

УДК 581.46

DOI 10.48612/vch/fm1f-xr71-6mn3

СИНТЕЛОМНАЯ ПРИРОДА ПЫЛЬНИКА**А. М. Иванов**

428003, Чебоксары, Российская Федерация

Аннотация. В работе рассматривается синтеломное происхождение синтеломного пыльника цветковых растений. Два синтеломных пыльника, развивающиеся зеркально и прикрепленные к связнику тычинки, составляют пыльник микроспорофилла. Развитие спорангиеносной структуры тычинки стало возможным после дифференциации спорангиеносной структуры – репродуктивного синтелома синтеломных растений. Этот репродуктивный орган у разнospоровых растений имел главную ось с моноподиальным типом ветвления; главная ось и верхнее теломное ответвление на верхушке заканчивались спорангием, в основании развивались стерильные ответвления, преобразованные в микрофиллы. У предковых форм цветковых растений эти репродуктивные синтеломы составляют архтеку. В условиях засушливого климата и грандизации растений вызревание микроспор и развитие мужского гаметофита затруднялось из-за мало приспособленных к высыханию спорангиев. В связи с этим естественный отбор подхватил те изменения, которые ускорили время развития микроспорангия по отношению к стерильным структурам репродуктивного синтелома. Ускоренное развитие микроспорангиев уже в начале заложения оси репродуктивного синтелома привело к приостановке ее роста с последующей редукцией. Микрофиллы, развивающиеся в базипетальном направлении, оказались у оснований спорангиев и окружили их каждый по отдельности. Срастаясь со стенкой микроспорангия – тапетумом, они образовали защитный покров микроспорангия – стенку синтеломного пыльника, включающую эпидермис, эндотеций и париетальные клетки. В свою очередь, гетерохронное развитие синтеломного пыльника на только что появившемся зачатке микроспорофилла, привело к задержке его удлинения вплоть до образования пыльцы в спорангиях. Так образовался новый репродуктивный орган цветковых растений – тычинка.

Ключевые слова: архтека, микроспорангий, репродуктивный синтелом, синтеломный пыльник, стенка микроспорангия, стенка пыльника.

Введение. Пыльники с пыльцевыми мешками у цветковых растений, как и семязачатки, имеют синтеломное происхождение [7]. Однако в их структуре трудно распознать гомологичные структуры не только в сравнении с репродуктивными синтеломами предковых групп растений, но и с самим семязачатком из-за высокой степени слияния структур, составляющих пыльник. Современные представления о структуре пыльника не предусматривают в нем наличие микрофиллов, гомологичные интегументам семязачатков. Поэтому в составе пыльника остаются только отдельные микроспорангии, так как защитный слой стенки пыльника приравнивается к стенке микроспорангия [2]. При этом считают, что весь микроспорангий гомологичен нуцеллусу [10]. По этим представлениям стенка пыльника, или стенка микроспорангия включает все слои, расположенные снаружи от спорогенной ткани – тапетальный, париетальный, фиброзный и эпидермальный. Противоположная точка зрения исключает наличие стенки микроспорангия у всех покрытосеменных растений (как и стенки макроспорангия), так как считает, что спорангии цветковых растений не гомологичны ни одному из известных типов спорангиев, а париетальный и фиброзный слои стенки пыльника являются производными тканей спорофилла [6].

Эти представления о строении пыльника не учитывают важный принцип о сходном строении одинаковых структур [6]. Согласно этому принципу в строении гомологичных органов должны присутствовать идентичные составляющие части. Без учета явления параллелизма в развитии равноценных структур конкретного органа едва ли возможна объективная морфологическая интерпретация этого органа, и гомологизация частей семязачатка и пыльника может идти по ложному пути. Очевидно, в строении семязачатков и пыльников основными составляющими частями должны быть спорангии и оси репродуктивного синтелома. Эти части отчетливо обособлены в строении семязачатка в виде нуцеллуса и фуникулуса. Ось репродуктивного синтелома – синтеломного пыльника, прикрепленная к связнику, могли рассматривать как плацентоиды [6], направленные вплоть до спорогенных тканей микроспорангиев. Ранее было замечено, что клетки тапетума и микроспорогенных клеток могли иметь общее происхождение вследствие сходства во внешнем виде и поведению клеток [6].

Цель работы – обосновать синтеломное происхождение пыльника цветковых растений и природу его составляющих структур с позиций теломной теории.

Принимая во внимание, что, согласно теломной теории, формирование репродуктивных структур семенных растений берет начало с синтеломных структур как производное систем вегетативных и репродуктивных теломов первых высших наземных растений [1], а также положение о гомологии основных структур в спорофиллах [6], излагаем возможный путь формирования мужской репродуктивной сферы цветковых растений.

В истории развития репродуктивной сферы цветковых растений возникновение синтеломных пыльников и семязачатков стало возможным после появления репродуктивных синтеломов синтеломных растений. Они

представляли собой синтеломные оси, вырастающие за одну волну роста по моноподиальному типу ветвления (рис. 1). Главная ось репродуктивного синтелома заканчивалась спорангием, а боковые оси были стерильные или фертильные.

В онтогенезе синтеломных растений в формировании вегетативного тела спорофита принимали участие вегетативные синтеломы, периодически нарастающие по моноподиальному типу ветвления с образованием систем синтеломных осей. В филломорфогенезе вегетативной сферы формообразовательные процессы (планация, сингения) привели к образованию растений типа филлоризы с новым типом основного метамера, и от которых берет начало макрофильная линия эволюции растений. В образовании макрофилла вероятных предков семенных растений репродуктивные синтеломы не участвовали и сохранили синтеломный уровень организации. Они развивались при достижении репродуктивной фазы развития растения по краю макрофиллов как продолжение жилок листовой пластинки и имели иной ритм развития (по сравнению с ритмом развития макрофилла). С появлением разноспоровых растений репродуктивный синтелом с макроспорангием становится археовулюсом, где боковые ответвления преобразуются в микрофиллы [5]. У предковых групп цветковых растений они, окружая макроспорангий, становятся интегументами – защитными покровами макроспорангия. Репродуктивные синтеломы синтеломных растений с микроспорангиями, которые служили исходной структурой синтеломных пыльников, называем архетекой. В отличие от археовулюса, у архетеки имеется второй микроспорангий на верхнем ответвлении оси синтелома. Нижние два стерильных теломата под спорангиями, преобразованные в микрофиллы, каждый охватывает по отдельности спорангии и, срастаясь с их стенками, становятся защитными покровами – стенкой синтеломного пыльника, что напоминает образование защитных покровов семязачатка. Таким образом, в мужских репродуктивных синтеломах микрофиллы, как и в женских репродуктивных синтеломах, специализируются как защитные структуры по отношению к спорангиям.

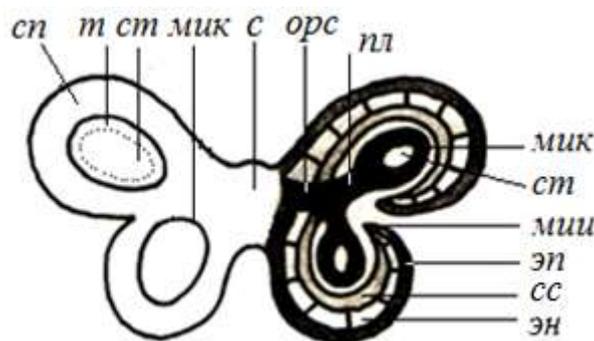


Рис. 1. Схема строения синтеломных пыльников, прикрепленных к связнику (с) микроспорофилла (поперечный срез): *миш* – микроспорангиальный интегумент, *мик* – микроспорангий, *орс* – ось репродуктивного синтелома, *пл* – плацентоид, *сп* – стенка пыльника, *сс* – средний слой, *ст* – спорогенная ткань, *т* – тапетум, *эн* – эндотелий, *эп* – эпидермис

Парные спорангии, характерные для синтеломного пыльника, могут быть также на верхушке женского репродуктивного синтелома – у семязачатка. Например, у гибридов вишни и ириса сибирского обнаружены семязачатки с парными спорангиями [4], [3]. Наружный интегумент в таких семязачатках окружает оба нуцеллуса; внутренний интегумент имеется у каждого из нуцеллулов. Цитозембриологические исследования развития таких семязачатков не выявили, является ли дополнительный нуцеллус результатом бокового или дихотомического ветвления главной оси семязачатка.

Репродуктивные синтеломы у вероятных предков цветковых растений развивались после расправления спорофиллов. Однако в условиях засушливого климата и грандизации растений естественный отбор подхватил те группы растений, у которых развитие семязачатков и синтеломных пыльников опережало развитие спорофиллов. Так, семязачатки закладываются на макроспорофилле в его эмбриональную фазу развития по краям свернутой листовой пластинки и оказались внутри образовавшейся замкнутой полости [5]. Эта полость, образованная макроспорофиллом, является дополнительным защитным образованием для развивающегося семязачатка. Зачатки синтеломного пыльника на микроспорофилле закладываются еще раньше, уже после появления примордия тычинки. После этого сразу начинается рост и развитие синтеломного пыльника, а дальнейшее развитие спорофилла приостанавливается. У сформировавшейся тычинки имеются только синтеломные пыльники и тычиночная нить как остаток примордиальной фазы развития микроспорофилла. В отличие от плодolistика микроспорофилл, таким образом, не формирует никакой дополнительной защитной структуры для развивающегося синтеломного пыльника. Архетека, по отношению к археовулюсу, менее защищенное образование для спорангиев по отношению к внешним неблагоприятным климатическим факторам; она предназначена для образования мужских гаметофитов – пыльцы и является эфемерным образованием, расходуясь полностью на образование пыльцы. Поэтому в составе архетеки остались только крайне специализированные микрофиллы. Срастание микрофилла верхней поверхностью с отдельным

микроспорангием и редукция оси репродуктивного синтелома явилось результатом ускоренного развития микроспорангиев по отношению к стерильным составляющим репродуктивной оси. Становление специализированных тычинок у цветковых растений явилось также результатом гетерохронного пути развития уже самого синтеломного пыльника по отношению к микроспорофиллу. Зачаток синтеломного пыльника при этом закладывается рано уже на верхушке зачатка микроспорофилла в самом начале его верхушечного роста латерально с двух сторон и начинается их интенсивное развитие с образованием гнезд пыльника. Так как все ресурсы направлены на развитие пыльника, дальнейший рост и развитие оси зачатка микроспорофилла прекращается. Так формируется новый репродуктивный орган цветковых растений – типичная тычинка. Таким образом, становление синтеломного пыльника у цветковых растений сопровождалось редукцией количества боковых вегетативных ответвлений репродуктивного синтелома и их специализацией в микрофиллы как защитные структуры для спорангиев, укорочением оси синтелома и слиянием микрофилла со стенкой микроспорангия. Тычинка, в свою очередь, состоит из фертильной и стерильной части – пыльника и тычиночной нити. Как правило, типичный пыльник состоит из пары синтеломных пыльников, расположенных зеркально на связнике и которые составляют половинки пыльника, именуемых теками. В строении теки, или синтеломного пыльника, обнаружены все составные части, характерные для гипотетической архетеки – ось репродуктивного синтелома, микрофиллы и микроспорангии.

Ось репродуктивного синтелома ранее рассматривали как плаценты, характерные для плодолистиков и обозначили плацентоидами. У *Nyphar variegatum* [6] и *Canarium pimela* [11] на тычинках хорошо различимы заметно удлиненные оси для прикрепления синтеломных пыльников к связнику, а у оснований микроспорангиев короткие теломные оси, которые рассматриваем как основание главной оси репродуктивного синтелома, гомологичные семяножкам, и плацентоиды.

Микрофиллы, или микроспорангиальные интегументы как важная структура в строении семяпочки, казалось бы, выпадают из состава пыльника. Принимая во внимание защитную роль интегумента в семязачатке, очевидно, что эта структура также должна быть и в составе пыльника. Здесь микрофилл, в отличие от микрофиллов (интегументов) семязачатка, полностью сливается со стенкой микроспорангия, и его границы стали неразличимы. Таким образом, защитные слои синтеломного пыльника, без тапетального слоя, представляют собой микрофиллы. Срастаясь, абаксиальная поверхность микрофилла оказалась наружной поверхностью синтеломного пыльника. Клетки микроспорангиального интегумента в виду его специализации ясно дифференцированы на два слоя – наружного (включая клетки эпидермиса и фиброзного слоя) и внутреннего слоя производных париетальных клеток – клеток среднего слоя. Эпидермис и фиброзный слой стенки пыльника выполняют те же функции защиты микроспорангия, что и наружные слои интегументов для защиты нуцеллуса и зрелого семени, где также наиболее сильно разрастаются клетки самого наружного слоя – палисадный эпидермис и гиподерма. Характер вторичных утолщений клеточных стенок эпидермиса и фиброзного слоя стенки пыльника, являющейся абаксиальной поверхностью микрофилла, сходны с характером утолщения покровов зрелого семени. По сравнению с интегументами семязачатков, интегументы пыльника эфемерные образования, функционирующие лишь до рассеивания пыльцы. В развитии защитных слоев синтеломного пыльника наблюдается тенденция к сокращению числа слоев. У некоторых видов в онтогенезе синтеломного пыльника ко времени созревания микроспор остается либо эпидермальный, либо только гиподермальный слой [6].

Эпидермис синтеломного пыльника растений аридных условий отличается утолщенными стенками, папиллозными выростами и волосками [6]. Наиболее важным специализированным защитным гарантом в образовании микроспор и развитии мужского гаметофита является следующий под эпидермисом гиподермальный слой стенки пыльника – **фиброзный слой** или **эндотеций**. Его клетки имеют неравномерные утолщения клеточной стенки в виде полос и звездочек, в значительной степени облегчающие раскрытию стенки пыльника для рассеивания пыльцы. Фиброзный слой пыльника от семенной кожуры отличается тем, что после микроспорогенеза его функция защиты прерывается вследствие вскрывания созревающего пыльника.

Клетки среднего слоя расположены в 1-7 слоев, их клетки тонкостенные; к моменту вскрывания пыльника они облитерируются и содержимое клеток расходуется на развитие микроспор. Париетальные клетки синтеломного пыльника, являясь производными паренхимных клеток микроспорангиального интегумента, не гомологичны париетальным клеткам нуцеллуса, являющимися клетками стенки макроспорангия, как это предполагает И. И. Шамров [10].

Известны примеры тератологических синтеломных пыльников у *Sempervivum tectorum* с полурасправленными микроспорангиальными интегументами и по этой причине не сросшиеся с микроспорангиями [8]. Обособленные микроспорангии были определены как семязачатки. Однако по рисункам не видно покровов семязачатка, поэтому это образование рассматриваем как микроспорангий, лишенный покрова. Эти морфологические отклонения показывают, что микроспорангии у предков семенных растений в репродуктивных синтеломах были свободные.

Микроспорангии (или пыльцевой мешок, гнездо пыльника) в окружении стенки синтеломного пыльника у типичной тычинки расположены на связнике попарно латерально. Но часто наблюдается уменьшение их числа вследствие недоразвития на ранних стадиях развития. Обычно исчезает половина пыльника (один из синтеломных пыльников). Реже исчезают по одному спорангию из каждой теки пыльника. У

паразитного растения *Arcetobium* редукция спорангиев приводит к формированию тычинок всего с одним спорангием. При этом исчезнувшие спорангии прослеживаются в виде абортированных структур [6].

Стенка микроспорангия (тапетум) обычно состоит из одного слоя клеток, реже из двух и более [7], [4], [1]. О том, что стенка микроспорангия в прошлом была многослойной, могут подтвердить многоядерные клетки тапетума. Многоядерность клеток тапетума, возможно, это результат незавершившегося митоза в меристематических клетках стенки микроспорангия [6]. Это подтверждают следующие примеры. У *Brassica aurica* клетки тапетума вначале одноядерные, затем двухядерные, переходящие иногда к цитокинезу (у некоторых клеток) с образованием нерегулярно двухслойного тапетума с одноядерными клетками [9]. У *Sedum palmeri* тапетум из одноядерных клеток в два слоя [1]. В эволюционном развитии микроспорангия происходит тот же процесс редукции его стенки, что и у нуцеллуса. Кроме того, клетки тапетума в некоторых группах растений могут делиться одновременно с первичными спорогенными клетками, образуя многослойную тапетальную «обложку» вокруг увеличивающейся массы материнских клеток микроспор [6], подтверждая тем самым их общее происхождение. Перечислим те аргументы, по которым тапетум может быть приравнен к стенке микроспорангия.

1. Тапетум, как и стенка макроспорангия, выполняет функции питания спорогенных клеток и развивающейся пыльцы.

2. Тапетум, как и стенка макроспорангия, не выработал специализированные структуры для защиты развивающегося спорангия от внешней среды.

3. Тапетум, как и нуцеллус в качестве стенки спорангия, в своем эволюционном развитии имеет тенденцию к редукции до одного слоя клеток.

4. Тератологические примеры тычинок свидетельствуют о наличии обособленных микроспорангиев в исходных структурах репродуктивных синтеломов у предков цветковых растений.

Зачатки синтеломных пыльников закладываются на верхушке едва появившегося на цветоложе зачатка тычинки в зоне будущего связника. В это время зона связника находится в фазе активного роста верхушки спорофилла. Во время роста связника одновременно продолжается рост и развитие зачатков синтеломных пыльников. Поэтому первоначально цилиндрический примордий спорофилла в дистальной части приобретает черты пыльника с четырехугольной формой на поперечном срезе у латрорзных пыльников. В основании зачатка пыльника представлена короткая формирующаяся тычиночная нить. Образование микроспорангиев начинается уже во время удлинения зачатка пыльника. Согласно более ранним исследованиям [6] за это время на местах будущих пылевых гнезд под протодермой зачатка пыльника обособляются тяжи археспориальных клеток. На примере *Degeneria vitiensis* установлено возникновение продольного тяжа небольшой группы археспориальных клеток под протодермой зачатка пыльника. Клетки археспория увеличиваются в радиальном направлении и после периклиального деления отделяются наружные клетки, образующие тапетум, а внутренние клетки после ряда делений образуют микроспоры.

Изучение эмбрионального развития синтеломных пыльников показывает, что они развиваются, в отличие от семязачатка, развивающихся преимущественно базипетально, как акропетально, так и базипетально. На основании установленных ранее типов формирования стенки микроспорангия [10], выделяем акропетальное и базипетальное развитие синтеломного пыльника. При акропетальном типе развития синтеломного пыльника его части дифференцируются от основания к верхушке, то есть вначале формируются микроспорангиальные интегументы, затем тапетальная обложка спорогенных клеток, что соответствует центростремительному типу формирования стенки микроспорангия в дистальной области пыльника. При базипетальном типе развития синтеломного пыльника вначале обособляется стенка микроспорангия (тапетум) со спорогенными клетками, затем дифференцируются микроспорангиальные интегументы, что соответствует центробежному типу формирования стенки микроспорангия.

Выводы. Синтеломная теория происхождения репродуктивных структур цветковых растений позволяет идентифицировать в строении типичной тычинки две попарно сближенные синтеломные пыльники, каждый из которых есть продукт эволюционных преобразований анцестральных для семенных растений репродуктивных синтеломов синтеломных растений. Синтеломный пыльник и семязачаток равноценные органы, где гомологичными структурами являются следующие составляющие части: плацентоиды синтеломного пыльника – семяножка; микроспорангиальные интегументы, или покров синтеломного пыльника – макроспорангиальные интегументы; микроспорангий с тапетальной стенкой – макроспорангий.

Литература

1. Анисимова, Г. М. Развитие и строение пыльника *Sedum kamtschaticum* и *Cedum palmeri* (Crassulaceae) / Г. М. Анисимова // Ботанический журнал, 2020. – Т. 105., № 11. – С. 1093-1110.
2. Батыгина, Т. Б. Стенка микроспорангия / Т. Б. Батыгина // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / под редакцией Т. Б. Батыгиной. – Т.1. – Санкт-Петербург : Мир и семья, 1994. – С. 42-44.
3. Горбачева, Н. Г. Цитоэмбриологическая характеристика женского гаметофита некоторых тетраплоидных гибридов вишни, используемых в селекции / Н. Г. Горбачева. – Текст электронный. // studylib.ru/doc/742765/n.g.-gorbacheva (дата обращения 2.07.2024).

4. Дорофеева, М. М. Эмбриологические особенности строения и развития семязачатков и зародышевых мешков некоторых видов рода *Iris L.* подрода *Limniris (Tausch) Spach.* // специальность «Ботаника» 033.00.27 : автореферат на соискание ученой степени кандидата биологических наук / М. М. Дорофеева. – Пермь, 2013. – 24 с.
5. Иванов, А. М. Репродуктивный синтелом и происхождение семязачатка / А. М. Иванов // Вестник Чувашской государственной сельскохозяйственной академии. – 2024. – № 2(29). – С. 14-19. – DOI 10.48612/vch/p813-3k7p-z3pb.
6. Имс, А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – Москва : Мир, 1964. – 497 с.
7. Красилов, В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений / В. А. Красилов. – Москва : Наука, 1989. – 264 с.
8. Кречетович, Л. М. Вопросы эволюции растительного мира / Л. М. Кречетович. – Москва : МОИП, 1952. – 351 с.
9. Кузьмина, Т. Н., Формирование мужской и женской генеративных сфер у *Brassica taurica (Tzvel.) Tzvel.* (сем. Brassicaceae) / Т. Н. Кузьмина, С. В. Шевченко // Труды Никитского ботанического сада. – 2008. – Т. 129. – С. 71-86.
10. Шамров, И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И. И. Шамров. – Москва : Товарищество научных изданий, 2008. – 350 с.
11. Шамров, И. И. Формирование трехгнездной завязи в тетракарпеллятном гинецее *Canarium pimela (Burseraceae)* / И. И. Шамров // Ботанический журнал. – 2015. – Т. 100. – С. 142-151.

Сведения об авторе

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

THE SYNTELOMIC NATURE OF THE ANTHER

A. M. Ivanov

428003, Cheboksary, Russian Federation

Abstract. *The paper considers the syntelomic origin of the syntelomic anther of flowering plants. Two syntelomic anthers, developing mirror-like and stamens attached to the ligament, make up the anther of the microsporophyll. The development of the sporangiophilic structure of the stamen became possible after the differentiation of the sporangiophilic structure – the reproductive synthelome of syntelomic plants. This reproductive organ in heterosporous plants had a main axis with a monopodial type of branching; the main axis and the upper telomic branch at the apex ended in sporangium, sterile branches developed at the base, transformed into microphylla. In the ancestral forms of flowering plants, these reproductive synthelomes constitute the archtheca. In conditions of arid climate and grandification of plants, the maturation of microspores and the development of the male gametophyte was hampered by sporangia that were poorly adapted to drying. In this regard, natural selection picked up those changes that accelerated the development time of microsporangium in relation to the sterile structures of the reproductive synthelome. The accelerated development of microsporangia already at the beginning of the laying of the axis of the reproductive synthelome led to a suspension of its growth with subsequent reduction. Microphylla developing in the basipetal direction turned out to be at the bases of sporangia and surrounded them each separately. Fusing with the microsporangium wall – tapetum, they formed a protective cover of the microsporangium – the wall of the syntelomic anther, including the epidermis, endothecium and parietal cells. In turn, the heterochronous development of the syntelomic anther on the newly appeared microsporophyll fragment led to a delay in its elongation up to the formation of pollen in sporangia. This is how a new reproductive organ of flowering plants was formed – the stamen.*

Keywords: *archtheca, microsporangium, reproductive synthelome, syntelomic anther, microsporangium wall, anther wall.*

References

1. Anisimova, G. M. Razvitie i stroenie pyl'nika *Sedum kamtschaticum* i *Sedum palmeri* (Srassulaceae) / G. M. Anisimova // Botanicheskiy zhurnal, 2020. – Т.105. – №11. – С.1093-1110.
2. Batygina T. B. Stenka mikrosparngiya / T. B. Batygina // Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii / pod redaktsiey T. B. Batygi-noy. – Т.1. – Санкт-Петербург : Мир i semya, 1994. – С. 42-44.
3. Gorbacheva, N. G. Tsitoembriologicheskaya kharakteristika zhenskogo game-tofita nekotorykh tetraploidnykh gibridov vishni ispolzuemykh v selektsii / N. G. Gorbacheva. – Tekst elektronnyy. // studylib.ru/doc/742765/n.g.-gorbacheva (data obrashcheniya 2.07.2024).
4. Dorofeeva M. M. Embriologicheskie osobennosti stroeniya i razvitiya semyazachatkov i zarodyshevykh meshkov nekotorykh vidov roda *Iris L.* podroda *Limniris (Tausch) Spach.* // spetsialnost «Botanika» 033.00.27 : avtoreferat na soiskanie uchenoy stepeni kandidata biologicheskikh nauk / M. M. Dorofeeva. – Perm, 2013. – 24 s.

5. Ivanov, A. M. Reproduktivnyy sintelom i proiskhozhdenie semyazachatka / A. M. Ivanov // Vestnik Chuvashskoy gosudarstvennoy selskokhozyaystvennoy akademii. – 2024. – № 2(29). – S. 14-19. – DOI 10.48612/vch/p813-3k7p-z3pb.
6. Ims, A. Morfologiya tsvetkovykh rasteniy / A. Ims. – Moskva: Mir, 1964. – 497 s.
7. Krasilov, V. A. Proiskhozhdenie i rannaya evolyutsiya tsvetkovykh rasteniy / V. A. Krasilov. – Moskva : Nauka, 1989. – 264 s.
8. Krechetovich, L. M. Voprosy evolyutsii rastitelnogo mira / L. M. Krechetovich. – Moskva : MOIP, 1952. – 351 s.
9. Kuzmina, T. N., Formirovanie muzhskoy i zhenskoy generativnykh sfer u Vrassica taurica (Tzvel.) Tzvel. (sem. Brassicaceae) / T. N. Kuzmina, S. V. Shevchenko // Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada. – 2008. – T. 129. – S. 71-86.
10. Shamrov, I. I. Semyazachatok tsvetkovykh rasteniy: stroenie, funktsii, proiskhozhdenie / I. I. Shamrov. – Moskva : Tovariشchestvo nauchnykh izdaniy, 2008. -350 s.
11. Shamrov, I. I. Formirovanie trekhgnezdnoy zavyazi v tetrakarpellyatnom ginetsee Canarium pimela (Burseraceae) / I. I. Shamrov // Botanicheskiy zhurnal. – 2015. – T. 100. – S.142-151.

Information about author

Ivanov Alexey Mikhailovich, Candidate of Biological Sciences, 428003, Cheboksary, Russian Federation; e-mail: almihiy@yandex.ru, tel. +7-917-671-51-38.