжи** (в настоящей работе) – радиально ориентированные группы склеренхимных волокон, расположенные в мезокарпии.

**Продольные склеренхимные тяжи** (в настоящей работе) – продольно ориентированные группы длинных склеренхимных волокон, расположенные в мезокарпии. Продольные склеренхимные тяжи проходят через всю “высоту” или часть перикарпия в продольном направлении.

**Сферические массивы волокновидных склереид** (в настоящей работе) – сферические группы склеренхимных волокон, расположенные в мезокарпии.

**Морфогенетический тип плода** – морфогенетическая характеристика плода, которая определяется типом гинецея, числом и филлотаксисом карпелл, особенностями вскрывания, числом семян, наличием и локализацией или отсутствием непрерывной склеренхимной зоны в перикарпии.

**Пиренарий** – ценокарпный невскрывающийся плод с непрерывной склеренхимной зоной, локализованной мезокарпии и/или в эндокарпии, и как правило с единственным семенем в каждой локуле.

**Пиренарий Ilex-типа** – пиренарий с непрерывной склеренхимной зоной, локализованной только в эндокарпии.

**Пиренарий Butia-типа** – пиренарий с непрерывной склеренхимной зоной, локализованной во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии.

**Ягода** – апокарпный или ценокарпный невскрывающийся плод без непрерывной склеренхимной зоны в перикарпии.

**Ягода Nuphar-типа** – ценокарпная ягода.

**Стадии развития:**

Представители триб Iriarteeae и Chamaedoreeae изучались на четырех стадиях развития (St1–4, где St1 – наиболее молодая стадия развития плода, а St4 – зрелый плод), которые определялись на основании нескольких признаков: (1) степень дифференциации склерифицированных элементов перикарпия, (2) степень дифференциации мезокарпия на периферическую, среднюю (если описывается для конкретного вида) и внутреннюю топографические зоны, (3) число слоев клеток перикарпия, (4) степень радиального удлинения (или его отсутствие) клеток эндокарпия и степень их склерифицированности, и (5) степень развития эндосперма

## 2.6. ПРИНЦИПЫ СОСТАВЛЕНИЯ РИСУНКОВ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE, А ТАКЖЕ ИХ ОПИСАНИЙ

На рисунках, представленных в главе 3 продемонстрированы микро- и макрофотографии плодов исследованных видов на разных стадиях развития. Поперечные срезы плодов для создания микропрепаратов делались через середину высоты плода, а продольные – так, чтобы плоскость продольного среза проходила через центральную ось плода.

При составлении морфологических описаний ширина плода измерялась на уровне середины высоты плода, а длина – от основания плода до его рылец. Все 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.

В данной работе используется система подсемейства Arecoideae, предложенная Dransfield et al. (2008) с последующими дополнениями и обновлениями данных, представленных Baker, Dransfield (2016), Yao et al. (2023) и Bellot et al. (2024).

## 2.7. СОКРАЩЕНИЯ И УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

**Синяя стрелка** – клетки, содержащие рафиды,
**Зеленая стрелка** – проводящие пучки перикарпия,
**Красная стрелка** – склеренхимные структуры мезокарпия,
**Желтая стрелка** – особенности строения перикарпия (уточнение дано в подписях к рисункам),
**en** – эндокарпий,
**ex** – экзокарпий,
**l** – локула,
**m** – мезокарпий,
**mA** – периферическая зона мезокарпия,
**mB** – внутренняя зона мезокарпия,
**mA1** – периферическая зона мезокарпия,
**mA2** – средняя зона мезокарпия,
**mB1** – внутренняя зона мезокарпия,
**mB2** – внутренняя субдермальная зона мезокарпия,
**s** – семя,
**uc** – неразвившаяся карпелла.

# ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ И ГИСТОГЕНЕЗ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE

В данной главе представлены результаты изучения анатомии и морфологии плодов представителей триб Iriarteeae и Chamaedoreeae. В первом разделе главы (3.1. Триба Iriarteeae) приведены описания морфологии плодов и анатомической структуры перикарпия представителей трибы Iriarteeae, а во втором разделе (3.2. Триба Chamaedoreeae) – представителей трибы Chamaedoreeae.

## 3.1.ТРИБА IRIARTEEAE[1]

**Морфология**

Зрелые плоды представителей трибы Iriarteeae имеют шаровидную (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartea deltoidea*; Рис. 1A–D), эллипсоидальную (*Iriartella setigera*, *Socratea hecatonandra*, *Socratea exorrhiza*; Рис. 1G–I, K, S, 2A–C) или обратнояйцевидную (*Wettinia castanea*, *Wettinia quinaria*, *Wettinia fascicularis*; Рис. 2D–E, G–H, J–K) форму. Из-за плотного расположения плодов *W. quinaria* и *W. fascicularis* на оси соплодия к созреванию (St4) они приобретают угловатую форму (Рис. 2G–H, J–K). В процессе развития плоды представителей Iriarteeae увеличиваются в размерах, так размер плодов *S. exorrhiza* на изученных стадиях развития увеличивается до 35 мм в длину и до 20 мм в диаметре (St2–4; Рис. 1L–S, 2A–C). Размер плодов *Iriartella stenocarpa*, изученных на ранней стадии развития (St1; Рис. 1E–F), составляет 4 мм в длину и 2 мм в диаметре. Плоды *D. lamarckianum* достигают 20 мм в диаметре (St4; Рис. 1A–B), *Iriatea deltoidea* – 25 мм в диаметре (St4; Рис. 1C–D), *Iriartella setigera* – 15 мм в длину и 9 мм в диаметре (St4; Рис. 1G), *S. hecatonandra* – 40 мм в длину и 25 мм в диаметре (St4; Рис. 1H–I), *W. castanea* – 35 мм в длину и 20 мм в диаметре (St4; Рис. 2D–E), *W. quinaria* – 20 мм в длину и 15 мм в диаметре (St4; Рис. 2G–H), а *W. fascicularis* – 40 мм в длину и 25 мм в диаметре (St4; Рис. 2J–K). Для зрелых плодов исследованных видов трибы Iriarteeae характерна гладкая (*D. lamarckianum*, *S. exorrhiza*; Рис. 1A–B, S, 2A–C), шероховатая (*S. hecatonandra*, *W. quinaria*; Рис. 1H–J, 2G–I) или бугорчатая (*Iriartea deltoidea*, *W. fascicularis*; Рис. 1C–D, 2J–L) поверхность плода. На поверхности дистальной и средней частей плодов *W. castanea* расположено множество выростов (до 5 мм), которые внешне напоминают крупные шипы, при этом базальная часть плода имеет шершавую поверхность (Рис. 2D–F).

[1] Данные о строении плодов представителей Iriarteeae нами опубликованы (Timchenko et al., 2025).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий состоит из 100–150 слоев клеток и дифференцирован на 3 гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 3A–B).

**Экзокарпий** представлен одним слоем эпидермальных незначительно радиально удлиненных тонкостенных клеток, содержащих флобафены (Рис. 3C–D).

**Мезокарпий** состоит из 98–148 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны: периферическая (mA) и внутренняя (mB; Рис. 3A–B). Периферическая зона мезокарпия состоит из 10–20 слоев клеток (Рис. 3B–C), среди которых отмечены 5–10 периферических слоев небольших изодиаметрических клеток, содержащих флобафены, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 3C–D). Изнутри к поясу клеток, содержащих флобафены, примыкает пояс брахисклереид, представленный 5–10 слоями клеток различного размера и формы (Рис. 3B–D). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 80–130 слоев небольших паренхимных клеток (Рис. 3B, E), среди которых встречаются отдельные округлые или радиально удлиненные группы склереид (до 20 склереид в группе; Рис. 3B, красная стрелка), крупные округлые флобафен-содержащие клетки (Рис. 3B, E) и крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 3B, синие стрелки), а также продольные и косо ориентированные проводящие пучки без механической обкладки (Рис. 3B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем неспециализированных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 3E).

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Незрелый перикарпий представлен 100–120 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 3F–G).

**Экзокарпий** представлен одним слоем клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 3H), среди которых отмечены структуры, подобные чечевичкам, сложенные клетками с темным содержимым (Рис. 3H, желтая стрелка).

**Мезокарпий** состоит из 98–118 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 3F–G). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–20 слоев небольших паренхимных клеток с прозрачным содержимым (Рис. 3G–H), среди которых отмечено множество больших тангентально ориентированных групп флобафен-содержащих клеток (от 10 до нескольких десятков клеток) и небольших радиально или тангентально ориентированных групп склереид (до 10 клеток; Рис. 3G–H). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 80–100 слоями небольших паренхимных клеток (Рис. 3G), среди которых отмечены многочисленные сферические или слабо тангентально удлиненные массивы волокновидных склереид с сильно утолщенными стенками (Рис. 3G). Помимо этого, во внутренней зоне мезокарпия отмечены крупные округлые или тангентально удлиненные флобафен-содержащие клетки (Рис. 3G, I), крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 3G, синие стрелки), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 3G, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** сложен одним слоем клеток с тонкими несклерифицированными стенками и прозрачным содержимым (Рис. 3I).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий состоит из 100–120 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 3J–K, N–O).

**Экзокарпий** представлен одним слоем радиально удлиненных флобафен-содержащих клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 3L, P).

**Мезокарпий** состоит из 98–118 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 3K, O). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 10–20 слоями клеток (Рис. K–L, O–P). Непосредственно под экзокарпием, в периферической зоне мезокарпия (mA), расположены 7–15 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток с прозрачным содержимым (Рис. 3L, P), среди которых отмечены небольшие радиально или тангентально ориентированные группы флобафен-содержащих клеток

(3–10 клеток) и отдельные склереиды с сильно утолщенными клеточными стенками (Рис. 3K–L, O–P). Изнутри к ним примыкают 3–5 слоев крупных тонкостенных клеток с прозрачным содержимым, вытянутых в радиальном направлении (Рис. 3K–L, O, желтые стрелки), среди которых встречаются отдельные небольшие флобафен-содержащие клетки (Рис. 3K–L, O). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 80–100 слоями тангентально уплощенных паренхимных клеток, которые сильнее уплощены вблизи эндокарпия (Рис. 3K, M, O, 4A). По всей толщине внутренней зоны мезокарпия (mB) отмечены отдельные небольшие или крупные флобафен-содержащие клетки тангентально удлиненной формы (Рис. 3K, M, O, 4A). Крупные сферические или немного тангентально удлиненные массивы волокновидных склереид отмечены во внутренней зоне мезокарпия (mB), преимущественно они встречаются в самой внутренней части мезокарпия (Рис. 3J–K, N–O). Помимо этого, во внутренней части внутренней зоны мезокарпия (mB) отмечены крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 3K, O, синие стрелки), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 3K, O, зеленые стрелки).

**Эндокарпий** сложен одним слоем палисадных склереид, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 3:1 (Рис. 3M, 4A).

### *Iriartella stenocarpa* Burret.

**Молодой плод (Стадия 1, St1)**

Перикарпий сложен 35–40 слоями клеток и дифференцируется на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 4B).

**Экзокарпий** представлен 1 слоем тангентально удлиненных тонкостенных клеток, содержащих флобафены (Рис. 4C).

**Мезокарпий** состоит из 33–38 слоев клеток и дифференцирован на две топографические зоны: периферическую (mA) и внутреннюю (mB; Рис. 4B). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена 5–7 слоями небольших квадратных паренхимных клеток, заполненных флобафенами (Рис. 4B–C), среди которых отмечены одиночные брахисклереиды с утолщенными стенками (Рис. 4B–C). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 30–35 слоев небольших изодиаметрических и тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 4B, D). В периферической части внутренней зоны мезокарпия (mB) отмечена “зона клеточной дифференциации” (Рис. 4B), представленная 20–25 слоями небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 4B), среди которых отмечены отдельные крупные округлые флобафен-содержащие клетки (Рис. 4B), крупные округлые или тангентально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 4D, синяя стрелка), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 4B, зеленая стрелка). Внутренняя часть внутренней зоны мезокарпия (mB) является “зоной радиального деления клеток” и представлена 7–9 слоями небольших тангентально уплощенных паренхимных клеток (Рис. 4B, D).

**Эндокарпий** представлен одним слоем эпидермальных тангентально удлиненных тонкостенных клеток, некоторые из которых делятся радиально (Рис. 4D).

### *Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendl.

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 60–70 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 5A).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных или тангентально удлиненных тонкостенных клеток, содержащих флобафены (Рис. 5C).

**Мезокарпий** представлен 58–68 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 5B–D). Периферическая зона мезокарпия состоит из 25–30 слоев клеток (Рис. 5B), среди которых выделяются: пояс флобафен-содержащих клеток (7–10 слоев клеток), расположенный непосредственно под экзокарпием (Рис. 5B–C), пояс

брахисклереид (7–10 слоев клеток), расположенный под поясом флобафен-содержащих клеток (Рис. 5B–C), а также 10–15 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток, примыкающих изнутри к поясу брахисклереид (Рис. 5B–C), среди которых отмечены отдельные радиально ориентированные группы склереид (5–10 клеток; Рис. 5B, красная стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 30–40 слоями средних паренхимных тангентально уплощенных клеток (степень уплощения которых возрастает по мере приближения к эндокарпию; Рис. 5B, D), среди которых отмечены клетки, содержащие флобафены (Рис. 5B), и продольные проводящие пучки без механической обкладки (Рис. 5B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** сложен одним слоем палисадных тонкостенных несклерифицированных клеток (Рис. 5D).

**Зрелый плод (Стадия 4, St 4)**

Перикарпий сложен 60–70 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 5E).

**Экзокарпий** представлен одним слоем тонкостенных клеток, содержащих в своих полостях флобафены (Рис. 5F).

**Мезокарпий** состоит из 58–68 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 5E). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 30–35 слоев клеток (Рис. 5E) и представлена поясом флобафен-содержащих клеток (7–10 слоев клеток, некоторые из которых представляют собой брахисклереиды с флобафенами в полостях), расположенным непосредственно под экзокарпием (Рис. 5E–F), примыкающим к нему изнутри поясом брахисклереид (7–10 слоев клеток; Рис. 5E–F), а также 15–20 слоями средних паренхимных, в разной степени тангентально уплощенных клеток, расположенными под поясом брахисклереид (Рис. 5E). Среди паренхимных клеток отмечены отдельные округлые или радиально ориентированные группы склереид (включающие от 10 до нескольких десятков клеток; Рис. 5E, красная стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 30–40 слоями сильно тангентально уплощенных средних паренхимных клеток (Рис. 5E, G), среди которых отмечены крупные округлые клетки, содержащие флобафены (Рис. 5E, G), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 5E, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** состоит из одного слоя палисадных склерифицированных клеток, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 2:1 (Рис. 5G).

## *Socratea hecatonandra* (Dugand) R. Bernal

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 150–200 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 5H–I).

**Экзокарпий** сложен одним слоем тонкостенных клеток с прозрачным содержимым и образует многочисленные многоклеточные трихомы (Рис. 5J).

**Мезокарпий** представлен 148–198 слоями клеток и дифференцирован на три топографические зоны: периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB; Рис. 5H–I). Периферическая зона мезокарпия (mA1) представлена 20–25 слоями небольших изодиаметрических паренхимных клеток со склерифицированными стенками (Рис. 5I–J), среди которых отмечены отдельные группы тангентально удлиненных склереид, образующие радиальные столбики по 7–12 клеток (Рис. 5J, красная стрелка). Средняя зона мезокарпия (mA2) сложена 100–110 слоями небольших и средних паренхимных клеток различных форм (Рис. 5I), среди которых расположены отдельные клетки, содержащие флобафены (Рис. 5I) и мощные радиально или косо ориентированные склеренхимные тяжи (Рис. 5I, красные стрелки). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 70–80 слоев небольших изодиаметрических и тангентально уплощенных паренхимных клеток (Рис. 5I, K), среди которых отмечено множество крупных округлых флобафен-содержащих клеток (Рис. 5H–I) и продольных проводящих пучков без механической обкладки (Рис. 5I, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем тонкостенных изодиаметрических несклерифицированных клеток (Рис. 5K).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 145–165 слоями клеток и дифференцируется на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 5L–M).

**Экзокарпий** состоит из 1 слоя тонкостенных клеток с прозрачным содержимым и образует многочисленные многоклеточные трихомы (Рис. 5N).

**Мезокарпий** состоит из 143–163 слоев клеток и дифференцирован на три топографические зоны: периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB; Рис. 5L–M). Периферическая зона мезокарпия (mA1) сложена 60–70 слоями небольших паренхимных клеток различной, преимущественно тангентально уплощенной, формы со склерифицированными стенками (Рис. 5M–N). Помимо этого, в периферической зоне мезокарпия (mA1) отмечены небольшие изодиаметрические отдельные клетки, содержащие флобафены (Рис. 5M), а также редкие радиально ориентированные склеренхимные тяжи (Рис. 5M, красная

стрелка). Средняя зона мезокарпия (mA2) представлена 45–50 слоями средних паренхимных тангентально уплощенных клеток (Рис. 5M), среди которых расположено множество крупных радиально или косо ориентированных склеренхимных тяжей (Рис. 5M). Эти тяжи вклиниваются своей периферической частью в наружную зону мезокарпия (mA1), и таким образом паренхимные клетки со склерифицированными стенками из периферической зоны (mA1) частично их окружают (Рис. 5M). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 35–40 слоев небольших паренхимных сильно тангентально уплощенных и частично облитерированных клеток (Рис. 5M, O), среди которых отмечены крупные клетки, содержащие флобафены (Рис. 5M) и продольные или тангентально ориентированные проводящие пучки без механической обкладки (Рис. 5M, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** сложен одним слоем несклерифицированных изодиаметрических тонкостенных клеток (Рис. 5O).

### *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.

**Незрелый плод (стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 80–90 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 5P, 6A).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных эпидермальных тонкостенных клеток, содержащих флобафены (Рис. 6B).

**Мезокарпий** сложен 78–88 слоями клеток и дифференцирован на три топографические зоны: периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB; Рис. 6A). Периферическая зона мезокарпия (mA1) состоит из 7–8 слоев средних паренхимных клеток, содержащих флобафены (Рис. 6A–B), среди которых отмечены более крупные клетки, содержащие рафиды (Рис. 6B, синяя стрелка). Средняя зона мезокарпия (mA2) представлена 25–30 слоями клеток, среди которых отмечены крупные радиально ориентированные склеренхимные тяжи со слабой степенью склерифецированности (Рис. 6A–B), разделенные тонкими радиальными “вставками” небольших изодиаметрических паренхимных клеток между ними (4–7 радиальных рядов клеток; Рис. 6B, желтые стрелки), а также отдельные небольшие группы склереид (2–6 клеток) округлой формы (Рис. 6A–B). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 40–50 слоев средних паренхимных клеток разной формы (Рис. 6A–C), среди которых расположены группы крупных округлых “пустых” клеток (от 2 до 15 клеток; Рис. 6A), а также продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 6A, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 6C).

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 120–130 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 6D–E, G, L–M).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя эпидермальных тонкостенных клеток квадратной формы, содержащих флобафены (Рис. 6F, 7A).

**Мезокарпий** представлен 118–128 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 6E, L–M). Периферическая зона мезокарпия (mA1) сложена 7–8 слоями небольших изодиаметрических паренхимных клеток, содержащих флобафены (Рис. 6E–F, M, 7A), среди которых отмечены более крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 6F, 7A, синяя стрелка). Средняя зона мезокарпия (mA2) состоит из 25–30 слоев клеток (Рис. 6E–F, M), среди которых отмечены крупные радиально ориентированные склеренхимные тяжи (Рис. 6E–F, M), периферические части которых окружены прерывистым поясом склереид (7–10 слоев клеток; Рис. 6F, M). Радиально ориентированные склеренхимные тяжи разделены между собой паренхимными “вставками”, ширина которых увеличивается, по сравнению со стадией 2 (St2), до 6–9 радиальных рядов клеток (Рис. 6F, желтая стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 80–90 слоев паренхимных клеток (Рис. 6E, G, L–M), среди которых расположены многочисленные крупные округлые клетки, содержащие флобафены (Рис. 6E, G, L–M), крупные округлые “пустые” клетки (Рис. 6E) и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 6E, L, зеленые стрелки).

**Эндокарпий** состоит из одного слоя несклерифицированных тонкостенных клеток (Рис. 6G).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 120–130 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 6H–I).

**Экзокарпий** сложен одним слоем квадратных эпидермальных тонкостенных клеток, содержащих флобафены (Рис. 6J).

**Мезокарпий** состоит из 118–128 слоев клеток и дифференцирован на 3 топографические зоны: периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB; Рис. 6H–I). Периферическая зона (mA1) сложена 7–8 слоями средних изодиаметрических паренхимных клеток, содержащих флобафены (Рис. 6I–J), среди которых отмечены более крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 6J, синяя стрелка). Средняя зона мезокарпия (mA2) состоит из 25–30 слоев клеток (Рис. 6I), среди которых расположены крупные радиально ориентированные склеренхимные тяжи, периферические части которых соединены поясом склереид (10–15 слоев клеток; Рис. 6I–

J). Между радиально ориентированными склеренхимными тяжами отмечены крупные паренхимные “вставки” (9–14 рядов клеток в ширину), разделяющие их (Рис. 6I, желтые стрелки). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 80–90 слоев средних тангентально уплощенных паренхимных клеток (Рис. 6I), среди которых расположены многочисленные крупные одиночные или собранные в небольшие группы (3–9 клеток) тангентально удлиненные клетки, содержащие флобафены (Рис. 6I, K), а также редкие продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 6I, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем коротких палисадных склереид с соотношением их длины к диаметру как 2:1 (Рис. 6K).

### *Wettinia castanea* H. E. Moore & J. Dransf.

**Зрелый плод (Стадия 4; St4)**

Перикарпий представлен 60–115 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 7B–C).

**Экзокарпий** покрывает всю поверхность выростов на поверхности плода и сложен одним слоем несклерифицированных выступающих клеток с неравномерно утолщенными стенками и прозрачным содержимым (Рис. 7D, желтые стрелки).

**Мезокарпий** представлен 58–113 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 7B–C). Периферическая зона мезокарпия (mA1) состоит из 5–7 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток, содержащих флобафены (Рис. 7C–D). Средняя зона мезокарпия (mA2) сложена 20–50 слоями небольших тангентально уплощенных или округлых паренхимных клеток, часть из которых имеют утолщенные склерифицированные стенки (Рис. 7C). Среди паренхимных клеток отмечены крупные радиально ориентированные склеренхимные тяжи (Рис. 7C, красная стрелка), сферические массивы волокновидных склереид (Рис. 7C, красная стрелка), а также радиально ориентированные проводящие пучки с мощными механическими обкладками (Рис. 7C, зеленая стрелка). В совокупности эти склеренхимные структуры и паренхимные клетки в средней (mA2) и периферической (mA1) зонах мезокарпия образуют выросты на поверхности плода (Рис. 7B–C), при этом в каждом таком выросте перикарпия расположено по одному (или по несколько) радиальному склеренхимному тяжу или радиальному проводящему пучку с механической обкладкой (Рис. 7B). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 40–60 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 7B, E), среди которых расположены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 7B, зеленая стрелка) и крупные округлые флобафен-содержащие клетки, которые иногда образуют группы по 7–10 клеток (Рис. 7B–C).

**Эндокарпий** представлен одним слоем несклерифицированных тонкостенных изодиаметрических клеток (Рис. 7E).

### *Wettinia quinaria* (O. F. Cook & Doyle) Burret.

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 100–120 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 8A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя тонкостенных клеток, содержащих флобафены, и образует многочисленные многоклеточные трихомы (Рис. 8C).

**Мезокарпий** представлен 98–118 слоями клеток и дифференцирован на три топографические зоны: периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB; Рис. 8A–B). Периферическая зона мезокарпия (mA1) состоит из 10–15 слоев небольших паренхимных флобафен-содержащих клеток разных форм (Рис. 8B–C). Средняя зона мезокарпия (mA2) представлена 15–20 слоями небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 8B), среди которых отмечены крупные косо ориентированные склеренхимные тяжи, образующие один ряд (Рис. 8B). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 70–80 слоев небольших и средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 8B, D), среди которых отмечены отдельные крупные округлые клетки, содержащие флобафены (Рис. 8A–B), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 8B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем слабо радиально удлиненных несклерифицированных тонкостенных клеток (Рис. 8D).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 120–130 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 8E–F, H).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя флобафен-содержащих тонкостенных клеток и образует многочисленные многоклеточные трихомы (Рис. 8G).

**Мезокарпий** состоит из 118–128 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 8E–F, H). Периферическая зона мезокарпия (mA1) сложена 15–20 слоями паренхимных клеток, содержащих флобафены в своих полостях (Рис. 8E–F, H–J). Средняя зона мезокарпия (mA2) состоит из 20–25 слоев паренхимных клеток, среди которых отмечены склеренхимные тяжи, образующие прерывистый пояс (3–4 ряда тяжей; Рис. 8E–F, H–J). При этом, на продольном срезе перикарпия (Рис. 8H) было отмечено, что склеренхимные тяжи в дистальной части плода ориентированы радиально и продольно (Рис. 8I), а в средней части – косо (Рис. 8J). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 80–100 слоями небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 8E–F, H), среди которых расположены крупные округлые флобафен-содержащие клетки (Рис. 8E–F, H) и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 8F, H, зеленые стрелки).

**Эндокарпий** частично спрессован и сложен одним слоем тонкостенных клеток, которые тяжело отличимы от клеток внутренних слоев мезокарпия (Рис. 8K).

## *Wettinia fascicularis* (Dugand) H. E. Moore & J. Dransf.

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 140–170 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 8L). На поверхности плода расположены многочисленные небольшие выросты перикарпия (Рис. 8M, 9A).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя тонкостенных клеток с бесцветным содержимым и полностью покрывает выросты перикарпия (Рис. 9A). Он образует 2–3 клеточные трихомы (по одной в каждом углублении между выростами перикарпия; Рис. A, желтые стрелки) на поверхности плода.

**Мезокарпий** представлен 138–168 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 8L). Периферическая зона мезокарпия (mA1) состоит из 5–15 слоев небольших паренхимных клеток, некоторые из которых содержат флобафены в полостях (Рис. 8L–M, 9A). Среди паренхимных клеток субдермального слоя периферической зоны мезокарпия (mA) отмечены отдельные или образующие небольшие группы (3–4 клетки) склереиды, примыкающие к экзокарпию (Рис. 9A). Средняя зона мезокарпия (mA2) состоит из 60–70 слоев клеток (Рис. 8L) и представлена поясом радиально или косо-радиально ориентированных склеренхимных тяжей со слабой степенью склерифецированности (Рис. 8L), которые разделены тонкими “вставками” небольших округлых паренхимных клеток (2–5 радиальных рядов клеток; Рис. 8L, желтые стрелки). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 70–80 слоями небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 8L), среди которых отмечены отдельные крупные округлые флобафен-содержащие клетки (Рис. 8L) и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 8L, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем несклерифицированных эпидермальных тонкостенных клеток (Рис. 8L).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 110–120 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 9B–C, E). Выросты на поверхности плода на зрелой стадии развития становятся менее заметными (Рис. 9D).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных клеток с неравномерно утолщенными стенками, содержащих флобафены (Рис. 9D). Он образует 2–3 клеточные трихомы (Рис. 9D, желтая стрелка).

**Мезокарпий** состоит из 108–118 слоев клеток и дифференцирован на три топографические зоны: периферическую (mA1), среднюю (mA2) и внутреннюю (mB; Рис. 9C).

Периферическая зона мезокарпия (mA1) состоит из 5–15 слоев клеток (Рис. 9C), в том числе: прерывистый пояс склереид (1 слой клеток), расположенный непосредственно под экзокарпием (Рис. 9D), и 5–15 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 9C–D), среди которых отмечены отдельные склереиды и радиально удлиненные флобафен-содержащие клетки (Рис. 9C). Средняя зона мезокарпия (mA2) состоит из 60–70 слоев клеток (Рис. 9C), представленных поясом радиально ориентированных склеренхимных тяжей (Рис. 9C), разделенных “вставками” тангентально удлиненных паренхимных клеток (по 3–5 рядов клеток; Рис. 9C, желтые стрелки). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 50–60 слоями небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 9C), которые становятся сильно тангентально уплощенными по мере приближения к эндокарпию (Рис. 9E). Среди паренхимных клеток в этой зоне мезокарпия отмечены крупные округлые клетки, содержащие флобафены (Рис. 9C, E), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 9C, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем палисадных склереид с соотношением их длины к диаметру как 3:1 (Рис. 9E).

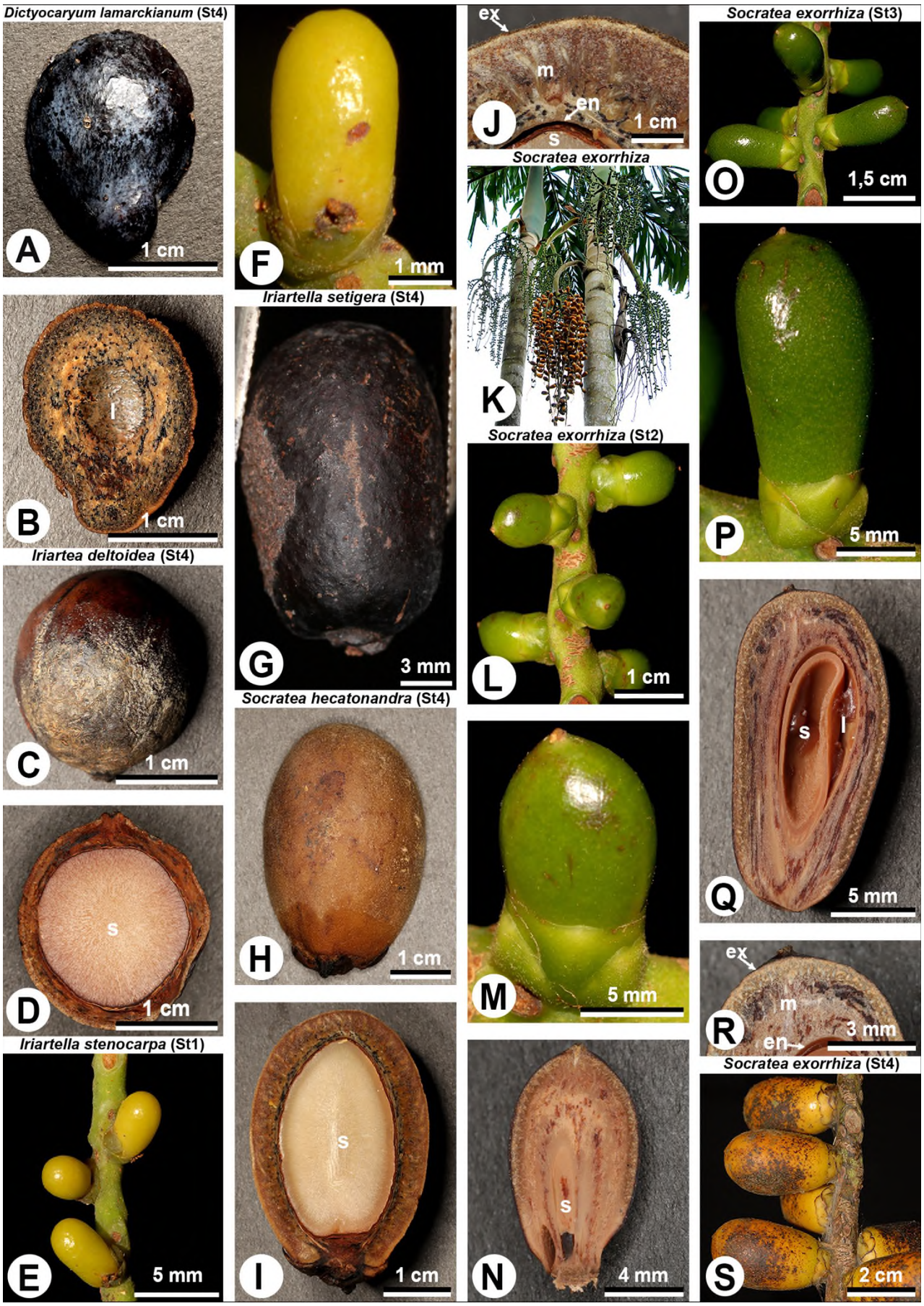


**Рисунок 1. Морфология плодов видов *Dictyocaryum*, *Iriartea*, *Iriartella* и *Socratea*.**

A–B, *Dictyocaryum lamarckianum* (St4). A, морфология. B, продольный срез плода. C–D, *Iriartea deltoidea* (St4). C, морфология. D, продольный срез плода. E–F, *Iriartella stenocarpa* (St1). E, F, морфология. G, морфология *Iriartella setigera* (St4). H–J, *Socratea hecatonandra*. H, морфология. I, продольный срез плода. J, продольный срез перикарпия. K, соцветие *Socratea exorrhiza in situ*. L–N, *S. exorrhiza* (St2). L, M, морфология. N, продольный срез плода. O–R, *S. exorrhiza* (St3). O, P, морфология. Q, продольный срез плода. R, продольный срез перикарпия. S, морфология *S. exorrhiza* (St4).

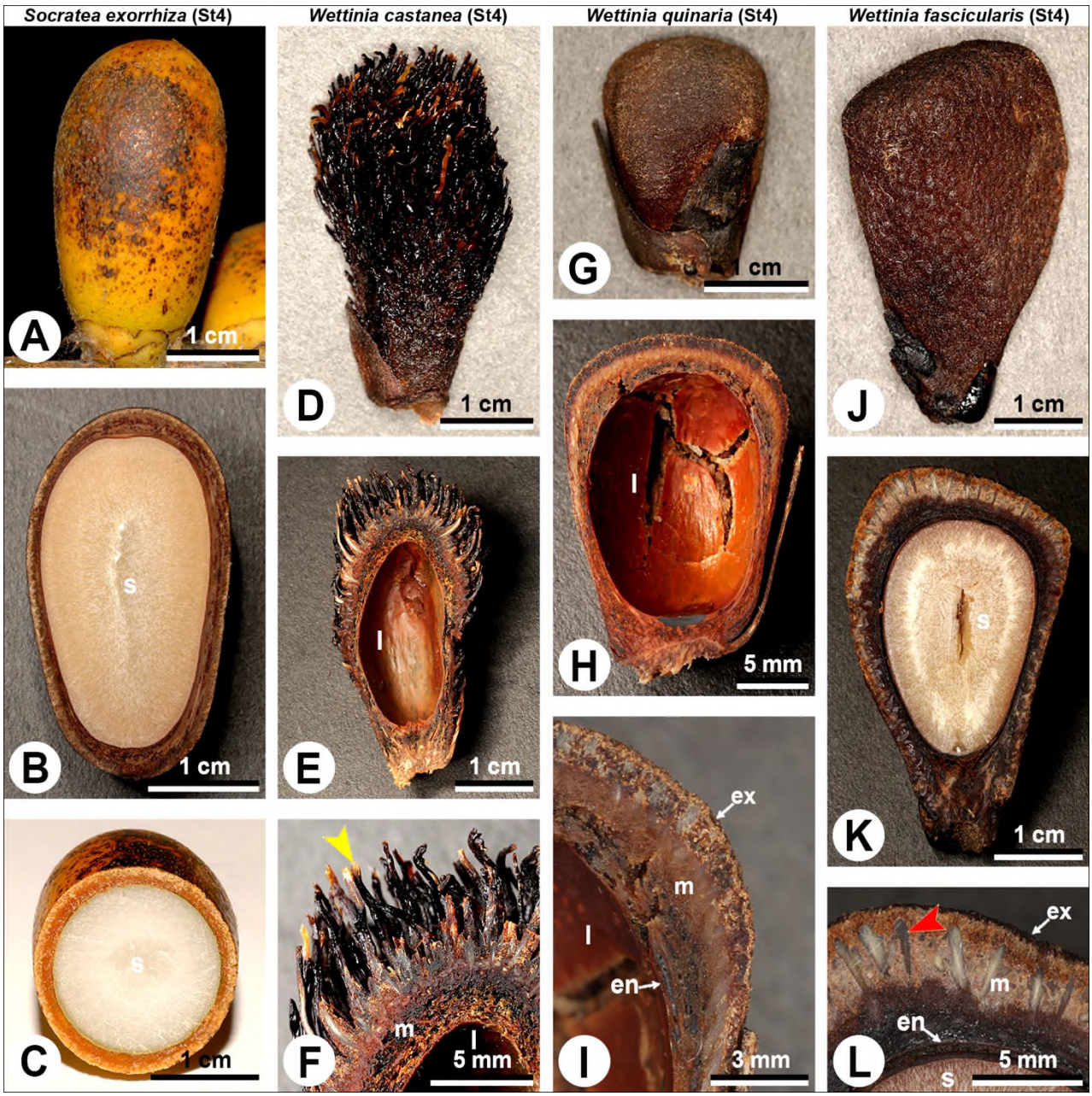


**Рисунок 2. Морфология плодов видов *Socratea* и *Wettinia*.**

A–C, *Socratea exorrhiza* (St4). A, морфология. B, продольный срез плода. C, поперечный срез плода. D–F, *Wettinia castanea* (St4). D, морфология. E, поперечный срез. F, продольный срез перикарпия. G–I, *Wettinia quinaria* (St4). G, морфология. H, продольный срез плода. I, продольный срез перикарпия. J–L, *Wettinia fascicularis* (St4). J, морфология. K, продольный срез плода. L, продольный срез перикарпия, желтая стрелка указывает на радиально ориентированные склеренхимные тяжи в мезокарпии.

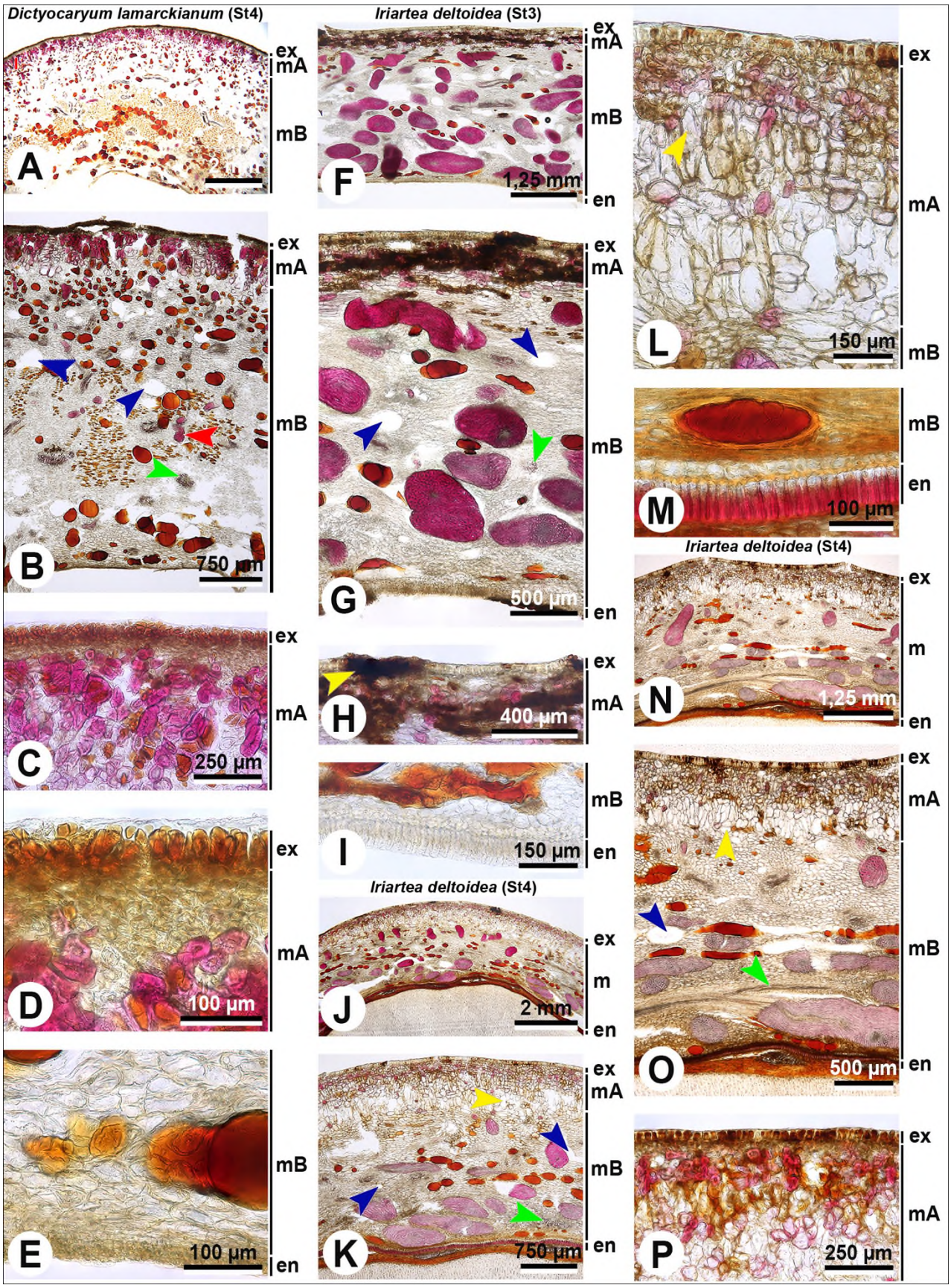


**Рисунок 3. Анатомия плодов *Dictyocaryum* и *Iriartea*.**

A–B, *Dictyocaryum lamarckianum* (St4). A, B, поперечный срез перикарпия. D, экзокарпий и мезокарпий. E, мезокарпий и эндокарпий. F–I, *Iriartea deltoidea* (St3). F, G, поперечный срез

перикарпия. H, экзокарпий и мезокарпий, желтая стрелка указывает на структуру, подобную чечевичкам. I, мезокарпий и эндокарпий. J–P, *I. deltoidea* (St4). J–M, поперечный срез перикарпия. J, K, общий вид, желтая стрелка указывает на радиально удлиненные тонкостенные клетки с прозрачным содержимым. L, экзокарпий и мезокарпий, желтая стрелка указывает на радиально удлиненные тонкостенные клетки с прозрачным содержимым. M, мезокарпий и эндокарпий. N–P, продольный срез перикарпия. N, O, общий вид, желтая стрелка указывает на радиально удлиненные тонкостенные клетки с прозрачным содержимым. P, экзокарпий и мезокарпий.

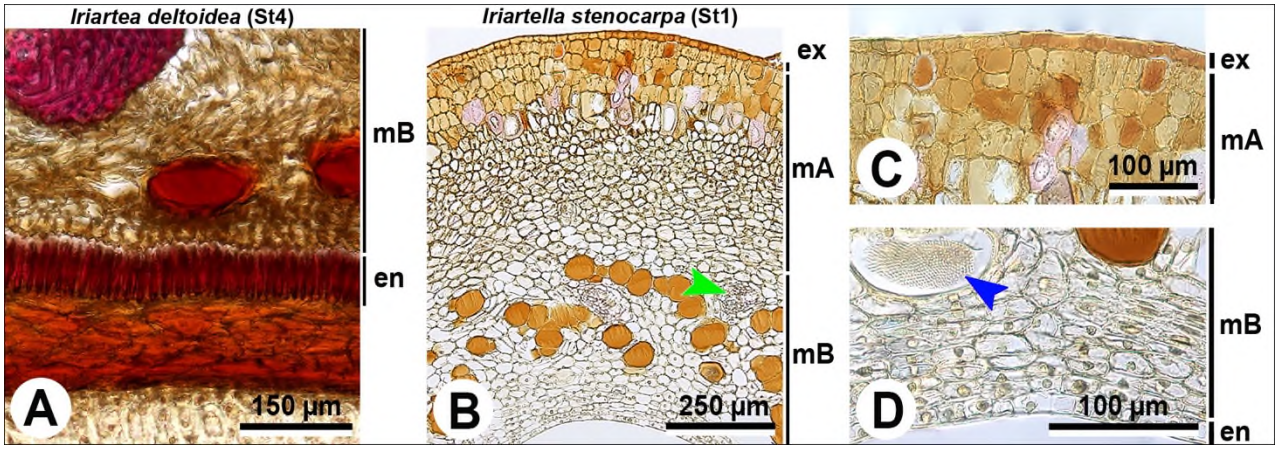


**Рисунок 4. Анатомия плодов *Iriartea* и *Iriartella*.**

A, продольный срез мезокарпия и эндокарпия *Iriartella deltoidea* (St4). B–D, *Iriartea stenocarpa* (St1). B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий.

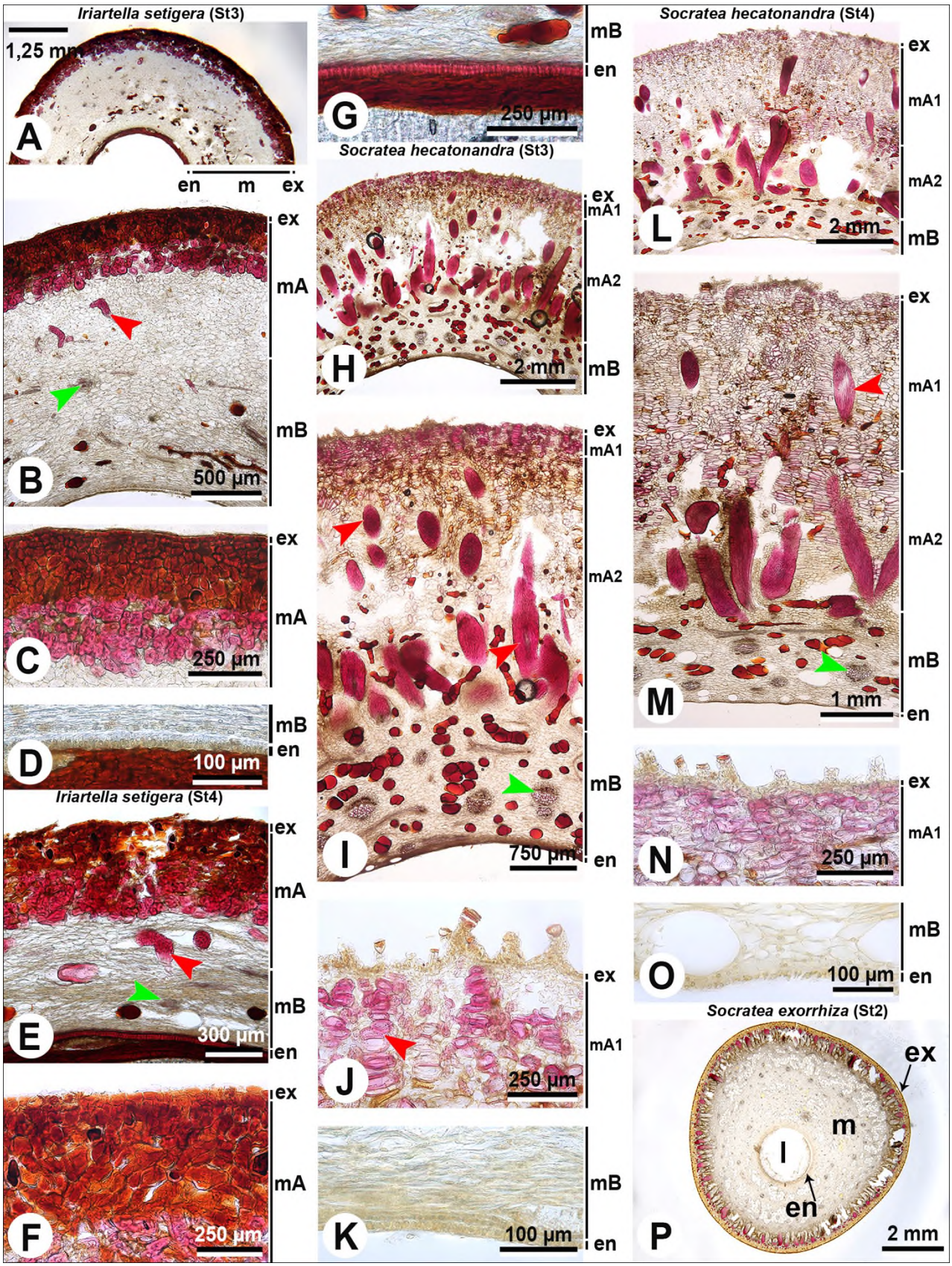


**Рисунок 5. Анатомия плодов *Iriartella* и *Socratea*.**

A–D, *Iriartella setigera* (St3). A, B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–G, *I. setigera* (St4). E, поперечный срез перикарпия. F, экзокарпий, мезокарпий. G, мезокарпий, эндокарпий. H–K, *Socratea hecatonandra* (St3). H, I, поперечный срез

перикарпия. J, экзокарпий и мезокарпий. K, мезокарпий и эндокарпий. L–O, *S. hecatonandra* (St4). L, M, поперечный срез перикарпия. N, экзокарпий, мезокарпий. O, мезокарпий и эндокарпий. P, общий вид поперечного среза плода *Socratea exorrhiza* (St2).

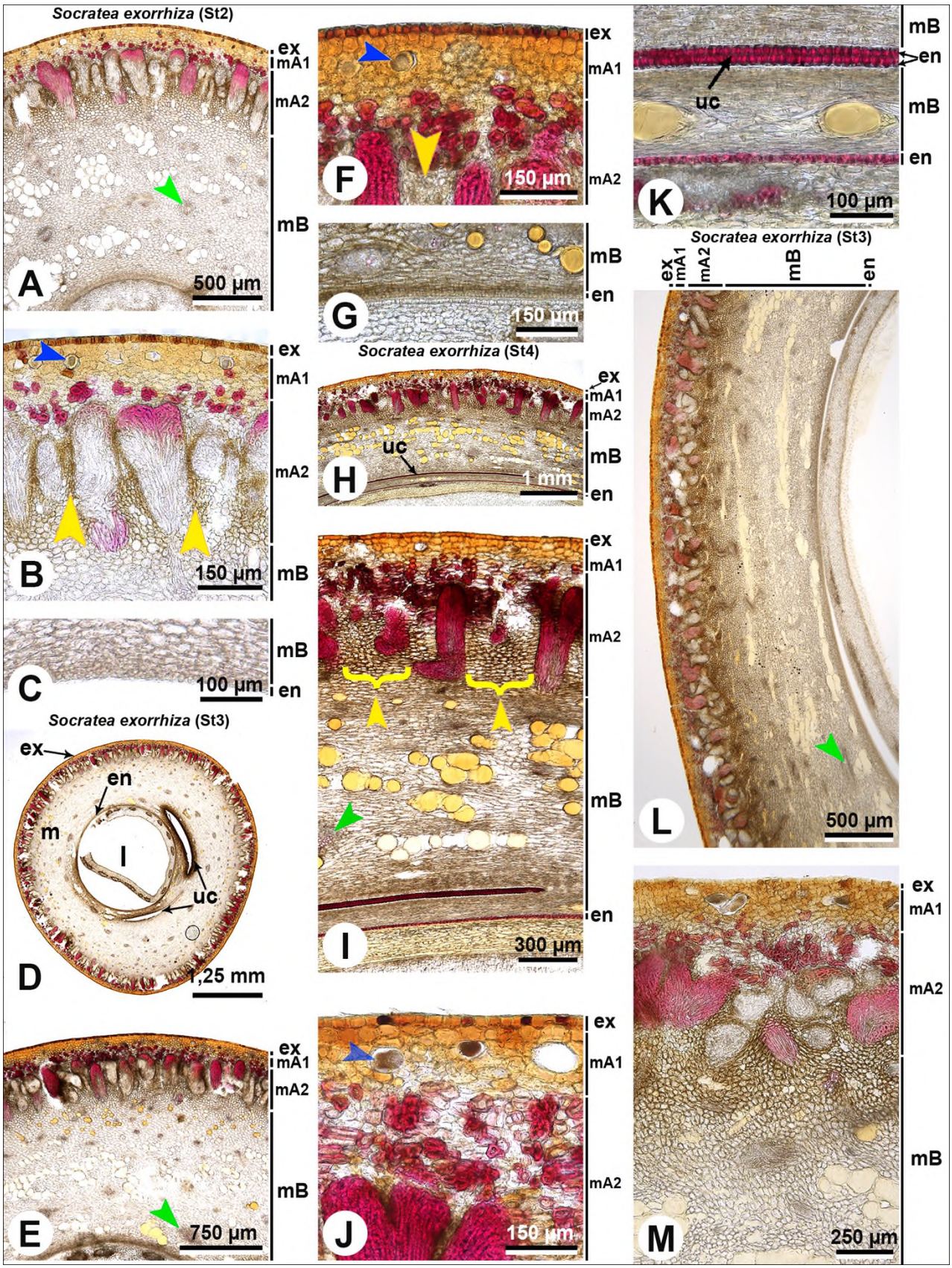


**Рисунок 6. Анатомия плодов *Socratea exorrhiza*.**

A–C, *Socratea exorrhiza* (St2). A, поперечный срез перикарпия. B, экзокарпий и мезокарпий, желтые стрелки указывают на радиальные паренхимные “вставки” между радиальными склеренхимными тяжами в мезокарпии. C, мезокарпий и эндокарпий. D–G, поперечный срез

плода *S. exorrhiza* (St3). D, общий вид поперечного среза плода. E, поперечный срез перикарпия. F, экзокарпий и мезокарпий. G, мезокарпий и эндокарпий. H–K, *S. exorrhiza* (St4). H, I, поперечный срез перикарпия, желтые стрелки указывают на радиальные паренхимные “вставки” между радиальными склеренхимными тяжами в мезокарпии. J, экзокарпий и мезокарпий. K, мезокарпий и эндокарпий. L–M, продольный срез плода *S. exorrhiza* (St3). L, общий вид продольного среза плода. M, периферическая и средняя часть перикарпия.

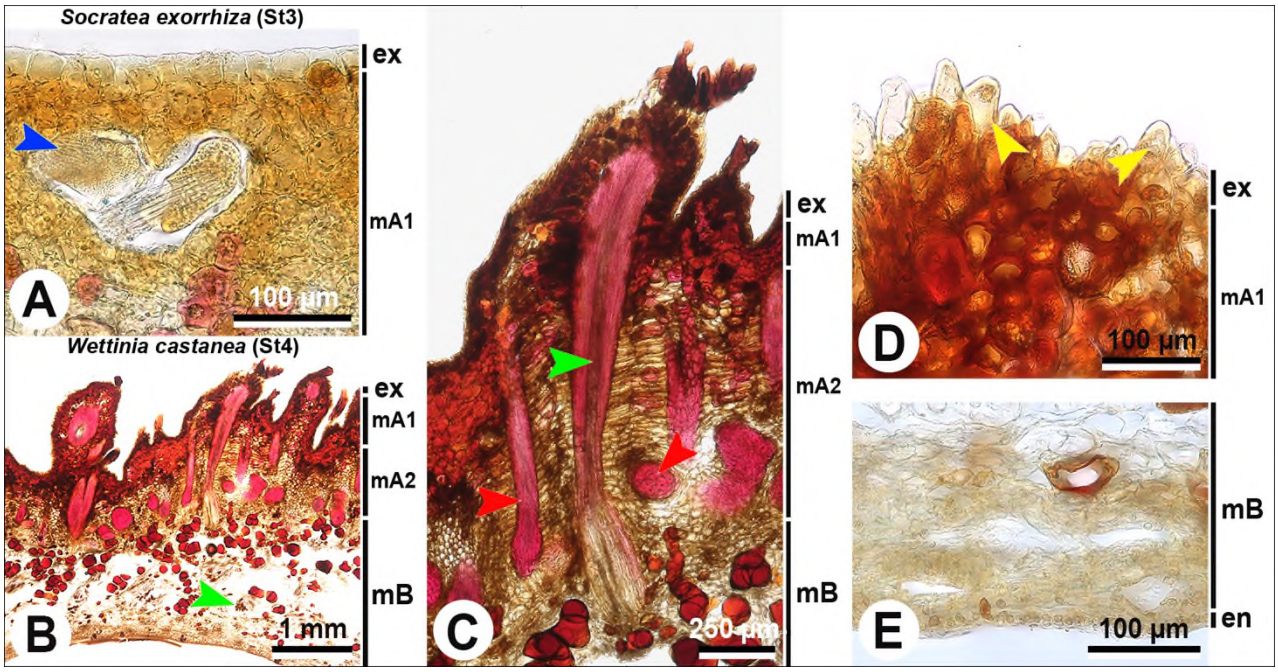


**Рисунок 7. Анатомия плодов *Socratea* и *Wettinia*.**

A, продольный срез экзокарпия и мезокарпия *Socratea exorrhiza* (St3). B–E, *Wettinia castanea* (St4). B, общий вид поперечного среза перикарпия. C, периферическая часть перикарпия. D, экзокарпий и мезокарпий. E, мезокарпий и эндокарпий.

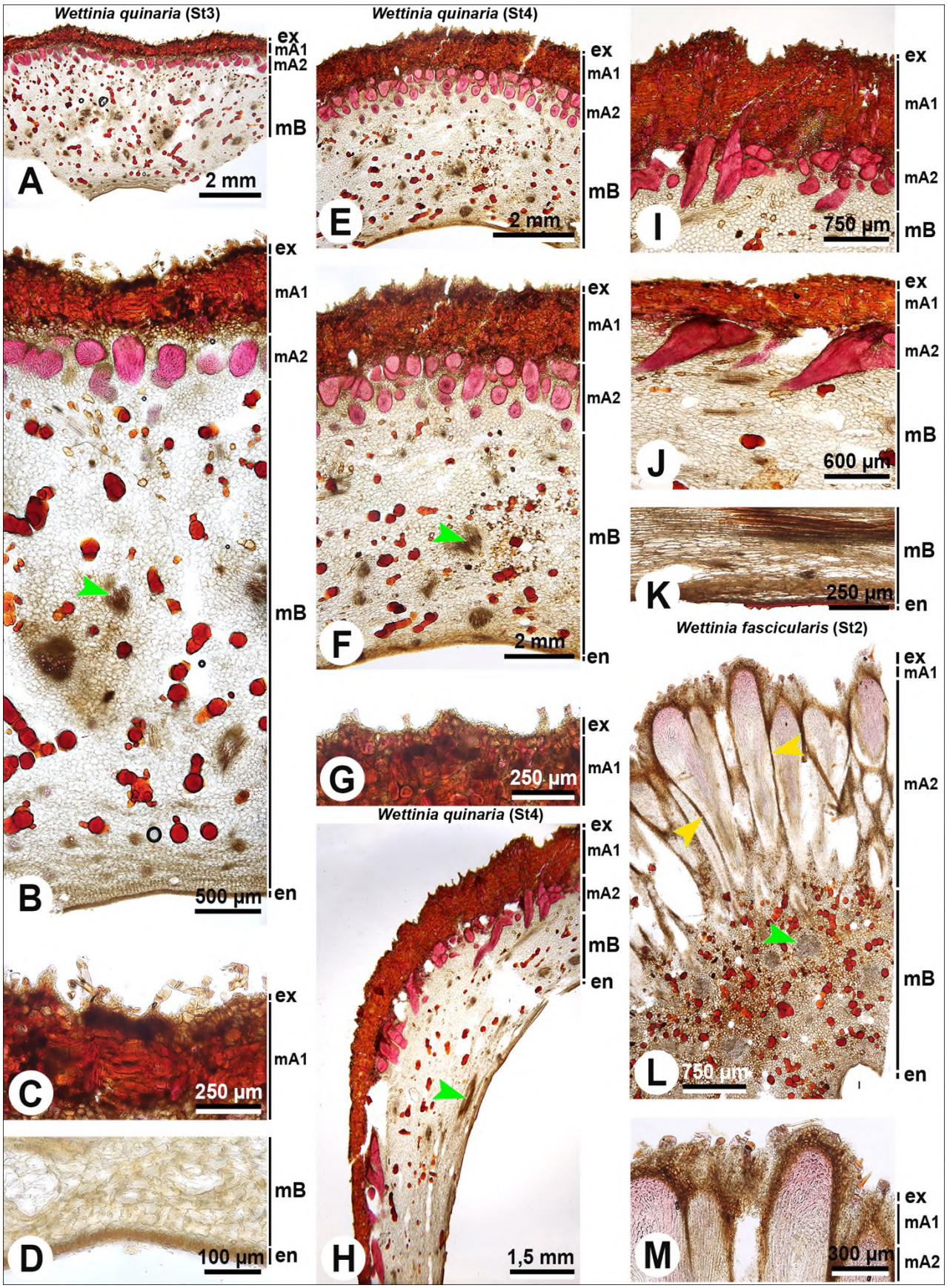


**Рисунок 8. Анатомия плодов *Wettinia quinaria* и *Wettinia fascicularis*.**

A–D, *Wettinia quinaria* (St3)**.** A, B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–K, *W. quinaria* (St4). E–G, поперечный срез перикарпия. E, F, общий

вид. G, экзокарпий, мезокарпий. H–K, продольный срез перикарпия. H, общий вид. I, экзокарпий и мезокарпий (дистальная часть плода). J, экзокарпий и мезокарпий (средняя часть плода). K, мезокарпий и эндокарпий. L–M, *Wettinia fascicularis* (St2). L, поперечный срез перикарпия, желтые стрелки указывают на паренхимные “вставки”. M, экзокарпий и мезокарпий.

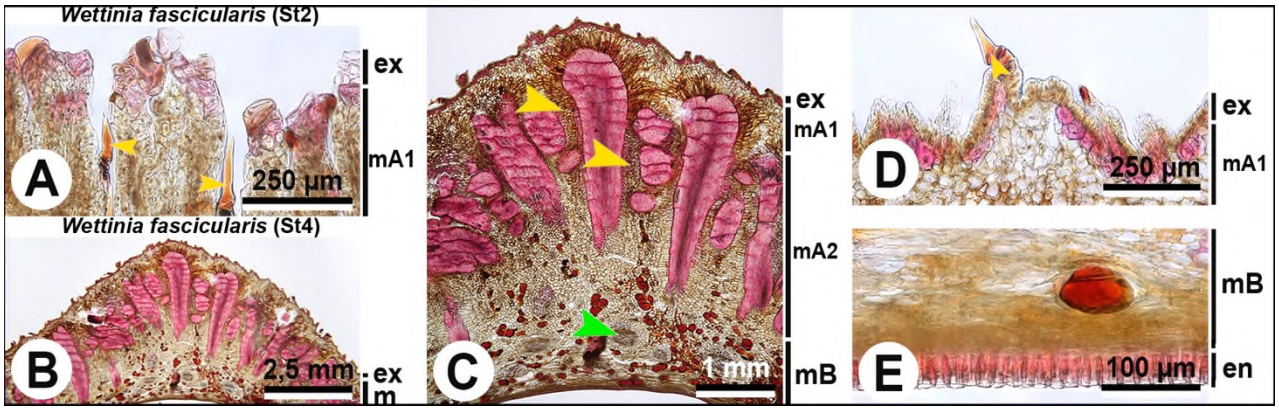


**Рисунок 9. Анатомия плодов *Wettinia fascicularis*.**

A, поперечный срез экзокарпия *Wettinia fascicularis* (St2), желтые стрелки указывают на трихомы. B–E, *W. fascicularis* (St4). B, C, поперечный срез перикарпия, желтые стрелки указывают на паренхимные “вставки”. D, экзокарпий и мезокарпий, желтая стрелка указывает на трихомы. E, мезокарпий и эндокарпий.

## 3.2.ТРИБА CHAMAEDOREEAE[2]

### Морфология

Зрелые плоды представителей трибы Chamaedoreeae имеют шаровидную (*Hyophorbe vaughanii*, *Hyophorbe amaricaulis*, *Chamaedorea seifrizii*; Рис. 10E, I, 11L), продолговатую (*Hyophorbe indica*; Рис. 10H), эллипсоидальную (*Hyophorbe lagenicaulis*, *Hyophorbe verschaffeltii*, *Synechanthus fibrosus*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Chamaedorea angustisecta*; Рис. A–B, D, 11C, 12A) и сплюснуто-шаровидную (*Gaussia gomez-pompae*, *Gaussia maya*; Рис. 11G–H) форму. В процессе развития плоды представителей Chamaedoreeae увеличиваются в размерах, так плоды *H. lagenicaulis* к созреванию увеличиваются до 35 мм в длину и до 20 мм в диаметре (St1–4; Рис. 10A–B), плоды *H. verschaffeltii* в процессе развития увеличиваются до 20 мм в длину и 15 мм в диаметре (St2–4; Рис. 10C–D), плоды *H. indica* увеличиваются до 30 мм в длину и 25 мм в диаметре (St2–4; Рис. 10F–H), плоды *S. warscewiczianus* увеличиваются до 30 мм в длину и 15 мм в диаметре (St2 (Рис. 11B) –St4), плоды *G. gomez-pompae* увеличиваются до 15 в длину и 20 мм в диаметре (St1–4; Рис. 11D–H), плоды *C. seifrizii* увеличиваются до 15 мм в диаметре (St1–4; Рис. 11I–L), а у *C. angustisecta* плоды увеличиваются до 20 мм в длину и 10 мм в диаметре (St3–4; Рис. 11M, 12A). Плоды некоторых представителей были исследованы только на незрелых стадиях развития, так размер плодов *Wendlandiella polyclada* на 1 стадии развития (St1) составляет 5 мм в длину и 3 мм в диаметре (Рис. 11A), у *Chamaedorea microspadix* – 7 мм в длину и 5 мм в диаметре (St2; Рис. 12C), у *Chamaedorea alternans* – 15 мм в длину и 10 мм в диаметре (St3; Рис. 12B), а у *Chamaedorea pinnatifrons* – 12 мм в длину и 8 мм в диаметре (St2; Рис. 12D). Размер зрелых плодов *H. vaughanii* составляет 50 мм в длину и 40 мм в диаметре (St4; Рис. 10E), *H. amaricaulis* – 50 мм в длину и 40 мм в диаметре (St4; Рис. 10I), *S. fibrosus* – 20 мм в длину и 15 мм в диаметре (St4; Рис. 11C), а у *G. maya* – 15 мм в длину и 20 мм в диаметре (St4; Рис. 11H). Для зрелых плодов исследованных представителей Chamaedoreeae характерна гладкая (*H. verschaffeltii*, *S. warscewiczianus*, *G. gomez-pompae*, *G. maya*, *C. seifrizii*; Рис. 10D, 11G–H, L), шершавая (*S. fibrosus*; Рис. 11C), бугорчатая (*H. lagenicaulis*, *H. indica*, *H. amaricaulis*; Рис. 10A–B, H, I) и складчатая (*H. vaughanii*, *C. angustisecta*; Рис. 10E, 11A) поверхность.

[2] Данные о строении плодов представителей *Hyophorbe* нами опубликованы (Timchenko et al., 2024).

## *Hyophorbe lagenicaulis* (L. H. Bailey) H. E. Moore

**Молодой плод (Стадия 1, St1)**

Перикарпий состоит из 50–60 слоев клеток и дифференцирован на 3 гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 13A–B).

**Экзокарпий** представлен одним слоем эпидермальных незначительно радиально удлиненных тонкостенных клеток (Рис. 13C).

**Мезокарпий** состоит из 48–58 слоев клеток и дифференцирован на три топографические зоны: периферическая (mA), внутренняя (mB1) и внутренняя субдермальная зона (mB2; Рис. 13B). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 20–25 слоев небольших и средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 13B–C), среди которых отмечены крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 13C, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB1) представлена 30–35 слоями средних паренхимных в разной степени тангентально уплощенных клеток (Рис. 13B, D), среди которых отмечены крупные тангентально удлиненные флобафен-содержащие клетки (Рис. 13B) и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 13B, зеленая стрелка). Внутренняя субдермальная зона (mB2) представлена 1–3 слоями радиально удлиненных тонкостенных клеток (Рис. 13B, D).

**Эндокарпий** состоит из одного слоя эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками (Рис. 13C).

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий состоит из 75–80 слоев клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 13E–F).

**Экзокарпий** представлен одним слоем эпидермальных радиально удлиненных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. G).

**Мезокарпий** состоит из 73–78 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA), внутреннюю (mB1) и внутреннюю субдермальную (mB2) зоны (Рис. 13F). Периферическая зона мезокарпия состоит из 30–35 слоев небольших и средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 13F–G), среди которых отмечены крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 13F, синяя стрелка), и большие округлые группы (от 10 до нескольких десятков клеток) небольших округлых клеток с темным содержимым (предположительно, друзы оксалата кальция; Рис. 13F–G, желтые стрелки). Внутренняя зона мезокарпия (mB1) состоит из 40–45 слоев средних тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 13F, H), среди которых расположены отдельные или собранные в тангентально ориентированные группы (по 2–4 клетки) крупные тангентально удлиненные клетки, содержащие флобафены (Рис. 13F), отдельные

крупные тангентально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 13F, синяя стрелка), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 13F, зеленая стрелка). Внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) представлена 1–3 слоями радиально удлиненных клеток (Рис. 13H).

**Эндокарпий** состоит из одного слоя сильно радиально удлиненных эпидермальных тонкостенных клеток (Рис. 13H).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 75–80 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 13I–J, 14A).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками (Рис. 13K).

**Мезокарпий** состоит из 73–78 слоев клеток и дифференцирован на 3 топографические зоны: периферическую (mA), внутреннюю (mB1) и внутреннюю субдермальную зону (mB2; Рис. 13I–J, 14B). Периферическая зона мезокарпия представлена 30–35 слоями клеток (Рис. 13I–K, 14B), в том числе: 7–10 слоев небольших изодиаметрических паренхимных флобафен-содержащих клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 13J–K), к которым изнутри примыкают 20–25 слоев более крупных изодиаметрических паренхимных клеток с прозрачным содержимым (Рис. 13J), среди которых отмечены клетки, содержащие рафиды и плохо отличающиеся от крупных паренхимных клеток (Рис. 13J, 14B, синие стрелки). Внутренняя зона мезокарпия (mB1) состоит из 40–45 слоев небольших паренхимных тангентально уплощенных клеток, степень уплощения которых увеличивается вблизи эндокарпия (Рис. 13J, 14B). Среди паренхимных клеток во внутренней зоне мезокарпия также отмечены крупные тангентально удлиненные флобафен-содержащие клетки (Рис. 13J, 14B) и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 13J, 14B, зеленые стрелки). Внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) состоит из 1–3 прерывистых слоев сильно радиально удлиненных клеток, часть из которых имеют лигнифицированные стенки (Рис. 13J, L, 14C).

**Эндокарпий** представлен одним слоем палисадных склереид, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 3,5:1 (Рис. 13L, 14C).

### *Hyophorbe verschaffeltii* (W. Bull ex J. Dix) H. Wendl.

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 30–35 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 14D–E).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя эпидермальных квадратных тонкостенных клеток (Рис. 14F).

**Мезокарпий** представлен 28–33 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 14E). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–15 слоев крупных изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 14E–F), среди которых отмечены более крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 14E, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена 15–20 слоями средних паренхимных тангентально удлиненных клеток (Рис. 14E, G), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 14E, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** состоит из одного слоя эпидермальных изодиаметрических тонкостенных клеток (Рис. 14G).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 30–35 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 14H–I).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя тонкостенных эпидермальных клеток, содержащих флобафены (Рис. 14J).

**Мезокарпий** представлен 28–33 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 14I). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев паренхимных клеток различных форм и размеров (Рис. 14I–J), среди которых отмечены очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 14I, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 10–15 слоев небольших тангентально удлиненных клеток (Рис. 14I, K), среди которых отмечены небольшие тангентально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 14K, синяя стрелка), и продольные проводящие пучки без механической обкладки (Рис. 14I, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем палисадных склереид с соотношением их длины к диаметру как 2:1 (Рис. 14K).

### *Hyophorbe vaughanii* L. H. Bailey

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 130–140 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 15A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками и флобафенами в полостях (Рис. 15C).

**Мезокарпий** состоит из 128–138 слоев клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 15A–B). Периферическая зона мезокарпия представлена 45–50 слоями паренхимных клеток среднего размера, при этом клетки в нескольких периферических субдермальных слоях (3–5 слоев клеток), а также многочисленные отдельные клетки в нижележащих слоях, содержат флобафены в полостях (Рис. 15B–C). Кроме того, в этой зоне мезокарпия отмечены большие радиально ориентированные группы клеток среднего размера с темным содержимым (предположительно, друзы оксалата кальция; Рис. 15B, желтая стрелка). Внутренняя зона мезокарпия состоит из 85–90 слоев тангентально удлиненных небольших паренхимных клеток (Рис. 15B, D), среди которых отмечены продольные проводящие пучки с механической обкладкой (Рис. 15B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем сильно радиально удлиненных эпидермальных клеток (Рис. 15D).

## *Hyophorbe indica* Gaertn.

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 70–80 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 15E–F).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками (Рис. 15G).

**Мезокарпий** представлен 68–78 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 15F). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 20–25 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 15F). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 50–55 слоев средних паренхимных, в разной степени тангентально удлиненных, клеток (Рис. 15F, H), среди которых отмечены крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 15F, синяя стрелка), и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 15F, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем радиально удлиненных эпидермальных тонкостенных клеток (Рис. 15H).

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 70–80 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 15I–J).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя слабо радиально удлиненных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 15K).

**Мезокарпий** представлен 68–78 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 15I–J). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 20–25 слоев изодиаметрических и радиально удлиненных небольших и средних паренхимных клеток (Рис. 15J), среди которых отмечены отдельные небольшие склереиды в 1–2 периферических слоях, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 15K), и крупные слабо радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 15J, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 50–60 слоями небольших паренхимных сильно тангентально уплощенных клеток (Рис. 15J), среди которых отмечены более крупные тангентально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 15 J, синяя стрелка), и продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 15J, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем сильно радиально удлиненных эпидермальных тонкостенных клеток (Рис. 15L).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 70–80 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 16A).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 16B).

**Мезокарпий** представлен 68–78 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 16A). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 20–25 слоев паренхимных клеток различных форм и размеров (Рис. 16A), среди которых отмечены отдельные небольшие изодиаметрические склереиды в 1–2 периферических слоях мезокарпия, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 16A, красная стрелка), средние радиально удлиненные склереиды в периферических слоях мезокарпия, расположенных на небольшом расстоянии (3–5 слоев паренхимных клеток) от экзокарпия (Рис. 16A, красная стрелка), и крупные округлые и радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 16A, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 50–60 слоев тангентально уплощенных небольших паренхимных клеток (Рис. 16A), среди которых отмечены продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 16A, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем палисадных склереид, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 6:1 (Рис. 16C).

### *Hyophorbe amaricaulis* Mart.

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 85–95 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 16D–E).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 16F).

**Мезокарпий** представлен 83–93 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 16D–E). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 35–40 слоев клеток (Рис. 16E), среди которых отмечены пояс брахисклереид (4–7 слоев клеток), расположенный непосредственно под экзокарпием (Рис. 16E–F) и примыкающие к нему изнутри 30–35 слоев небольших паренхимных изодиаметрических клеток (Рис. 16E). Внутренняя зона мезокарпия состоит из 50–55 слоев средних паренхимных изодиаметрических и тангентально удлиненных клеток (Рис. 16E), среди которых отмечены продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 16E, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем квадратных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 16G).

## *Wendlandiella gracilis* Dammer

**Молодой плод (Стадия 1, St1)**

Перикарпий представлен 35–45 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 17A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 17C).

**Мезокарпий** представлен 33–43 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 17B). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев средних и небольших изодиаметрических и радиально удлиненных клеток (Рис. 17B–C), среди которых отмечены крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 17B, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 20–25 слоев изодиаметрических и тангентально удлиненных средних паренхимных клеток (Рис. 17B, D), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 17B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем квадратных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 17D).

## *Synechanthus warscewiczianus* H. Wendl.

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 30–40 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 17E–F).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя округлых эпидермальных тонкостенных клеток, содержащих флобафены (Рис. 17G).

**Мезокарпий** представлен 28–38 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 17F). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–15 слоев клеток (Рис. 17F), в том числе: 2–3 слоя изодиаметрических небольших паренхимных клеток, содержащих флобафены, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 17F–G), изнутри к ним примыкают 3–5 слоев паренхимных крупных радиально удлиненных клеток (Рис. 17F–G), среди которых отмечены крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 17F, синяя стрелка), а во внутренней части периферической зоны расположены 5–7 слоев изодиаметрических паренхимных клеток среднего размера (Рис. 17F). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из 20–25 слоев средних паренхимных тангентально удлиненных и изодиаметрических клеток (Рис. 17F, H), среди которых отмечены крупные округлые “пустые” клетки (Рис. 17F, H) и продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 17F, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 17H).

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 40–50 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 17I–J).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя округлых тонкостенных эпидермальных клеток, содержащих флобафены (Рис. 17K).

**Мезокарпий** представлен 38–48 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 17J). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев клеток (Рис. 17J), в том числе: 2–5 слоев изодиаметрических небольших паренхимных клеток, содержащих флобафены, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 17J–K), изнутри к ним примыкают 8–10 слоев крупных радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 17J), среди которых отмечены крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 17J, синяя стрелка), а во внутренней части периферической зоны мезокарпия расположены 5–7 слоев изодиаметрических паренхимных клеток среднего размера (Рис. 17J). Внутренняя зона

мезокарпия (mB) состоит из 25–30 слоев паренхимных клеток различных форм и размеров (Рис. 17J), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 17J, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток, содержащих флобафены (Рис. 17L).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 40–50 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 18A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя изодиаметрических паренхимных тонкостенных выступающих клеток (Рис. 18C).

**Мезокарпий** представлен 38–48 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 18B). Периферическая зона мезокарпия состоит из 15–20 слоев клеток (Рис. 18B), среди которых выделяются 1–2 слоя небольших изодиаметрических клеток, содержащих флобафены и расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 18B–C), примыкающих к ним изнутри 10–15 слоев крупных радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 18B–C), а также 5–7 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток, расположенных во внутренней части периферической зоны мезокарпия (Рис. 18B). Внутренняя зона мезокарпия сложена 25–30 слоями средних паренхимных сильно тангентально удлиненных клеток (Рис. 18B, D), среди которых отмечены продольные проводящие пучки с маломощными механическими обкладками (Рис. 18B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем сильно тангентально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток, содержащих флобафены (Рис. 18D).

### *Synechanthus fibrosus* (H. Wendl.) H. Wendl.

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 30–40 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 18E–F).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками, в полостях которых содержатся флобафены (Рис. 18G).

**Мезокарпий** представлен 28–38 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 18E–F). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 10–15 слоев клеток (Рис. 18F), среди которых отмечены 2–3 слоя небольших изодиаметрических паренхимных клеток, содержащих флобафены и расположенных непосредственно под

экзокарпием (Рис. 18F–G), изнутри к ним примыкают 5–7 слоев средних радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 18F–G), среди которых расположены очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 18F–G, синие стрелки). Внутренняя часть периферической зоны мезокарпия представлена 3–5 слоями крупных изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 18F). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 20–25 слоями тангентально удлиненных средних паренхимных клеток (Рис. 18F, H), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 18F, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем квадратных склереид (Рис. 18H).

### *Gaussia gomez-pompae* (H. J. Quero) H. J. Quero

**Молодой плод (Стадия 1, St 1)**

Перикарпий представлен 35–45 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 18I–J).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя изодиаметрических эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками (Рис. 18K).

**Мезокарпий** представлен 33–43 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 18J). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев клеток (Рис. 18J), среди которых отмечены 4–6 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 18J–K), изнутри к ним примыкают 4–6 слоев крупных радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 18J–K), среди которых отмечены очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 18J, синяя стрелка). Во внутренней части периферической зоны мезокарпия расположены 5–8 слоев изодиаметрических паренхимных клеток среднего размера (Рис. 18J). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 20–25 слоями небольших изодиаметрических и слабо тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 18J, L), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 18J, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем квадратных эпидермальных клеток с равномерно слабо утолщенными стенками (Рис. 18L).

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 45–55 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 18M, 19A).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя слабо радиально удлиненных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 19B). В экзокарпии отмечены структуры, похожие на чечевички, сложенные клетками с темным содержимым (Рис. 19B, желтая стрелка).

**Мезокарпий** представлен 43–53 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 18M, 19A). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев клеток (Рис. 19A), в том числе: 3–5 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 19A–B), к которым изнутри примыкают 10–12 средних радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 19A), среди которых отмечены крупные и очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 19A, синяя стрелка), а также 2–3 слоя средних изодиаметрических паренхимных клеток, расположенных во внутренней части периферической зоны мезокарпия

(Рис. 19A). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 30–35 слоями небольших слабо тангентально удлиненных клеток (Рис. 19A, C), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 19A, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем слабо радиально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 19C).

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 45–60 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 19D–E).

**Экзокарпий** сложен одним слоем радиально удлиненных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 19F).

**Мезокарпий** представлен 43–58 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 19E). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 20–30 слоев клеток (Рис. 19E). Непосредственно под экзокарпием расположены 3–5 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 19E–F), к которым изнутри примыкают 12–15 слоев радиально удлиненных паренхимных клеток среднего размера (Рис. 19E), среди которых отмечены крупные и очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 19E, синяя стрелка). Во внутренней части периферической зоны мезокарпия (mA) расположены 5–10 слоев изодиаметрических паренхимных клеток среднего размера (Рис. 19E). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 25–30 слоями небольших слабо тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 19E), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 19E, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем радиально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 19G).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 45–60 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 19H–I).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 19J).

**Мезокарпий** представлен 43–58 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 19I). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 25–35 слоев клеток (Рис. 19I), в том числе: 5–7 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 19I–J), к которым изнутри примыкают 12–15 слоев крупных сильно радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 19I–

J), среди которых отмечены очень крупные сильно радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 19I, синяя стрелка). Кроме того, 5–10 слоев средних и крупных изодиаметрических паренхимных клеток отмечены во внутренней части периферической зоны мезокарпия (mA) (Рис. 19I). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 20–25 слоями сильно тангентально уплощенных небольших паренхимных клеток (Рис. 19I, K), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 19I, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем изодиаметрических тонкостенных клеток, содержащих флобафены (Рис. 19K).

### *Gaussia maya* (O. F. Cook) H. J. Quero & Read

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 45–55 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 20A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток, содержащих флобафены (Рис. 20C).

**Мезокарпий** представлен 43–53 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 20B). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 25–35 слоев клеток (Рис. 20B), среди которых отмечены 3–5 слоев небольших изодиаметрических паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 20B–C), к которым изнутри примыкают 20–25 слоев средних радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 20B), среди которых расположены крупные и очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 20B, синяя стрелка), а также 3–5 слоев средних изодиаметрических клеток во внутренней части периферической зоны (Рис. 20B). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 20–25 слоями изодиаметрических и слабо тангентально удлиненных средних паренхимных клеток (Рис. 20B, D), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 20B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток, содержащих флобафены (Рис. 20D).

### *Chamaedorea seifrizii* Burret

**Молодой плод (Стадия 1, St1)**

Перикарпий представлен 30–35 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 20E–F).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками (Рис. 20G).

**Мезокарпий** представлен 28–33 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 20F). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 13–15 слоев клеток (Рис. 20F), среди которых выделяются 1–2 слоя слабо радиально удлиненных небольших паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 20G), и примыкающие к ним изнутри 11–13 слоев изодиаметрических небольших и средних паренхимных клеток (Рис. 20F–G), среди которых отмечены крупные округлые и радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 20F, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 17–20 слоями средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 20F, H), среди которых отмечены продольные проводящие пучки, вокруг которых начинают образовываться механические обкладки (Рис. 20F, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем квадратных эпидермальных клеток с тонкими стенками (Рис. 20H).

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 25–35 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 20I–J).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками, в полостях которых содержатся флобафены (Рис. 20K).

**Мезокарпий** представлен 25–33 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 20J). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 12–15 слоев клеток (Рис. 20J), в том числе: 5–7 слоев небольших изодиаметрических и слабо тангентально удлиненных паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 20J–K), и примыкающие к ним изнутри 7–10 слоев крупных радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 20J), среди которых отмечены многочисленные очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 20J, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 15–20 слоями изодиаметрических паренхимных клеток, которые становятся тангентально удлиненными по мере приближения к эндокарпию (Рис. 20J). Среди паренхимных клеток во внутренней зоне мезокарпия (mB) отмечены редкие крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 20J, синяя стрелка), и продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 20J, зеленая стрелка). Помимо этого, непосредственно вблизи эндокарпия расположены 1–2 внутренних субдермальных слоя небольших изодиаметрических паренхимных клеток с равномерно слабо утолщенными стенками (Рис. 20L).

**Эндокарпий** представлен одним слоем палисадных склереид, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 2:1 (Рис. 20L).

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 25–35 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 21A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками, которые в полостях содержат флобафены (Рис. 21C).

**Мезокарпий** представлен 23–33 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 21B). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев клеток (Рис. 21B), среди которых отмечены 2–3 слоя небольших слабо тангентально удлиненных паренхимных клеток, содержащих флобафены, которые расположены непосредственно под экзокарпием (Рис. 21B–C). Изнутри к этим клеткам примыкают 5–7 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 21B–C), а во внутренней части периферической зоны мезокарпия (mA) расположены крупные радиально удлиненные паренхимные клетки (Рис. 21B), среди которых отмечены очень крупные радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 21B, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 10–15 слоями средних тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 21B), среди которых расположены продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 21B, зеленая стрелка), а также отдельные небольшие изодиаметрические паренхимные клетки со слабо лигнифицированными стенками (Рис. 21D, красная стрелка), небольшие изодиаметрические паренхимные клетки с равномерно слабо утолщенными стенками (Рис. 21D, желтая стрелка) и редкие небольшие изодиаметрические клетки, содержащие флобафены (Рис. 21B), расположенные во внутреннем субдермальном слое мезокарпия.

**Эндокарпий** представлен одним слоем палисадных склереид, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 2:1 (Рис. 21D).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 30–35 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 21E–F).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя радиально удлиненных эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками, в полостях которых содержатся флобафены (Рис. 21G).

**Мезокарпий** представлен 27–33 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA), внутреннюю (mB1) и внутреннюю субдермальную (mB2) зоны (Рис. 21F). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 20–25 слоев клеток (Рис. 21F), в том числе: 2–3 слоя небольших

тангентально удлиненных паренхимных клеток, содержащих флобафены и расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 21F–G), изнутри к ним примыкают 10–12 слоев средних изодиаметрических и слабо тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 21F–G), а во внутренней части периферической зоны мезокарпия расположены 8–10 слоев средних и крупных изодиаметрических и слабо радиально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 21F), среди которых отмечены многочисленные очень крупные округлые и слабо радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 21F, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB1) сложена 10–12 слоями средних тангентально уплощенных паренхимных клеток (Рис. 21F), среди которых отмечены продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 21E, зеленая стрелка) и отдельные или формирующие тангентально ориентированные группы (2–3 клетки) флобафен-содержащие клетки среднего размера, расположенные в самой внутренней части внутренней зоны мезокарпия (Рис. 21F). Внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) состоит из одного прерывистого слоя лигнифицированных паренхимных клеток (Рис. 21H, красная стрелка), среди которых расположены паренхимные клетки с флобафенами в полостях (Рис. 21H).

**Эндокарпий** представлен одним слоем палисадных склереид, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 2:1 (Рис. 21H).

### *Chamaedorea angustisecta* Burret

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 30–40 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 21I–J).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя изодиаметрических эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 21K).

**Мезокарпий** представлен 28–38 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA), внутреннюю (mB1) и внутреннюю субдермальную (mB2) зоны (Рис. 21I–J). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев клеток (Рис. 21J), среди которых отмечены 4–7 слоев тангентально удлиненных средних паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 21J–K), к которым изнутри примыкают 10–15 слоев средних паренхимных клеток различных форм (Рис. 21J), среди которых расположены многочисленные очень крупные округлые и радиально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 21J, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB1) сложена 5–10 слоями средних тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 21J, L), среди которых отмечены редкие крупные тангентально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 21J, синяя стрелка), и

продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 21J, зеленая стрелка). Внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) представлена непрерывным поясом (7–15 слоев) небольших изодиаметрических паренхимных клеток с лигнифицированными стенками (Рис. 21J, L), которые иногда примыкают изнутри к продольным проводящим пучкам с механической обкладкой во внутренней зоне мезокарпия (mB1; Рис. 21J, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** состоит из одного слоя палисадных склереид с соотношением длины к диаметру клеток как 2:1 (Рис. 21L).

**Зрелый плод (Стадия 4, St4)**

Перикарпий представлен 45–55 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 22A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками, в полостях которых содержатся флобафены (Рис. 22C).

**Мезокарпий** представлен 43–53 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 22A–B). Периферическая зона мезокарпия состоит из 25–30 слоев небольших и средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 22B–C), среди которых отмечены многочисленные отдельные и образующие группы (3–5 клеток) очень крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 22B, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) представлена непрерывным поясом паренхимных клеток с лигнифицированными стенками (20–25 слоев; Рис. 22B, D), среди которых отмечены продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 22B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** состоит из одного слоя палисадных склереид, для которых характерно соотношение длины к диаметру как 2:1 (Рис. 22D).

### *Chamaedorea alternans* H. Wendl.

**Незрелый плод (Стадия 3, St3)**

Перикарпий представлен 50–60 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 22E–F).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками (Рис. 22G). В экзокарпии отмечены структуры, похожие на чечевички, сложенные клетками с темным содержимым (Рис. 22F, желтая стрелка).

**Мезокарпий** представлен 48–58 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA), внутреннюю (mB1) и внутреннюю субдермальную (mB2) зоны (Рис. 22E–F). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 25–30 слоев клеток (Рис. 22F), в том числе: 4–

5 слоев небольших тангентально уплощенных паренхминых клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 22F–G), и 20–25 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 22F–G), среди которых отмечены крупные и очень крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 22F, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB1) сложена 20–25 слоями средних изодиаметрических и тангентально уплощенных паренхимных клеток (Рис. 22F, H), среди которых отмечены продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 22F, зеленая стрелка), некоторые из которых срастаются латеральными сторонами обкладок (Рис. 22F, красная стрелка). Внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) состоит из 5–7 слоев тангентально уплощенных паренхимных клеток со слабо лигнифиуированными стенками (Рис. 22F, H).

**Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально удлиненных склереид со слабо склерифицированными стенками (Рис. 22H).

### *Chamaedorea microspadix* Burret

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 45–55 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 22I–J).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя изодиаметрических тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 22K).

**Мезокарпий** представлен 43–53 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 22I–J). Периферическая зона мезокарпия (mA) состоит из 15–20 слоев клеток (Рис. 22J), в том числе: 5–7 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток, расположенных непосредственно под экзокарпием (Рис. 22J–K), и примыкающих к ним изнутри 10–15 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 22J), среди которых отмечены многочисленные крупные изодиаметрические клетки, содержащие рафиды (Рис. 22, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия (mB) сложена 30–35 слоями средних тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 22J, L), среди которых отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 22J, зеленая стрелка) и редкие крупные тангентально удлиненные клетки, содержащие рафиды (Рис. 22J, синяя стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем квадратных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 22L).

### *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst.

**Незрелый плод (Стадия 2, St2)**

Перикарпий представлен 40–50 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (Рис. 23A–B).

**Экзокарпий** состоит из одного слоя квадратных эпидермальных клеток с равномерно утолщенными стенками (Рис. 23C).

**Мезокарпий** представлен 38–48 слоями клеток и дифференцирован на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны (Рис. 23A–B). Периферическая зона мезокарпия состоит из 20–25 слоев средних изодиаметрических паренхимных клеток (Рис. 23B–C), среди которых отмечены многочисленные крупные округлые клетки, содержащие рафиды (Рис. 23B, синяя стрелка). Внутренняя зона мезокарпия сложена 20–25 слоями средних тангентально удлиненных паренхимных клеток (Рис. 23B, D), среди которых расположены продольные проводящие пучки без механических обкладок (Рис. 23B, зеленая стрелка).

**Эндокарпий** представлен одним слоем тангентально удлиненных тонкостенных эпидермальных клеток (Рис. 23D).

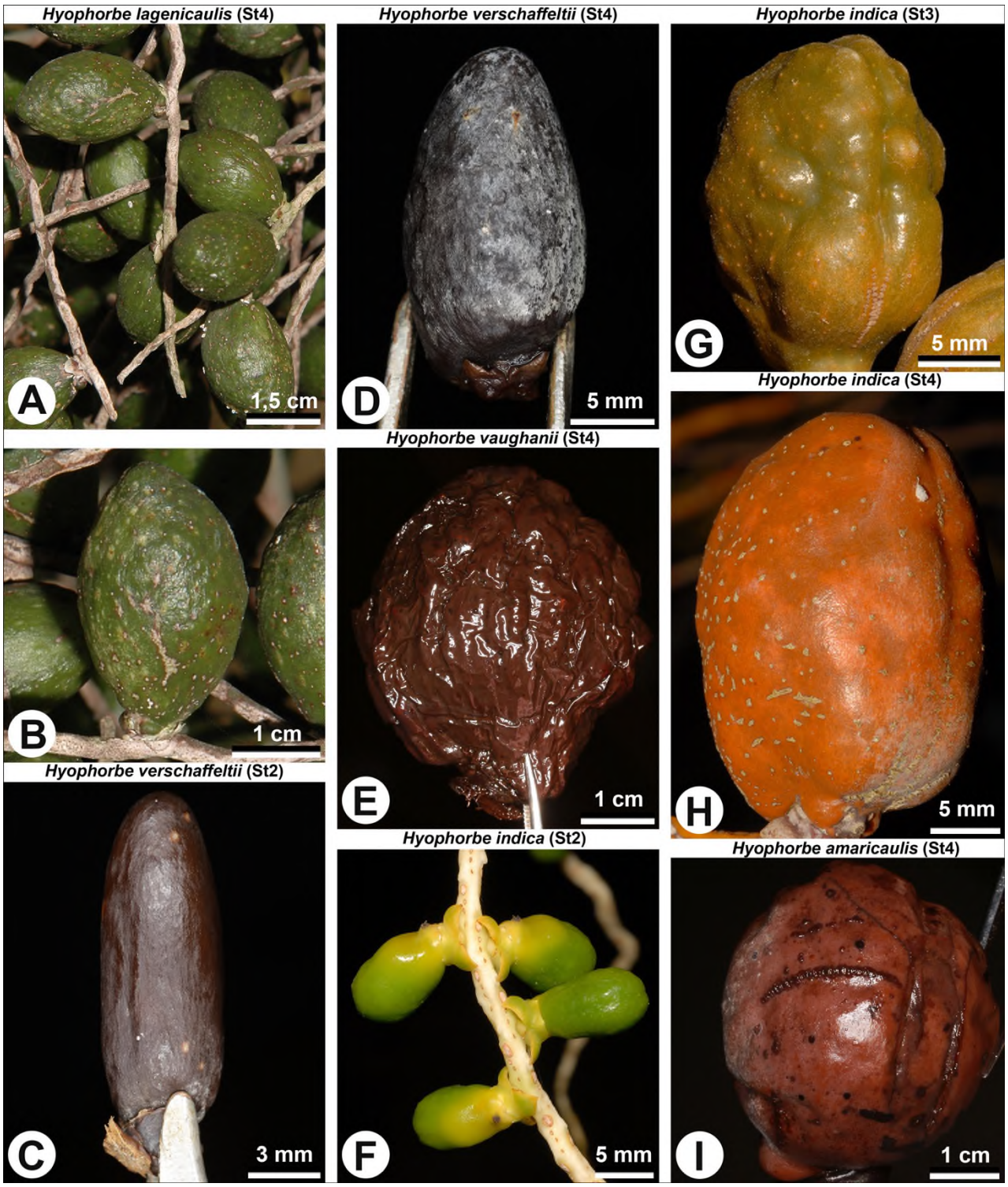


**Рисунок 10. Морфология плодов *Hyophorbe*.**

A–B, *H. lagenicaulis* (St4). C–D, *H. verschaffeltii*. C, незрелый плод (St2). D, зрелый плод (St4). E, *H. vaughanii* (St4). F–H, *H. indica*. F, G, незрелый плод (St2–3). H, зрелый плод (St4). I, *H. amaricaulis* (St4).

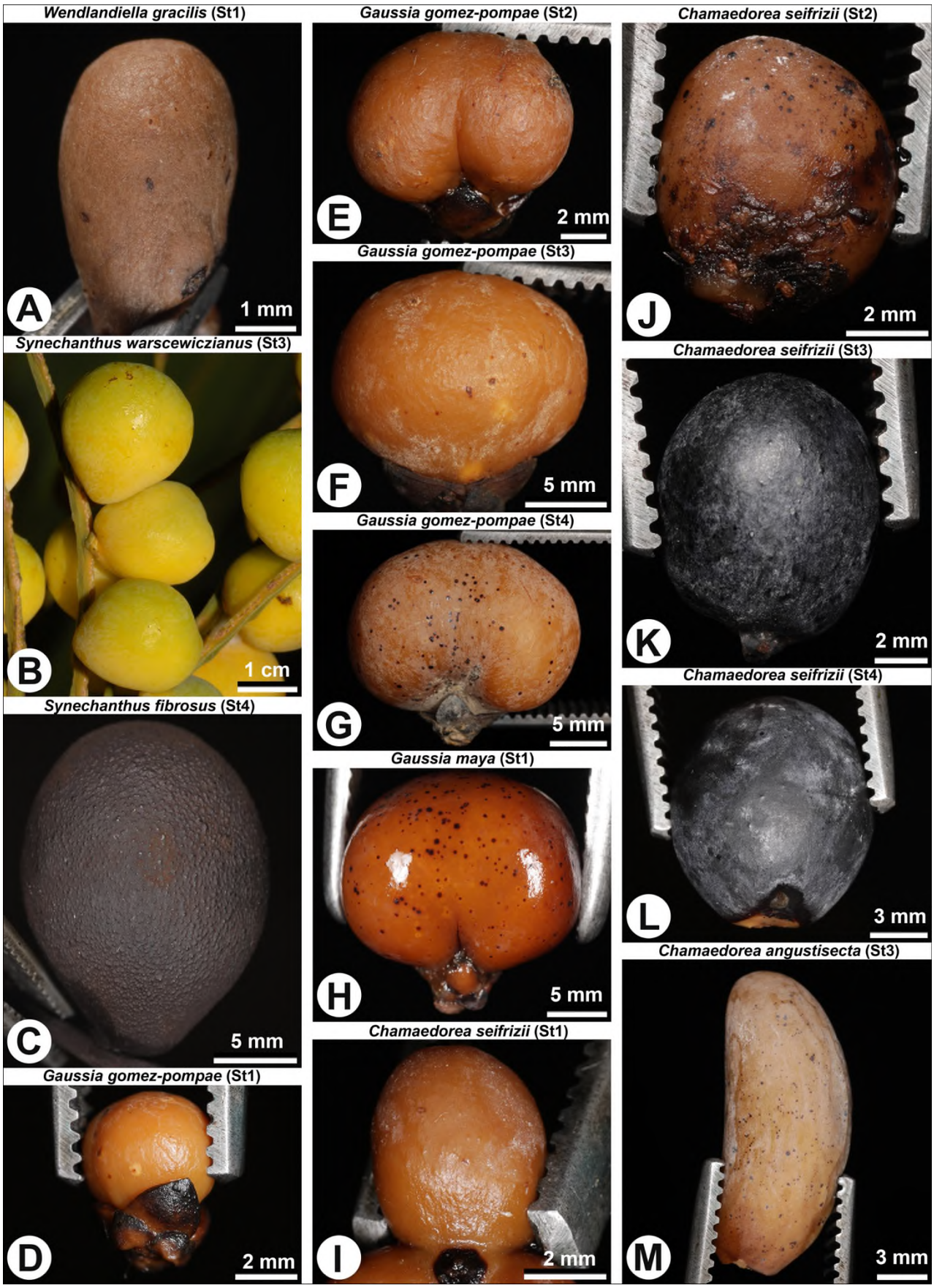
Wendlandiella gracilis (St1)
A
1 mm
Synechanthus warscewiczianus (St3)
B
1 cm
Synechanthus fibrosus (St4)
C
5 mm
Gaussia gomez-pompae (St1)
D
2 mm
Gaussia gomez-pompae (St2)
E
2 mm
Gaussia gomez-pompae (St3)
F
5 mm
Gaussia gomez-pompae (St4)
G
5 mm
Gaussia maya (St1)
H
5 mm
Chamaedorea seifrizii (St1)
I
2 mm
Chamaedorea seifrizii (St2)
J
2 mm
Chamaedorea seifrizii (St3)
K
2 mm
Chamaedorea seifrizii (St4)
L
3 mm
Chamaedorea angustisecta (St3)
M
3 mm

**Рисунок 11. Морфология плодов *Wendlandiella*, *Synechanthus*, *Gaussia* и *Chamaedorea*.**

A, *Wendlandiella gracilis* (St1). B, *Synechanthus warscewiczianus* (St3). C, *Synechanthus fibrosus* (St4). D–G, *Gaussia gomez-pompae*. D, молодой плод (St1). E, F, незрелый плод (St2–3). G, зрелый плод (St4). H, *Gaussia maya* (St4). I–L, *Chamaedorea seifrizii*. I, молодой плод (St1). J, K, незрелый плод (St2–3). L, зрелый плод (St4). M, *Chamaedorea angustisecta* (St3).

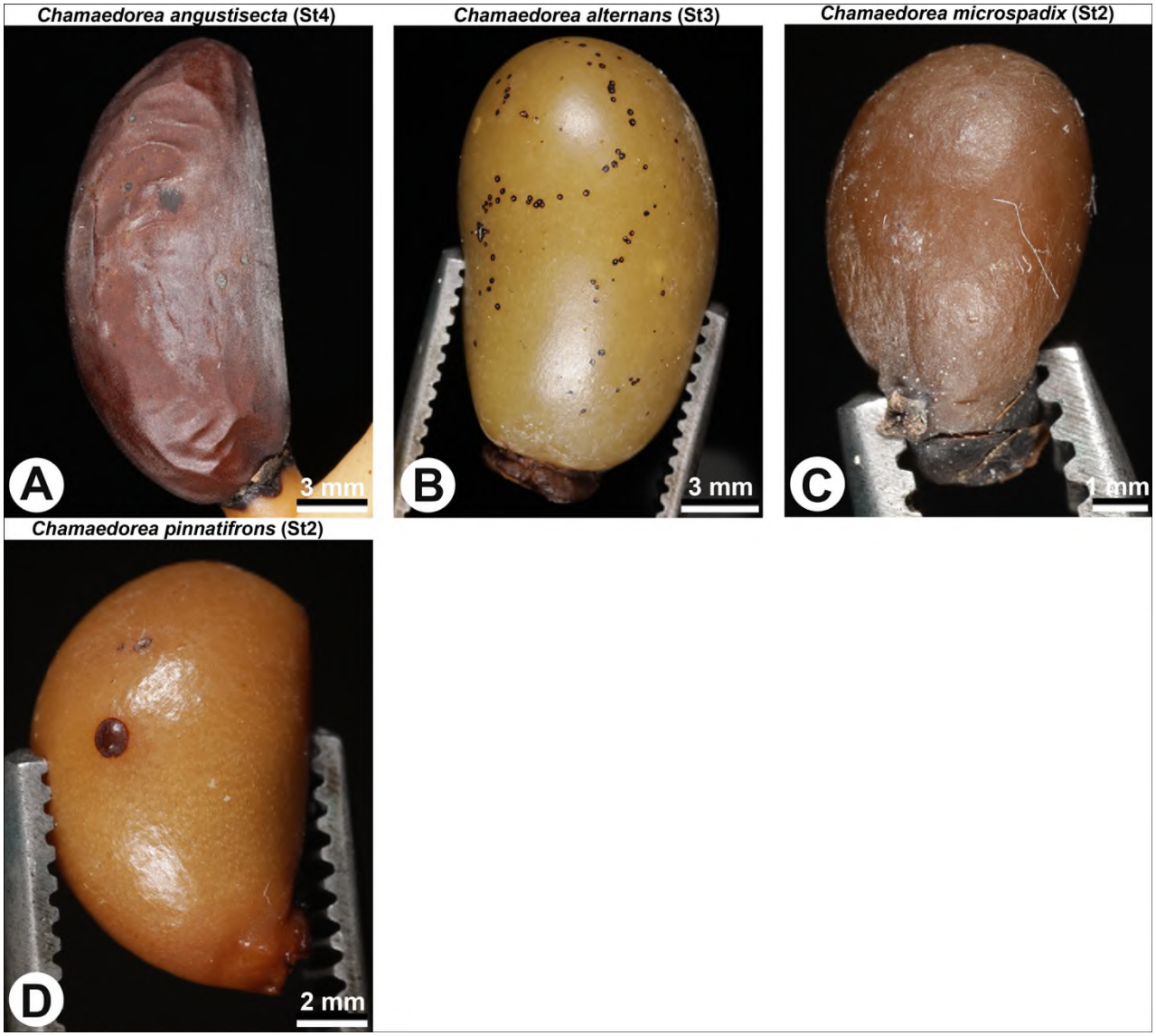


**Рисунок 12. Морфология плодов *Chamaedorea*.**

A, *C. angustisecta* (St4). B, *C. alternans* (St3). C, *C. microspadix* (St2). D, *C. pinnatifrons*.

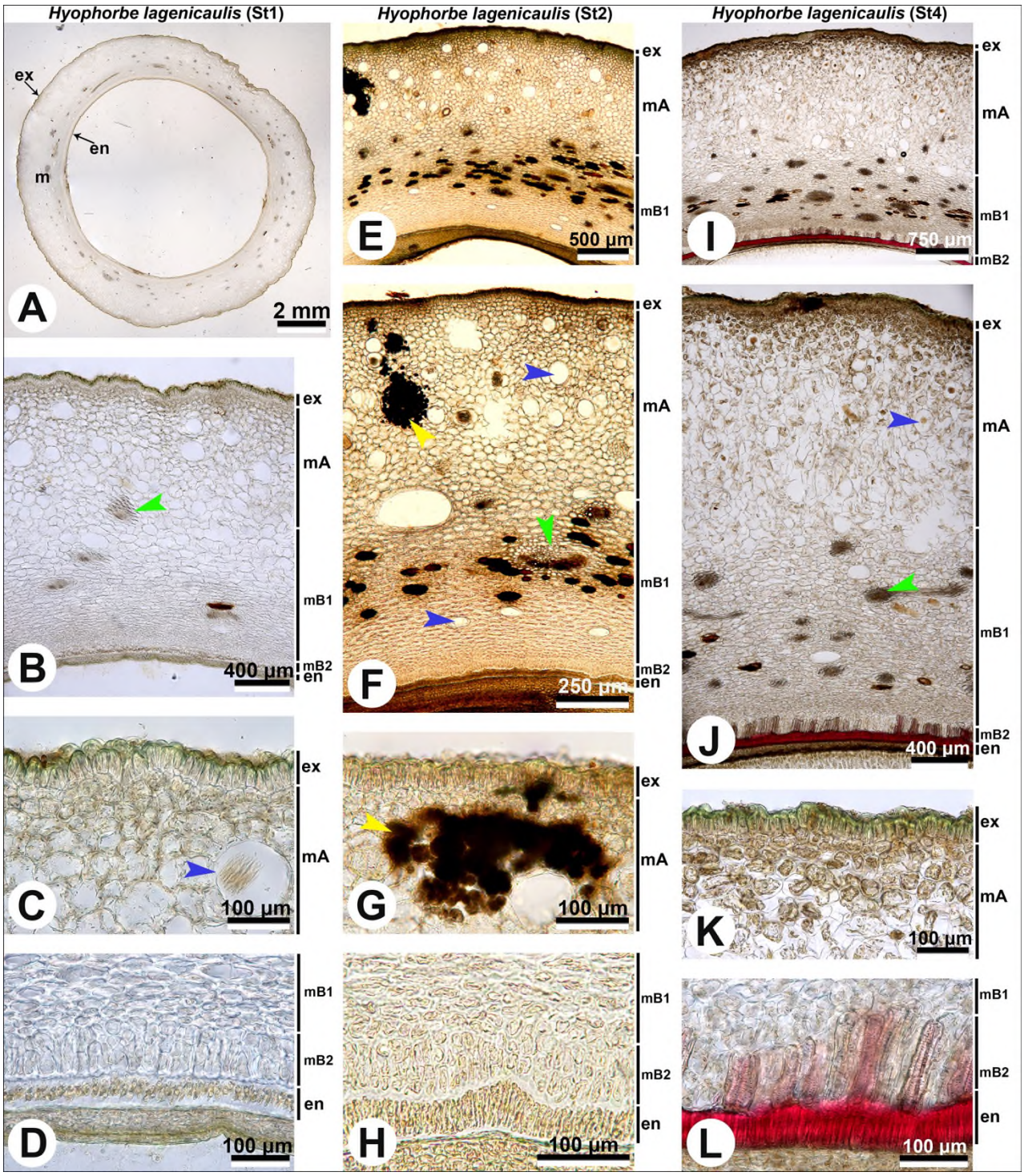


**Рисунок 13. Анатомия плодов *Hyophorbe lagenicaulis*.**

A–D, *H. lagenicaulis* (St1). A, общий вид поперечного среза плода. B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–H, *H. lagenicaulis* (St2). E, F, поперечный срез перикарпия, желтая стрелка указывает на группы округлых клеток с темным содержимым. G, экзокарпий, мезокарпий, желтая стрелка указывает на группы округлых клеток с темным содержимым. H, мезокарпий и эндокарпий. I–L, *H. lagenicaulis* (St4). I, J, поперечный срез перикарпия. K, экзокарпий и мезокарпий. L, мезокарпий и эндокарпий.

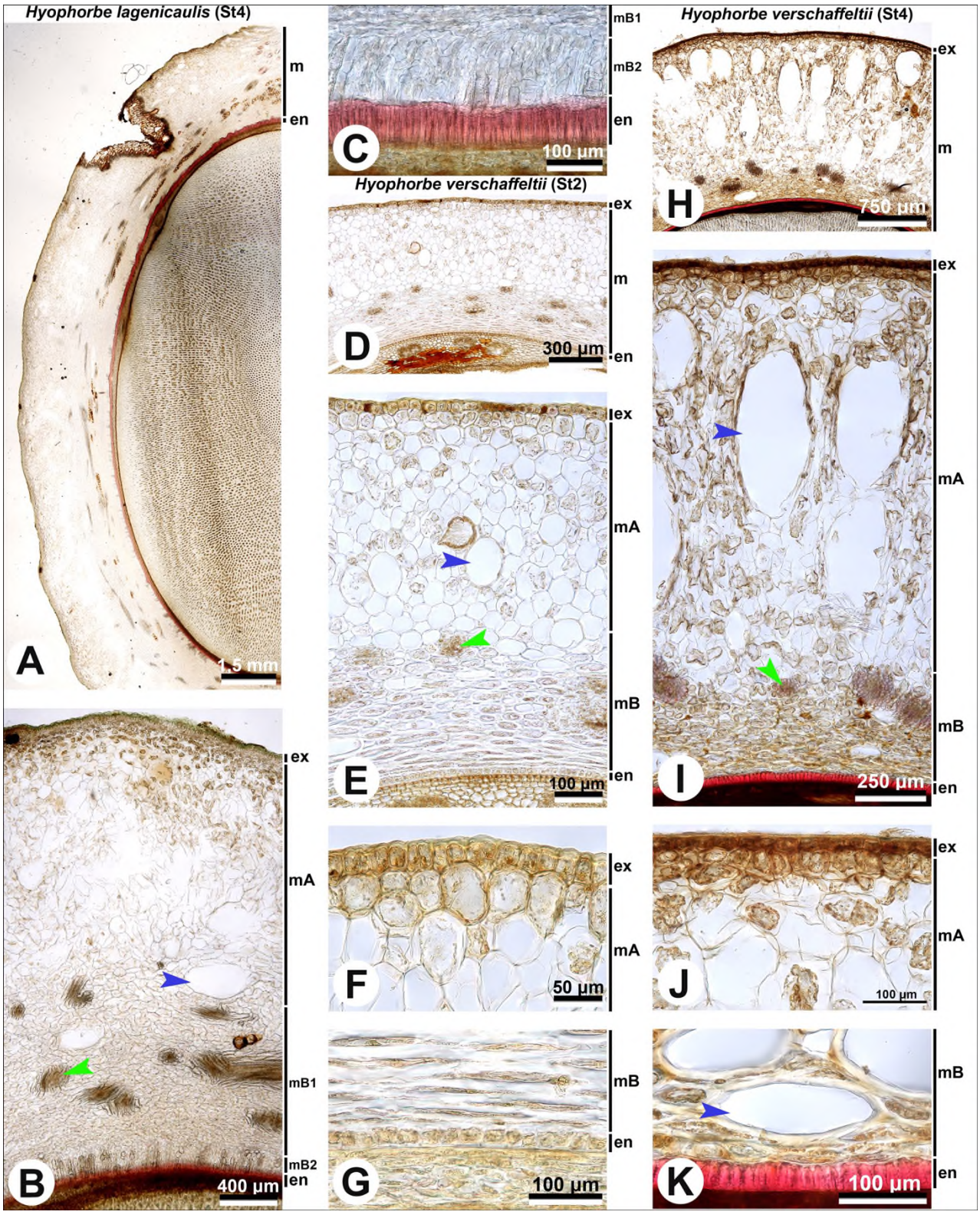


**Рисунок 14. Анатомия плодов *Hyophorbe*.**

A–C, *H. lagenicaulis* (St4). A, общий вид продольного среза плода. B, продольный срез перикарпия. C, мезокарпий и эндокарпий. D–G, *H. verschaffeltii* (St2). D, E, Поперечный срез перикарпия. F, экзокарпий и мезокарпий. G, мезокарпий и эндокарпий. H, I, поперечный срез перикарпия. J, экзокарпий и мезокарпий. K, мезокарпий и эндокарпий.

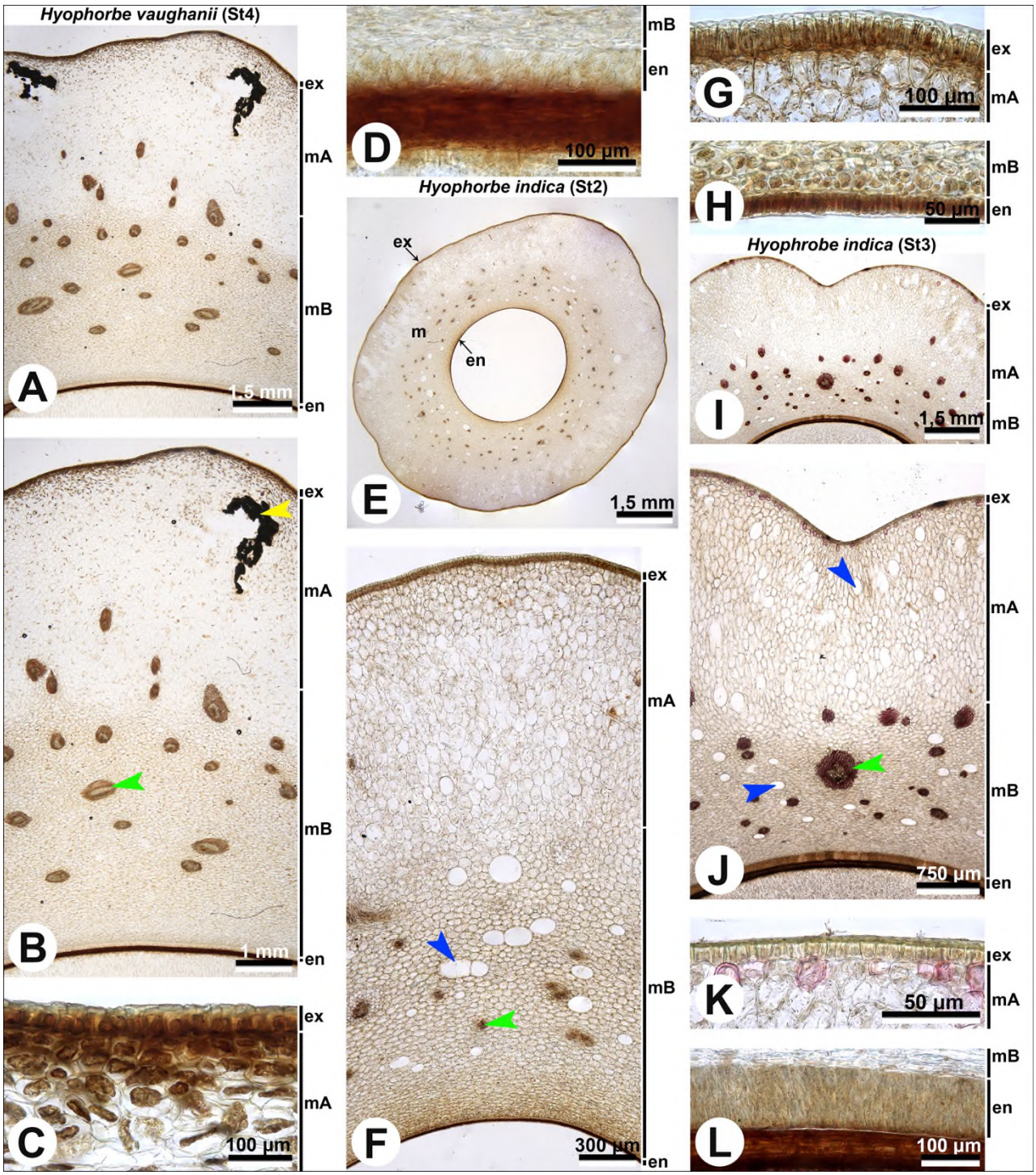


**Рисунок 15. Анатомия плодов *Hyophorbe*.**

A–D, *H. vaughanii* (St4). A, B, поперечный срез перикарпия, желтая стрелка указывает на группы округлых клеток с темным содержимым. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–H, *H. indica* (St2). E, общий вид поперечного среза плода. F, поперечный срез перикарпия. G, экзокарпий и мезокарпий. H, мезокарпий и эндокарпий. I–L, *H. indica* (St3). I, L, поперечный срез перикарпия. K, экзокарпий и мезокарпий. L, мезокарпий и эндокарпий.

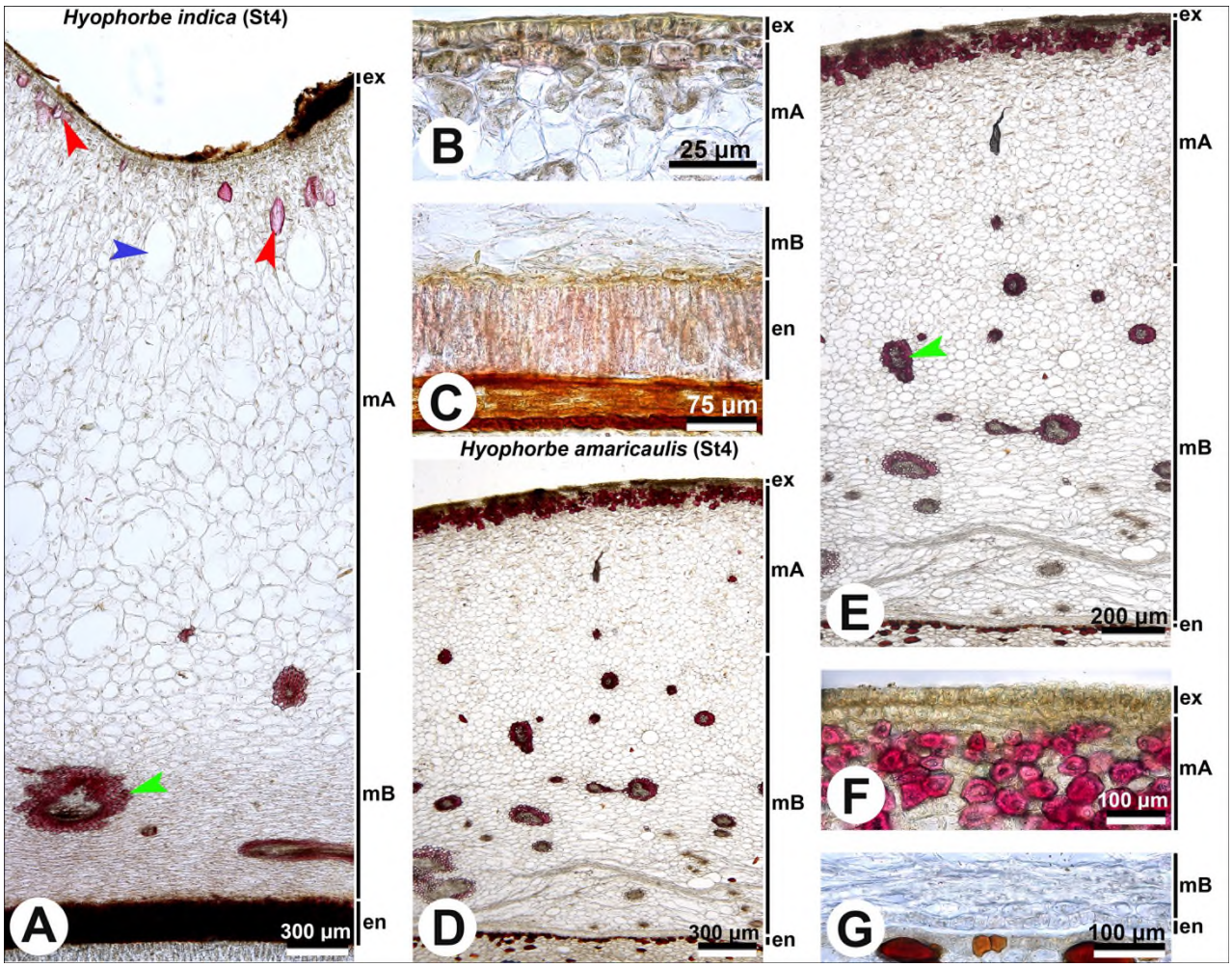


**Рисунок 16. Анатомия плодов *Hyophorbe*.**

A–C, *H. indica* (St4). A, поперечный срез перикарпия. B, экзокарпий и мезокарпий. C, мезокарпий и эндокарпий. D–G, *H. amaricaulis* (St4). D, E, поперечный срез перикарпия. F, экзокарпий и мезокарпий. G, мезокарпий и эндокарпий.

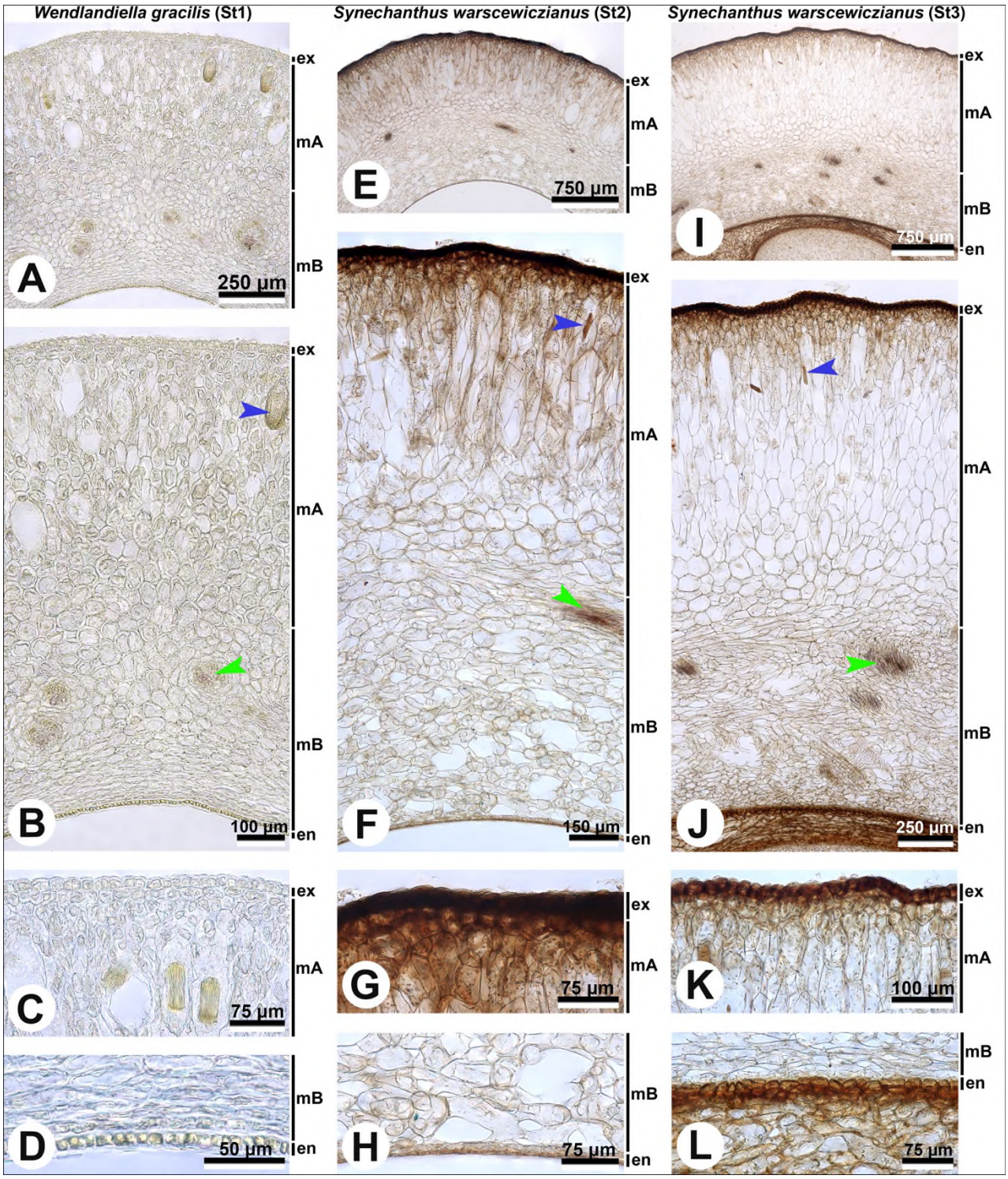


**Рисунок 17. Анатомия плодов *Wendlandiella* и *Synechanthus*.**

A–D, *Wendlandiella gracilis* (St1). A, B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–H, *Synechanthus warscewiczianus* (St2). E, F, поперечный срез перикарпия. G, экзокарпий и мезокарпий. H, мезокарпий и эндокарпий. I–L, *S. warscewiczianus* (St3). I, J, поперечный срез перикарпия. K, экзокарпий и мезокарпий. L, мезокарпий и эндокарпий.

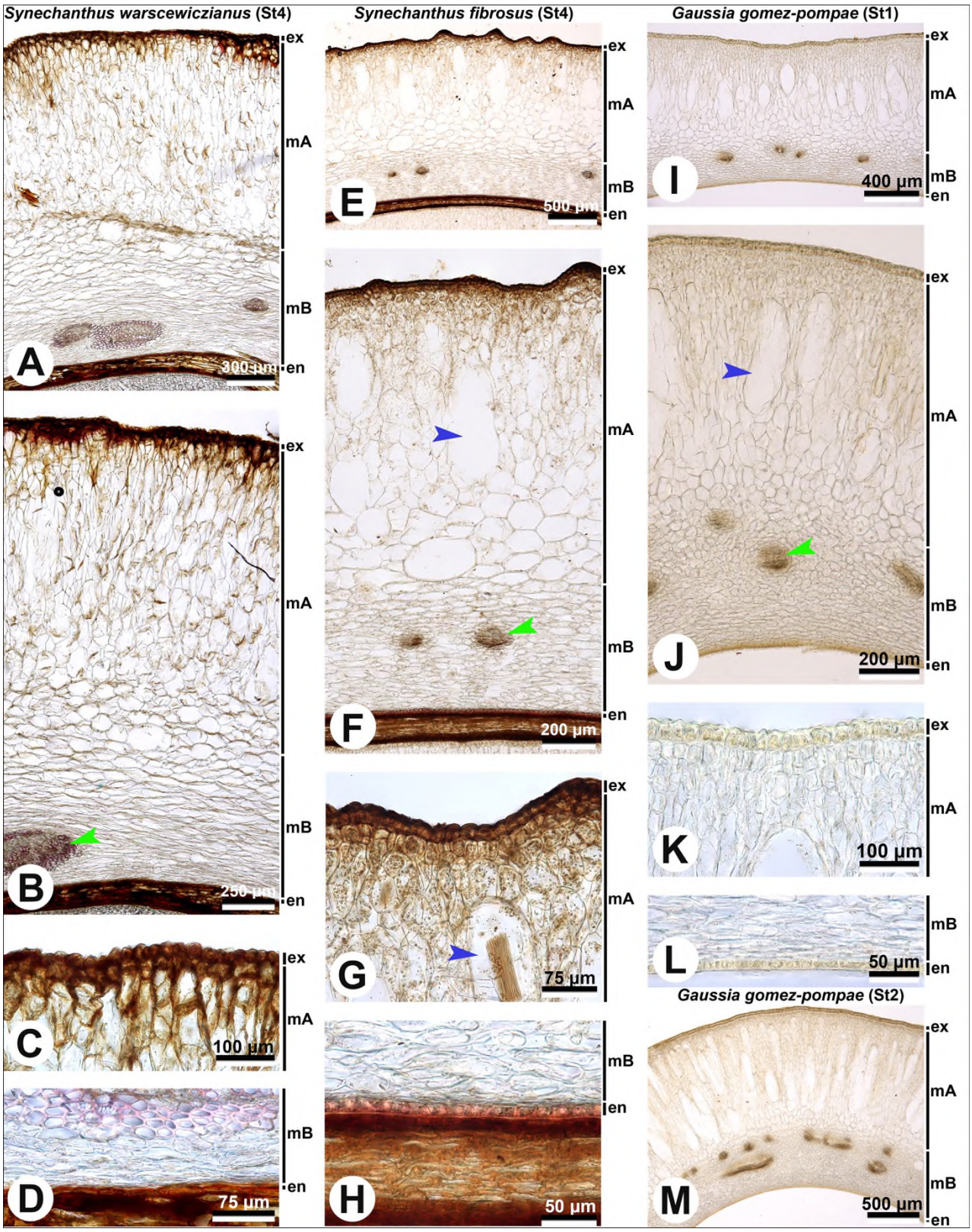


**Рисунок 18. Анатомия плодов *Synechanthus* и *Gaussia*.**

A–D, *Synechanthus warscewiczianus* (St4). A, B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–H, *S. fibrosus* (St4). E, F, поперечный срез перикарпия. G, экзокарпий и мезокарпий. H, мезокарпий и эндокарпий. I–L, *Gaussia gomez-pompae* (St1). I, J, поперечный срез перикарпия. K, экзокарпий и мезокарпий. L, мезокарпий и эндокарпий. M, поперечный срез перикарпия *G. gomez-pompae* (St2).

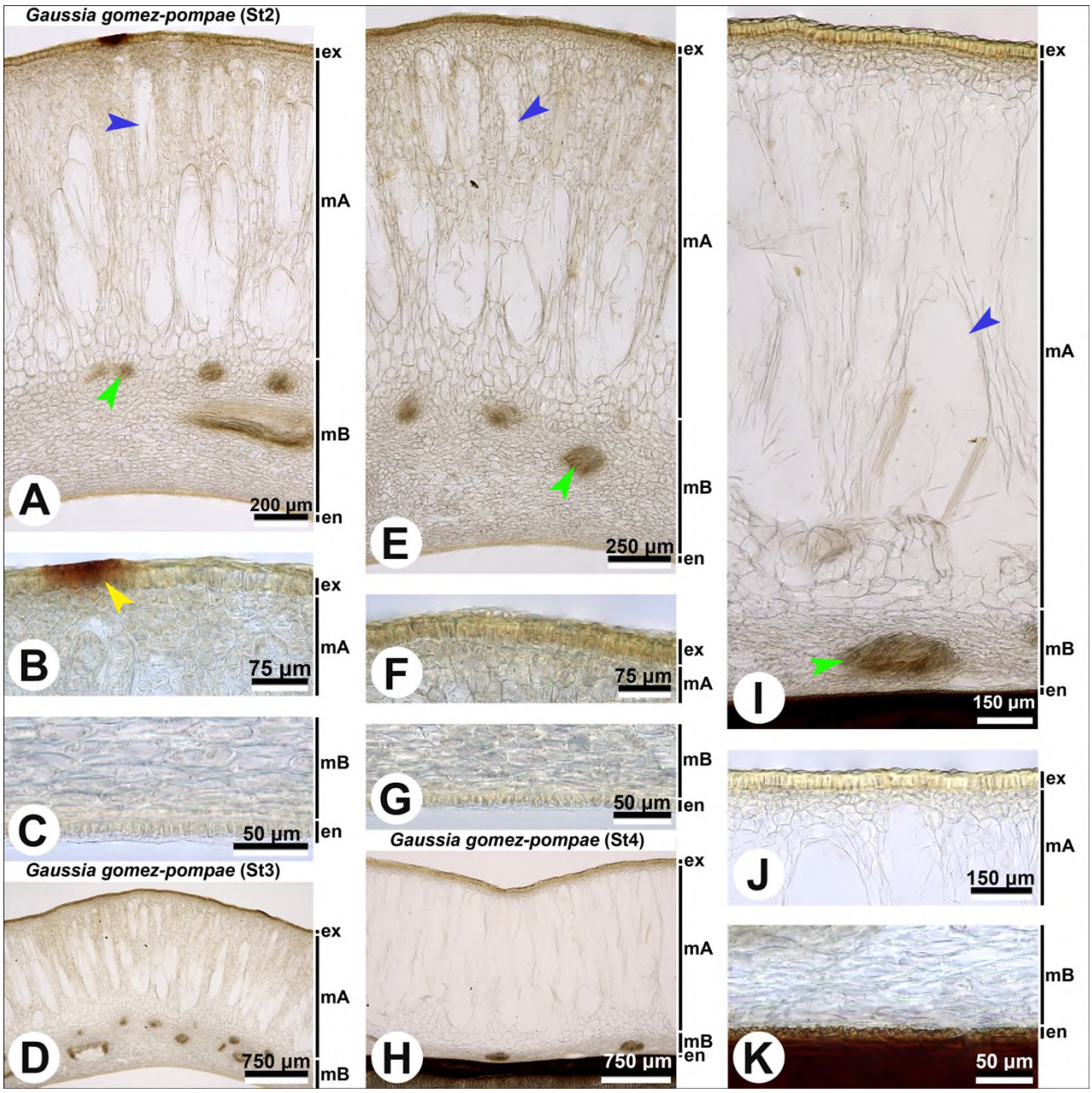


**Рисунок 19. Анатомия плодов *Gaussia gomez-pompae*.**

A–C, поперечный срез незрелого перикарпия (St2). A, общий вид. B, экзокарпий и мезокарпий, желтая стрелка указывает на структуры, похожие на чечевички. C, мезокарпий и эндокарпий. D–G, поперечный срез незрелого перикарпия (St3). D, E, общий вид. F, экзокарпий и мезокарпий. G, мезокарпий и эндокарпий. H–K, поперечный срез зрелого перикарпия (St4). H, I, общий вид. J, экзокарпий и мезокарпий. K, мезокарпий и эндокарпий.

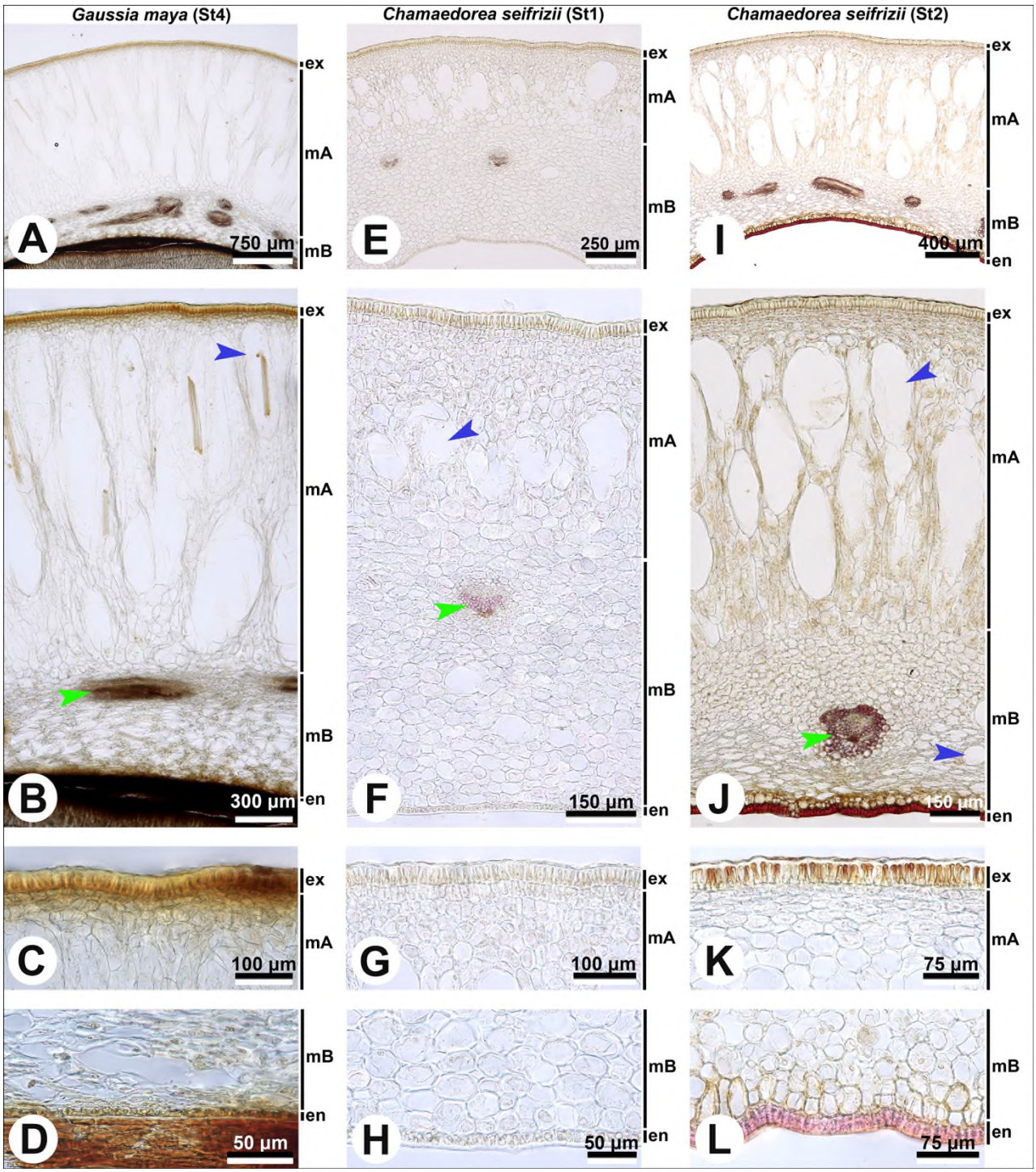


**Рисунок 20. Анатомия плодов *Gaussia* и *Chamaedorea*.**

A–D, *Gaussia maya* (St4). A, B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–H, *Chamaedorea seifrizii* (St1). E, F, поперечный срез перикарпия. G, экзокарпий и мезокарпий. H, мезокарпий и эндокарпий. I–L, *C. seifrizii* (St2). I, J, поперечный срез перикарпия. K, экзокарпий и мезокарпий. L, мезокарпий и эндокарпий.

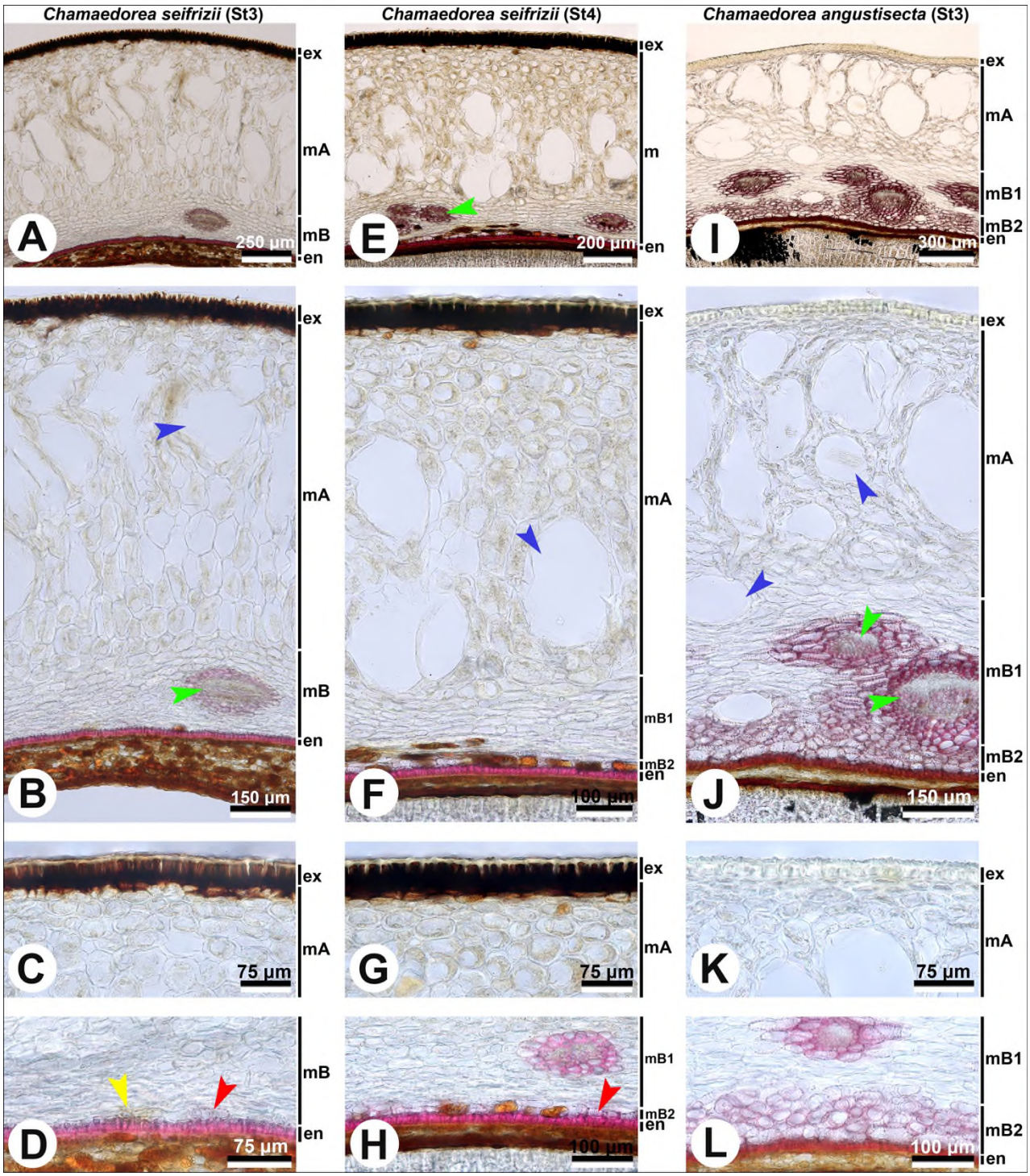


**Рисунок 21. Анатомия плодов *Chamaedorea*.**

A–D, *C. seifrizii* (St3). A, B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий, желтая стрелка указывает на паренхимные клетки с равномерно утолщенными стенками. E–H, *C. seifrizii* (St4). E, F, поперечный срез перикарпия. G, экзокарпий и мезокарпий. H, мезокарпий и эндокарпий. I–L, *C. angustisecta* (St3). I, J, поперечный срез мезокарпия. K, экзокарпий и мезокарпий. L, мезокарпий и эндокарпий.

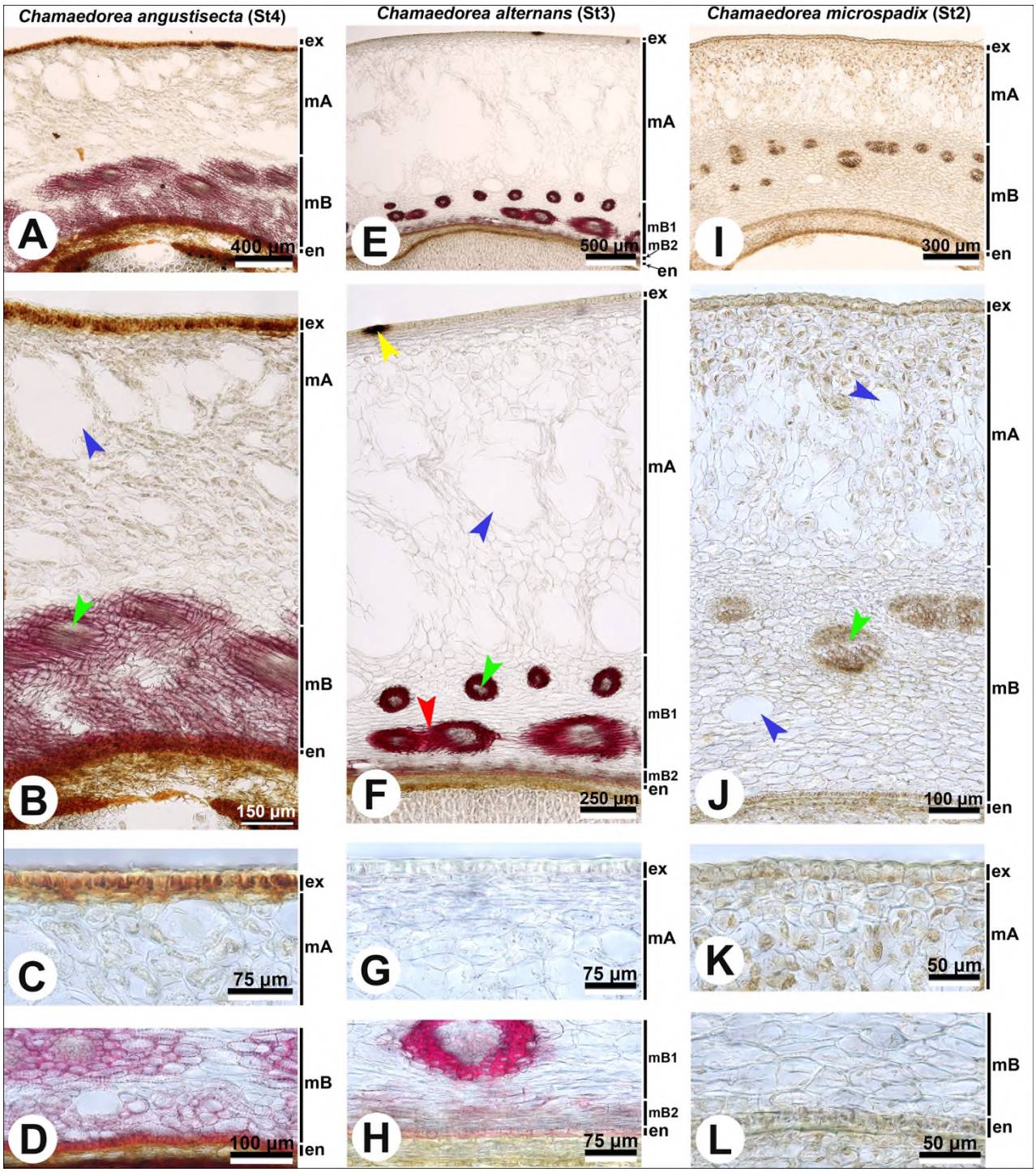


**Рисунок 22. Анатомия плодов *Chamaedorea*.**

A–D, *C. angustisecta* (St4). A, B, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий. E–H, *C. alternans* (St3). E, F, поперечный срез перикарпия, желтая стрелка указывает на структуры, похожие на чечевички. G, экзокарпий и мезокарпий. H, мезокарпий и эндокарпий. I–L, *C. microspadix* (St2). I, J, поперечный срез перикарпия. K, экзокарпий и мезокарпий. L, мезокарпий и эндокарпий.

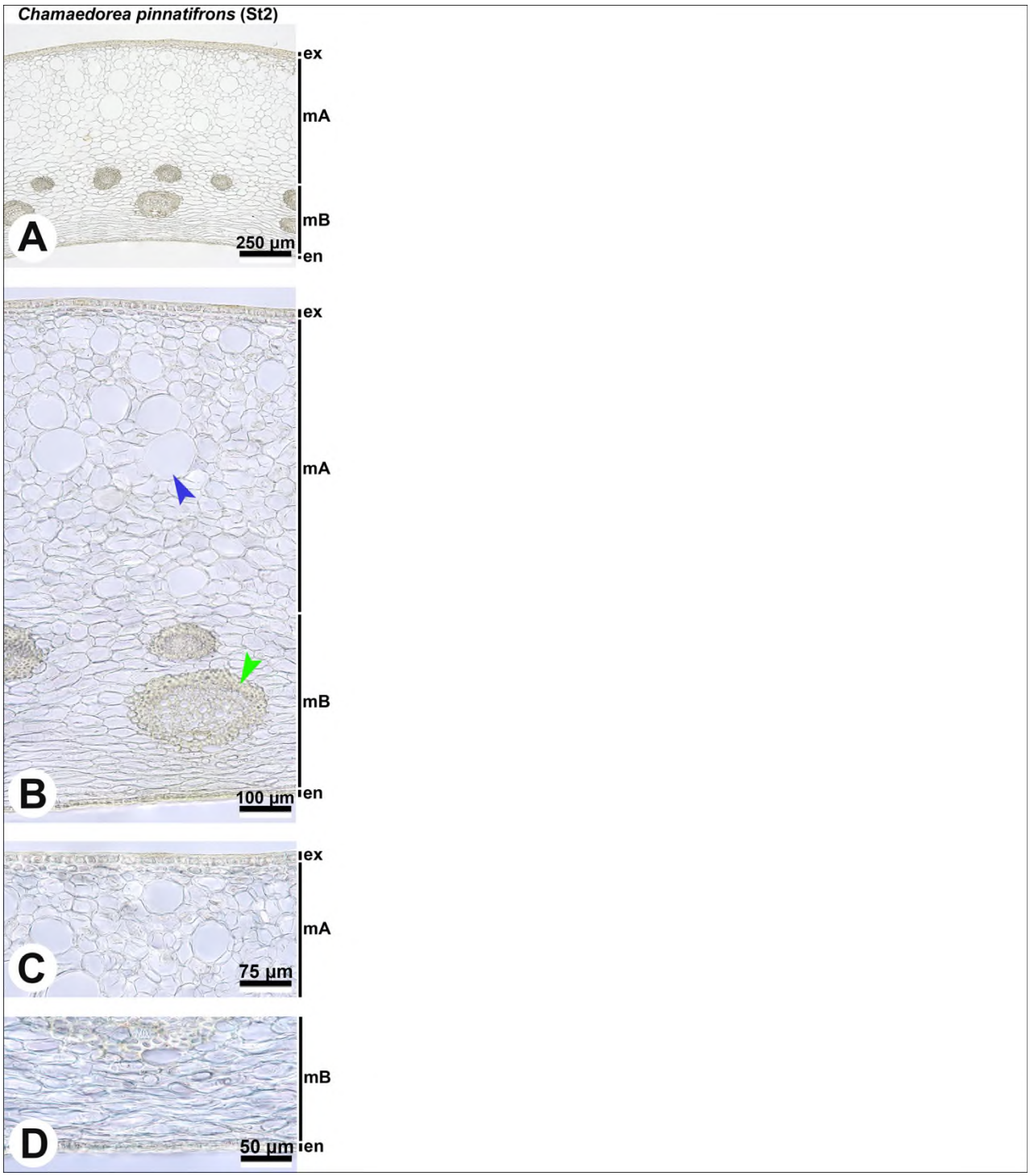


**Рисунок 23. Анатомия плодов *Chamaedorea pinnatifrons*.**

A, D, поперечный срез перикарпия. C, экзокарпий и мезокарпий. D, мезокарпий и эндокарпий.

# ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ

## 4.1.ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ГИСТОГЕНЕЗА ПЕРИКАРПИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE

### Особенности строения зрелого перикарпия представителей Iriarteeae

На основании проведенных карпологических исследований были установлены следующие характерные особенности строения зрелого перикарпия представителей Iriarteeae.

**Экзокарпий** всех исследованных представителей Iriarteeae непрерывный (в том числе и на выростах *Wettinia castanea*) и несклерифицированный (Рис. 3D, L, P, 5F, N, 6J, 7D, 8G, I–J, 9D), поверхность большинства видов гладкая (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartea deltoidea*, *Iriartella setigera*, *Socratea exorrhiza*; Рис. 3D, L, P, 5F, 6J), однако у *Socratea hecatonandra*, *Wettinia quinaria* и *Wettinia fascicularis* экзокарпий образует небольшие 3–4 клеточные трихомы (Рис. 5N, 8G, I–J, 9D). Из литературных данных известно, что поверхность перикарпия большинства представителей пальм не имеет выростов в виде трихом, но у некоторых видов *Attalea*, *Bactris*, *Astrocaryum*, *Rhapidophyllum hystrix* (Guerin, 1949; Данилова, Савченко, 1985) и *Acrocomia aculeata* (Reis et al., 2012) ранее были отмечены трихомы, образованные разрастанием экзокарпия или мезокарпия и экзокарпия.

На поверхности плодов *Wettinia castanea* были отмечены большие (до 5 мм) многоклеточные шиповидные выросты (Рис. 7, B–C), схожие по своему строению с пробковыми выростами (‘corky warts’) у представителей Phytelepheae (Barford, 1991) и Arecoideae (*Manicaria*, *Sommieria*; Guerin, 1949; Dransfield et al., 2008; Bobrov et al., 2021; Matsunaga, Smith, 2021). При этом эти шипы отличаются деталями развития: у *W. castanea* вся поверхность выростов покрыта экзокарпием вплоть до зрелой стадии развития (St4; Рис. 7D), а у представителей с ‘corky-warted’ плодами экзокарпий становится склерифицированным или суберинизированным на ранних стадиях развития (St1), что приводит к его растрескиванию, и на зрелой стадии развития (St4) экзокарпий этих видов сохраняется только на верхушках выростов или вовсе слущивается (Dransfield, 1970; Chapin et al., 2001; Bobrov et al., 2021).

У представителей Iriarteeae было выявлено **три типа дифференциации мезокарпия**. Для **первого типа** (I **тип –** *Dictyocaryum lamarckianum*, *Iriartella setigera*) характерна дифференциация мезокарпия на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) топографические зоны (Рис. 3D, 5F). Периферическая зона мезокарпия (mA) в этом случае представлена

паренхимой с периферическим поясом склереид, отделенным от экзокарпия 5–10 слоями флобафен-содержащих клеток (Рис. 3B–D, 5E–F), а внутренняя зона (mB) – паренхимой с отмеченными в ней отдельными флобафен-содержащими клетками, продольными проводящими пучками без механических обкладок (*D. lamarckianum*, *I. setigera*) и клетками, содержащими рафиды (*D. lamarckianum*; Рис. 3B, E, 5F, G). У ряда ранее исследованных высших Arecoideae (представителей Oncospermatinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig et al., 2001; *Verschaffeltia*), Iguanurinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig et al., 1999; например, *Cyphokentia*, *Clinosperma*) и Dypsidinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2008; *Marojejya*)) была описана схожая структура мезокарпия, которая также может быть отнесена к первому типу дифференциации мезокарпия, выявленному у представителей Iriarteeae.

**Второй тип (II тип)** дифференциации мезокарпия был выявлен в перикарпии *Socratea hecatonandra*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia castanea*, *Wettinia quinaria* и *Wettinia fascicularis*. Для этого типа дифференциации характерно присутствие в мезокарпии периферической (mA1), средней (mA2) и внутренней (mB) топографических зон (Рис. 5M, 6I, 7B–C, 8E–F, H–J, 9C). Периферическая зона мезокарпия (mA1) представлена частично лигнифицированными паренхимными клетками с редкими отдельными радиально ориентированными склеренхимными тяжами (*S. hecatonandra*; Рис. 5M–N), поясом флобафен-содержащих клеток (*S. exorrhiza*, *W. quinaria*; Рис. 6I–J, 8F–J) с небольшими клетками, содержащими рафиды (*S. exorrhiza*; Рис. 6J), или паренхимными клетками, среди которых отмечены отдельные склереиды (*W. fascicularis*; Рис. 9C–D). Средняя зона мезокарпия (mA2) сложена радиальными или косо ориентированными склеренхимными тяжами (*S. hecatonandra*, *S. exorrhiza*, *W. castanea*, *W. quinaria*, *W. fascicularis*; Рис. 5M, 6I, 7C, 8F, I–J, 9C) или сферическими массивами волокновидных склереид (*W. castanea*; Рис. 7C), которые разделены паренхимными клетками (*S. hecatonandra*, *S. exorrhiza*, *W. castanea*, *W. quinaria* и *W. fascicularis*; Рис. 5M, 6I, 7C, 8F, I–J, 9C). Внутренняя зона мезокарпия (mB) по своему строению очень схожа с внутренней зоной (mB) представителей с первым типом дифференциации мезокарпия и представлена паренхимой с расположенными в ней флобафен-содержащими клетками и продольными проводящими пучками без механических обкладок (Рис. 5M, O, 6I, K, 7B, E, 8F, H, K, 9C, E). Ранее схожая структура мезокарпия была описана для представителей высших Arecoideae (Archontophoenicinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, Hernandez, 2002; например, *Chambeyronia*, *Archontophoenix*), Iguanurinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig et al., 1999; например, *Alsmithia* (= *Heterospathe*), *Satakentia*), *Areca* alliance (sensu Moore, 1973; Essig, 1979; *Gronophyllum*), Oncospermatinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig et al., 2001; например, *Deckenia*, Acanthophoenix), Linospadicinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2002; например, *Linospadix monostachyus* (Mart.) H. Wendl., *Howea*, *Calyptrocalyx*) и *Ptychosperma* alliance (sensu Moore, 1973; Essig, 1977; например, *Carpentaria*, *Drymophloeus*)).

**Третий тип (III тип)** дифференциации мезокарпия среди представителей Iriarteeae был выявлен только у *Iriartea deltoidea* и для него характерна дифференциация периферической (mA) и внутренней (mB) зон мезокарпия (Рис. 3K, O). Периферическая зона мезокарпия (mA) *Iriartea deltoidea* сложена паренхимными клетками с расположенными между ними отдельными склереидами и группами флобафен-содержащих клеток (Рис. 3K–L, N–O). Отличительной особенностью этого типа дифференциации является строение внутренней зоны мезокарпия (mB), которая состоит из паренхимы, среди которой отмечены флобафен-содержащие клетки, продольные проводящие пучки без механических обкладок, крупные сферические массивы волокновидных склереид и крупные клетки, содержащие рафиды (Рис. 3K, M, O, 4A). Из литературных данных известно, что подобная структура мезокарпия характерна для ряда представителей высших Arecoideae (Oncospermatinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig et al., 2001; например, *Nephrosperma*), *Areca* alliance (sensu Essig, 1979; *Loxococcus*, *Nenga*), Iguanurinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 1999; например, *Iguanura* Blume), Linospadicinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2002; *Linospadix microcaryus* (Domin)), Dypsidinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2008; *Dypsis*) и представителей рода *Cyrtostachys* (Cyrtostachydinae sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, Litten, 2004)).

**Эндокарпий** исследованных представителей Iriarteeae сложен одним слоем палисадных склереид (*Iriartea deltoidea*, *Iriartella setigera*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*; Рис. 3M, 4A, 5G, 6K, 9E) или слабо дифференцированным локулярным эпидермисом, представленным несклерифицированными эпидермальными клетками с прозрачным содержимым (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea hecatonandra*, *Wettinia castanea*, *Wettinia quinaria*; Рис. 3E, 5O, 7E, 8F, K). Несклерифицированный эндокарпий был ранее описан для большинства изученных представителей трех ранее дивергировавших подсемейств пальм: Coryphoideae (за исключением представителей Caryotheae), Nypoideae и Calamoideae (Deckrock, Schlagdenhauffen, 1905; Guerin, 1949; Rao, 1959; Murray, 1973; Bobrov et al., 2012a, 2012b, 2021; Reis et al., 2017; Matsunaga, Smith, 2021). Кроме этого, несклерифицированный эндокарпий был ранее описан и для ряда представителей Arecoideae (Murray, 1973; Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Данилова, Савченко, 1985): Chamaedoreeae (*Chamaedorea*), *Areca* alliance (sensu Moore, 1973; Essig, 1979), Dypsidinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2008), Linospadicinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2002) и *Ptychosperma* alliance (sensu Moore, 1973; Essig, 1977). В то же время, склерифицированный эндокарпий, который дифференцируется у некоторых исследованных представителей Iriarteeae к зрелой стадии развития (St4; *Iriartea deltoidea*, *Iriartella setigera*, *S. exorrhiza*, *W. fascicularis*), был ранее описан для представителей Caryotheae (Coryphoideae; Rao, 1959, Murray, 1973), Ceroxyloideae (Guerin, 1949; Barford, 1991; Бобров и др., 2007; Matsunaga, Smith, 2021; Zdravchev et al., 2023) и Arecoideae: Chamaedoreeae (*Hyophorbe*; Murray, 1973;

Данилова, Савченко, 1985), Pelagodoxeae, Areceae и для ряда представителей ‘Unplaced Areceae’ (sensu Baker, Dransfield, 2016; Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Essig et al., 2001; Essig, Hernandez, 2002). Феномен дифференциации двух типов эндокарпия в одном роде был выявлен среди представителей Iriarteeae у видов *Socratea* и *Wettinia*: склерифицированный – у *S. exorrhiza* (Рис. 6K) и *W. fascicularis* (Рис. 9E) и несклерифицированный – у *S. hecatonandra* (Рис. 5O), *W. castanea* (Рис. 7E) и *W. quinaria* (Рис. 8AF, K)).

**Особенности строения зрелого перикарпия представителей Chamaedoreeae**

По результатам исследования строения зрелого перикарпия представителей трибы Chamaedoreeae были выявлены следующие характерные карпологические особенности.

**Экзокарпий** всех исследованных видов Chamaedoreeae, как и у представителей Iriarteeae, непрерывный и представлен одним слоем эпидермальных неспециализированных клеток (Рис. 13K, 14B, J, 15C, 16B, F, 18C, G, 19J, 20C, 21G, 22C).

Среди исследованных представителей Chamaedoreeae было выявлено **три типа дифференциации мезокарпия**. Для **первого типа (I тип)** дифференциации, отмеченного у большинства исследованных видов Chamaedoreeae (*Hyophorbe verschaffeltii*, *Hyophorbe vaughanii*, *Hyophorbe indica*, *Hyophorbe amaricaulis*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Synechanthus fibrosus*, *Gaussia gomez-pompae*, *Gaussia maya*), характерно присутствие периферической (mA) и внутренней (mB) топографических зон мезокарпия (Рис. 14I, 15B, 16A, E, 18B, F, 19I, 20B). Периферическая зона мезокарпия (mA) этих видов представлена паренхимой, среди клеток которой отмечены отдельные флобафен-содержащие клетки (*H. vaughanii*, *S. warscewiczianus*, *S. fibrosus*; Рис. 15B–C, 18B–C, F–G), клетки, содержащие рафиды (*H. verschaffeltii*, *H. indica*, *S. fibrosus*, *G. gomez-pompae*, *G. maya*; Рис. 14I, 16A, 18F–G, 19I, 20B), группы клеток с темными кристалловидными телами в полостях (предположительно друзы оксалата кальция; *H. vaughanii*; Рис. 15A–B), пояс склереид (*H. amaricaulis*; Рис. 16E–F) или отдельные склереиды (*H. indica*; Рис. 16A). Внутренняя зона мезокарпия (mB) состоит из паренхимы, в которой отмечены продольные проводящие пучки без механических обкладок (*H. verschaffeltii*, *S. fibrosus*, *G. gomez-pompae*, *G. maya*; Рис. 14I, K, 18F, H, 19I, K, 20B, D) или с обкладками (*H. vaughanii*, *H. indica*, *H. amaricaulis*, *S. warscewiczianus*; Рис. 15B, 16A, E, 18B, D) и клетки, содержащие рафиды (*H. verschaffeltii*; Рис. 14K). Схожая структура мезокарпия была ранее описана для представителей *Areca* alliance (sensu Moore, 1973; Essig, 1979; например, *Loxococcus rupicola*), Iguanurinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 1999; например, *Iguanura ambigua*), Dypsidinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2008; например, *Dypsis ampasindavae* (= *Chrysalidocarpus loucoubensis*)).

**Второй тип (II тип)** дифференциации мезокарпия был выявлен у *Hyophorbe lagenicaulis* и *Chamaedorea seifrizii*. Для этих видов характерно наличие периферической (mA), внутренней (mB1) и внутренней субдермальной (mB2) зоны мезокарпия (Рис. 13J, 14B, 21F). Периферическая зона мезокарпия (mA) представлена паренхимой, среди клеток которой отмечены флобафен-содержащие клетки и средние (*H. lagenicaulis*) или крупные клетки, содержащие рафиды (*C. seifrizii*; Рис. 13J–K, 21F–G). Внутренняя зона мезокарпия (mB1) сложена 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*; Рис. 13J, 21F, H). Внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) представлена 1–3 прерывистыми слоями радиально удлиненных (*H. lagenicaulis*) или изодиаметрических (*C. seifrizii*) паренхимных клеток с лигнифицированными стенками, которые разделены между собой радиально удлиненными несклерифицированными паренхимными клетками (*H. lahenicaulis*) или изодиаметрическими флобафен-содержащими клетками (*C. seifrizii*; Рис. 13L, 21H). Murray (1973) описывала в своей работе строение внутренней части мезокарпия *H. lagenicaulis*, однако в ее описаниях нет упоминания о внутреннем субдермальном слое радиальных, частично лигнифицированных паренхимных клеток. Из литературных данных известно, что схожее строение внутренней части мезокарпия, а именно, наличие внутренней субдермальной зоны (mB2), представленной лигнифицированной паренхимой, было ранее отмечено у видов *Areca* alliance (sensu Moore, 1973; Essig, 1979; *Areca cf. guppyana* (= *Areca cf. novohibernica*)), Iguanurinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 1999; *Neoveitchia storckii*, *Rhopaloblaste ledermanniana*), Archontophoenicinae (sensu Uhl, Dransfield, 1987; Essig, 2002; *Chambeyronia macrocarpa*), однако у этих представителей эта зона мезокарпия сложена большим количеством слоев, чем у исследованных *H. lagenicaulis* и *C. seifrizii*.

**Третий тип (III тип)** дифференциации мезокарпия был отмечен только у *Chamaedorea angustisecta*, для него характерно выделение периферической (mA) и внутренней (mB) топографических зон мезокарпия (Рис. 22B). Периферическая зона мезокарпия (mA) схожа по строению с периферической зоной представителей с первым типом дифференциации мезокарпия. Она представлена паренхимой с крупными клетками, содержащими рафиды (Рис. 22B–C). Отличие этого типа дифференциации мезокарпия от первого типа Chamaedoreeae заключается в строении внутренней зоны мезокарпия (mB), которая полностью представлена лигнифицированной паренхимой, включающей продольные проводящие пучки с механическими обкладками (Рис. 22B, D). Ранее схожее строение внутренней зоны мезокарпия было отмечено у *Brassiophoenix schumannii* (Essig, 1977), а также у ряда представителей Cocoseae (*Cocos* (Winton, 1901; Juliano, 1926), *Arecastrum* (= *Syagrus*; Murray, 1973); *Jubaeopsis* (Robertson, 1977; Matsunaga, Smith, 2021), *Acrocomia* (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015), *Attalea* (Melo et al., 2017), *Butia* (de

Jesus Matias Ventura et al., 2022)), у которых эта зона мезокарпия представлена множеством слоев одревесневающей паренхимы с продольными проводящими пучками с механическими обкладками.

**Эндокарпий** исследованных видов трибы Chamaedoreeae представлен одним слоем палисадных (*Hyophorbe lagenicaulis*, *Hyophorbe verschaffeltii*, *Hyophorbe indica*, *Chamaedorea seifrizii*, *Chamaedorea angustisecta*; Рис. 13L, 14C, K, 16C, 21H, 22D) и квадратных (*Synechanthus fibrosus*; Рис. 18H) склерифицированных клеток или несклерифицированных палисадных (*Hyophorbe vaughanii*; Рис. 15D), изодиаметрических (*Hyophorbe amaricaulis*, *Gaussia gomez-pompae*; Рис. 16G, 19K) или тангентально удлиненных (*Synechanthus warscewiczianus*, *Gaussia maya*; Рис. 18D, 20D) эпидермальных клеток с прозрачным содержимым (*H. vaughanii*, *H. amaricaulis*; Рис. 15D, 16G) или флобафенами в полостях (*S. warscewiczianus*, *G. gomez-pompae*, *G. maya*; Рис. 18D, 19K, 20D). Ранее для *H. lagenicaulis* и *H. verschaffeltii* уже был описан склерифицированный эндокарпий, представленный одним слоем палисадных склерифицированных клеток (Murray, 1973; Данилова, Савченко, 1985). Помимо этого, для некоторых представителей *Chamaedorea* (например, *C. alternans*, *C. microspadix*, *C. pochutlensis*) был отмечен эндокарпий, представленный несклерифицированными или только частично склерифицированными клетками (Murray, 1973; Данилова, Савченко, 1985). Данилова и Савченко (1985) в своей работе отмечали, что палисадный несклерифицированный эндокарпий характерен для *Ptychoraphis augusta* (= *Rhopaloblaste augusta*), нами схожая структура эндокарпия была выявлена у *H. vaughanii* (Рис. 15D). Выше было описано, что феномен развития двух типов эндокарпия был выявлен у представителей *Socratea* и *Wettinia* (Iriarteeae). Среди представителей Chamaedoreeae также были выявлены два типа эндокарпия в пределах родов *Hyophorbe* (*H. lagenicaulis*, *H. verschaffeltii*, *H. indica* – склерифицированный эндокарпий, *H. vaughanii*, *H. amaricaulis* – несклерифицированный эндокарпий) и *Synechanthus* (*S. fibrosus* – склерифицированный эндокарпий, *S. warscewiczianus* – несклерифицированный эндокарпий). Для рода *Chamaedorea* нами был выявлен только склерифицированный эндокарпий на стадии зрелого плода (St4) у *C. seifrizii* и *C. angustisecta*, однако Murray (1973) в своей работе описывает присутствие несклерифицированного (или только частично склерифицированного) эндокарпия у *C. alternans*, *C. microspadix*, *C. pochutlensis*, на основании чего можно сделать предположение, что для этого рода также характерен феномен присутствия двух типов эндокарпия.

**Сравнение структуры зрелого перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae**

Сравнительный анализ I типа дифференциации мезокарпия представителей Iriarteeae и I типа дифференциации мезокарпия видов Chamaedoreeae позволяет отнести их к одному типу

дифференциации, так как для них характерны схожие основные черты строения, которые отличают их от других типов дифференциации мезокарпия, а именно: 1) отсутствие пояса радиальных, продольных или косо ориентированных склеренхимных тяжей в мезокарпии и 2) отсутствие зоны склерифицированной паренхимы или зоны толстостенных склереид во внутренней зоне мезокарпия (mB).

Таким образом, нами впервые были выявлены и детально описаны пять типов дифференциации мезокарпия для видов двух наиболее рано дивергировавших триб подсемейства (Iriarteeae и Chamaedoreeae), особенности строения которых также характерны для позднее дивергировавших триб Arecoideae (Winton, 1901; Juliano, 1926; Murray, 1973; Essig, 1977, 1979, 2002, 2008; Robertson, 1977; Essig et al., 1999; Essig et al., 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; Matsunaga, Smith, 2021; de Jesus Matias Ventura et al., 2022).

Кроме того, помимо известных из литературы морфологических различий между представителями Iriarteeae и Chamaedoreeae (Имханицкая, 1985; Dransfield et al., 2008; например, наличие ходульных корней и соцветий с 1–2 порядком ветвления у Iriarteeae; цельных (точнее – двунадрезных) листьев, а также цветков, сгруппированных в ацервулы, у представителей Chamaedoreeae), для зрелых плодов их представителей также характерны следующие отличия: (1) для большинства исследованных представителей Iriarteeae (кроме *Dictyocaryum lamarckianum* и *Iriartella setigera*) было выявлено присутствие склеренхимных тяжей или массивов волокновидных склереид в мезокарпии, (2) а также наличие образований на поверхности плода в виде многоклеточных крупных шиповидных выростов (*Wettinia castanea*) или 3–4 клеточных трихом (*Socratea hecatonandra*, *Wettinia quinaria* и *Wettinia fascicularis*). (3) Для представителей Chamaedoreeae было установлено наличие крупных и очень крупных клеток, содержащих рафиды (*Hyophorbe verschaffeltii*, *Synechanthus fibrosus*, *Gaussia gomez-pompae*, *Gaussia maya*, *Chamaedorea seifrizii*, *Chamaedorea angustisecta*), в периферической зоне мезокарпия (mA), (4) присутствие внутренней субдермальной зоны мезокарпия (mB2), образованной лигнифицированной паренхимой (*Hyophorbe lagenicaulis*, *Chamaedorea seifrizii*), или (5) внутренней зоны мезокарпия, представленной лигнифицированной паренхимой с продольными проводящими пучками с индивидуальными механическими обкладками (*C. angustisecta*), а также (6) наличие продольных проводящих пучков с механической обкладкой во внутренней зоне мезокарпия (mB; *Hyophorbe vaughanii*, *Hyophorbe indica*, *Hyophorbe amaricaulis*, *Synechanthus warscewiczianus*, *C. seifrizii*, *C. angustisecta*).

**Особенности развития перикарпия представителей Iriarteeae**

Известно немного работ по детально изученному развитию перикарпия представителей Arecoideae, поэтому в данном разделе мы сравниваем полученные результаты с доступными данными для представителей трибы Cocoseae (*Attalea microcarpa*, *Butia capitata* и *Acrocomia aculeata*; Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; de Jesus Matias Ventura et al., 2022). В результате исследования строения перикарпия представителей Iriarteeae на разных этапах развития плода был выявлен ряд характерных изменений.

Экзокарпий всех исследованных представителей Iriarteeae остается несклерифицированным вплоть до зрелой стадии развития плода (St4; Рис. 3H, L, P, 5C, F, J, N, 6B, F, J, 7A, 8C, G, I–J, 9A, D). Из литературных данных известно, что экзокарпий *Attalea microcarpa* и *Butia capitata* также сохраняется несклерифицированным на стадии зрелого плода (соответствует St4 данного исследования; Melo et al., 2017; de Jesus Matias Ventura et al., 2022), а экзокарпий *Acrocomia aculeata* становится склерифицированным только на поздней стадии развития (соответствует St4 данного исследования; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015).

Выявлено, что дифференциация топографических зон мезокарпия *Iriartella stenocarpa* на периферическую (mA) и внутреннюю (mB) зоны начинается на ранней стадии развития (St1; Рис. 4B–D). Для других видов Iriarteeae, исследованных только на более поздних этапах развития (St2–4), показано, что на стадиях незрелого плода (St2–3) также происходит дифференциация мезокарпия на топографические зоны (Рис. 3G, 5B, I, 6A–C, 8B, L). Так, периферическая (mA) и внутренняя (mB) зоны мезокарпия *Iriartea deltoidea* и *Iriartella setigera* были отмечены на третьей стадии развития (St3; 3G, 5B). У представителей Iriarteeae со вторым типом дифференциации мезокарпия три топографические зоны были отмечены на второй (St2; *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*; Рис. A–C, 8L) или третьей (St3; *Socratea hecatonandra*, *Wettinia quinaria*; Рис. 5I, 8B) стадии развития. Схожие особенности дифференциации мезокарпия с ранних стадия развития (St1–2) были описаны в литературных данных для других представителей Arecoideae. Так, раннее развитие перикарпия известно у *Butia capitata* (до 42 дня развития плода, соответствует St1–2 данного исследования), *Acrocomia aculeata* (45 день развития плода, соответствует St1–2 данного исследования) и *Attalea microcarpa* (28–40 день развития плода, соответствует St1 данного исследования; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; de Jesus Matias Ventura et al., 2022).

Установлено прогрессирующее увеличение числа слоев клеток мезокарпия в процессе развития перикарпия *S. exorrhiza* (St1–3; Рис. 6A, E, I, L–M). Число слоев клеток мезокарпия на зрелой стадии развития (St4) часто уменьшается, по сравнению с незрелой стадией развития (St3) из-за частичного облитерирования паренхимных клеток во внутренней зоне мезокарпия (mB; *S. hecatonandra* (St3–4; Рис. I, M), *W. quinaria* (St3–4; Рис. B, F)). При этом, для *Iriartea deltoidea*,

*Iriartella setigera* и *S. exorrhiza* было установлено, что число слоев клеток мезокарпия остается неизменным на поздних стадиях развития (St3–4; Рис. 3G, K, O, 5B, E, 6E, I, L–M).

Высокое число флобафен-содержащих клеток в различных зонах мезокарпия на незрелых стадиях развития отмечено у нескольких исследованных видов Iriarteeae (*Iriartea deltoidea* (St3; Рис. 3 G), *Socratea exorrhiza* (St2–3; Рис. 6A, E, L–M) и *Wettinia quinaria* (St3; Рис. 8B)). Количество флобафен-содержащих клеток в мезокарпии уменьшается к созреванию (St4) у *I. deltoidea* (Рис. 3K–L, O–P) и *W. quinaria* (Рис. 8F), а у *S. exorrhiza* продолжает увеличиваться к St4 (Рис. 6H–I). Накопление флобафенов в клетках мезокарпия *I. deltoidea* и *W. quinaria* с последующим сокращением количества флобафен-содержащих клеток может быть связано с расходом флобафенов на формирование склеренхимных элементов в разных зонах мезокарпия как ранее уже было описано у *Butia capitata* (de Jesus Matias Ventura et al., 2022). Схожая с *Iriartella stenocarpa* тенденция накопления флобафенов в клетках периферической (mA) и внутренней (mB) топографических зон мезокарпия с ранних стадий развития плода (St1; Рис. 4 B–D) была описана у *Acrocomia aculeata* (Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015).

В мезокарпии *Socratea exorrhisa* и *Wettinia fascicularis* радиально ориентированные склеренхимные тяжи расположены плотно друг к другу в зоне mA2 на незрелых стадиях развития (St2–3; Рис. 6A–B, E–F, M, 8L–M). К зрелой стадии развития (St4) плотность их расположения снижается за счет расширения паренхимных радиальных вставок между ними (Рис. 6I, 9C). Схожий процесс увеличения расстояния между радиальными склеренхимными тяжами в мезокарпии был ранее описан в средней зоне мезокарпия Средиземноморских видов *Arbutus* L. (Yatsenko et al., 2024). У *S. exorrhiza* и *W. fascicularis* начало склерифицирования радиально ориентированных склеренхимных тяжей, расположенных в средней зоне мезокарпия (mA2), отмечено на второй стадии развития (St2; Рис. 6B, 8L), а на зрелой стадии развития (St4) эти склеренхимные тяжи полностью склерифицированы (Рис. 6I, 9B). При этом, косо ориентированные склеренхимные тяжи *Wettinia quinaria*, расположенные в средней зоне мезокарпия (mA2), полностью склерифицированы уже на третьей стадии развития (St3; Рис. 8B), а к зрелой стадии развития (St4; Рис. 8F, I–J) увеличивается количество этих тяжей (от 1 ряда тяжей на St1 до 3–4 рядов на St4). У *Iriartea deltoidea* сферические массивы волокновидных склереид во внутренней зоне мезокарпия (mB) полностью склерифицированы уже на третьей стадии развития (St3; Рис. 3F–G).

Клетки эндокарпия *Iriartea deltoidea* и *Iriartella setigera* радиально удлиняются к третьей стадии развития (St3; Рис. 3I, 5D), а склерифицируются только к зрелой стадии плода (St4; Рис. 3M, 4A, 5G). При этом клетки эндокарпия *Socratea exorrhiza*, которые склерифицируются к зрелой стадии развития (St4), не становятся радиально удлиненными (Рис. 6K). Эндокарпий *Wettinia fascicularis* на незрелой стадии развития (St2; Рис. 8L) тяжело различим и

несклерифицирован, при этом к зрелой стадии развития (St4) его клетки становятся радиально удлиненными и склерифицированными, образуя палисадный эндокарпий (Рис. 9E). Клетки эндокарпия *Socratea hecatonandra* и *Wettinia quinaria* не склерифицируются к созреванию плода (St4) и остаются тонкостенными (Рис. 5K, O, 8D, K).

**Особенности развития перикарпия представителей Chamaedoreeae**

Среди представителей Chamaedoreeae, исследованных на разных стадиях развития плода, были выявлены следующие характерные черты изменений строения перикарпия.

Экзокарпий всех исследованных видов Chamaedoreeae, как и у представителей Iriarteeae, остается несклерифицированным на всех стадиях развития плода (St1–4; Рис. 13C, G, K, 14F, J, 15G, K, B, 17G, K, 18C, K, 19B, F, J, 20G, K, 21C, G, K, 22C).

Дифференциация мезокарпия на топографические зоны начинается с ранних стадий развития плода (St1–2). Формирование периферической (mA) и внутренней (mB) зон мезокарпия начинается с первой стадии развития (St1) у *Gaussia gomez-pompae* (Рис. 18J), *Chamaedorea seifrizii* (Рис. 20F) и *Wettinia gracilis* (17B) и отмечается на второй стадии (St2) у *Hyophorbe verschaffeltii* (Рис. 14E), *Hyophorbe indica* (Рис. 15F), *Synechanthus warscewiczianus* (Рис. 17F), *Chamaedorea microspadix* (Рис. 22J) и *Chamaedorea pinnatifrons* (Рис. 23B). Стоит отметить, что у *Chamaedorea seifrizii* мезокарпий развивается как первый тип дифференциации с первой до третьей стадии развития (St1–3; 20F, J, 21B), а к стадии зрелого плода (St4) дифференцируется еще одна топографическая зона мезокарпия (внутренняя субдермальная, mB2) и мезокарпий зрелого плода мы относим ко второму типу дифференциации Chamaedoreeae (Рис. 21F). Обратная динамика уменьшения числа топографических зон мезокарпия отмечена у *Chamaedorea angustisecta*: на третьей стадии развития (St3) в мезокарпии этого вида выделяются три зоны (периферическая (mA), внутренняя (mB1) и внутренняя субдермальная (mB2); Рис. 21J), однако к стадии зрелого плода (St4) склерифицированная паренхима, которой была представлена внутренняя субдермальная зона (mB2), продолжает развиваться кнаружи плода, окружая проводящие пучки с индивидуальными механическими обкладками во внутренней зоне (mB1). Дифференциация второго типа мезокарпия (представленного тремя топографическими зонами: mA, mB1 и mB2) у *Chamaedorea alternans* отмечена на третьей стадии развития (St3; Рис. 22F), в то время как у *Hyophorbe lagenicaulis* все три топографические зоны мезокарпия начинают развиваться со стадии молодого плода (St1; Рис. 13B). В целом, данные о раннем развитии мезокарпия у представителей Chamaedoreeae во многом соответствуют данным, полученным для представителей Iriarteeae, у некоторых из которых мезокарпий начинает развиваться со второй стадии (St2), а у *Iriartella stenocarpa* – с первой стадии (St1).

Увеличение числа слоев клеток в мезокарпии на ранних и средних стадиях развития (St1–3) было выявлено у *Hyophorbe lagenicaulis* (St1–2; Рис. 13B, F), *Synechanthus warscewiczianus* (St2–3; Рис. 17F, J) и *Gaussia gomez-pompae* (St1–3; 18J, 19A, E). При этом, у некоторых исследованных видов число слоев клеток на незрелых и зрелых стадиях развития (St2–4) оставалось постоянным: *H. lagenicaulis* (St2–4; Рис. 13F, J), *Hyophorbe verschaffeltii* (St2–4; Рис. 14E, I), *Hyophorbe indica* (St2–4; Рис. 15F, J, 16A), *S. warscewiczianus* (St3–4; Рис. 17J, 18B), *Chamaedorea seifrizii* (St2–4; Рис. 20J, 21B, F), а у *Chamaedorea angustisecta*, наоборот, число слоев клеток мезокарпия на третьей и четвертой стадиях развития (St3–4; Рис. 21J, 22B) увеличивалось. Стоит отметить, что схожие тенденции изменения или не изменения числа слоев мезокарпия были отмечены для представителей Iriarteeae и описаны выше.

Было отмечено, что количество клеток, содержащих флобафены, возрастает во внутренней зоне мезокарпия (mB1) *Hyophorbe lagenicaulis* (St1–2; Рис. 13B, F) и в зонах mA и mB1 у *Chamaedorea seifrizii* (St2–4; Рис. 20J, 21B, F), при этом у *H. lagenicaulis* было отмечено уменьшение числа флобафен-содержащих клеток к созреванию плода (St4; Рис. 13F, J). Схожая с *H. lagenicaulis* тенденция накопления флобафенов в полостях клеток с последующим уменьшением количества флобафен-содержащих клеток была выявлена у представителей Iriarteeae (*Iriartea deltoidea* (St3–4; Рис. 3G–H, K–H, O–P) и *Wettinia quinaria* (St3–4; Рис. 8B, F)) и может быть связана с их использованием для формирования склеренхимных элементов мезокарпия (de Jesus Matias Ventura et al., 2022). В мезокарпии *Wendlandiella gracilis* (St1; Рис. 17A–D), в отличие от *H. lagenicaulis* (St1; Рис. 13B), *C. seifrizii* (St1; 20F), *Iriartella stenocarpa* (Iriarteeae; St1; Рис. 4B) и *Acrocomia aculeata* (20 дней развития плода, соответствует St1 данного исследования; Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015), не было отмечено клеток, содержащих флобафены.

Было установлено, что в ходе развития плода индивидуальные обкладки продольных проводящих пучков начинают склерифицироваться со стадии молодого плода у *Chamaedorea seifrizii* (St1; Рис. 20F) или на поздних стадиях развития у *Hyophorbe indica* (St3; Рис. 15J). У *Chamaedorea angustisecta* и *Chamaedorea alternans*, которые были изучены только с третьей стадии развития (St3; Рис. 21J, 22F), механические обкладки пучков на третьей стадии (St3) уже склерифицированы. Ранее в литературных данных описывалось начало склерификации механических обкладок проводящих пучков у *Butia capitata* со средних стадий развития (42 день развития плода, соответствует St3 в данном исследовании; de Jesus Matias Ventura et al., 2022).

Клетки внутренней субдермальной зоны мезокарпия (mB2) *Hyophorbe lagenicaulis* становятся частично лигнифицированными на стадии зрелого плода (St4; Рис. 13J, L), а клетки зоны mB2 у *Chamaedorea seifrizii* начинают частично лигнифицироваться с третьей стадии развития (St3; Рис. 21D), и к стадии зрелого плода (St4; Рис. 21F, H) они образуют практически

сплошной слой лигнифицированных изодиаметрических паренхимных клеток, разделенных несклерифицированными флобафен-содержащими клетками. Лигнификация клеток внутренней субдермальной зоны на стадиях незрелого плода была также отмечена у *Chamaedorea angustisecta* (St3; Рис. 21J) и *Chamaedorea alternans* (St3; Рис. 22F). Согласно данным Mazzottini-dos-Santos et al. (2015), Melo et al. (2017) и de Jesus Matias Ventura et al. (2022) клетки внутренней зоны мезокарпия *B. capitata* и *Attalea microcarpa* также начинают одревеснеть со средних стадий развития (42 день развития плода у *B. capitata* и 119 день у *A. microcarpa*, что соответствует St3 данного исследования) или с 134 дня развития плода (соответствует St2 данного исследования) у *Acrocomia aculeata*.

Было установлено, что клетки, содержащие рафиды, формируются в мезокарпии представителей Chamaedoreeae с ранних стадий развития: с St1 у *Hyophorbe lagenicaulis* (Рис. 13B–C), *Wendlandiella gracilis* (17B–C), *Gaussia gomez-pompae* (Рис. 18J), *Chamaedorea seifrizii* (Рис. 20F); а у видов, которые были исследованы на незрелых и зрелых стадиях (St2–4) – *Hyophorbe verschaffeltii* (Рис. 14E), *Hyophorbe indica* (15F), *Synechanthus warscewiczianus* (Рис. 17F), *Chamaedorea microspadix* (Рис. 22J) и *Chamaedorea pinnatifrons* (Рис. 23B) клетки, содержащие рафиды, уже присутствуют на второй стадии (St2). У некоторых из исследованных видов Chamaedoreeae клетки, содержащие рафиды и расположенные в периферической части мезокапия (mA), увеличиваются в размере по мере развития плода. Так, у *H. verschaffeltii*, *G. gomez-pompae* и *C. seifrizii* клетки, содержащие рафиды, на зрелой стадии развития (St4) становятся очень крупными и имеют радиально удлиненную (*H. verschaffeltii*, *G. gomez-pompae*; Рис. 14I, 19I) или округлую (*C. seifrizii*; Рис. 21F) форму. Однако, у *H. lagenicaulis* эти клетки на зрелой стадии (St4) не отличимы по размеру от остальных паренхимных клеток периферической зоны мезокарпия (mA; Рис. 13J). Для представителей Iriarteeae также характерно формирование в мезокарпии клеток, содержащих рафиды, с ранних стадий развития: *Iriartella stenocarpa* – с первой стадии (St1; Рис. 4D), *Socratea exorrhiza* – со второй стадии (St2; Рис. 6B). Из литературных данных известно, что в мезокарпии *Butia capitata* и *Acrocomia aculeata* клетки, содержащие рафиды, отмечены уже с самых ранних стадий развития плода (с 7 дней развития плода у *B. capitata* и с первых дней развития плода у *A. aculeata*, что соответствует St1 данного исследования; Reis et al., 2012; de Jesus Matias Ventura et al., 2022).

По итогам исследования было выявлено несколько особенностей развития эндокарпия представителей Chamaedoreeae. Клетки эндокарпия *Hyophorbe lagenicaulis*, *Hyophorbe indica* радиально удлиняются на первой–второй стадии развития (St1–2; Рис. 13D, 15H) и развиваются в палисадные склереиды к зрелой стадии плода (St4; Рис. 13L, 16C). Схожее раннее развитие эндокарпия было отмечено для *Butia capitata* и *Acrocomia aculeata*, у которых клетки эндокарпия становятся радиально удлиненными на ранних стадиях развития (St1–2 данного исследования),

но позже (42 день развития плода у *B. capitata* и 260 день у *A. aculeata*; St3 данного исследования) начинается процесс их склерификации (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; de Jesus Matias Ventura et al., 2022). В то же время, склерификация эндокарпия некоторых представителей *Chamaedorea* начинается на более ранних этапах развития плода, чем у *Hyophorbe lagenicaulis* и *Hyophorbe indica*. Так, у *Chamaedorea seifrizii* на второй стадии развития (St2; Рис. 20L) эндокарпий представлен склерифицированными палисадными клетками, а у *Chamaedorea angustisecta* (Рис. 21L) и *Chamaedorea alternans* (Рис. 22P) эндокарпий склерифицирован уже на третьей стадии развития (St3). У *Synechanthus warscewiczianus* и *Gaussia gomez-pompae* эндокарпий остается несклерифицированным вплоть до зрелой стадии развития плода (St4; Рис. 18D, 19K).

## 4.2.МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТИПЫ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE

Уже длительное время описания плодов используются при составлении классификаций растений, и с конца XVIII века было несколько попыток создания классификации плодов. Первым такую попытку предпринял Joseph Gaertner (1788, 1791, 1805) в работе «De fructibus et seminibus plantarum», в которой он детально описал плоды и семена всех известных на тот момент родов семенных растений и выделил на основании полученных данных семь типов плода. Позднее были сделаны еще несколько попыток создания классификации плодов (Левина, 1961, 1987; Desvaux, 1813; Dumortier, 1835; Couverchel, 1839; Dickson, 1871; Beauvisage, 1888; von Beck, 1891), однако они все были описательными (искусственными) и не отражали морфогенез (эволюцию) плодов (Бобров и др., 2009). Первая морфогенетическая классификация плодов была разработана G. W. Bischoff (1833) и представляла собой схему эволюции плодов (Бобров и др., 2009). Garcin (1890) изучал анатомию перикарпия исследуемых им видов покрытосеменных на разных стадиях развития, а также впервые выделил гистогенетические зоны перикарпия (экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий), что позволило ему анализировать гомологичные структуры перикарпия в развитии (Бобров и др., 2009). Недавнее исследование Bobrov и Romanov (2019) является одной из последних морфогенетических классификаций плодов, в основу которой легли следующие особенности строения плодов: 1) тип гинецея (степень и тип срастания карпелл), 2) количество карпелл и их филлотаксис, 3) вскрывание или невскрывание карпелл, 4) количество семян и 5) расположение непрерывной склеренхимной зоны в перикарпии. В настоящем исследовании для определения типов плода выбрана классификация, предложенная Bobrov и Romanov (2019), так как она, согласно нашим представлениям, наиболее точно отражает гипотетический морфогенез плодов.

Плоды исследованных представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae синкарпные, невскрывающиеся, односемянные, с локализацией непрерывной склеренхимной зоны в эндокарпии или вовсе без нее. На основании выявленных особенностей строения зрелого перикарпия и его развития было установлено, что плоды исследованных видов относятся к двум морфогенетическим типам (согласно Bobrov, Romanov, 2019): пиренарий Ilex-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-pompae*, *G. maya*). Следует отметить, что плоды *H. lagenicaulis*, *C. seifrizii* и *C. angustisecta*

относятся к пиренариям Ilex-типа с усложненной структурой перикарпия, характеризующейся лигнификацией внутренней части мезокарпия (внутренняя субдермальная зона (mB2) в данном исследовании). Такой морфогенетический тип плода может рассматриваться как переходный от пиренария Ilex-типа к пиренарию Butia-типа (со сплошной склеренхимной зоной в эндокарпии и внутренней части мезокарпия), который был ранее отмечен у других исследованных представителей высших Arecoideae (Winton, 1901; Juliano, 1926; Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Essig et al., 1999, 2001; Chapin et al, 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004; Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; 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 Chamaedoreeae).

## 4.3.СОСТОЯНИЕ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ IRIARTEEAE И CHAMAEDOREEAE

Кладистические методы позволяют выявлять плезиоморфии (признаки, которые унаследованы от ближайшего общего предка) и апоморфии (производные признаки) для монофилетических групп, что дает возможность решить одну из актуальных задач современной ботаники (Endress, 2006, 2011; Endress et al., 2013; Judd et al., 2016). В нашем исследовании для проведения анализа состояний признаков представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae был выбран один признак – морфогенетический тип плода – и три его состояния: пиренарий Ilex-типа, ягода Nuphar-типа и пиренарий Butia-типа, так как все эти типы плода характерны для позднее дивергировавших представителей Arecoideae (Winton, 1901; Juliano, 1926; Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Essig et al., 1999, 2001; Chapin et al, 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004; Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; Bobrov, Romanov, 2019; de Jesus Matias Ventura et al., 2022). Для отображения состояний признака были выбраны две кладограммы, отражающие топологию исследуемых клад, согласно работе Yao et al. (2023; Рис. 24A) и данным Bellot et al. (2024; Рис. 24B). Для уточнения топологии клады *Wettinia* до видов мы использовали кладограмму из работы Bacon et al. (2016), а для видов *Hyophorbe* – кладограмму, опубликованную Cuenca et al. (2009). Эти топологии были выбраны, так как для их создания использовалось наибольшее количество нуклеотидных последовательностей и они включают в себя наибольшее число родов семейства Arecaceae, по сравнению с ранее опубликованными работами (Asmussen et al., 2006; Dransfield et al., 2008; Baker et al., 2009; Comer et al., 2015; Baker, Dransfield, 2016; Comer et al., 2016; Faurby et al., 2016). В качестве внешней группы был 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* в данном исследовании не удалось установить характерный тип плода (так как его плоды не исследовались на зрелой стадии развития (St4)), поэтому на кладограмме эта клада будет отмечена серым цветом (Рис. 24A–B). В соответствии с классификацией морфогенетических типов плода, предложенной Bobrov, Romanov (2019), плоды *P. sargentii* могут быть отнесены к пиренариям Ilex-типа.

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’).

По результатам реконструкции предковых состояний признака пиренарий Ilex-типа является плезиоморфией клад Ceroxyloideae–Arecoideae и Arecoideae в сценариях A и B (Рис. 24A–B), основанных на топологиях Yao et al. (2023) и Bellot et al. (2024) соответственно. Далее будут рассмотрены отдельно результаты анализа для Iriarteeae и Chamaedoreeae (Рис. 24A–B).

**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 Ilex-типа – плезиоморфное состояние признака для представителей трибы, а ягода Nuphar-типа – апоморфное (Рис. 24A). Для клады *Dictyocaryum–Iriartella–Socratea–Wettinia* (Рис. 24A) с топологией Yao et al. (2023) возможны **две равновероятные интерпретации** состояний признаков:

1) Пиренарий Ilex-типа, выявленный у *Iriartella setigera*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*, является плезиоморфией клады *Dictyocaryum–Iriartella–Socratea–Wettinia* (Рис. 24A), 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. 24A), в таком случае позднее дивергировавшие представители клады три раза возвращались к исходному состоянию признака для всей трибы Iriarteeae – пиренарию Ilex-типа (реверсия; *I. setigera*, *S. exorrhiza*, *W. fascicularis*).

По топологии Bellot et al. (2024; Рис. 24B) род *Dictyocaryum* является сестринским остальным представителям трибы. Анализ реконструкции состояний признака, основанный на этой кладограмме (Рис. 24B), позволил выявить изменения состояний признака в трибе Iriarteeae, отличающиеся от полученных результатов по топологии Yao et al. (2023). Схоже с вышеописанным анализом (Рис. 24A), пиренарий Ilex-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. 24B). Для клады *Wettinia* (Рис. 24B) возможны **две равновероятные интерпретации** состояний признака:

1) Пиренарий Ilex-типа – плезиоморфия представителей этой клады и выявлен у *Wettinia fascicularis*, 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 Ilex-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. 24A), род *Hyophorbe* и *Wendlandiella* образуют кладу, сестринскую остальным родам трибы Chamaedoreeae. Для клады *Hyophorbe–Wendlandiella* (Рис. 24A) плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Ilex–типа, при этом ягоду Nuphar-типа можно рассматривать как апоморфию этой клады (*H. vaughanii*, *H. amaricaulis*). При рассмотрении клады *H. vaughanii–H. indica–H. amaricaulis* (Рис. 24A) возможны **две интерпретации** состояний признака:

1) Пиренарий Ilex-типа может рассматриваться как плезиоморфное состояние признака клады *He vaughanii–H. indica–H. amaricaulis* (Рис. 24A), при этом ягода Nuphar-типа является апоморфным признаком, который возникает независимо у *H. vaughanii* и *H. amaricaulis* (гомоплазия);
2) Если рассматривать ягоду Nuphar-типа как плезиоморфию клады *H. vaughanii–H. indica–H. amaricaulis* (Рис. 24A), то в таком случае пиренарий Ilex-типа может рассматриваться как реверсия (у *H. indica* произошел возврат к исходному для рода состоянию признака – пиренарию Ilex-типа).

Для представителей клады *Synechanthus–Gaussia–Chamaedorea* (Рис. 24A) плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Ilex-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. 24B), трактует кладу *Hyophorbe* как сестринскую всем остальным кладам Chamaedoreeae. Несмотря на отличия топологий Yao et al. (2023) и Bellot et al. (2024), состояния признака, описанные выше для кладограммы, предложенной Yao et al. (2023; Рис. 24A), характерны и для топологии Bellot et al. (2024; Рис. 24B). Так, для трибы Chamaedoreeae плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Ilex-типа. Для клады *Hyophorbe* (Рис. 24B) пиренарий Ilex-типа рассматривается как плезиоморфия, при этом для клады *Hyophorbe vaughanii–Hyophorbe indica–Hyophorbe*

*amaricaulis* (Рис. 24B) возможны два варианта интерпретации, описанные выше для другой топологии (Yao et al., 2023; Рис. 24A). При рассмотрении клады *Wendlandiella–Synechanthus–Gaussia–Chamaedorea* (Рис. 24B) пиренарий Ilex-типа является плезиоморфным состоянием признака, а ягода Nuphar-типа – апоморфией, независимо возникшей у *S. warscewiczianus* и в роде *Gaussia*, то есть гомоплазией.

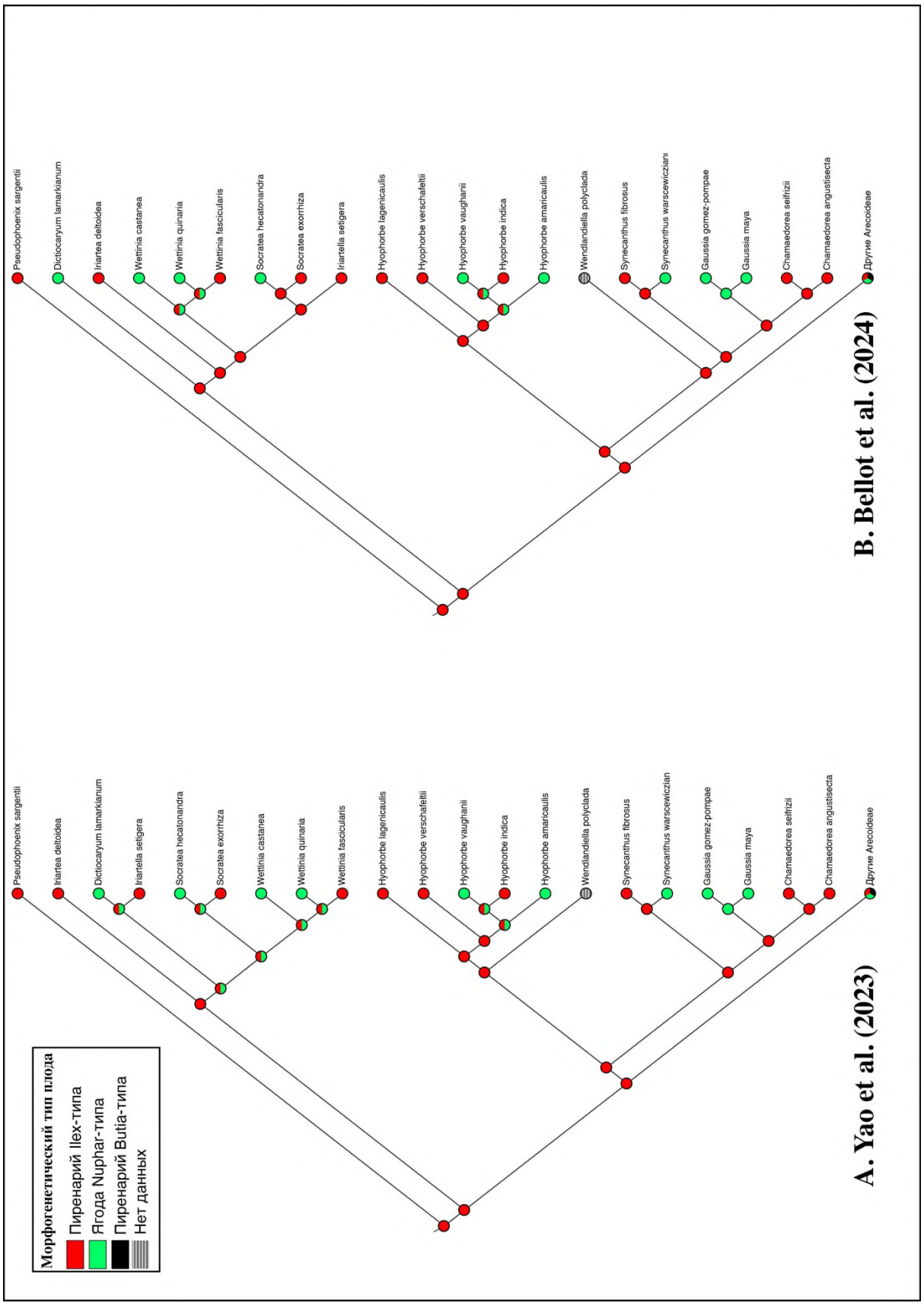


**Рисунок 24. Реконструкция предковых состояний признака морфогенетического типа плода.**

A, топология Arecoideae, согласно Yao et al. (2023). B, топология Arecoideae, 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) были выявлены особенности строения и развития перикарпия, установлены морфогенетические типы плода, характерные для изученных представителей, а также были установлены карпологические апоморфии и плезиоморфии для представителей исследуемых триб и для Arecaceae—Arecoideae в целом.

Среди характерных особенностей строения перикарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae наиболее интересны следующие: экзокарпий всех исследованных видов остается не склерифицированным на всех стадиях развития (St1–4) и представлен эпидермальными клетками со стенками разной степени утолщения. У некоторых представителей Iriarteeae экзокарпий образует 3–4-клеточные трихомы (*Socratea hecatonandra*, *Wettinia fascicularis* и *Wettinia quinaria*), что не было отмечено у Chamaedoreeae. На поверхности плода *Wettinia castanea* были отмечены многочисленные крупные многоклеточные шиповидные выросты, сформированные экзокарпием, периферической (mA1) и средней (mA2) зоной мезокарпия.

У исследованных видов Iriarteeae было выявлено три типа дифференциации мезокарпия: 1) I тип, представленный периферической (mA) и внутренней (mB) зоной мезокарпия, для которого не было отмечено склеренхимных тяжей в мезокарпии; 2) II тип, представленный периферической (mA1), средней (mA2) и внутренней (mB) зоной мезокарпия, для которого характерно присутствие склеренхимных тяжей в средней зоне мезокарпия; 3) III тип, сложенный периферической (mA) и внутренней (mB) зоной мезокарпия, характерной особенностью которого является расположение сферических массивов волокновидных склереид во внутренней зоне мезокарпия.

У представителей Chamaedoreeae было также выделено три типа дифференциации мезокарпия: 1) I тип, представленный периферической (mA) и внутренней (mB) зоной мезокарпия, имеет схожие черты строения с I типом, установленным у Iriarteeae; 2) II тип, сложенный периферической (mA), внутренней (mB1) и внутренней субдермальной (mB2) зоной мезокарпия, отличается от I типа дифференциации Chamaedoreeae формированием внутренней субдермальной зоны (mB2) паренхимных клеток с лигнифицированными стенками (которые могут быть разделены не лигнифицированными тонкостенными, иногда флобафен-содержащими клетками); 3) III тип, представленный периферической (mA) и внутренней (mB) зоной мезокарпия, характерной особенностью которого является присутствие во внутренней зоне лигнифицированной паренхимы, включающей продольные проводящие пучки с механическими обкладками.

Эндокарпий исследованных видов Iriarteeae и Chamaedoreeae представлен одним слоем склерифицированных или не склерифицированных клеток. Было выявлено, что для четырех родов *Wettinia*, *Socratea*, *Hyophorbe*, *Synechanthus* характерно присутствие двух типов эндокарпия (склерифицированного и не склерифицированного) в пределах одного рода.

Дли Iriarteeae установлены следующие закономерности развития перикарпия: 1) радиально ориентированные склеренхимные тяжи (*Socratea exorrhisa*, *Wettinia fascicularis*) расположены плотно друг к другу на незрелых стадиях развития (St2–3) и к стадии зрелого плода (St4) расстояние между ними увеличивается за счет расширения паренхимных радиальных вставок между ними, 2) начало склерификации радиально ориентированных склеренхимных тяжей, расположенных в средней зоне мезокарпия (mA2; *S. exorrhisa*, *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 Chamaedoreeae были 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 *C. angustisecta* механические обкладки проводящих пучков полностью склеренхиматизированы уже на St3; 2) Внутренняя субдермальная зона мезокарпия (mB2) *Hyophorbe lagenicaulis* лишь частично лигнифицирована к зрелой стадии развития (St4), тогда как у *C. seifrizii* mB2 начинает лигнифицироваться с St3 и на стадии зрелого плода (St4) она представлена практически сплошным слоем лигнифицированных паренхимных клеток; 3) Клетки, содержащие рафиды, формируются с ранних стадий развития (St1–2) и у некоторых видов в периферической зоне мезокарпия (mA) они сильно увеличиваются в размере к зрелой стадии развития плода (St4; *Hyophorbe verschaffeltii*; *Gaussia gomez-pompae*; *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*.

Среди общих особенностей развития мезокарпия представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae 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-pompae*, *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-pompae*), 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).

На основании выявленных особенностей строения и развития перикарпия видов Chamaedoreeae и Iriarteeae были установлены характерные для этих групп морфогенетические типы плода: 1) пиренарий Ilex-типа, характеризующийся присутствием непрерывной склерифицированной зоны в эндокарпии (*Iriartea deltoidea*, *Iriartella setigera*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia fascicularis*, *Hyophorbe lagenicaulis*, *H. verschaffeltii*, *H. indica*, *Synechanthus fibrosus*, *Chamaedorea seifrizii*, *C. angustisecta*) и 2) ягода Nuphar-типа, для которой характерно отсутствие сплошной склерифицированной зоны в перикарпии (*Dictyocaryum lamarckianum*, *Socratea hecatonandra*, *Wettinia castanea*, *W. quinaria*, *Hyophorbe vaughanii*, *H. amaricaulis*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Gaussia gomez-pompae*, *G. maya*). Тем не менее, благодаря присутствию лигнифицированной паренхимы во внутренней части мезокарпия, плоды некоторых видов Chamaedoreeae – *H. lagenicaulis*, *C. seifrizii*, *C. angustisecta* – мы относим к переходному типу плода от пиренария Ilex-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, Chamaedoreeae. Для обеих исследуемых триб (Iriarteeae и Chamaedoreeae) плезиоморфным состоянием признака является пиренарий Ilex-типа, тогда как ягода Nuphar-типа рассматривается как апоморфия. Кроме того, анализ позволил выявить, что для подсемейства Arecoideae в целом пиренарий Ilex-типа является плезиоморфией, а ягода Nuphar-типа – апоморфией.

# ВЫВОДЫ

1. В зрелом перикарпии всех исследованных видов пальм – представителей триб Iriarteeae и Chamaedoreeae – 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 Chamaedoreeae 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 Chamaedoreeae 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 Chamaedoreeae 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 Chamaedoreeae относятся к двум морфогенетическим типам: пиренарий Ilex-типа (*Iriartea 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. vaughanii*, *Synechanthus warscewiczianus*, *Gaussia gomez-pompae*, *G. maya*).
5. Для представителей Iriarteeae и Chamaedoreeae плезиоморфией является пиренарий Ilex-типа, тогда как ягода Nuphar-типа – апоморфия двух исследованных триб Arecoideae.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


1. Бобров А. В., Романов М. С., Джалилова Х. Х. Структура плодов пальм III. Pseudophoenix H. Wendl. ex Sarg. / Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы I (III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске (Новосибирск 17–21 октября 2007 г.). С. 262–265.
2. Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 400 с.
3. Данилова М. Ф., Савченко М. И. Arecales / Сравнительная анатомия семян, А. Л. Тахтаджян (ред.). Том1. Л.: Наука, 1985. 236–254.
4. Имханицкая Н. Н. Пальмы. Л.: Наука, 1985. 243 с.
5. Левина Р. Е. О классификации и номенклатуре плодов // Ботанический журнал. 1961. Т. 46. С. 488–495.
6. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.
7. Михайлова А. А., Романов М. С., Бобров А. В., Васеха Н. Д. Сравнительная карпология Cyclospatheae и Ceroxyleae (Arecaceae - Ceroxyloideae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2023. Т. 22. С. 196–199.
8. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.
9. Adobe Photoshop CC (2024). Version 25.0.0. https://www.adobe.com/products/photoshop.html [дата обращения: 02.02.2024].
10. Askgaard A., Stauffer F. W., Hodel D. R., Barford A. S. Floral structure in the neotropical palm genus *Chamaedorea* (Arecaceae, Areceae) // Anales Jardin Botánico de Madrid. 2008. Vol. 65. P. 197–210.
11. Asmussen C. B., Dransfield J., Deickmann V., Barford A. S., Pintaud J.-C., Baker W. J. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny // Botanical Journal of the Linnean Society. 2006. Vol. 151. P. 15–38.
12. Christine D. B., Velásquez-Puentes F., Flórez-Rodriguez A, Balslev H., Galeano G., Bernal R., Antonelli A. Phylogenetics of Iriarteeae (Arecaceae), cross-Andean disjunctions and convergence of clustered infructescence morphology in *Wettinia* // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 182. P. 272–286.
13. Baker W. J., Savolainen V., Asmussen-Lange C. B., Mark W. C., Dransfield J., Forest F., Harley M. M., Uhl N. W., Wilkinson M. Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of super-tree and supermatrix approaches // Systematic Biology. 2009. Vol. 58. P. 240–256.

14. 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.
15. Barford A. S. A monographic study of the subfamily Phytelephantoideae (Arecaceae) // Opera Botanica. 1991. Vol. 105. P. 1–73.
16. Beauvisage G. E. Remarques sur la classification des fruits et la dehiscence des capsules // Bulletin de la Société Botanique de Lyon. 1888. Sér. II. Tom. 6. P. 120–142.
17. Beck G. R. von. Versuch einer neuen Classification der Früchte // Verhandlungen der Kaiserlich–Königlichen Zoologisch–Botanischen Gesellschaft. 1891. Bd. 61. S. 307–312.
18. Bellot S., Condamine F. L., Matsunaga K. K. S., Morley R. J., Cano A., Couvreur T. L. P., Cowan R., Eiserhardt W. L., Kuhnhäuser B. G., Maurin O., Siros M., Forest F., Leitch I. J., Baker W. J. Early cretaceous origin and evolutionary history of palms (Arecaceae) inferred from 1. 033 Nucl Genes And a New Synth Of Fossil Evidence. 2024. [preprint] doi: 10.1101/2024.06.23.600266.
19. Bentham G., Hooker J. Ordo CLXXXVII. Palmae / Genera plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita, Bentham G., Hooker J. D. (eds.). Vol. 3. Londini: Lovell Reeve & Co., Williams & Norgate, 1883. P. 870–948.
20. Bischoff G. W. Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. Band 1. Nürnberg: J. L. Schrag, 1833. 581 S.
21. Bobrov A. V. F. Ch., Dransfield J., Romanov M. S., Romanova E. S. Gynoecium and fruit histology and development in *Eugeissona* (Calamoideae: Arecaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2012a. Vol. 168. P. 377–394.
22. Bobrov A. V. F. Ch., Lorence D. H., Romanov M. S., Romanova E. S. Fruit development and pericarp structure in *Nypa fruticans* wurmb (Arecaceae): a comparison with other palms // International Journal of Plant Sciences. 2012b. Vol. 173. P. 751–766.
23. Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. Vol. 166. P. 366–399.
24. Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Dransfield J. Gynoecium and fruit histology, structure and development in corky-warted representatives of Livistoninae (Trachycarpeae: Coryphoideae: Arecaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2021. Vol. 20. P. 382–402.
25. Chapin M. H., Essig F. G., Pintaud J. C. The morphology and histology of the fruits of *Pelagodoxa* (Arecaceae): taxonomic and biogeographical implications // Systematic Botany. 2001. Vol. 26. P. 779–785.
26. Comer J. R., Zomlefer W. B., Barrett C. F., Davis J. I., Stevenson D. W. M., Heyduk K., Leebens-Mack J. H. Resolving relationships within the palm subfamily Arecoideae (Arecaceae) using next-gen derived plastid sequences // American Journal of Botany. 2015. Vol. 102. P. 888–899.

27. Comer J. R., Zomlefer W. B., Barrett C. F., Stevenson D. W., Heyduk K., Leebens-Mack J. H. Nuclear phyloge-nomics of the palm subfamily Arecoideae (Arecaceae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. Vol. 97. P. 32–42.
28. Couverchel P. Trate des fruits, tant indigènes qu'exotiques, ou Dictionnaire carpologique. Paris: Bouchard-Huzard, 1839. 717 p.
29. Cuenca A., Asmussen-Lange C. B. Phylogeny of the palm tribe Chamaedoreeae (Arecaceae) based on plastid dna sequences // Systematic Botany. 2007. Vol. 32. P. 250–263.
30. Cuenca A., Asmussen-Lange C. B., Borchsenius F. A dated phylogeny of the palm tribe Chamaedoreeae supports eocene dispersal between Africa, North and South America // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. Vol. 46. P. 760–775.
31. Cuenca A., Dransfield J., Asmussen-Lange C.B. Phylogeny and evolution of morphological characters in tribe Chamaedoreeae (Arecaceae) // Taxon. 2009. Vol. 58. P. 1092–1110.
32. de Jesus Matias Ventura L., Mazzottini-dos-Santos H. C., Mercadante-Simões M. O., Lopes P. S. N., Ribeiro L. M. Pericarp histogenesis and histochemistry during fruit development in *Butia capitata* (Arecaceae) // Protoplasma. 2022. Vol. 259. P. 1521–1539.
33. Deckrock M., Schlagdenhauffen F. Etude du pericarpe du *Raphia pedunculata* Palisot de Beauvoir de Magagascar, au point de vue botanique et chimique // Annales Du Museé Colonial De Marseille. 1905. Sér. 2. P. 249–66.
34. Desvaux N. A. Essai sur les différens genres de fruits des plantes phanérogames // Journal de botanique appliquée à l'agriculture, à la pharmacie, à la médecine et aux arts. 1813. Tom. 2. P. 161–183.
35. Dickson A. Suggestions on Fruit Classification // Journal of Botany. 1871. Vol. 9. P. 309–312.
36. Dransfield J. Studies in the Malayan palms *Eugeissona* and *Johannesteijsmannia*. Ph. D. Thesis. Cambridge: Cambridge University, 1970.
37. Dransfield J. *Hyophorbe lagenicaulis* Palmae // Curtis's Botanical Magazine. 1996. Vol. 13. P. 186–190.
38. Dransfield J., Uhl N. W., Asmussen C. B., Baker W. J., Harley M. M., Lewis C. E. Genera palmarum-the evolution and classification of the palms. Kew: Royal Botanic Gardens, 2008. 732 p.
39. Drude O. P. Palmae / Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Engler A., Prantl K. (eds). Teil. 23. Leipzig: W. Engelmann, 1889. S. 1–93.
40. Dumortier B. C. Essai carpographique présentant une nouvelle classification des fruits. Bruxelles: M. Hayez, Imprimeur de l'Académie Royale, 1835. 136 p.
41. Endress P. K. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // Advances in botanical research. 2006. Vol. 44. P. 1–61.

42. Endress P. K. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // American journal of botany. 2011. Vol. 98. P. 370–396.
43. Endress P. K. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // American journal of botany. 2011. Vol. 98. P. 370–396.
44. Essig F. B. A systematic histological study of palm fruits. I. The *Ptychosperma* alliance // Systematic Botany. 1977. Vol. 2. P. 151–68.
45. Essig F. B. A systematic histological study of palm fruits.VI. Subtribe Linospadicinae (Arecaceae) // Brittonia. 2002. Vol. 54. P. 196–201.
46. Essig F. B. A systematic histological study of palm fruits. VIII. Subtribe Dypsidinae (Arecaceae) // Brittonia. 2008. Vol. 60. P. 82–92.
47. Essig F. B., Bussard L., Hernandez N. A systematic histological study of palm fruits. IV. Subtribe Oncospermatinae (Arecaceae) // Brittonia. 2001. Vol. 53. P. 466–471.
48. Essig F. B., Hernandez N. A systematic histological study of palm fruits. V. Subtribe Archontophoenicinae (Arecaceae) // Brittonia. 2002. Vol. 54. P. 65–71.
49. Essig F. B., Litten L. A systematic histological analysis of palm fruits. VII. The Cyrtostachydinae (Arecaceae) // Brittonia. 2004. Vol. 56. P. 375–379.
50. Essig F. B., Manka T. J., Bussard L. A systematic histological study of palm fruits. III. Subtribe Iguanurinae (Arecaceae) // Brittonia. 1999. Vol. 51. P. 307– 325.
51. Essig F. B., Young B. E. A systematic histological study of palm fruits. II. The *Areca* alliance // Systematic Botany. 1979. Vol. 4. P. 16–28.
52. Faurby S., Eiserhardt W. L., Baker W. J., Svenning J.-C. An all-evidence species-level supertree for the palms (Arecaceae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. Vol. 100. P. 57–69.
53. Gaertner J. De Fructibus et Seminibus Plantarum. Vol. 1. Stutgardiae: Academiae Carolinae, 1788. 79 p.
54. Gaertner J. De Fructibus et Seminibus Plantarum. Vol. 2. Tubingae: G. H. Schrammii, 1791. 180 p.
55. Gaertner J. De Fructibus et Seminibus Plantarum. Vol. 3. Lipsiae: C. F. E. Richter, 1805. 225 p.
56. Garcin A. G. Recherches sur l'histogénie des péricarpes charnus // Annales des Sciences Naturelles. 7 serie, Botanique. 1890. Tom. 12. P. 175–401.
57. Guerin H. P. Contribution à l'étude du fruit et de la graine des palmiers // Annales des Sciences Naturelles. 1949. Sér. 10. P. 21–69.
58. Henderson A., Galeano G., Bernal R. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton: Princeton University Press, 1995. 502 p.
59. Johansen D. A. Plant Microtechnique. New York: McGraw Hill, 1940. 523 p.
60. Judd W. S., Campbell Ch. S., Kellogg E. A., Stevens P. F., Donoghue M. J. Plant Systematics. A Phylogenetic Approach. 4th Ed. Sunderland: Sinauer, 2016. 677 p.

61. Juliano J. B. Origin, development and nature of the stony layer of the coconut (*Cocos nucifera* Linnaeus) // Philippine Journal of Science. 1926. Vol. 30. P. 187–200.
62. Maddison W. P., Maddison D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis (2023). Version 3.81. http://www.mesquiteproject.org [дата обращения: 15.03.2025].
63. Martius C.F.P. von. Historia Naturalis Palmarum. Vol. 1–3. Munich, 1823–1850.
64. Matsunaga K. K. S., Smith S. Y. Fossil palm reading using fruits to reveal the deep roots of palm diversity // American Journal of Botany. 2021. Vol. 108. P. 1–23.
65. Mazzottini-dos-Santos H. C., Ribeiro L. M., Mercadante-Simones M. O., Sant'anna-Santos B. F. Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits // Trees. 2015. Vol. 29. P. 199–214.
66. Melo G. A. M., Araújo M. G. P., Stauffer F. Fruit development and histochemistry of *Attalea microcarpa* Mart. (Arecaceae-Arecoideae) // Flora. 2017. Vol. 235. P. 10–17.
67. Moore H. E. The major groups of palms and their distribution // Gentes Herbarum. 1973. Vol. 11. P. 27–140.
68. Moore HE. The genus *Hyophorbe* (Palmae) // Gentes Herbarum. 1978. Vol. 11. P. 212–245.
69. Murray S. G. Anatomy of certain palm fruits. Ph. D. Thesis. Ithaca: Cornell University, 1971.
70. Murray S. G. The formation of endocarp in palm fruits // Principes. 1973. Vol. 17. P. 91–102.
71. Ortega-Chavez N., Stauffer F. W. Ontogeny and structure of the acervulate partial inflorescence in *Hyophorbe lagenicaulis* (Arecaceae; Arecoideae) // Annals of Botany. 2011. Vol. 108. P. 1517–1527.
72. Rao C. V. Contribution to the embryology of the Palmae // The Journal of the Indian Botanical Garden. 1959. Vol. 38. P. 46–75.
73. Reis S. B., Mercadante-Simões M. O., Ribeiro L. M. Pericarp development in the macaw palm *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) // Rodriguesia. 2012. Vol. 63. P. 541–549.
74. Reis S. B., Mello A. C. M. P., Oliveira D. M. T. Non-woody pericarp formation in basal species of Arecaceae (Calamoideae, Mauritiinae) and its ecological and phylogenetic importance // Plant Systematics and Evolution. 2017. Vol. 303. P. 675–687.
75. Robertson B. L. Morphology and development of the fruit and seed of *Jubaeopsis caffra* Becc. // Principes. 1977. Vol. 21. P. 23–29.
76. Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Wijesundara D. S. A. Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (Arecaceae–Coryphoideae–Borasseae) // Annals of Botany. 2011. Vol. 108. P. 1489–1502.
77. Potztal E. Reihe Principes / A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, Melchior H. (ed.). Ed 12, 2. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1964. S. 579–588.
78. Satake T. A new system of the classification of Palmae // Hikobia. 1962. Vol. 3. P. 112–133.

79. 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. (Chamaedoreeae) // Botany Letters. 2024. Vol. 172. P. 101–115.
80. 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.
81. Uhl N. W., Dransfield J. Genera Palmarum. A Classification of Palms Based on the Work of Harold E. Moore, Jr. Lawrence: Allen Press, 1987. 610 p.
82. Winton A. L. Anatomy of the fruit of *Cocos nucifera* // American Journal of Science. 1901. Vol. 70. P. 265–280.
83. Yatsenko O. V., Sorokin A. N., Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Iovlev P. S., Zdravchev N. S., Timchenko A. S., Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Kandidov M. V., Kuptsov K. V. Fruit anatomy and histogenesis in Mediterranean species of *Arbutus* (Ericaceae: Arbutoideae): ecological and morphogenetic aspects // Botanical Journal of the Linnean Society. 2024. Vol. 207. P. 1–15.
84. 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. P. 1–15.
85. Zdravchev N. S., Romanov M. S., Bobrov A. V., Iurmanov A. A., Timchenko A.S. Pericarp structure in *Juania australis*. (Ceroxyloideae: Ceroxyleae) // 7th World Palm Symposium (16–18 June, Rio de Janeiro, Brazil). 2021.