

Научная статья

УДК 581.46

doi: 10.48612/vch/uzrx-xnx3-ub9b

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ТЫЧИНКИ**Алексей Михайлович Иванов**

428003, г. Чебоксары, Российская Федерация

Аннотация. Тычинки по своей морфологической природе это репродуктивные метамеры цветка, которые развиваются по достижении репродуктивного состояния растения. Они состоят из стерильной и фертильной частей. Стерильная часть у большинства современных видов в ходе специализации редуцировалась до цилиндрической тычиночной нити. Фертильная часть состоит обычно из двух половинок – тек, представленных синтеломными пыльниками. У предполагаемых отдаленных предков цветковых растений обоопольные спорофиллы не отличались по внешнему виду от вегетативных листьев. Репродуктивные структуры – семязачатки и синтеломные пыльники на спорофиллах развивались после завершения их роста. У цветковых растений репродуктивные структуры закладываются и развиваются по гетерохронному пути развития. Это опережающее развитие фертильной части по отношению к стерильной происходит на спорофиллах уже в эмбриональную фазу их развития. Из-за этого развитие изначально листоподобного спорофилла приостанавливается на эмбриональной фазе развития, когда он имеет вид удлиненного примордия зачатка тычинки. В дальнейшем продолжается развитие зачатков синтеломных пыльников, а основание примордия тычинки остается в виде зачатка цилиндрической тычиночной нити. Эмбриональное состояние тычиночной нити сохраняется и после распускания бутона. Гетерохронный путь развития репродуктивной структуры на спорофилле вызвал слияние двух прежде самостоятельных структур – спорофилла в виде стерильной части и синтеломных пыльников с образованием новой репродуктивной структуры – тычинки, которая развивается за одну волну роста. Форма стерильной части тычинки и пыльника определяется местом заложения зачатков синтеломных пыльников и времени активизации их развития.

Ключевые слова: тычинка, гетерохрония, микроспорангий, пыльник, синтеломный пыльник.

Для цитирования: Иванов А. М. Морфологическая природа тычинки // Вестник Чувашского государственного аграрного университета. 2025 №2(33). С. 35-40.

doi: 10.48612/vch/uzrx-xnx3-ub9b

Original article

MORPHOLOGICAL NATURE OF THE STAMEN**Alexey M. Ivanov**

428003, Cheboksary, Russian Federation

Abstract. The stamens, by their morphological nature, are the reproductive metameres of the flower, which develop upon reaching the reproductive state of the plant. It consists of a sterile and fertile part. In most modern species, the sterile part was reduced to a cylindrical stamen filament during specialization. The fertile part usually consists of two polynuclei, represented by syntelomic anthers. In the supposed distant ancestors of flowering plants, bisexual sporophylls did not differ in appearance from vegetative leaves. Reproductive structures – seed-buds and syntelomic anthers on sporophylls developed after their growth was completed. In flowering plants, reproductive structures are laid down and develop along a heterochronic path of development. This advanced development of the fertile part in relation to the sterile one occurs on sporophylls already in the embryonic phase of their development. Because of this, the development of the initially deciduous sporophyll is suspended at the embryonic phase of development, when it has the appearance of an elongated primordial stamen. In the future, the rudiments of the syntelomic anthers continue to develop, and the base of the primordium of the stamen remains in the form of a rudiment of a cylindrical stamen filament. The embryonic state of the stamen filament persists even after budding. The heterochronous path of development of the reproductive structure on sporophyll caused the fusion of two previously independent structures – the sporophyll in the form of a stellar part and the syntelomic anthers to form a new reproductive structure – the stamen, which develops in one growth wave. The shape of the stem of the stamen and anther is determined by the location of the germs of the syntelomic anthers and the time of activation of their development.

Keywords: stamen, heterochrony, microsporangium, anther, syntelomic anther.

For citation: Ivanov A. M. Morphological nature of the stamen // Vestnik Chuvash State Agrarian University. No. 2(33). Pp. 35-40.

doi: 10.48612/vch/uzrx-xnx3-ub9b

Введение.

Основатель морфологии растений немецкий ученый-энциклопедист И. В. фон Гете впервые отметил сходство листовидных органов цветковых растений и

принимал органы цветка за видоизмененные вегетативные листья. С появлением новой теломной морфологии утвердилось представление о спорофиллах цветковых растений как производных органов также

листовой категории. Однако эти листовидные органы, по их мнению, отличаются по своему происхождению от вегетативных макрофиллов [10]. Согласно этой гипотезе, вегетативные макрофиллы и листоподобные фертильные органы свое эволюционное восхождение начали с теломных растений. Основные метамеры теломных растений – стерильные и фертильные теломы, специализированные для воздушного питания и спороношения, в ходе основных морфогенетических эволюционных процессов преобразовались в листовидные органы: из стерильных теломов образовались макрофиллы (вегетативные листья), а из фертильных – также листовые органы макрофилльной природы – макроспорофиллы и микроспорофиллы. Спорофиллы, по мнению А. Л. Тахтаджяна [8], никогда не выполняли вегетативные функции и у отдаленных предков покрытосеменных они имели вид разветвленных трехмерных структур без адаксиально-абаксиальной организации, а тычинки ранних покрытосеменных или их ранних предков были перистыми листовидными органами с маргинально расположенными микроспорангиями. Для папоротников и семенных папоротников, которые имели сходные морфогенетические процессы в становлении макрофиллов, установлено, что обособление их фертильных листьев является вторичным признаком в эволюционном развитии [7]. Другие способы формирования специализированных спорофиллов папоротников не известны, т. е. исходными метамерами этих спорофиллов не могли быть репродуктивные теломы или репродуктивные синтеломы.

Спорофиллы цветковых растений похожи между собой по анатомическому строению, онтогенезу и не отличаются по этим признакам от вегетативных листьев. Поэтому они вопреки взглядам новой морфологии рассматриваются как видоизменения вегетативных листьев [3]. Морфологическая природа частей пыльника и его происхождение в литературе мало обсуждается. По одной из гипотез, пыльник является производным микроспорофилла, что затрудняет поиски анцестральных форм цветковых растений [3]. Считается, что примитивные тычинки цветковых растений были листовидными как у современных магнолиевых с маргинальным расположением спорангиев, а их абаксиальное и адаксиальное расположение является вторичным происхождением [6]. Происхождение тычинок из микроспорофиллов предковых форм связывают с неотенным происхождением цветка и его элементов [6].

В этой работе мы принимаем морфологическую природу типичного пыльника как образование, состоящее из двух репродуктивных синтеломов, и прослеживаем возможный ход эволюции листовидных органов и репродуктивных структур у растений макрофилльной линии эволюции, слияние которых у цветковых растений привело к формированию нового типа репродуктивного метамера – тычинки.

Материал и методы.

Методическим руководством для обоснования происхождения и эволюции тычинки и составляющих его структур послужили теломная теория [10], теория полимеризации и олигомеризации [4] и другие из-

вестные модусы эволюционного развития органов [9]. Терминология, применяемая для характеристики составных частей пыльника, предложена нами ранее [2].

Результаты исследований и их обсуждение.

Параллельное развитие вегетативной и репродуктивной сферы высших растений. Наземное тело спорофита первых высших растений состояло из повторяющихся структур – метамеров. Исходными метамерами теломных растений были осевые радиально симметричные структуры – дихотомически ветвящиеся теломы. В ходе онтогенеза растения полимеризация вегетативных теломов привела к формированию дихотомически ветвящихся систем осей, где еще не обозначена главная ось наземной части спорофита. По достижении репродуктивной фазы развития растения на окончаниях вегетативных теломов развивались репродуктивные теломы. Они отличались от вегетативных теломов наличием на их окончаниях спорангиев и утратили способность нарастания и ветвиться.

Эволюция ветвления в ходе нарастания теломных систем привела к формированию главной оси растения. Однако в виду протостелического строения осей их рост в высоту ограничен. Репродуктивные теломы не способны к полимеризации и после спороношения высыхали. Их эволюционное развитие могло следовать по пути редукции вегетативной оси с образованием укороченной оси под спорангием или сидячего спорангия.

Система вегетативных теломов теломных растений в своем эволюционном развитии подвергается олигомеризации по пути продольного слияния последовательно расположенных теломов. В итоге получается синтелом, представляющий разветвленную структуру с главной осью и радиально развивающимися боковыми ветвями. С возникновением синтеломов связано появление новой группы высших растений – синтеломных растений с их основными метамерами синтеломами. Синтеломы в ходе онтогенеза нарастали, образуя системы синтеломов. В репродуктивную фазу развития на окончаниях вегетативных синтеломных осей развивались репродуктивные синтеломы. Фертильные синтеломы, как и вегетативные, имели главную ось и боковые разветвления: на главной оси развивались спорангии; боковые оси могли быть со спорангиями или без них. Репродуктивные синтеломы, как и репродуктивные теломы теломных растений, не способны к полимеризации с образованием системы репродуктивных синтеломов. Их эволюционное развитие заключалось в уменьшении длины основной оси и в редукции количества боковых ответвлений или в их специализации как защитные микрофиллы спорангиев.

Следующая ступень эволюционного развития высших растений заключается в появлении нового типа основного метамера в ходе слияния осевых структур у синтеломных растений. Это направление эволюции сопровождалось одновременно продольным и боковым слиянием синтеломных осей, что привело к возникновению растений типа филлоризы, или планофитов. Формирование планофитов сопровождалось планацией и возникновением улитковидно свер-

нутых листовидных структур – вай [1], основных метамеров предпобеговых растений.

В предковой линии эволюции покрытосеменных растений боковая сингения оснований основных метамеров предпобеговых растений привела к формированию новой осевой структуры – стебля. Несросшиеся верхние части этих метамеров преобразовались в боковые листья. Репродуктивные синтеломы синтеломных растений в ходе возникновения новых типов основных метамеров также видоизменяются. У предпобеговых растений они сливаются с вегетативными синтеломами, образуя спорофиллы. У семенных папоротников репродуктивные синтеломы сохранились как самостоятельные структуры и преобразовались в синтеломные пыльники и семяпочки с купулами. У покрытосеменных растений репродуктивные синтеломы эволюционировали по пути уменьшения боковых ответвлений и преобразования оставшихся в микрофиллы для защиты макро- и микроспорангиев. Кроме того, важным ароморфозом является образование новых репродуктивных метамеров (тычинка и плодolistик), составляющих цветок, когда в репродуктивную сферу внедряется листовая пластинка спорофилла по причине гетерохронного пути развития спорангиев синтеломного пыльника. После слияния

микроспорофилла и синтеломных пыльников формируется новый репродуктивный метамер – тычинка цветка.

Параллельное развитие вегетативной и репродуктивной сферы спорофитов высших растений заключается в том, что в каждом отделе высших растений в связи с изменением структуры основного метамера изменения происходят и в репродуктивной сфере. У теломных растений основными метамерами вегетативной сферы были вегетативные теломы, а репродуктивной сферы – репродуктивные теломы, у синтеломных растений соответственно вегетативный синтелом и репродуктивный синтелом. У части планофитов репродуктивные синтеломы подвергаются продольной сингении с вегетативными синтеломами при образовании спорофиллов. У другой части планофитов – предковой линии семенных папоротников, репродуктивные синтеломы сохранили прежний ритм развития и преобразовались в семяпочки с купулами и синтеломные пыльники. У тех планофитов, от которых начинается линия эволюции покрытосеменных растений, репродуктивные синтеломы были уже преобразованы в семяпочки с интегументами и синтеломные пыльники (рис. 1).

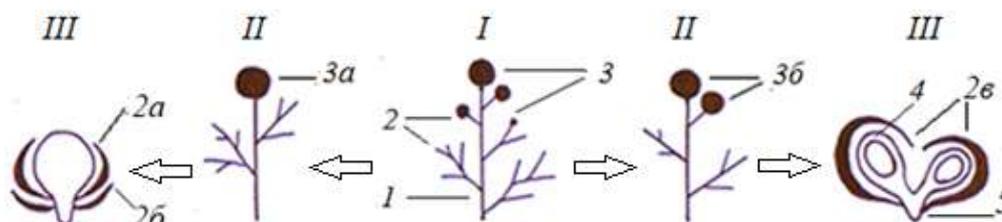


Рис. 1. Эволюционные преобразования репродуктивного синтелома синтеломных (I), ранних предков семенных (II) и семенных (III) растений:

1 – главная ось репродуктивного синтелома, 2 – боковые ответвления репродуктивного синтелома, 2a – внутренний интегумент семяпочки, 2б – наружный интегумент, 2в – микроспорангиальные интегументы (покров синтеломного пыльника), 3 – спорангии, 3a – макроспорангий, 3б – микроспорангии, 4 – пыльцевой мешок (микроспорангий), 5 – синтеломный пыльник.

Fig. 1. Evolutionary transformations of the reproductive synthelome of syntelomic (I), early ancestors of seminal (II) and seminal (III) plants:

1 – the main axis of the reproductive synthelome, 2 – lateral branches of the reproductive synthelome, 2a – internal integument of the ovule, 2b – external integument, 2в – microsporangial integuments (cover of the syntelomic anthers), 3 – sporangia, 3a – macrosporangium, 3б – microsporangium, 4 – pollen sac (microsporangium), 5 – syntelomic anther.

Макроморфология тычинки.

Внешний вид тычинки определяют ее стерильная и фертильная части (рис. 2). Стерильная часть тычинки в основании в типичном случае представлена тычиночной нитью; в средней части тычиночная нить переходит в связник, а в верхней – в надсвязник. Фертильная часть тычинки представлена пыльником. Пыльник обладает билатеральной структурой относительно продольной оси тычинки. Каждую его половину мы принимаем как синтеломный пыльник с двумя микроспорангиями.

При сравнении двух типов спорофиллов следует ожидать параллелизма в их строении и развитии [3]. Следуя этой концепции, мы принимаем, что равноценными структурами репродуктивных синтеломов –

семяпочки и синтеломного пыльника – являются макроспорангий и микроспорангий с тапетальной обложкой; интегументы семяпочки и интегументы синтеломного пыльника, состоящие из клеток эпидермального, фиброзного и париетального слоев; семяножка и главная ось синтеломного пыльника; плаценты на спорофиллах [2]. Обычно в пыльнике не заметны главные оси репродуктивного синтелома. Лишь у наиболее примитивных таксонов можно различить эту ось, как, например, у *Nyphar variegatum* [3, рис. 55, В] или на ранних стадиях развития тычинок у некоторых видов. В старой ботанической литературе предполагали, что плацента, типичная для плодolistиков, имеется и в тычинках на связнике, куда прикрепляются синтеломные пыльники [10].

Исходно примитивные тычинки напоминают листья с абаксиально или адаксиально расположенными синтеломными пыльниками (погруженными в ткани спорофилла) и где мало заметна разница между стерильными и фертильными частями. Удлиненные фертильные образования образуются на некотором удалении от оси спорофилла и между ними нет специализированного участка микроспорофилла – связника, связывающего парные синтеломные пыльники в пыльник. В процессе специализации примитивной тычинки произошла редукция краевых областей с постепенным сужением до тычиночной нити, а пыльники развиваются у большинства видов на адаксиальной поверхности микроспорофилла. Форма пыльника колеблется от шаровидной до удлиненной различной конфигурации.

Эволюционное развитие тычинки в общих чертах [6] представлена на рис. 2. Исходная примитивная тычинка имела листовидную форму без дифференциации пыльника и тычиночной нити. Удлиненные пары спорангиев синтеломных пыльников, глубоко погруженные в ткани спорофилла, развивались на абаксиальной или адаксиальной его стороне, между главной и двумя боковыми жилками. Далее постепен-

но происходит сужение краев спорофилла и синтеломные пыльники оказываются на краю пластинки. При дальнейшем сужении пластинки краевые синтеломные пыльники приближаются друг к другу и участок спорофилла между ними сужается, составляя связник. Проксимальный участок спорофилла выглядит в виде узкой плоской тычиночной нити, а дистальный – в виде надсвязника. У наиболее специализированных тычинок тычиночная нить цилиндрическая. Одновременно с сужением краев спорофилла происходит перемещение синтеломных пыльников. Сначала они принимают кособоковое положение, затем – боковое. В процессе редукции краев спорофилла парные синтеломные пыльники постепенно высвобождаются из недр спорофилла. Схема эволюции тычинки отражает также изменения в форме пыльника.

По Имсу погруженные в ткань спорофилла микроспорангии не имели стенки. Стенка пыльника, которая окружает микроспорангии, представляет собой слой клеток тканей микроспорофилла, оставшиеся после редукции. Такое представление происхождения пыльника затрудняет поиски анцестральных предков цветковых растений.

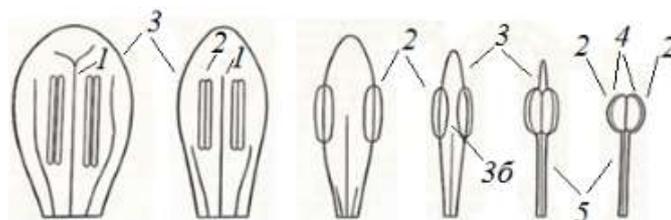


Рис. 2. Схема эволюции тычинки (по Тахтаджяну [6], с изменениями): 1 – главная жилка микроспорофилла, 2 – синтеломный пыльник, 3 – листовая пластинка микроспорофилла, 3а – надсвязник, 3б – связник, 3в – тычиночная нить, 4 – пыльник, состоящий из двух синтеломных пыльников.

Fig. 2. The scheme of evolution of the stamen (according to Takhtajyan [6], with changes): 1 – the main vein of the microsporophyll, 2 – the syntelomic anther, 3 – the leaf blade of microsporophyll, 3a – the supraligament, 3b – the connectivum, 3в – the stamina fila, 4 – the anther consisting of two syntelomic anthers.

Внутрипочечное развитие тычинки. Тычинки, образовавшиеся в результате слияния микроспорофиллов и репродуктивных синтеломов, отличаются от внешнего вида исходных структур. Это слияние возможно в эмбриональную фазу развития спорофилла и при преждевременном развитии синтеломного пыльника (гетерохрония).

Форма пыльника и спорофилла зависит от времени заложения репродуктивного синтелома и времени его активизации. Например, зачаток микроспорофилла в онтогенезе тычинки с латеральным вскрыванием пыльника возникает на цветоложе как округлый вырост. По-видимому, этот примордий соответствует зачатку оси будущего микроспорофилла. Заложение зачатков репродуктивного синтелома на верхушке растущего примордия возможно уже на этой стадии развития спорофилла. Зачатки синтеломных пыльников также подвергаются пролиферации во время роста верхушки спорофилла, оставляя продольные ряды специализированных клеток. Вскоре наступает активизация удлиненных в продольном направлении зачатков синтеломных пыльников с образованием спо-

рангиев и их покровов, в связи с чем приостанавливается любая меристематическая активность спорофилла [3]. Вследствие этого дистальная часть спорофилла принимает черты пыльника и имеет на поперечном срезе четырехугольную форму, так как к этому времени закладываются микроспорангии. К концу эмбриональной фазы развития тычинки формируется удлиненный пыльник, имеющий в основании зачаток спорофилла в виде короткой цилиндрической оси – тычиночной нити. Так завершается внутрипочечная фаза развития спорофилла, конечные стадии которого заменяются развитием зачатков пыльника. Формирующийся пыльник становится источником фитогормона ИУК, контролирующего ростовые процессы тычиночной нити [5].

Шаровидные и округлые пыльники образуются при заложении зачатка репродуктивных синтеломов на самой ранней стадии развития микроспорофилла, когда еще все клетки примордия находятся в стадии пролиферации. При этом сразу же начинается рост и развитие репродуктивного синтелома. Вследствие этого прекращается дальнейшая пролиферация клеток

во всем примордии микроспорофилла и формируется округлый пыльник.

При заложении зачатка репродуктивного синтелома ниже кончика примордия, где уже закончена пролиферация клеток, и одновременной его активизации формируются тычинки с выраженными надсвязниками и округлыми пыльниками, как у *Bellolum haplopus* [3]. При таком же заложении зачатков репродуктивного пыльника, но с задержкой активизации этих зачатков, формируются тычинки с удлинёнными спорангиями и с выраженным надсвязником, как у *Decaisnea*. Причиной появления листовидных тычинок с погруженными синтеломными пыльниками у магнолий также является раннее заложение зачатков синтеломных пыльников еще на растущем кончике примордия тычинки под эпидермисом (гетеротопия). Но удлинённые зачатки активизируются только после маргинального роста и образования листовой пластинки спорофилла. При маргинальном росте пластинки зачатки синтеломных пыльников могут смещаться на адаксиальную (или на абаксиальную у *Degeneria*) сторону пластинки. После их активизации дальнейший рост спорофилла приостанавливается, так как начинается органогенез синтеломных пыльников. После распускания цветка листовидные тычинки не достигают размеров лепестков. Подобно гетеротропному заложению зачатков синтеломных пыльников на приведенном примере имеет место также гетеротропное заложение семязачатка в толще зачатка макроспорофилла у *Balanophora* [3].

Таким образом, после завершения роста тычинки, вместо листовидного микроспорофилла формируется совершенно новый орган – тычинка. Образование тычинки стало возможным из-за нарушения привычного для анцестральных форм цветковых растений хода развития, как спорофилла, так и репродуктивного синтелома. У первого ход эмбрионального развития привел к раннему заложению зачатка семязачатка, у второго – начался преждевременный рост на зачаточном спорофилле. При этом совпадает их ритм роста, что характерно для структур, являющихся метамерами.

Выводы.

Ранее считалось, что гетерохрония не может объяснить происхождение новых структур в эволюции [9]. Изучение макроморфологии тычинки показало, что этот репродуктивный орган цветковых растений является не видоизменённым листом, а репродуктивным метамером, возникшим в результате гетерохронного развития синтеломных пыльников на зачатке микроспорофилла, где синтеломный пыльник сохраняет полный цикл развития, а вегетативный лист остается в эмбриональном состоянии. Фертильная часть специализированной тычинки, рассматриваемая в ботанической литературе как пыльник с четырьмя микроспорангиями, представлена парой синтеломных пыльников, где покровы пыльника образованы микроспорангияльными интегументами микрофилльной природы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванов, А. М. Причина улитковидного роста вайи папоротников / Современная ботаника в России : труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16-22 сентября 2013 года). Т.1: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. – Тольятти : Кассандра, 2013. – С. 48-50.
2. Иванов А. М. Синтеломная природа пыльника / А. М. Иванов // Вестник Чувашской государственной сельскохозяйственной академии. – 2024. – № 3(30). – С. 19-23. – DOI 10.48612/vch/fm1f-xr71-6mn3.
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 / Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – Москва : Наука, 1992. – С. 11-12.
5. Полевой, В. В. Физиология роста и развития растений: учебное пособие / В. В. Полевой, Т. С. Саламатова. – Ленинград : Издательство ЛГУ, 1991. – 240 с.
6. Тахтаджян, А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – Ленинград : Наука, 1970. – 147 с.
7. Тахтаджян, А. Л. Происхождение листовых органов / А. Л. Тахтаджян // Жизнь растений : в 6-ти томах /– Москва : Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 12.
8. Тахтаджян, А. Л. Происхождение цветка / А. Л. Тахтаджян // Жизнь растений : в 6-ти томах. – Москва : Просвещение, 1980. – Т. 5, Ч. 1. – С. 37-38.
9. 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).
10. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen: Ein Überblick über Tatsachen und Probleme / W. Zimmermann. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. - 777 S.

REFERENCES

1. Ivanov, A. M. Prichina ulitkovidnogo rosta vaji paporotnikov / So-vremennaya botanika v Rossii : Trudy XIII S"ezda Russkogo botanicheskogo ob-shchestva i konferencii «Nauchnye osnovy ohrany i racional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo bassejna» (Tol'yatti, 16-22 sentyabrya 2013 goda). T.1: Embriologiya. Strukturnaya botanika. Al'gologiya. Mikologiya. Lihenologiya. Briologiya. Paleobotanika. Biosistematika. – Tol'yatti: Kas-sandra, 2013. – S.48-50.

2. Ivanov A. M. Sintelomnaya priroda pyl'nika / A. M. Ivanov // Vestnik Chuvashskoj gosudarstvennoj sel'skohozyajstvennoj akademii. – 2024. – № 3 (30). – S. 19-23. – DOI 10.48612/vch/fm1f-xr71-6mn3.
3. Ims, A. Morfologiya cvetkovykh rastenij / A. Ims. – Moskva : Mir, 1964. – 497 s.
4. Mejen, S. V. Oligomerizaciya i polimerizaciya v evolyucii drevnejshih vysshih rastenij / Evolyuciya i sistematika vysshih rastenij po dannym pa-leobotaniki. – Moskva : Nauka, 1992. – S.11-12.
5. Polevoj, V. V. Fiziologiya rosta i razvitiya rastenij: uchebnoe posobie / V. V Polevoj, T. S. Salamatova. – Leningrad: Izdatel'stvo LGU., 1991. – 240 s.
6. Tahtadzhyan, A.L. Proiskhozhdenie i rasselenie cvetkovykh rastenij / A. L. Takhtadzhyan. – Leningrad : Nauka, 1970. – 147 s.
7. Takhtadzhyan, A. L. Proiskhozhdenie listovykh organov / A. L. Takhtadzhyan // Zhizn' rastenij : v 6-ti tomakh /– Moskva : Prosveshchenie, 1978. – Т. 4. – S. 12.
8. Takhtadzhyan, A. L. Proiskhozhdenie cvetka / A. L. Takhtadzhyan // Zhizn' rastenij : v 6-ti tomakh. – Moskva : Prosveshchenie, 1980. – Т. 5, CH. 1. – S. 37-38.9. 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).
10. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen: Ein Überblick über Tatsachen und Probleme / W. Zimmermann. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. - 777 S.

Информация об авторе

Иванов Алексей Михайлович, кандидат биологических наук, e-mail: almihiv@yandex.ru.

Information about authors

Ivanov Alexey Mikhailovich, Candidate of Biological Sciences, e-mail: almihiv@yandex.ru.

Вклад автора

Иванов А. М. – определение цели исследования, проведение исследования, анализ результатов исследования, написание статьи.

Contribution of the authors

Ivanov A. M. – defining the purpose of the study, conducting the study, analyzing the results of the study, writing the article.

Статья поступила в редакцию 28.04.2025. Одобрена после рецензирования 15.05.2025. Дата опубликования 27.06.2025.

The article was received by the editorial office on 28.04.2025. Approved after review on 15.05.2025. Date of publication: 27.06.2025.