

УДК 581.321.1

DOI 10.48612/vch/p813-3k7p-z3pb

РЕПРОДУКТИВНЫЙ СИНТЕЛОМ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЯЗАЧАТКА**А.М. Иванов**

428003, Чебоксары, Российская Федерация

Аннотация. Теломная теория наравне с концепцией о параллельном развитии вегетативных листьев и спорофиллов из теломных структур предполагает иные пути формирования спорангиеносных образований – репродуктивных синтеломов, спорофиллов папоротников, семязачатков и синтеломных пыльников, плодolistиков и тычинок. Исходной структурой спорангиеносных образований были основные метамеры теломных и синтеломных растений – репродуктивные теломы и репродуктивные синтеломы. Репродуктивные синтеломы имели главную ось, заканчивающуюся спорангием и боковые ответвления, стерильные или фертильные. В ходе специализации на спороношение репродуктивные синтеломы видоизменялись по пути специализации боковых ответвлений. В папоротниковой линии эволюции репродуктивные синтеломы после продольной и боковой сингенезии оказались в составе листовой пластинки. У растений группы праголосеменных дифференцировались репродуктивные синтеломы с микро- и макроспорангиями. Они развивались после завершения роста макрофилла, так как не участвовали в формировании листовой пластинки. Такие листья принимают за спорофиллы. Спороносными структурами здесь являются не спорофиллы, а репродуктивные синтеломы. Преобразование репродуктивного синтелома в семязачаток связано с процессом грандизации вегетативного тела спорофита первопапоротников (*Primo-filices*), спороносные структуры которых оказались высоко в кроне, где микроклимат существенно отличается от наземного горизонта с повышенной циркуляцией воздуха и большей продуваемостью. Это неблагоприятно сказывалось на процессах созревания спор в незащищенных тканях спорангиев. В условиях аридизации климата естественный отбор подхватил те изменения, которые связаны с ускоренными темпами развития репродуктивного метамера и усилением защитной функции стерильных составляющих репродуктивных синтеломов по отношению к спорангиям.

Ключевые слова: археовулус, макроспорангий, семязачаток, интегумент, семяножка, репродуктивный телом, репродуктивный синтелом.

Введение. У первых наземных теломных растений спороносные структуры представлены репродуктивными теломами. У цветковых растений репродуктивные структуры наиболее сложные по сравнению со всеми остальными отделами высших растений и представлены плодolistиками и тычинками. Теломные растения с конечным расположением спорангиев на верхушках репродуктивных теломов считаются предковыми растениями в макрофилльной линии эволюции высших растений [10]. Если у теломных растений спорангиеносной структурой является осевая часть репродуктивного телома, то у макрофилльных растений спорангиеносными структурами являются спорофиллы папоротников, семязачатки и синтеломные пыльники семенных растений. Теломная теория связывает формирование семязачатка с синтеломными структурами первых высших наземных растений, фертильные и стерильные части которых в ходе общих морфогенетических тенденций – конденсации и гибридации, преобразовались в семязачатки [5]. У семенных папоротников семяпочки развивались в онтогенезе спорофилла после его завершения роста. Развитие семязачатка по гетерохронному генному пути у анцестральных форм голосеменных растений привело к возникновению новой репродуктивной структуры – плодolistика цветковых растений [2]. Ранее было отмечено сходство анатропных семязачатков цветковых растений с фертильными теломами псилофитов. Эта гипотеза не получила дальнейшего развития, так как считается маловероятным сохранение такой древнейшей структуры в сложном семязачатке у распространенных ныне покрытосеменных [3]. Принято считать, что с исчезновением растений теломного состояния, перестали существовать и основные метамеры таких растений. Вернее, в ходе основных элементарных эволюционных процессов они трансформировались в качественно новые типы метамеров, составляя вегетативные и репродуктивные органы спорофитов в более высокоорганизованных отделах высших растений. Поэтому принято считать, что теломы и синтеломы у распространенных ныне покрытосеменных растений в каком-либо виде нельзя обнаружить [3]. Очевидно, относительно стерильных органов, составляющих вегетативное тело спорофита, это справедливо. Однако характерные черты строения репродуктивных органов теломных и синтеломных растений, хотя и в видоизмененном виде, обнаруживаются и в остальных отделах высших растений вплоть до цветковых растений. Например, это относится к семязачаткам и пыльникам, являющимся гомологами репродуктивных синтеломов синтеломных растений. Наличие свободных интегументов у семенных папоротников (*Lagenostomales*, *Trigonocarpales*) и цветковых растений (*Casuarina*, *Juglans*, *Myrica*), а также наличие в основании нуцеллуса остатка укороченной теломной оси – своеобразной «ножки мегаспорангия» [11] – вот те признаки, в которых проглядывается структура исходного репродуктивного телома и репродуктивного синтелома. Продолжением этого остатка является также синтеломная ось – семяножка, с помощью которой семязачаток прикрепляется к плаценте плодolistика.

Центральная составляющая часть семязачатка – мегаспорангий, по общему признанию исследователей, является гомологом спорангия всех разноспоровых растений. В отдельно взятом семязачатке кроме

мегаспорангия, основными составляющими структурами являются интегументы и семяножка, которые еще не дифференцированы у исходных форм семенных растений. Существует несколько теорий и гипотез о происхождении семязачатка и его частей, которые в основном гомологизируют нуцеллус с макроспорангием первых семенных растений; лишь в происхождении покровов семязачатка нет единого мнения. По И.И. Шамрову [11] это отражает независимое происхождение семязачатка в разных таксонах семенных растений. Однако разногласия в происхождении семязачатка и морфологической природы его покровов связаны с тем, что не всегда учитываются основные закономерности морфологических преобразований исходных элементарных структур первых высших растений, которые привели к различным приспособлениям для выживания неподвижных растений в меняющихся условиях наземной среды.

Цель работы – обосновать происхождение семязачатка цветковых растений с позиций теломной теории в сравнении с осевой, филломной, индузиальной, синангиальной теориями происхождения семязачатка.

Рассмотрим, какие эволюционные преобразования могли привести к становлению семязачатков цветковых растений из теломных структур первых наземных растений.

Репродуктивные структуры теломных растений. Теломная теория утверждает, что эволюционное развитие вегетативной и репродуктивной сферы высших растений берет начало соответственно с вегетативных и репродуктивных теломов, которые в ходе элементарных эволюционных процессов [12] преобразовались в вегетативные макрофиллы и репродуктивные спорофиллы. Однако эта концепция о параллельном развитии вегетативных и репродуктивных филломов не учитывает, что репродуктивные теломы, как и репродуктивные синтеломы в силу их специализации на спороношение, не способны к ветвлению и нарастанию с образованием листовидных структур. Несмотря на это позиции теломной теории для объяснения происхождения спорофиллов и частей семязачатка остаются определяющими; теломная теория допускает и другие пути возникновения репродуктивных структур.

Предковые группы цветковых растений берут начало с теломных растений, у которых спорангии развивались на окончаниях дихотомически разветвленных теломов. К этим растениям с ортотропным расположением спорангиев относятся *Rhynia*, *Coocsonia*, *Hedeia*. Эволюция семязачатков по одним представлениям восходит своим началом к теломным растениям с дихотомическим типом ветвления, по другим – к синтеломным растениям с моноподиальным типом ветвления [5], [11]. Первоначально вегетативные и репродуктивные теломы отличались друг от друга лишь отсутствием или наличием спорангия на верхушке оси. В связи со специализацией и дифференциацией полимерной структуры тела спорофита в процессе эволюции теломных растений, у репродуктивного теломы происходит постепенное уменьшение длины вегетативной оси под спорангием. У ближайших предков цветковых растений сохранился лишь короткий участок осевой части репродуктивного теломы под спорангием. У семенных папоротников в основании мегаспорангия еще заметна эта часть в виде ножки протонуцеллуса [4], а у большинства цветковых растений она заметна лишь в эмбриональную фазу развития во время дифференциации нуцеллуса. Но у некоторых растений (*Juglandaceae*, *Muricaceae*) в основании нуцеллуса семязачатка имеется своеобразная ножка [11], которая с нуцеллусом, видимо, является гомологом репродуктивного теломы теломных растений.

В онтогенезе спорофитов теломных растений вначале формировались системы осей из вегетативных теломов путем неравнодихотомического ветвления и нарастания. С вступлением растения в репродуктивную фазу развития на окончаниях вегетативных теломов развивались репродуктивные теломы. После появления репродуктивных теломов нарастание осей прекращалось, так как сами репродуктивные теломы не способны к нарастанию и ветвлению [6] с образованием системы репродуктивных теломов.

Репродуктивные синтеломы синтеломных растений. На определенном этапе эволюции теломных растений, когда прогимноспермы в ходе полимеризации основных метамеров путем неравнодихотомического типа ветвления и нарастания набрали «нужный полимеризованный фонд» основных метамеров для возникновения настоящего моноподиального ветвления [7], произошла олигомеризация систем теломов путем продольной сингении последовательного ряда отдельных однотипных неравнодихотомически ветвящихся вегетативных теломов. Таким путем возник основной метамер синтеломных растений – синтелом. Синтелом обладал признаками моноподиального типа ветвления: во время одного цикла роста главной оси боковые ответвления образуются ниже точки роста. Основной метамер синтеломных растений был двух типов – вегетативный и репродуктивный. У вегетативного метамера главная ось и боковые ответвления не имели спорангиев. Моноподиально нарастающая ось репродуктивного синтеломы заканчивалась спорангием; боковые ответвления были вегетативными, но могли быть и репродуктивными. В онтогенезе синтеломного растения в начальные фазы развития наземное тело спорофита нарастало вегетативными метамерами. Лишь после вступления растения в репродуктивную фазу развития, на окончаниях синтеломных осей развивались репродуктивные синтеломы. В дальнейшем, в ходе олигомеризации полимерной структуры вегетативных синтеломных осей по пути планации возникла кладифицированная система осей.

Спорофиллы предбеговых растений. Специализация вегетативной и репродуктивной сферы в филломорфогенезе синтеломных растений сопровождалась продольной и боковой сингенией отдельных метамеров синтеломной структуры. Если эти структуры в онтогенезе развивались в течение нескольких ритмов роста, то после их продольной сингении образуется система осей, вырастающая за один ритм роста. Кроме того, боковая сингения кладифицированных соседних осей привела к образованию листовой пластинки. Таким путем могли возникнуть растения типа филлоризы (прообраз макрофилла), от которых берет начало

макрофилльная линия эволюции высших растений [8]. Становление макрофиллов ознаменовало возникновение нового типа основного метамера у высших растений. У равноспоровых папоротников в сложении макрофиллов могли принимать участие и спороносные репродуктивные синтеломы. Вероятно, по этой причине вся проксимальная часть репродуктивного синтелома оказалась в составе макрофилла. Так как на этих листьях имеются спорангии, их называют спорофиллами. По краям спорофилла на окончаниях спороносных синтеломов свободными остались только спорангии, как, например, у видов папоротников из порядка Схизейные (*Schizeales*) [1]. По-видимому, специализированные спороносные листья страусника произошли, как и плодолистики цветковых растений, в ходе гетерохронного опережающего развития спорангиев на зачатках молодых листьев.

Репродуктивные структуры семенных растений. Формирование макрофилла у предполагаемых предков семенных растений, по-видимому, связано только с вегетативными синтеломами, т.е. репродуктивные синтеломы не вовлекались, как у папоротников, в процессы полимеризации, планации и сингении. Поэтому структурная организация репродуктивных синтеломов осталась на синтеломном уровне с радиально разветвленной главной осью. Это связано с разным ритмом развития вегетативных и репродуктивных синтеломов. Репродуктивные синтеломы развивались по краям расправленной листовой пластинки как продолжение слившихся ответвлений синтеломов. Такие макрофиллы с репродуктивными синтеломами также как и у папоротников, называют спорофиллами. Однако здесь, в отличие от спорофиллов папоротников, спорангиеносной структурой продолжает оставаться репродуктивный синтелом, а не макроспорофилл.

С появлением разноспоровых растений репродуктивные синтеломы дифференцировались на репродуктивные синтеломы с макроспорангиями и репродуктивные синтеломы с микроспорангиями. Развитие семязачатков и синтеломных пыльников стало возможным после появления этих основных репродуктивных метамеров. Репродуктивный синтелом с макроспорангием, откуда берет начало становление семязачатка, условно называем археовулюсом. В дальнейшем, как приспособление к меняющимся условиям среды, произошли эмбриональные перестройки в онтогенезе археовулюса. Эти изменения вызвали различные преобразования отдельных составляющих элементов зрелой спороносной структуры. На базе этих преобразований возникли семязачатки голосеменных и покрытосеменных растений. Изменения в структуре репродуктивного синтелома вызваны тем, что в процессе грандизации вегетативного тела спорофита первопапоротников спороносные структуры оказались высоко в кроне, где микроклимат существенно отличается от наземного горизонта с повышенной циркуляцией воздуха и большей продуваемостью. Это неблагоприятно сказывалось на процессах созревания спор в незащищенных тканях спорангиев. В связи с этим естественный отбор подхватил те изменения, которые связаны с ускоренными темпами развития репродуктивного метамера и усилением защитной функции стерильных составляющих репродуктивных синтеломов по отношению к спорангиям. К основным способам эмбриональной перестройки репродуктивных синтеломов могут быть отнесены гетерохрония и гетеротопия, полимеризация и олигомеризация, архаллаксис и фетализация. Таким путем исходные репродуктивные синтеломы в ходе филэмбриогенеза трансформируются в новые структуры, наиболее приспособленные для выполнения основных функций в условиях засушливого климата.

Возникновение семязачатка. Рассмотрим возможные пути преобразования археовулюса при возникновении семязачатка в предковых группах некоторых высших растений. У цветковых растений предковый тип репродуктивного синтелома (археовулюс) имел главную ось, заканчивающуюся на верхушке спорангием и боковые теломные ответвления, преобразованные в микрофиллы. Широко известные факты эмбрионального развития семязачатка цветковых растений дают основание предполагать, что в онтогенезе репродуктивных синтеломов синтеломных растений и первопапоротников спорангии развивались после обособления стерильных ответвлений в акропетальной последовательности; у семенных папоротников эта последовательность нарушается, так как эмбриональная закладка спорангия на растущей оси репродуктивного синтелома происходит сразу после обособления зачатков первых нижних (базальных) ответвлений (гетеротопия) оси репродуктивного синтелома. Из-за этого дальнейшее нарастание оси синтелома прекращается и на ее верхушке развивается спорангий. Лишь после формирования зачатка спорангия в его основании появляются зачатки тесно расположенных остальных ответвлений синтелома. Таким образом, раннее появление зачатка макроспорангия вызвало у сформированного зрелого синтелома уменьшение длины главной оси синтелома (редукция) и тесное расположение боковых ответвлений друг относительно друга (агрегация) и непосредственно под спорангием. Такое расположение боковых ответвлений служило первым шагом в их специализации как защитной структуры для спорангия. В таком виде верхушка репродуктивного синтелома принимается как семязачаток, где боковые ответвления в основании спорангия являются интегументами. Олигомеризации по пути боковой сингении подвергаются базальные ответвления, образуя лопастные микрофиллы – купулы. Именно такую схему формирования семязачатков у видов порядка *Lyginopteridales* семенных папоротников предполагает теломная теория [5]. Интегументы в этой схеме формирования семязачатков в ряду *Genomosperma kidstonii* → *G.latens* → *Eurystoma angulare* → *Stammnostoma huttonense* первоначально представляют собой боковые преобразованные теломы в виде пальцевидных выростов у основания мегаспорангия, а затем наблюдается постепенное срастание этих выростов боковыми краями вплоть до образования единого интегумента [1].

Главная ось репродуктивного синтелома семязачатка по типу организации апикальной меристемы существенно отличается от стебля цветковых растений, имеющих дуплексный тип организации апикальной меристемы. На синтеломной оси могут развиваться только микрофиллы. Из этого следует, что теории происхождения семязачатка, допускающие происхождение интегументов из макрофилла или из долей макроспорофилла (осевая и филломная теории происхождения семязачатка) должны быть пересмотрены. Точно так же теория *Stachyosporu-Phyllosporu* не учитывает различий как между осями синтеломного и листостебельного происхождения, так и между макрофиллами и микрофиллами. В связи с этим принципиальное значение в морфологии растений имеет положение семязачатков. Из этой теории следует, что семязачатки возникают как на стебле, так и на листьях [3]. Признание расположения семязачатков на верхушке листостебельной оси позволяет некоторым ботаникам сравнивать его части с вегетативной почкой листостебельного побега цветковых растений. Такие представления о структуре вегетативных органов не учитывают исторические этапы филломорфогенеза листостебельной структуры основного метамера покрытосеменных растений.

Изучение эмбрионального развития семязачатка у цветковых растений показало, что зачатки мегаспорангиев у них закладываются раньше, чем интегументы и фуникулюс. В данном случае развитие спорангия начинается непосредственно на плаценте плодолистика непрерывными делениями клеток субэпидермального и глубже лежащих слоев с образованием удлинённой структуры, на дистальном конце которой заметны признаки начавшегося развития археспориальных клеток. Дальнейшая дифференциация структур семязачатка происходит базипетально: после дистальной части нуцеллуса вначале обособляется зачаток внутреннего, затем наружного интегумента [3] и фуникулюса. Наиболее раннее развитие дистальной области нуцеллуса, а затем развитие нижерасположенных структур в базипетальном направлении является результатом гетерохронии, когда эмбриональная закладка спорангия и его опережающее развитие приходится на самые ранние стадии онтогенеза репродуктивного синтелома. Это отличает цветковые растения от семенных папоротников, у которых спорангии развивались на растущей оси репродуктивного синтелома и от синтеломных растений, у которых развитие спорангиев начиналось после завершения роста оси репродуктивного синтелома.

Макроспорангий в примитивных группах цветковых растений представлен массивным нуцеллусом. Его клетки, окружающие материнскую клетку мегаспор, составляют стенку спорангия. В эволюционном развитии семязачатка цветковых растений наблюдается постепенная редукция многослойной стенки красси нуцеллятного спорангия до одного слоя стенки спорангия у тену нуцеллятного семязачатка. Редукция в семязачатках, кроме случаев исчезновения интегументов и образования тену нуцеллятных семязачатков, включает также исчезновение самого нуцеллуса. **Интегументы** в семязачатках выполняют защитные от высыхания функции, окружая мегаспорангий, а после двойного оплодотворения образуют наружные защитные слои семени – семенную кожуру. Обычно семяпочка имеет 1-2 интегумента, иногда наблюдается редукция интегументов, еще реже – полное их отсутствие. В зависимости от положения инициалей интегумента в примордии семязачатка, различают интегументы дермального, субдермального и смешанного происхождения. Деления клеток инициалей интегумента и верхушечный его рост напоминают заложение зачатков микрофиллов на стеблевых осях с моноплексным типом организации апикальной меристемы [9], что подтверждает синтеломную природу осевой части семязачатка – семяножки. **Семяножка** является спорангиеносной осью и служит для прикрепления семязачатка к плаценте макроспорофилла. На дистальной ее части иногда узнается укороченная ножка мегаспорангия. Ножка мегаспорангия в большинстве случаев теряется в области халазы семязачатка, где происходит слияние интегументов и основания нуцеллуса. Главная ось репродуктивного синтелома у предковых форм семенных растений теоретически могла иметь боковые оси со спорангиями; именно из них после редукции спорангиев могли образоваться интегументы, как это предполагает синангиальная теория происхождения семязачатка [11] палеозойских голосеменных. Сведения о полученных мутантах *bel3* у *Arabidopsis thaliana* [11] с разветвленными семязачатками также говорят в пользу предполагаемой синангиальной теории происхождения семязачатка.

Заключение. Возникновение репродуктивного синтелома в макрофилльной линии эволюции высших растений послужило исходным моментом в формировании спорангиеносных структур споровых и семенных растений. Заложение зачатка спорангия на развивающейся оси репродуктивного синтелома в разных отделах высших растений приходится на определенный момент роста этой оси, и, соответственно, меняется место заложения зачатка спорангия на этой оси. У цветковых растений базипетальное развитие исходного репродуктивного синтелома привело к возникновению семязачатка с одним-двумя защитными покровами, тесно прилегающими к мегаспорангию.

Литература

1. Иванов, А. Л. Эволюция и филогения растений: учеб. пособие / А. Л. Иванов. – Москва-Берлин : Директ-Медиа, 2015. – 292 с.
2. Иванов, А. М. Эволюция плодолистика ангиоспермов / А. М. Иванов // Вестник Чувашской государственной сельскохозяйственной академии. – 2024. – № 1(28). – С. 30-34.
3. Имс, А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – Москва : Мир, 1964. – 497 с.

4. Красилов, В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений / В. А. Красилов. – Москва : Наука, 1989. – 264 с.
5. Кречетович, Л. М. Вопросы эволюции растительного мира / Л. М. Кречетович. – Москва : МОИП, 1952. – 349 с.
6. Левичев, И. Г. Телом-мезомный модус эволюции // Современная ботаника в России // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна : труды XIII Съезда Русс. ботан. общества и конференция (Тольятти, 16-22 сент. 2013). – Т.1: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. – Тольятти : Кассандра, 2013. – С. 70-72.
7. Мейен, С. В. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники / С. В. Мейен. – Москва : Наука, 1992. – 174 с.
8. Мейер, К. И. Морфогения высших растений / К. И. Мейер. – Москва : Изд-во МГУ, 1958. – 255 с.
9. Романова, М. А. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеманных растений / М. А. Романова, А. Н. Науменко, А. И. Евкайкина // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. – 2010. – Сер. 3. 3. – С. 29-41.
10. Тахтаджян, А. Л. Происхождение семязачатка / А. Л. Тахтаджян // Жизнь растений в 6 т. – Т. 4. – Москва : Просвещение, 1978. – С. 258-259.
11. Шамров, И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / И. И. Шамров. – Москва : Товарищество научных изданий, 2008. – 350 с.
12. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Ueberblick ueber Tatsachen und Probleme / W. Zimmermann. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. - 777 S.

Сведения об авторах

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

REPRODUCTIVE SYNTHELOME AND THE ORIGIN OF THE OVULE

A. M. Ivanov

428003, Cheboksary, Russian Federation

Abstract. *Telomic theory, along with the concept of the parallel development of vegetative leaves and sporophylls from telomic structures, suggests other ways of forming sporangi-bearing formations - reproductive synthelomes, sporophylls of ferns, ovules and synthelomic anthers, carpels and stamens. The initial structure of sporangiaceous formations was the main metamer of telomic and synthelomic plants – reproductive telomes and reproductive synthelomes. Reproductive synthelomas had a main axis ending in a sporangium and lateral branches, sterile or fertile. In the course of specialization in sporulation, reproductive synthelomes were modified along the path of specialization of the lateral branches. In the fern line of evolution, reproductive synthelomes after longitudinal and lateral syngeny turned out to be part of the leaf blade. Reproductive synthelomes with micro- and macrosporangia were differentiated in plants of the proto-gymnosperm group. They developed after the completion of macrophyll growth, as they did not participate in the formation of the leaf blade. Such leaves are mistaken for sporophylls. The spore-bearing structures here are not sporophylls, but reproductive synthelomes. The transformation of the reproductive synthelome into an ovule is associated with the process of grandification of the vegetative body of the sporophyte of the first ferns (Primofilices), whose spore-bearing structures turned out to be high in the crown, where the microclimate differs significantly from the terrestrial horizon with increased air circulation and greater air flow. This adversely affected the maturation of spores in unprotected tissues of sporangia. Under the conditions of climate aridization, natural selection picked up those changes that are associated with accelerated rates of development of the reproductive metamer and increased protective function of sterile components of reproductive synthelomes in relation to sporangia.*

Keywords: *archaeovulus, macrosporangium, integument, funiculus, ovule, reproductive thelome, reproductive synthelome.*

References

1. Ivanov, A. L. Evolyuciya i filogeniya rastenij: ucheb. posobie / A. L. Ivanov. – Moskva-Berlin : Direkt-Media, 2015. – 292 s.
2. Ivanov, A. M. Evolyuciya plodolistika angiospermov / A. M. Ivanov // Vestnik Chuvashskoj gosudarstvennoj sel'skohozyajstvennoj akademii. – 2024. – № 1(28). – S. 30-34.
3. Ims, A. Morfologiya cvetkovyh rastenij / A. Ims. – Moskva : Mir, 1964. – 497 s.
4. Krasilov, V. A. Proiskhozhdenie i rannaya evolyuciya cvetkovyh rastenij / V. A. Krasilov. – Moskva : Nauka, 1989. – 264 s.
5. Kretetovich, L. M. Voprosy evolyucii rastitel'nogo mira / L. M. Krechetovich. – Moskva : MOIP, 1952. – 349 s.

6. Levichev, I. G. Telom-mezomnyj modus evolyucii // *Sovremennaya botanika v Rossii* / Tr. XIII S'ezda Russ. botan. obshchestva i konferenciya «Nauchnye osnovy ohrany i racional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzh-skogo bassejna» (Tol'yatti, 16-22 sent. 2013). – T.1: Embriologiya. Strukturnaya botanika. Al'gologiya. Mikologiya. Lihenologiya. Briologiya. Paleobotanika. Biosistematika. – Tol'yatti : Kassandra, 2013. – S. 70-72.
7. Mejen, S. V. Evolyuciya i sistematika vysshih rastenij po dannym paleobotaniki / S. V. Mejen. – Moskva : Nauka, 1992. – 174 s.
8. Mejer, K. I. Morfogeniya vysshih rastenij / K. I. Mejer. – Moskva : Izd-vo MGU, 1958. – 255 s.
9. Romanova, M. A. Osobennosti apikal'nogo morfogeneza v raznyh taksonah nesemennyh rastenij / M. A. Romanova, A. N. Naumenko, A. I. Evkajkina // *Vestnik Sankt-Peterburgskogo un-ta*. – 2010. – Ser. 3. 3. – S. 29–41.
10. Tahtadzhyan, A. L. Proiskhozhdenie semyazchatka / A. L. Tahtadzhyan // *Zhizn' rastenij v 6 t.* – T. 4. – Moskva : Prosveshchenie, 1978. – S. 258-259.
11. SHamrov, I. I. Semyazchatok cvetkovykh rastenij: stroenie, funkcii, proiskhozhdenie / I. I. SHamrov. – Moskva : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy, 2008. – 350 s.
12. 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, Russian Federation; e-mail: almihiv@yandex.ru, tel. +7-917-671-51-38.