

УДК 581.442

DOI 10.48612/vch/ up7k-3r86-31ne

ЭВОЛЮЦИЯ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНОГО ПОБЕГА**А. М. Иванов**

428003, г. Чебоксары, Российская Федерация

Аннотация. В статье рассматривается предполагаемый путь соматической эволюции высших растений от исходных осевых органов теломных растений до листостебельной структуры цветковых растений. Эти преобразования осуществлялись в ходе полимеризации основных метамеров растений и олигомеризации полученных систем метамеров по пути планации, сингении и перевершинивания. Исходный основной метамер вегетативного тела высших растений телом имеет осевую структуру с радиальной симметрией. В онтогенезе теломных растений в ходе нарастания и ветвления осей в процессе полимеризации основных метамеров формируется система осей, имеющая радиальную симметрию с выраженной ортотропной главной осью и боковыми ответвлениями. Олигомеризация этой системы метамеров привела к возникновению синтеломных растений с их основным метамером синтеломом. Первично радиальные растения с их протостелической организацией центрального цилиндра имели ограниченный рост в высоту. В начале онтогенеза главная ось растения занимала вертикальное положение. По мере нарастания вегетативной массы наземного тела, главная ось растения постепенно наклонялась и занимала дуговидно наклоненное положение. Боковые ответвления в процессе планации расположились в одной плоскости с главной осью. В результате ускоренного развития систем кладифицированных метамеров в эмбриональной фазе их развития происходит олигомеризация систем метамеров с образованием основного метамера растений типа филлоризы, утратившего черты радиальной симметрии. В свою очередь, боковое слияние оснований стебельков в эмбриональной фазе развития систем этих метамеров привело к возникновению основного метамера семенных растений – побега с листостебельной структурой, имеющего вторично радиальное строение.

Ключевые слова: первично радиальные растения, планофиты, сердцевина, терминальный лист, улитковидная форма роста, филлориза.

Введение. Согласно широко признанной теории в настоящее время считается, что листостебельный побег цветковых растений берет начало с теломных растений, имеющих ортотропную главную ось с боковыми теломными ответвлениями. В ходе специализации систем осей более мелкие боковые ответвления вначале подвергаются планации, а затем путем срастания боковыми краями образуют листовую пластинку, а главная теломная ось становится стеблем [8], [11]. Наряду с этой теорией возникновения листостебельного побега существует теория филлоризы, согласно которой возникновение листа и стебля берет начало с растений типа филлоризы. Эти растения имели основной метамер, имеющий листоподобный облик – филлоризу. Подземная часть этого метамера составляла ризу, имевшая вид корня. Надземная часть имела вид листа, или филла. Основание филла – стебелек, соединяет ризу с листовидным расширением растения. При образовании сложной системы таких метамеров зачаток нового метамера на исходном возникал ближе к основанию стебелька как гомолог дихотомической ветви. На этой филлоризе, в свою очередь, таким же образом развивается новая филлориза, и так далее. Как результат, сросшиеся основания череды стебельков филлориз образовали стебель. Позже, когда расстояния между зачатками новых метамеров сокращаются и убыстряются темпы их заложения, один из зачатков становится точкой роста стебля, на которой вокруг верхушечной клетки закладываются новые метамеры [5]. Как по этой теории, так и по упомянутой широко признанной теории, принимается, что стебли имели теломную организацию центрального цилиндра – протостель. Считается также, что эвстелы и сифоностелы растений макрофилльной линии эволюции произошли от протостел независимо. Эти взаимосвязи еще не ясны [8]. Однако предположительно эти преобразования связаны с медуллярцией или образованием сердцевины в монолитной ксилеме протостелы [5]. Также предполагается рассечение протостелы на отдельные самостоятельные пучки при образовании эвстелы [11]. Организация конуса нарастания стебля у предпобеговых и листостебельных растений по этим теориям остается на том же уровне, что и у теломных и синтеломных растений. Однако установлено, что в этих отделах растительного мира его организация существенно отличается друг от друга [1]. Известны также положения об образовании стели семенных растений путем продольного слияния отдельных протостелей [7]. Однако возможные пути этих трансформаций не излагались.

Теория полимеризации и олигомеризации [4] наравне с теломной теорией [14] допускают схему эволюционных преобразований недифференцированного вегетативного тела первично радиальных теломных растений до вторично радиальных листостебельных растений, которая приводится ниже.

Пути формирования основного метамера растений типа филлоризы. Согласно теории филлоризы, возникновению листостебельной структуры тела высших растений макрофилльной линии эволюции предшествовало формирование «первичного растения», или филлоризы [5]. Филлориза – это гипотетическое растение, имеющее листоподобную структуру (рис. 1, А). В литературе не обсуждались те причинно-следственные изменения в морфогенезе растения, которые могли бы привести к формированию филлоризы. По-видимому, растения типа филлоризы могли возникнуть непосредственно от теломных (или синтеломных)

растений в результате полимеризации и олигомеризации осевых структур – теломов или синтеломов. Предковые группы этих растений уже имели главную ось в системе теломов, образованную в ходе анизотомического и моноподиального типов ветвления. В начале онтогенеза у них формирующаяся главная ось спорофита нарастала вертикально в силу положительного фототропизма. Первоначально от вертикально направленной главной оси системы теломов или синтеломов отходили боковые оси (теломные или синтеломные) в радиальном направлении, то есть это были первично радиальные растения. При устойчивом положении главной оси в вертикальном направлении она могла нарастать неопределенно долго. Однако без соответствующей внутренней перестройки анатомического строения стелы рост растения в высоту ограничен. Поэтому через несколько циклов нарастания осей главная ось растения под тяжестью систем осей начинает дуговидно наклоняться. При этом периодическое нарастание главной оси и боковых ответвлений продолжается, и они к концу онтогенеза принимают дуговидно наклоненное положение (рис. 2). Во время постепенного наклонения главной оси меняется положение боковых осей по отношению к источнику света и это под конец нарушает их радиальную направленность на главной оси растения, то есть появляются признаки кладификации – ветвления осей в одной плоскости.

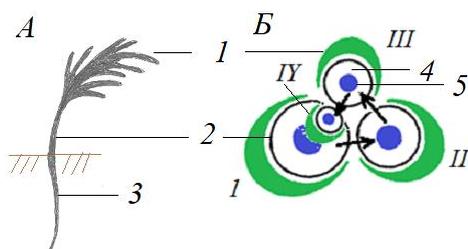


Рис. 1. Основной метамер и образование их систем в онтогенезе первичных планофитов: А – основной метамер первичных планофитов, Б – поперечные срезы черешочков метамеров каждый на уровне возобновления роста системы метамеров, 1 – листовая пластинка, 2 – стебелек и его поперечный срез, 3 – риза, 4 – первичная кора, 5 – центральный цилиндр, I-IV – метамеры пронумерованы в порядке появления. Стрелки указывают на место возобновления роста с основания стебелька

Эволюционный отбор, направленный на лучшее приспособление строения тела спорофита по максимальному использованию условий освещения в целях фотосинтеза, обособила группу растений, у которых закрепилось ветвление осей в одной плоскости, или планация. При этом все ветви растения оказались в условиях равного освещения, так как не затеняли друг друга. Кроме того, во время нарастания наклоненных осей, вновь появляющиеся метамеры в начале онтогенеза как на главной, так и на боковых осях, в силу положительного фототропизма направлены ортотропно, но во время вентрального роста они принимают наклоненное направление роста главной оси системы метамеров (рис. 2, а, б). В ходе дальнейшей эволюции вся эта система теломов или синтеломов, образованная в течение нескольких циклов роста, подвергается сингении, или продольному слиянию последовательно расположенных метамеров и боковому срастанию бок о бок расположенных осей с образованием листовой пластинки. Сингения стала возможной благодаря гетерохронии [12], когда происходит ускоренное развитие метамеров (зачатки последующих метамеров появляются уже на зачатках предыдущих метамеров) во время эмбрионального роста. А зачатки метамеров во время роста завернуты адаксиально. Поэтому последовательный ряд завернутых зачатков ювенильных метамеров образует улитковидные завитки (рис. 2, 5). Во время вентрального роста зачатков метамеров эти завитки выпрямляются и лист принимает дуговидно наклоненное положение (рис. 2, 6). Продольная и боковая сингения таких улитковидно закрученных в ювенильном состоянии метамеров привела к возникновению наклоненной листовидной структуры, вырастающей всего за одну волну роста [2]. Так мог возникнуть основной метамер растений нового типа, что соответствует филлоризе Шоу. Основной метамер предпобеговых растений вая, или плосковетка папоротников [10], как и филлориза, в ювенильном состоянии имеет улитковидно закрученную форму роста.



Рис. 2. Полимеризация основных метамеров синтеломных растений (А) и олигомеризация их систем в основной метамер первых планофитов (Б) на примере главной оси растения: 1 – направление роста зачатка метамера, 2 – направление роста метамера после вентрального роста, 3 – границы циклов роста, 4 – границы циклов роста исчезают, 5 – метамер с улитковидной формой роста в эмбриональном состоянии (сильно увеличено), 6 – расправленный метамер

Растения типа филлоризы называем планофитами ввиду их образования в ходе планации. Они отличаются от первично радиальных предковых растений потерей радиальной симметрии основного метамера спорофита. Первые планофиты явились общими предками в становлении вторично радиальных растений – папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений. Об этом свидетельствует наличие улитковидной формы роста макрофиллов этих растений, что прослеживается в начальные этапы их развития. Имеются мнения, что улитковидная форма роста листьев имеет место только у папоротников, и не характерно для цветковых растений [13]. Однако факты свидетельствуют о том, что такая форма роста листа имеется и у цветковых растений. Проявление такого роста листьев (включая все его видоизменения) сохранилось в их почкосложении, где преобладает внутрпочечный дорсальный рост листа. Таким образом, у всех покрытосеменных растений предки имели улитковидно завернутые зачатки листьев.

Образование филлоризы дало мощный толчок для дальнейшей грандизации растений, так как в ходе полимеризации этих структур в дальнейшем возникает новый тип осей – стебель.

Возобновление роста первых планофитов. В линии эволюции от первых планофитов до растений с листостебельной организацией побега решающее значение сыграло способ возобновления роста исходных групп растений. В онтогенезе спорофита первых планофитов вначале вырастал ювенильный метамер за одну волну роста; в следующую волну роста вырастал новый более сильный метамер. Со временем в результате периодического появления все более сильных новых метамеров формируется сложная система основных метамеров. Возобновление роста или нарастание основных метамеров растения с формированием полимерной структуры тела спорофита происходит с основания стебелька исходного метамера. Исходный метамер с широкой листовой пластинкой затеняет вновь развивающийся метамер, поэтому последний стремится занимать в пространстве более выгодное для фотосинтеза незатененное положение, располагаясь под некоторым углом относительно исходного метамера (рис. 1, Б). Каждый последующий новый метамер возникает и развивается по этому же принципу. Кроме того каждый новый метамер с основания возвышается над предыдущим. После определенного количества циклов возобновления роста, основания метамеров описывают полный круг по спирали вокруг наметившейся продольной оси системы основных метамеров. Дальнейшие циклы роста предполагают образование нового витка спирали основаниями очередных метамеров, а основания этих метамеров будут располагаться над основаниями метамеров предыдущего витка спирали. В наметившейся спирали главной оси из оснований стебельков, свободные верхние части метамеров с листовой пластинкой расположены радиально, и не затеняют друг друга. Условные спиральные линии вдоль продольной оси системы метамеров, образуемые основаниями вновь появляющихся метамеров, напоминали основную генетическую спираль листорасположения покрытосеменных растений.

Возникновение листостебельного побега цветковых растений. В филогенезе первых планофитов, когда сформировалось упорядоченное циклическое расположение по спирали вновь появляющихся метамеров, происходит процесс олигомеризации по пути сингении, или продольного и бокового слияния оснований последовательно расположенных метамеров. Это происходит в ходе ускоренного гетерохронного развития [12] метамеров, когда зачатки новых метамеров появляются уже с основания зачатков предыдущих метамеров. При боковой сингении основания зачатков всех соседних метамеров, тесно сближенные боковыми краями друг к другу вдоль оси, сливаются в области коры, образуя сердцевину стебля. Их центральные цилиндры (протостели) вокруг сердцевины преобразовались в коллатеральные или биколлатеральные проводящие пучки центрального цилиндра стебля. Направленные наружу коровые области соседних исходных метамеров переходят друг в друга, образуя первичную кору стебля. Эндодерма стебля и перимедуллярная зона образованы после слияния участков эндодермы исходных метамеров, оказавшихся соответственно ближе к краю стебля и к центру стебля. Таким образом, первичная структура стебля имеет на поперечном срезе снаружи к центру следующие основные слои – эпидермис, первичная кора, эндодерма, центральный цилиндр из первичных проводящих тканей, перимедуллярная зона и сердцевина (рис. 3, Б). Сердцевина при этом не входит в состав центрального цилиндра, так как она образована из частей первичных кор всех исходных метамеров, перекрывающих друг друга в центре стебля. Несросшиеся верхние части стебельков исходных метамеров отходят от общей оси в сторону, подчеркивая ее радиальную симметрию. При продольной сингении сливаются основания зачатков метамеров отдельных парастих, и полученная новая ось с боковыми придатками вырастает за одну волну роста. Так формируется основной метамер покрытосеменных растений – листостебельный побег, где новая ось представлена стеблем, а несросшиеся верхние листовидные части исходных метамеров становятся листовыми пластинками и черешками.

Приводимая схема возникновения сердцевины и проводящих пучков центрального цилиндра цветковых растений отличается от представлений Ф. Боуэра [5], согласно которому живые паренхимные клетки сердцевины возникают в центре ксилемы протостели в процессе медулляции, а непрерывное кольцо ксилемы и флоэмы соленоксиллии нарушилось в процессе дезинтеграции.

Стебель листостебельных растений имеет радиальное строение. Так как он возник из утраченных радиального строения метамеров первичных планофитов, листостебельные растения являются вторично радиальными растениями. Стебель, как новая осевая структура основного метамера семенных растений, отличается по анатомическому строению от исходных теломных и синтеломных осей. На поперечном срезе видно, что он состоит из нескольких проводящих пучков, которые представляют собой следы центральных

цилиндров продольно слившихся теломных осей. По этой причине опорная функции стебля многократно превышает опорную функцию теломных и синтеломных осей.

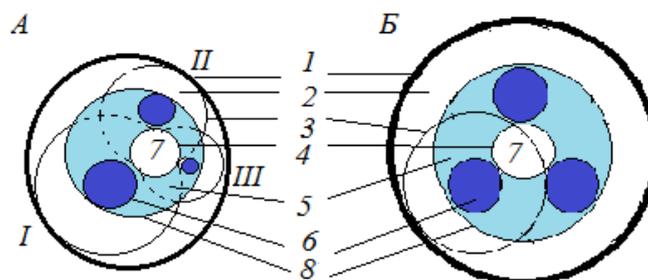


Рис. 3. Схема поперечного среза апекса побега с формулой листорасположения $1/3$ ниже уровня инициального кольца (А) и поперечный срез стебля в междоузлии (Б). I, II, III – слившиеся основания исходных метамеров в одном листовом цикле, 1 – эпидермис, 2 – первичная кора, 3 – контуры слившихся исходных метамеров, 4 – перимедулярная зона, 5 – центральный цилиндр стебля, 6 – проводящий пучок (центральный цилиндр исходного метамера), 7 – сердцевина, 8 – эндодерма

Верхушка стебля с первичной апикальной меристемой отражает следы боковой и продольной сингении исходных метамеров. Та область в центре оси апикальной меристемы на уровне периферической зоны, где сливаются коры всех соседних зачатков метамеров одного листового цикла, по-видимому, соответствует области стержневой меристемы в схеме зональности апекса побега цветкового растения. Условная круговая область, включающая центральный цилиндр и первичную кору за пределами стержневой зоны, соответствует периферической зоне апекса побега. По такой схеме бокового и продольного слияния оснований соседних основных метамеров первичных планофитов могла образоваться точка роста цветковых растений, имеющая в основании зоны периферической и стержневой меристемы (рис. 3, А).

Ранее о возникновении сердцевины из первичной коры путем внедрения ее в область стели высказывались и другие исследователи [7]. Таким образом, предложенная схема возникновения стебля путем бокового слияния теломных осей, может служить еще одним подтверждением о природе клеток сердцевины. Анатомические исследования также подтверждают, что между первичной корой и сердцевиной имеется много общего [11]. Например, сердцевина обычно состоит из паренхимы, которая может содержать хлоропласты, как и клетки первичной коры; сердцевина в центральной части имеет хорошо выраженные межклетники, как и мезодерма первичной коры; первичная кора и сердцевина могут содержать идиобласты с кристаллами и другими эргастическими включениями, склереиды, млечники.

Инициация нового листового примордия в точке роста стебля определяется прокамбиальным тяжем, идущим от предыдущего прокамбиального листового следа. Эти тяжи при очередном листорасположении направлены по спиральной линии, согласно формуле листорасположения, и по ним поставляются физиологически активные вещества к месту инициации очередного примордия [6]. Однако, эта связь между очередными примордиями с появлением прокамбиального листового следа в примордии не сохраняется, так как клетки прокамбия на этом участке генетической спирали в отсутствие ауксина превращаются в паренхимные клетки. С образованием листового следа поток синтезируемого в листовом примордии ауксина в виду полярного транспорта направлен базипетально для связи с нижерасположенным проводящим пучком на соответствующей парастихе. Возникновение примордиев листьев по генетической спирали является, очевидно, проявлением способа возобновления роста предпобеговых растений, когда новый метамер возникает сбоку от исходного метамера, как это отмечено стрелками на рис. 1, Б. В редких примерах генетическая спираль может прерваться и тогда последний примордий вырастает в терминальный лист. Нередко это наблюдается у части рассады таких важных овощных культур как капуста и томаты. После развития так называемого «строго терминального листа», дальнейший рост рассады прекращается. Ранее считали, что такие листья развиваются из верхушечной меристемы, преобразованной в примордий [3]. Нарушение системы транспорта ауксинов по генетической спирали происходит у *rip*-мутантов и под воздействием ингибиторов транспорта ауксинов. Надрезы по направлению генетической спирали после примордия также нарушают поток ауксина, и следующий примордий закладывается у края надреза [9].

Заключение. Становлению основного метамера вегетативного тела цветковых растений предшествовало формирование основного метамера первых планофитов – филлоризы. Из филлоризы, утратившей черты первично радиальной симметрии и обладавшей улитковидной формой роста, в процессе их полимеризации и олигомеризации полученных систем метамеров по пути продольной и боковой сингении оснований метамеров в эмбриональную фазу их развития, сформировался листостебельный побег – основной метамер цветковых растений, обладающий вторично радиальной симметрией. Образование стебля дало мощный толчок для дальнейшей грандизации наземных растений.

Литература

1. Евкайкина, А. И. Роль транскрипционных факторов KNOX и YABBY в регуляции морфогенеза в апикальной меристеме побега *Hyperzia selago* (L.) Bernh. Ex Schrank & Mart. (Lycopodiophyta) : специальность «Физиология и биохимия растений» 03.01.05 : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Н. Л. Евкайкина. – Санкт-Петербург, 2019. – 173 с.
2. Иванов, А. М. Причина улитковидного роста вайи папоротников / А. М. Иванов // Современная ботаника в России : Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна : труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции (Тольятти, 16-22 сентября 2013 года). Т.1: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. – Тольятти : Кассандра, 2013. – Т. 1. – С.48-50.
3. Имс, А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – Москва : Мир, 1964. – 497 с.
4. Мейен, С. В. Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений / С. В. Мейен // Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – Москва : Наука, 1992. – С.11-12.
5. Мейер, К. И. Морфогенез высших растений / К. И. Мейер. – Москва : Изд-во МГУ, 1958. – 255 с.
6. Полевой, В. В. Физиология роста и развития растений : учебное пособие / В. В. Полевой, Т. С. Саламатова. – Ленинград : Издательство Ленинградского университета., 1991. – 240 с.
7. Раздорский, В. Ф. Анатомия растений / В. Ф. Раздорский. – Москва : Советская наука, 1949. – 524 с.
8. Рейвн, П. Современная ботаника. В 2 томах. Том 2 / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – Москва : Мир, 1990. – 344 с.
9. Физиология растений : учебник для вузов / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко [и др.]; под редакцией И. П. Ермакова. – Москва : Издательский центр "Академия", 2007. – 640 с.
10. Хохряков, А. П. Эволюция биоморф растений / А. П. Хохряков. – Москва : Наука, 1981. – 168 с.
11. Эсау, К. Анатомия растений / К. Эсау. – Москва : Мир, 1969. – 660 с.
12. Geuten, K. Heterochronic genes in plant evolution and development / K. Geuten, H. Coenen. – Текст электронный. // Front. Plant Science, 25 September 2013. Sec. Plant Development and EvoDevo. - Volume 4. – 2013. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00381> (дата обращения: 10.11.2023).
13. Vasco, A. The evolution, morphology, and development of fern leaves / A. Vasco, R. C. Moran, B. A. Ambrose. – Текст электронный. // Frontiers Plant Science, 25 September 2013. Sec. Plant Development and EvoDevo. - Volume 4. – 2013. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00345> (дата обращения: 10.11.2023).
14. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme / W. Zimmermann. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. - 777 S.

Сведения об авторах

Иванов Алексей Михайлович, кандидат биологических наук, 428003, Чебоксары, Чувашская Республика, Россия; e-mail: almihiv@yandex.ru, тел. +7-917-671-51-38.

EVOLUTION OF THE LEAF-STEM SHOOT

A. M. Ivanov

428003, Cheboksary, Russian Federation

Abstract. *The article considers the proposed path of somatic evolution of higher plants from the initial axial organs of telomic plants to the leaf-stem structure of flowering plants. These transformations were carried out during polymerization of the main plant metamers and oligomerization of the obtained metamer systems along the path of planation, syngeny and inversion. The initial basic metamer of the vegetative body of higher plants has an axial structure with radial symmetry. In the ontogenesis of telomic plants, during the growth and branching of axes during the polymerization of the main metameres, an axis system is formed having radial symmetry with a pronounced orthotropic main axis and lateral branches. The oligomerization of this system of metamers has led to the emergence of synthelomic plants with their main metamer, the synthelome. The primary radial plants with their protostelic organization of the central cylinder had limited height growth. At the beginning of ontogenesis, the main axis of the plant occupied a vertical position. As the vegetative mass of the terrestrial body increased, the main axis of the plant gradually tilted and occupied an arcuate inclined position. The lateral branches in the process of planation are located in the same plane with the main axis. As a result of the accelerated development of cladified metamer systems in the embryonic phase of their development, oligomerization of metamer systems occurs with the formation of the main plant metamer of the phylloriza type, which has lost the features of radial symmetry. In turn, the lateral fusion of the stem bases in the embryonic phase of the development of these metamer systems led to the emergence of the main metamer of seed plants – a shoot with a leaf-stem structure having a secondary radial structure.*

Keywords: *primary radial plants, planophytes, medulla, the snail-like form of growth, phylloriza.*

References

1. Evkajkina, A. I. Rol' transkripcionny'x faktorov KNOX i YABBY v regulyacii morfogeneza v apikal'noj meristeme pobega Huperzia selago (L.) Bernh. Ex Schrank & Mart. (Lycopodiophyta): special'nost' «Fiziologiya i bioximiya rastenij» 03.01.05: dissertaciya na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biologicheskix nauk / N. L. Evkajkina. – Sankt-Peterburg, 2019. – 173 s.
2. Ivanov, A. M. Prichina ulitkovidnogo rosta vaji paporotnikov / A. M. Ivanov // Sovremennaya botanika v Rossii : trudy` XIII S`ezda Russkogo botanicheskogo obshhestva i konferencii «Nauchny'e osnovy` oxrany` i racional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo bassejna» (Tol'yatti, 16-22 sentyabrya 2013 goda). T.1: E`mbriologiya. Strukturnaya botanika. Al'gologiya. Mikologiya. Lixenologiya. Briologiya. Paleobotanika. Biosistematika. – Tol'yatti: Kassandra, 2013. – S.48-50.
3. Ims, A. Morfologiya cvetkovy`x rastenij / A. Ims. – Moskva : Mir, 1964. – 497 s.
4. Mejen, S. V. Oligomerizaciya i polimerizaciya v e`volyucii drevnejshix vy`sshix rastenij / S. V. Mejen // E`volyuciya i sistematika vy`sshix rastenij po danny`m paleobotaniki. – Moskva : Nauka, 1992. – S.11-12.
5. Mejer, K. I. Morfogenezy vy`sshix rastenij / K. I. Mejer. – Moskva : Izd-vo MGU, 1958. – 255 s.
6. Polevoj, V. V. Fiziologiya rosta i razvitiya rastenij: uchebnoe posobie / V. V. Polevoj, T. S. Salamatova. – Leningrad: Izdatel'stvo Leningradskogo universiteta., 1991. – 240 s.
7. Razdorskij, V. F. Anatomiya rastenij / V. F. Razdorskij. – Moskva : Sovetskaya nauka, 1949. – 524 s.
8. Rejvn, P. Sovremennaya botanika. V 2 tomax. Tom 2 / P. Rejvn, R. E`vert, S. Ajkxorn. – Moskva : Mir, 1990. – 344 s.
9. Fiziologiya rastenij: uchebnik dlya vuzov / N. D. Alexina, Yu. V. Balnokin, V.F. Gavrilenko [i dr.]; pod redakciej I. P. Ermakova. – Moskva : Izdatel'skij centr "Akademiya", 2007. – 640 s.
10. Xoxryakov, A. P. E`volyuciya biomorf rastenij / A. P. Xoxryakov. – Moskva : Nauka, 1981. – 168 s.
11. E`sau, K. Anatomiya rastenij / K. E`sau. – Moskva : Mir, 1969. – 660 s.14.
12. Geuten, K. Heterochronic genes in plant evolution and development / K. Geuten, N. Coenen. – Tekst elektronnyy. // Front. Plant Science, 25 September 2013. Sec. Plant Development and EvoDevo. - Volume 4. – 2013. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00381> (data obrashcheniya: 10.11.2023).
13. Vasco, A. The evolution, morphology, and development of fern leaves / A. Vasco, R. C. Moran, B. A. Ambrose. – Tekst elektronnyy. // Frontiers Plant Science, 25 September 2013. Sec. Plant Development and EvoDevo. - Volume 4. – 2013. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00345> (data obrashcheniya: 10.11.2023).
14. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Ueberblick ueber Tatsachen und Probleme / W. Zimmermann. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. - 777 S.

Information about authors

Ivanov Alexey Mikhailovich, Candidate of Biological Sciences, 428003, Cheboksary, Chuvash Republic, Russia; e-mail: almihiv@yandex.ru, tel. +7-917-671-51-38.