

Научная статья
УДК 581. 44
doi: 10.48612/vch/6363-pmb4-p59a

ЭВОЛЮЦИЯ СТЕЛЯРНОЙ СТРУКТУРЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Алексей Михайлович Иванов
428003, г. Чебоксары, Российская Федерация

Аннотация. Стелярная теория осевых структур высших растений основана на учении о едином листостебельном строении наземного вегетативного тела спорофита. Согласно этому учению, дифференциация вегетативного тела спорофита берет начало от теломных растений. В метамерной структуре этих растений выработались главная и боковые оси. Эти оси с протостелической организацией центрального цилиндра затем преобразовались в стебель и боковые листья. Предполагается, что в ходе грандизации вегетативного тела спорофита протостелическая структура центрального цилиндра рассекается на продольные тяжи. Каждый отдельный тяж принимается за коллатеральный проводящий пучок эустели цветковых растений. За исходный тип центрального цилиндра для цветковых растений принимали также эктофлойноусифоностелу примитивных папоротников. Для выведения эустели цветковых растений сифоностелу рассекали на отдельные продольные тяжи, из которых образовались коллатеральные проводящие пучки. Эти пучки из стебля продолжались в листовые органы. Теория филлоризы допускает формирование проводящей системы стебля из проводящих пучков листовых следов. По этой теории для растений макрофилльной линии эволюции исходными метамерами были основные метамеры синтеломных растений типа филлоризы. Их протостела, первоначально концентрическая, стала эксцентрической из-за дуговидно наклоненной формы роста. В ходе полимеризации метамеров своими основаниями образовалась вторично радиальная ось растения – предшественник стебля. После продольной и боковой олигомеризации этой системы метамеров образовался новый тип оси – листостебельный побег цветковых растений, имеющий эустелярное строение центрального цилиндра. Каждый проводящий пучок этой оси представляет собой протостелу исходного метамера.

Ключевые слова: протостелия, эустелия, полимеризация, олигомеризация, планофит, эксцентрический проводящий пучок.

Для цитирования: Иванов А. М. Эволюция стелярной структуры цветковых растений // Вестник Чувашского государственного аграрного университета. 2025 №1(32). С. 35-41. doi: 10.48612/vch/6363-pmb4-p59a

Original article

EVOLUTION OF THE STELLAR STRUCTURE OF FLOWERING PLANTS

Alexey M. Ivanov
428003, Cheboksary, Russian Federation

Abstract. The stellar theory of axial structures of higher plants is based on the doctrine of a single leaf-stem structure of the terrestrial vegetative body of the sporophyte. According to this theory, the differentiation of the vegetative body of a sporophyte originates from telomic plants. The main and lateral axes have been developed in the metameric structure of these plants. These axes with the protostelic organization of the central cylinder were then transformed into a stem and lateral leaves. It is assumed that during the grandification of the vegetative body of the sporophyte, the prosthetic structure of the central cylinder is dissected into longitudinal strands. Each individual strand is taken as a collateral conducting bundle of the eustele of flowering plants. The ectofloinalsiphonostele of primitive ferns was also taken as the initial type of the central cylinder for flowering plants. To remove the eustele of flowering plants, the siphonostele was dissected into separate longitudinal strands, from which collateral conductive bundles were formed. These bundles from the stem continued into leaf organs. The phyllorisis theory allows for the formation of a conductive stem system from conductive bundles of leaf trails. According to this theory, for plants of the macrophyll line of evolution, the initial metamers were the main metamers of syntelomic plants of the phyllorrhiza type. Their protostyle, initially concentric, became eccentric due to the arcuate oblique shape of their growth. During the polymerization of metamers, the radial axis of the plant, the precursor of the stem, was formed a second time by its bases. After the longitudinal and lateral oligomerization of this metamer system, a new type of axis was formed – the leaf-stem shoot of flowering plants, which has the eustellar structure of a central cylinder. Each conducting beam of this axis represents a protostele of the initial metamer.

Keywords: protostelia, eustelia, polymerization, oligomerization, planophyte, eccentric conductive beam.

For citation: Ivanov A. M. Evolution of the stellar structure of flowering plants // Vestnik Chuvash State Agrarian University. 2025 №1(32). Pp. 35-41. doi: 10.48612/vch/6363-pmb4-p59a

Введение.

Стелярная теория в части, касающейся цветковых растений, исходит из того, что листостебельный побег в эволюции возник из предковых групп растений, имевших теломное строение. В разветвленной системе теломных осей со временем выработались главная ось и боковые его ответвления. В ходе увеличения в онтогенезе размеров теломного растения протостелическая организация проводящих тканей в центре теломных осей претерпевает изменения. Одновременно главная теломная ось становится стеблем, а боковые ответвления в ходе элементарных эволюционных процессов становятся боковыми листьями [7]. При этом считается, что стеблевые проводящие пучки продолжают в листьях. Возникновение проводящих пучков высших растений связывают с исходной структурой – протостелией теломных растений. Существующие представления о возникновении из протостелии покрытосеменных растений допускают продольное рассечение исходной протостели [11, 13] или другого промежуточного типа сифоностели [4] на самостоятельные меристемы (равноценные протостели). В конечном счете эти меристемы становятся коллатеральными проводящими пучками у растений, имеющих пучковый тип первичного строения стебля. Новые исследования не подтвердили происхождение коллатеральных проводящих пучков путем рассечения эктофлоидной сифоностели папоротникового типа на продольные тяжи [11]. В противовес о едином листостебельном побеге существует теория филлоризы, доказывающая происхождение листостебельного побега из основных метамеров первых планофитов и формирование стелярной структуры стебля из листовых следов. О возможных путях этих превращений в ходе полимеризации основных метамеров первых планофитов и олигомеризации этих систем метамеров в основной метамер цветковых растений – листостебельный побег было изложено ранее [1]. Однако теория филлоризы, принимая тезис о формировании проводящей системы стебля из листовых следов исходных метамеров, не рассматривает, какие изменения могли произойти в стелярной структуре осей предковых растений.

В данной работе рассматриваются возможные пути становления стелярной структуры стебля цветковых растений из растений типа филлоризы эксцентрической протостелию.

Материал и методы.

Для составления схемы возможных изменений в стелярной структуре стебля использованы анатомические рисунки из учебной литературы [3].

Результаты исследований и их обсуждение.

Организация осевых органов растений макрофилльной линии эволюции. С выходом первых высших теломных растений на сушу в ходе приспособительной эволюции их спорофиты подверглись морфологической дифференциации на основные вегетативные и репродуктивные органы. Это стало возможным благодаря эволюционным преобразованиям в структуре центрального цилиндра первичной оси и

основных элементов проводящей ткани, которые смогли обеспечить поступление воды и минеральных веществ из внешней среды в организм и перераспределение продуктов ассимиляции и диссимиляции между специализированными частями спорофита.

Теломные растения, от которых начинается история развития всех высших растений, имели метамерное строение вегетативного тела. Их основной метамер телом имел радиальную осевую структуру. В ходе неравнодихотомического типа ветвления и нарастания теломов образовалась система осей, где была обозначена главная ось растения и ее боковые ответвления. У определенной группы теломных растений в результате полимеризации и олигомеризации систем теломов возник метамер нового типа – моноподиально нарастающий синтелом с боковыми ответвлениями. Этот основной метамер синтеломных растений также в ходе полимеризации достигал определенной высоты, одновременно принимая дуговидно наклоненное положение. При этом в ходе одной из пяти элементарных эволюционных процессов [13] – планации, ответвления синтеломов расположились в одной плоскости с главной осью. Так первично радиальные теломные растения утратили черты внешней радиальной симметрии вегетативного тела спорофита. Так как очертания верхней разветвленной части растения, напоминающие рассеченную листовую пластинку, произошли в ходе планации, такие растения были отнесены к первым планофитам [1]. А в ходе следующего элементарного эволюционного процесса – продольной и боковой сингении, кладифицированная система синтеломов становится вайей – основным метамером растений типа филлоризы, от которых берут начало растения макрофилльной линии эволюции. Становление филлоризы сопровождалось потерей первичной радиальной симметрии теломных растений. Возобновление роста растения после завершения онтогенеза исходного метамера, а затем и последующих метамеров, происходит с основания черешковой части филлоризы многократно. В ходе такой полимеризации из оснований последовательного ряда черешочков, расположенных по вертикальной спирали, образуется вторично радиальная ось растения. На следующем эволюционном этапе развития эта система метамеров в ходе гетерохронного развития растения подвергается продольной и боковой олигомеризации. В результате образуется ось нового типа – листостебельный побег – основной метамер цветковых растений [1]. Несросшие части черешочков с листовидными расширениями наверху преобразуются в боковые листья.

Возможность образования стебля из слившихся оснований черешочков первых планофитов по пути продольной и боковой олигомеризации подтверждает изучение формирования проводящего аппарата проростка *Vicia ervilia*, у которого в составе центрального цилиндра не найдено пучков, которые не были бы связаны с листом. Этим было доказано, что проводящий аппарат стебля слагается из листовых следов [5].

вторично радиальную ось побега цветковых растений (рис. 1, В).

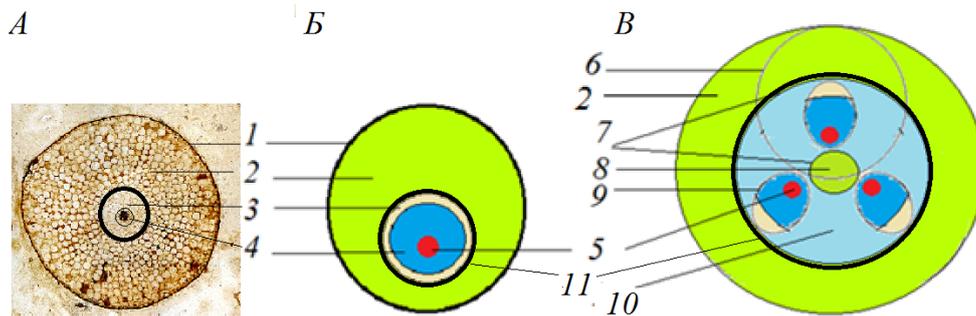


Рис. 1. Поперечные срезы теломы Ринии (А), синтеломafilлоризы (Б) и стебля листостебельного побега (В): 1 – эпидермис, 2 – первичная кора, 3 – флоэма, 4 – ксилема, 5 – центр проводящего пучка, 6 – контуры одного из трех слившихся метамеров, 7 – границы центрального цилиндра, 8 – сердцевина, 9 – закрытый коллатеральный проводящий пучок, 10 – межпучковая паренхима, 11 – перцикл-эндодерма.

Fig. 1. Transverse sections of the *Rhiniumtelome* (A), the *phylloriza synth* (B) and the stem of the leaf shoot (C): 1 – epidermis, 2 – primary cortex, 3 – phloem, 4 – xylem, 5 – center of the conductive bundle, 6 – contours of one of the three fused metameres, 7 – boundaries of the central cylinder, 8 – the core, 9 – a closed collateral conductive bundle, 10 – an inter-bundle parenchyma, 11 – pericycle-endoderm.

Изменения в структуре стели вторично радиального стебля. Стелярная организация первичного строения стебля пучкового типа включает простые полные коллатеральные и биколлатеральные, амфирибральные и амфивазальные проводящие пучки, а также простые флоэмные и ксилемные пучки. У двудольных растений амфирибральными обычно являются медуллярные пучки, как, например, мелкие пучки в стеблях у гидрастиса, пиона и примулы [2, 6]. У однодольных растений они могут встречаться в междоузлиях или их распространение ограничено областью узла. Мелкие пучки в цветках, плодах и семязачатках также могут быть амфирибральными [11]. В корневище ландыша наряду с боковыми проводящими пучками формируются полуобъемлющие флоэмные проводящие пучки и концентрические амфивазальные пучки, где ксилема окружает флоэму; первые два из них расположены ближе к периферии центрального цилиндра атактостелы, последний – в центре стели (рис. 2).

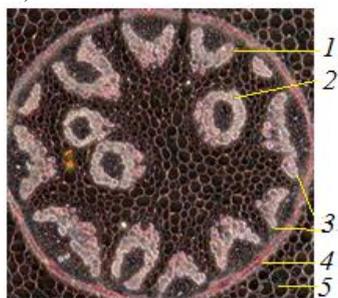


Рис. 2. Взаимопереходы проводящих пучков в центральном цилиндре корневища ландыша: 1 – полуобъемлющий, 2 – амфивазальный, 3 – коллатеральные пучки, 4 – перцикл и эндодерма, 5 – первичная кора.

Fig. 1. Intersections of conductive bundles in the central cylinder of the lily of the valley rhizome: 1 – semi-enveloping, 2 – amphivasal, 3 – collateral bundles, 4 – pericycle and endoderm, 5 – primary bark.

По мнению В. Ф. Раздорского [6], в концентрических пучках нет вторичного прироста, так как это закрытые пучки. Однако наличие камбия в открытых коллатеральных и биколлатеральных пучках (если принимать их происхождение из протостели) допускает возможность существования открытых амфирибральных концентрических пучков и среди синтеломных растений, далеких предков покрытосеменных растений. Это же допускает строение центрального цилиндра семенных папоротников (у видов *Medullosa*), который построен по типу полистелии. Например, у *M. anglica* центральный цилиндр стебля включает три обособленные протостели. В каждой протостели первичная центральная ксилема из трахеид и паренхимы окружена вторичной ксилемой [4].

Характерные для покрытосеменных растений проводящие пучки с эндархной ксилемой в эузеле и атактостеле представлены коллатеральными и биколлатеральными пучками. В этих пучках улавливается эксцентрическое расположение основных однотипных клеток пучка вокруг протоксилемы – центра проводящего пучка. При характеристике этих пучков ранее не замечали их концентрическую природу. Так, в открытых коллатеральных пучках клетки, расположенные вокруг протоксилемы к центру стебля, очень мелкие и они остановились в своем развитии в состоянии меристематических клеток прокамбия. Поэтому их трудно отнести к метаксилеме и флоэме. А клетки снаружи от протоксилемы (направленные к периферии стебля) – это крупные клетки метаксилемы и метафлоэмы. В ходе дифференциации клеток прокамбиального тяжа из-за крупных размеров членников сосудов непрерывное камбиальное кольцо концентрического проводящего пучка прерывается с двух сторон и края абаксиального отрезка камбия постепенно отодвигаются под напором крупных краевых членников сосудов к периферической области стебля и весь камбий пучка принимает параллельное внешнему краю стебля положение, или же края камбия могут

быть приподняты вследствие развития полуобъемлющей ксилемы (рис. 3, Б).

Концентрическая природа коллатерального пучка особенно заметна при манипуляции размерами клеток ксилемы. Так, если представить в открытом коллатеральном пучке стебля спаржи сосуды ксилемы с большим диаметром до размеров клеток трахеид, то

произойдет смещение всех окружающих клеток – клетки ксилемы оттягиваются к центру проводящего пучка, а клетки флоэмы при этом, следуя за клетками ксилемы, окружают его полукругом, подчеркивая эксцентрическое строение проводящего пучка (рис. 3, А).

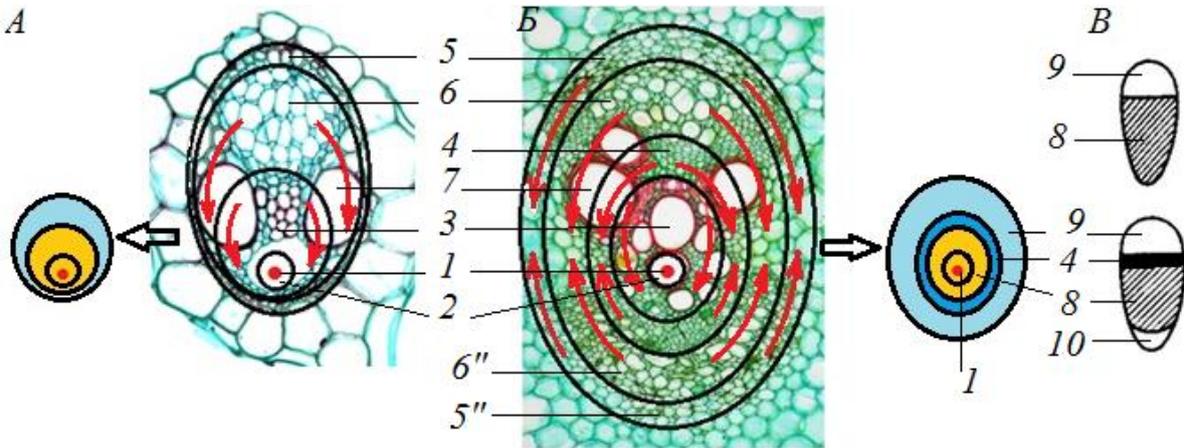


Рис. 3. Концентрическая структура коллатерального (А) и биколлатерального (Б) проводящего пучка спаржи и тыквы и их схематические изображения (В): 1 – центр проводящего пучка, 2 – протоксилема, 3 – метаксилема, 4 – камбий, 5 – протофлоэма, 5'' – внутренняя протофлоэма, 6 – метафлоэма, 6'' – внутренняя метафлоэма, 7 – членики сосудов, 8 – ксилема, 9 – флоэма, 10 – внутренняя флоэма. Рядом с пучками показаны группы инициальных клеток прокамбиального тяжа до развития крупных специализированных клеток. Красные стрелки указывают направление движения тканей в первоначальное их положение до начала дифференциации (соответствующих тканей) из клеток прокамбиального тяжа.

Концентрические линии очерчивают границы однотипных элементов проводящего пучка.

Fig. 3. The concentric structure of the collateral (A) and bicollateral (B) conductive bundle of asparagus and pumpkin and their schematic representations (C): 1 – the center of the conductive bundle, 2 – protoxylem, 3 – metaxylem, 4 – cambium, 5 – protofloem, 5'' – inner protofloem, 6 – metafloem, 6'' – inner metafloem, 7 – vascular segments, 8 – xylem, 9 – phloem, 10 – internal phloem. Groups of initial cells of the procambial cord are shown next to the bundles before the development of large specialized cells. The red arrows indicate the direction of movement of the tissues to their original position before the differentiation (of the corresponding tissues) from the cells of the procambial cord begins. Concentric lines outline the boundaries of the same type of elements of the conductive beam.

В биколлатеральных пучках стебля тыквы очерта- ния расположения однотипных групп клеток ближе к эксцентрическим кругам из-за небольшого смещения центра проводящего пучка к центру стебля. Из-за развития крупных клеток сосудов протоксилемы также разрывается непрерывное камбиальное кольцо и наружный абаксиальный отрезок камбия принимает параллельное к наружной поверхности стебля положение. Соответственно разрывается и непрерывное кольцо протофлоэмы и метафлоэмы. Вместе с пучковым камбием они теперь расположены параллельно поверхности стебля. Внутренние протофлоэма и метафлоэма, как и внутренний камбий, сохраняют концентрическое положение в пучке. Из-за незначительного смещения центра проводящего пучка этот пучок может быть рассмотрен также как проводящий пучок с мезархной ксилемой, как это видно на его схематическом изображении с уменьшенными размерами крупных члеников сосудов (рис. 3, Б). Схематические изображения коллатерального и биколлатерального

пучка, традиционно приводимые в учебной литературе [10], не отражает концентрическое их строение (рис. 3, В).

Наличие внутренней флоэмы в биколлатеральных пучках во многих семействах считается существенным признаком в поисках предков покрытосеменных растений, одновременно это с филогенетической точки зрения просто озадачивает [2]. Как было изложено, внутренняя флоэма у тыквы является внутренней стороной открытого коллатерального пучка. Имеются и другие точки зрения о происхождении внутренней флоэмы цветковых растений. Одна из них внутреннюю флоэму принимает за неполный проводящий пучок, примкнувший к открытому коллатеральному пучку [6]. Другая точка зрения предполагает, что биколлатеральные пучки возникли в результате редукции и рассечения сифоностелы предковых групп древесных растений, имевших амфифлоидное строение [11].

Заключение.

Формированию пучкового типа первичного строения стебля цветковых растений предшествовало возникновение первых планофитов, утративших первично радиальное строение вегетативного тела с эксцентрической ксилемой в протостеле. В ходе полимеризации основных метамеров первых плано-

фитов и олигомеризации полученных систем этих метамеров возник основной метамер цветковых растений – листостебельный побег с эвстелией, имеющий полистелическое строение. Вторично радиальный полистелический стебель обеспечил неограниченный вертикальный рост главной оси цветковых растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванов, А. М. Формирование листостебельного побега / А. М. Иванов // Вестник Чувашской государственной сельскохозяйственной академии. – 2024. – № 4(29). – С. 14-19. – DOI 10.48612/vch/p813-3k7p-z3pb.
2. Имс, А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – Москва : Мир, 1964. – 497 с.
3. Киселева, Н. С. Атлас по анатомии растений / Н. С. Киселева, Н. В. Ше-лухин. – Минск : Высшая школа, 1969. – 288 с.
4. Мейер, К. И. Морфогенез высших растений / К. И. Мейер. – Москва : Издательство МГУ, 1958. – 255 с.
5. Первухина, Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка / Н. В. Первухина. – Ленинград : Наука, 1970. – 169 с.
6. Раздорский, В. Ф. Анатомия растений / В. Ф. Раздорский. – Москва : Советская наука, 1949. – 524 с.
7. Рейвн, П. Современная ботаника. В 2 томах. Том 1. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – Москва : Мир, 1990. – 348 с.
8. Рейвн, П. Современная ботаника. В 2 томах. Том 2. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – Москва : Мир, 1990. – 344 с.
9. Тахтаджян А. Л. Стела и ее типы / А. Л. Тахтаджян. / Жизнь растений в 6 томах. Т. 4. – Москва ; Просвещение, 1978. – С. 27 - 28.
10. Хржановский, В. Г. Практикум по курсу общей ботаники / В. Г. Хржановский, С. Ф. Пономаренко. – Москва : Агропромиздат, 1989. – 416 с.
11. Эзау, К. Анатомия растений. В 2 кн. Кн. 2. / К. Эзау. – Москва : Мир, 1980. – 558 с.
12. Яценко-Хмелевский, А. А. Эволюция проводящих клеток и тканей / А. А. Яценко-Хмелевский. / Жизнь растений в 6 томах. – Москва : Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 15-27.
13. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen. EinUeberblickueberTatsachen und Probleme / W. Zimmermann. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. - 777 S.

REFERENCES

1. Ivanov, A. M. Formirovanielistostebel`nogopobega / A. M. Ivanov // Vestnik Chuvashskoj gosudarstvennoj sel`skozhozaystvennoj akademii. – 2024. – № 4(29). – S. 14-19. – DOI 10.48612/vch/p813-3k7p-z3pb.
2. Ims, A. Morfologiyacvetkovy`xrastenij / A. Ims. – Moskva : Mir, 1964. – 497 s.
3. Kiseleva, N. S. Atlas po anatomii rastenij / N. S. Kiseleva, N. V. Sheluhin. – Minsk : Vyshejschaya shkola, 1969. – 288 s.
4. Mejer, K. I. Morfogenezvy`sshixrastenij / K. I. Mejer. – Moskva :Izd-vo MGU, 1958. – 255 s.
5. Pervuxina, N. V. Problemy` morfologiiibiologiicvetka / N. V. Pervuxina. – Leningrad :Nauka, 1970. – 169 s.
6. Razdorskij, V. F. Anatomiyarastenij / V. F. Razdorskij. – Moskva : So-vetskayanauka, 1949. – 524 s.
7. Rejvn, P. Sovremennayabotanika. V 2 tomax. Tom 1. / P. Rejvn, R. E`vert, S. Ajkxorn. – Moskva : Mir, 1990. – 348 s.
8. Rejvn, P. Sovremennayabotanika. V 2 tomax. Tom 2. / P. Rejvn, R. E`vert, S. Ajkxorn. – Moskva : Mir, 1990. – 344 s.
9. Taxtadzhyan A. L. Stela ietipy` / A. L. Taxtadzhyan. / Zhizn` rastenij v 6 tomax. T. 4. – Moskva ;Prosveshhenie, 1978. – S. 27 - 28.
10. Xrzhansovskij, V. G. Praktikumpokursuobshhejbotaniki / V. G. Xrzhansovskij, S. F. Ponomarenko. – M :Agropromizdat, 1989. – 416 s.
11. E`zau, K. Anatomiyarastenij. V 2 kn. Kn. 2. / K. E`sau. – Moskva : Mir, 1980. – 558 s.
12. Yacenko-Xmelevskij A. A. E`voluciyaprovodyashixkletokitkanej / A. A. Yacenko-Xmelevskij. / Zhizn` rastenij v 6 tomax. T. 4. – Moskva :Prosveshhenie, 1978. – S. 15-27.
13. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen. EinUeberblickueberTatsachen und Probleme / W. Zimmermann. - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. - 777 S.

Информация об авторах

Иванов Алексей Михайлович, кандидат биологических наук, 428003, г. Чебоксары, Российская Федерация
 e-mail: almihiv@yandex.ru.

Information about authors

Ivanov Alexey Mikhailovich, Candidate of Biological Sciences, Cheboksary, Russian Federation, e-mail: almi hiv@yandex.ru.

Вклад авторов

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

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

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.

The author declares that there is no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 28.01.2025. Одобрена после рецензирования 03.02.2025. Дата опубликования 28.03.2025.

The article was received by the editorial office on 28.01.2024. Approved after review on 03.02.2025. Date of publication: 28.03.2025.