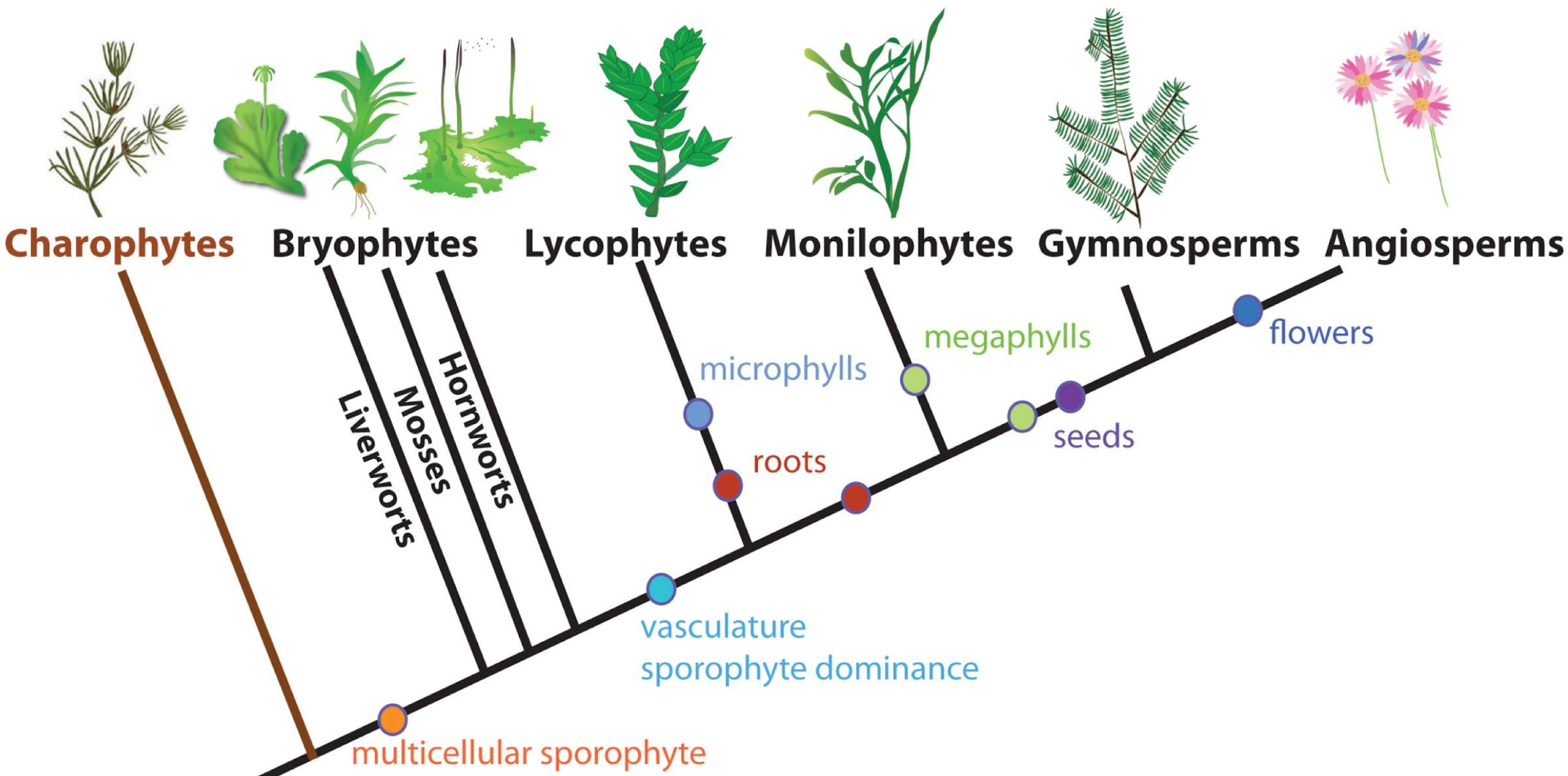
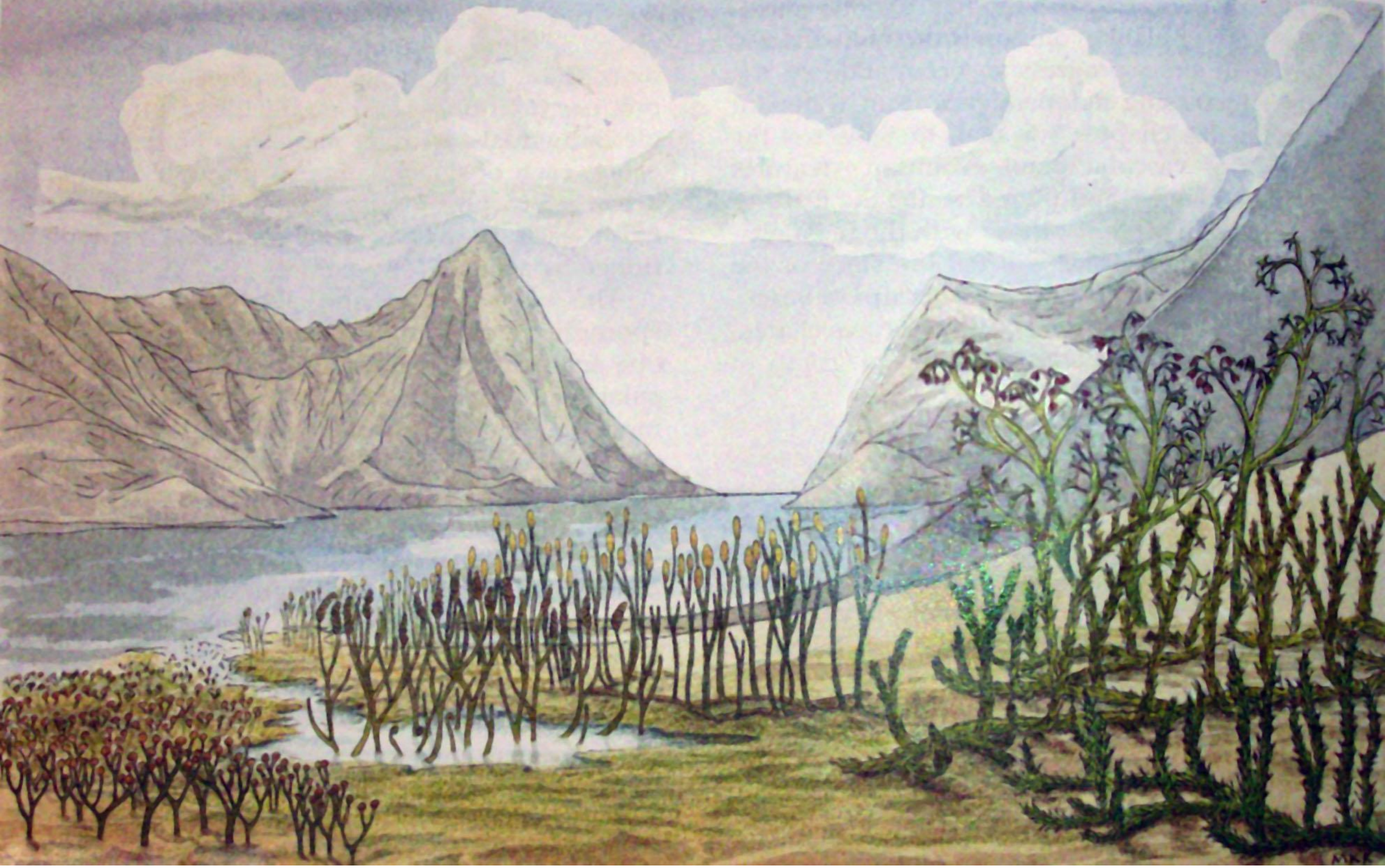
ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

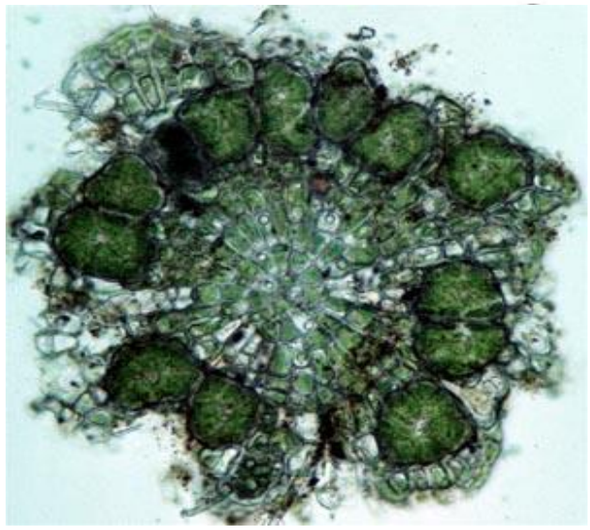


Итернет страница лаборатории J. Langdale
Dept. Plant Sciences, University of Oxford,



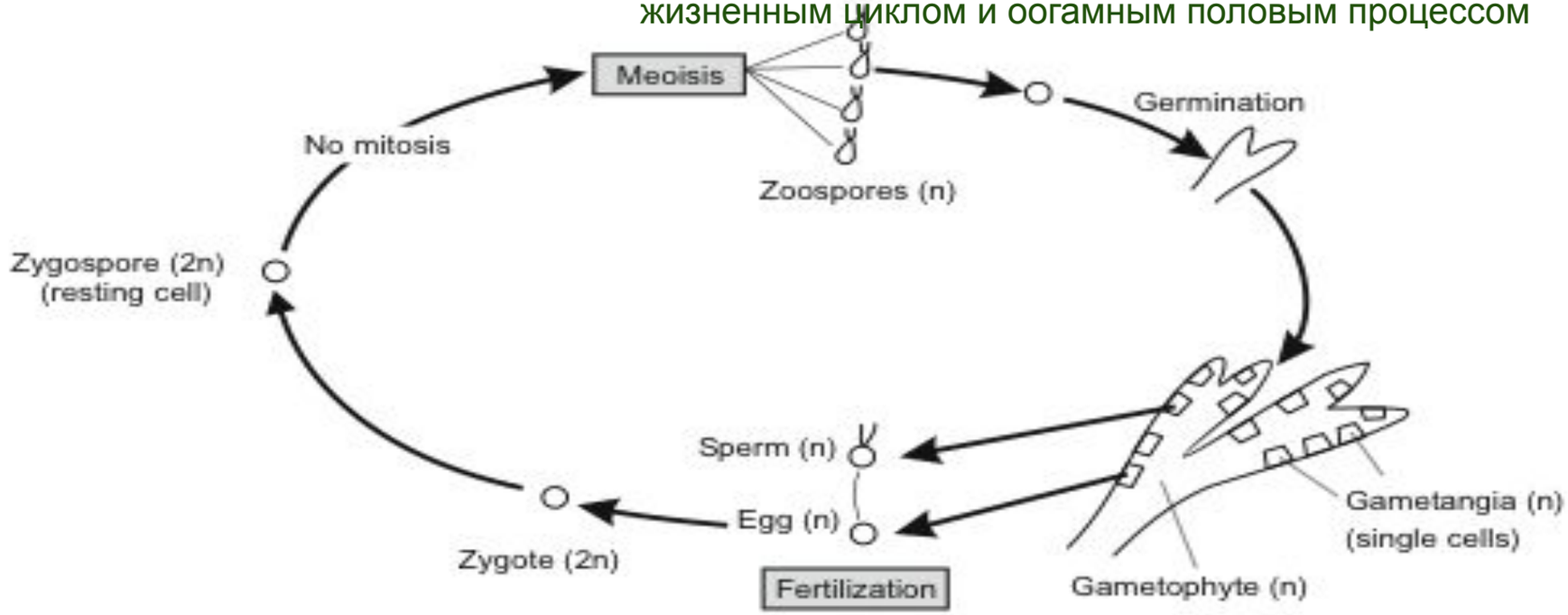
Ландшафт среднего раннего Девона. Раннедевонские (408 - 387 млн лет назад) Cooksonia, Zosterophyllum, Aglaophyton. Среднедевонский Psilophyton (387-374 млн лет назад), плауны Drepanophycus и Protolepidodendron. На переднем плане - мхи, «вышедшие на сушу» 510-430 млн лет в Ордовике.

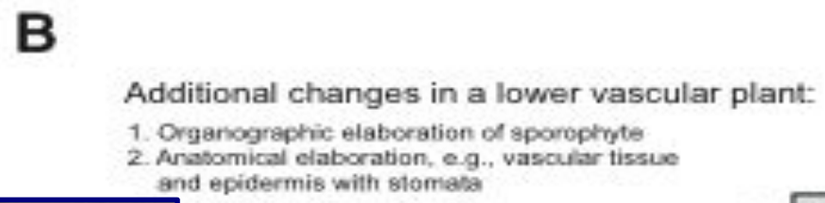
Гипотеза 1. Интерполяция диплоидной фазы на основе гаплофазного жизненного цикла с зиготической редукцией(Charophyta)



Coleochaete

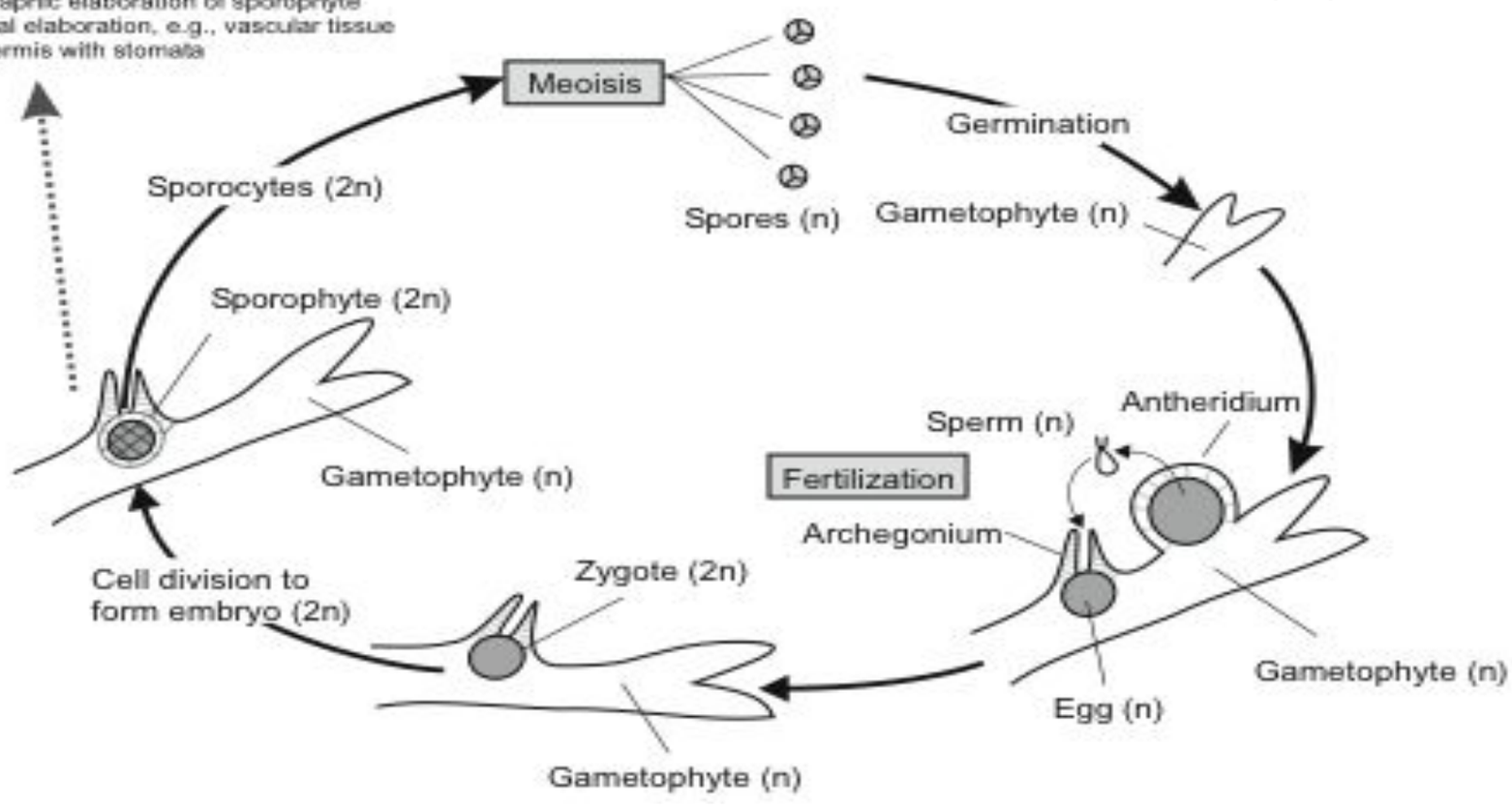
Гипотетическая зеленая водоросль с гаплофазным жизненным циклом и оогамным половым процессом



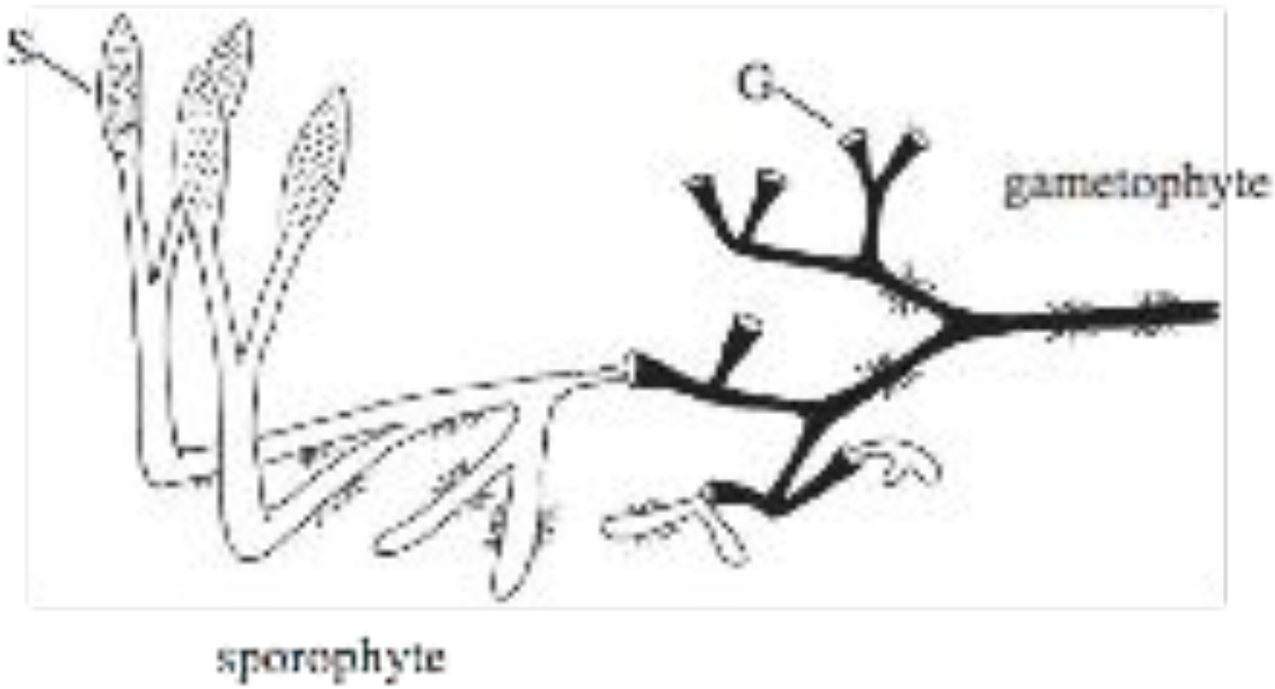


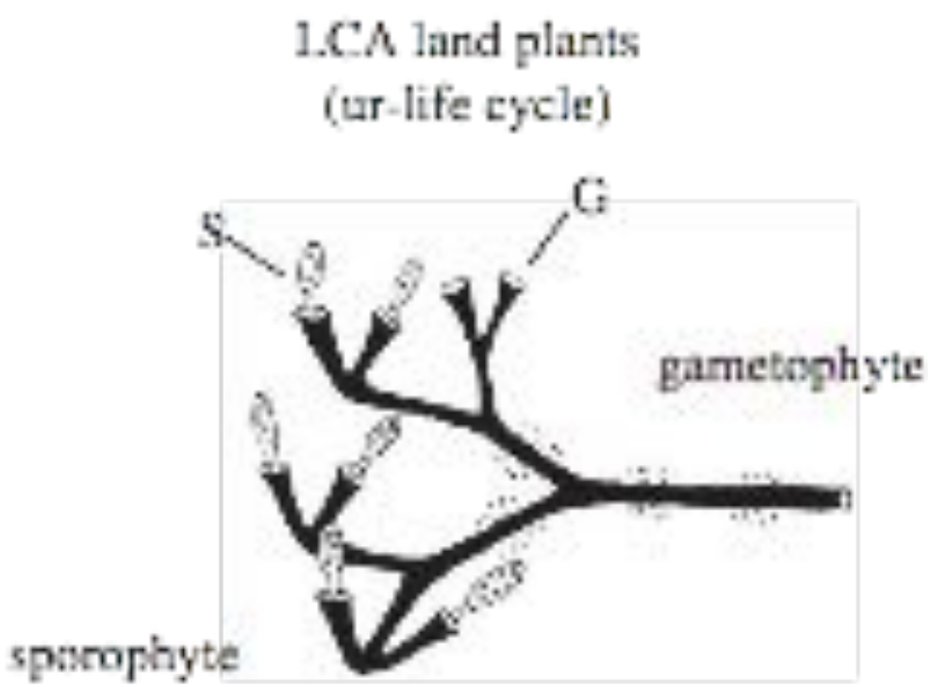
Возникновение многоклеточного спорофита

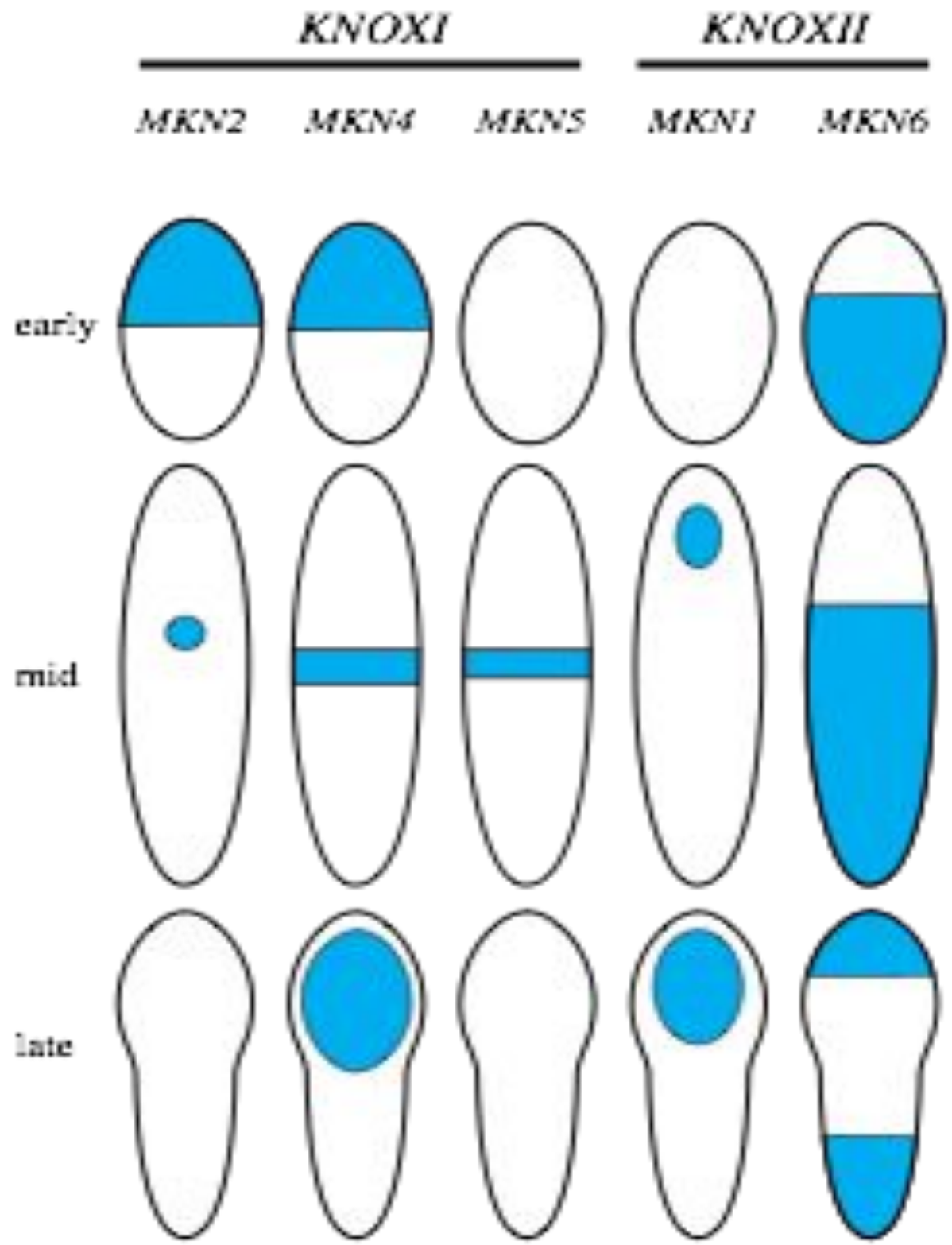
Гаметофит Anthoceros sp. (мохообразные).



Наиболее древней функцией генов KNOX класса I, полученных из предположительно возникшей у зеленых водорослей, является регуляция спороенеза. Аргументы: Selaginella kraussiana гомолог SkKNOX2 класса I KNOX экспрессируется в междоузлиях между зачатками листьев в месте образования спорангиев. У Picea abies HBK1, HBK2 и HBK3 экспрессируются не только в АМП, но и в женских и мужских стробилиях, где располагаются мега- и микроспорангии. У покрытосеменных гены класса I KNOX также участвуют в регуляции развития репродуктивных органов, а именно плацентарной семезачатка, из которых возникнут мегаспорангии.







Способность к ветвлению - общая черта спорофитов всех высших растений спорофитной линии эволюции. Роль - вегетативное разрастание, увеличение числа листьев, то есть интенсивности фотосинтеза, увеличение числа спорангиев. POLYSPORANGIOPHYTA. ПТА в спорофите мхов - апикальное доминирование. мутанты с потерей функции PIN имеют ветвящиеся спорофиты

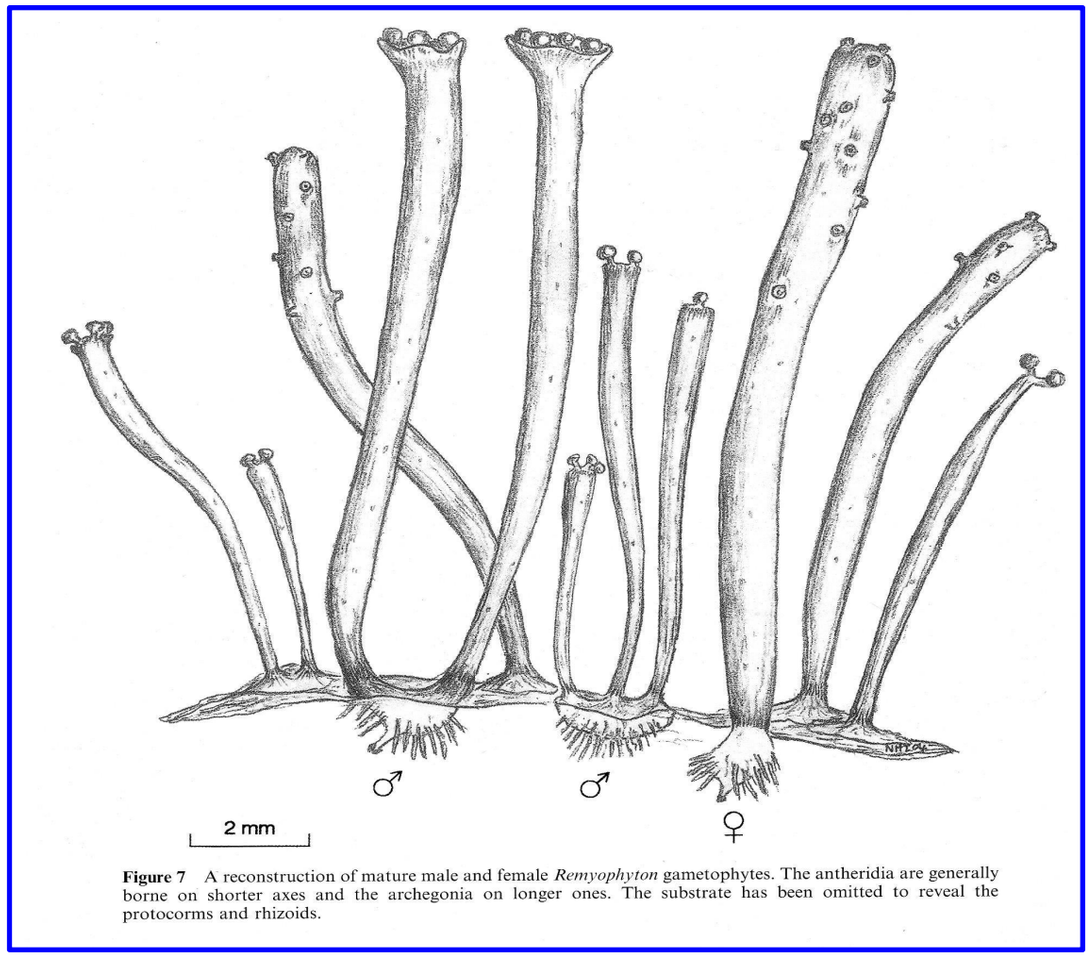
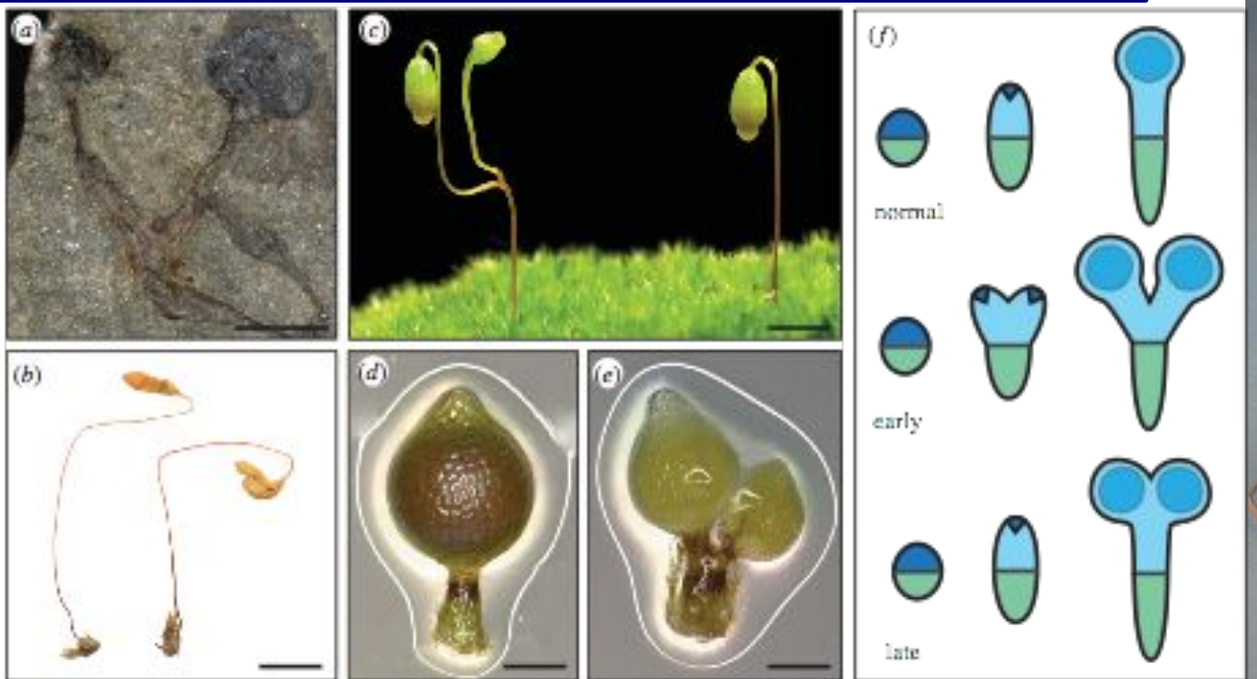
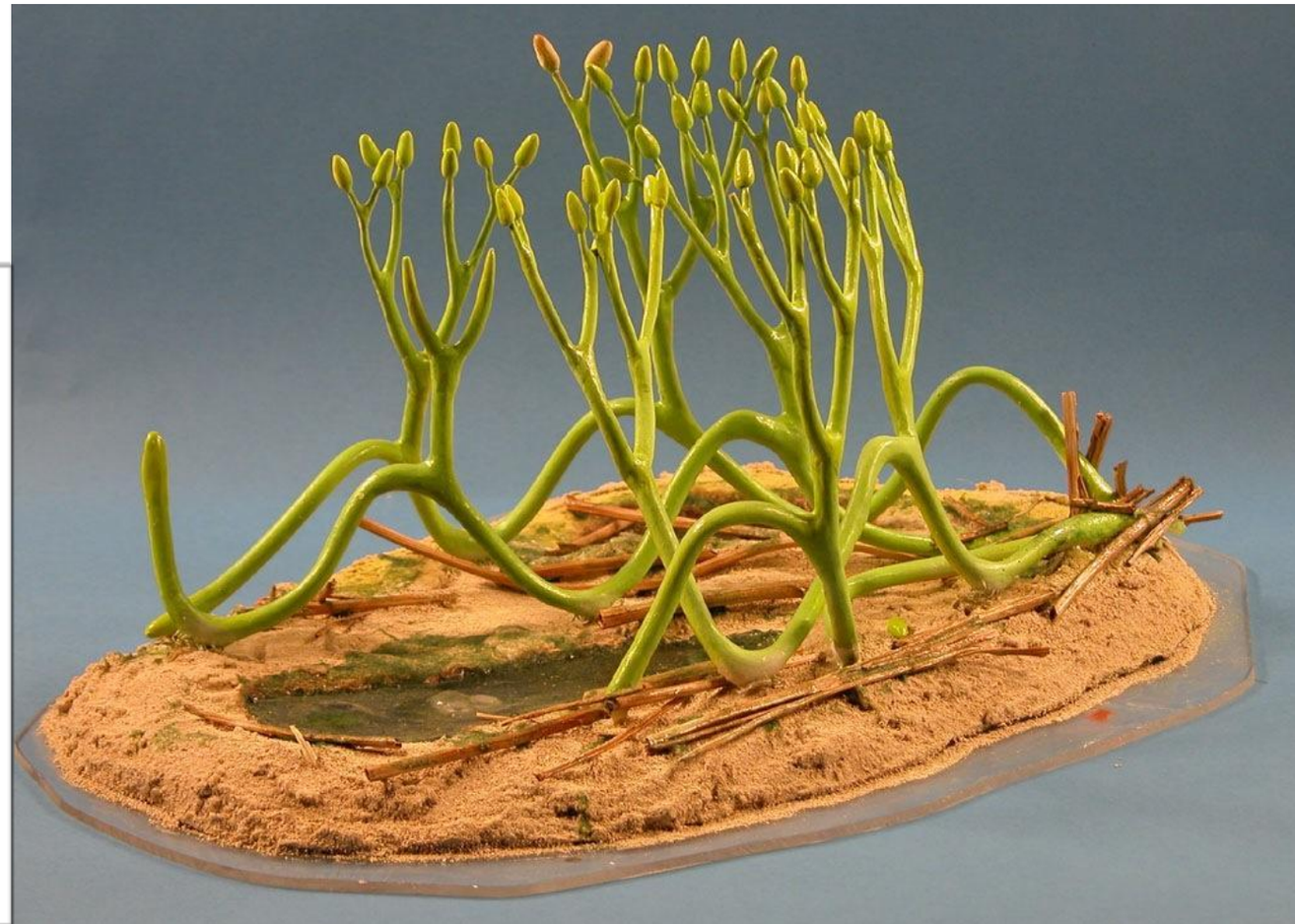
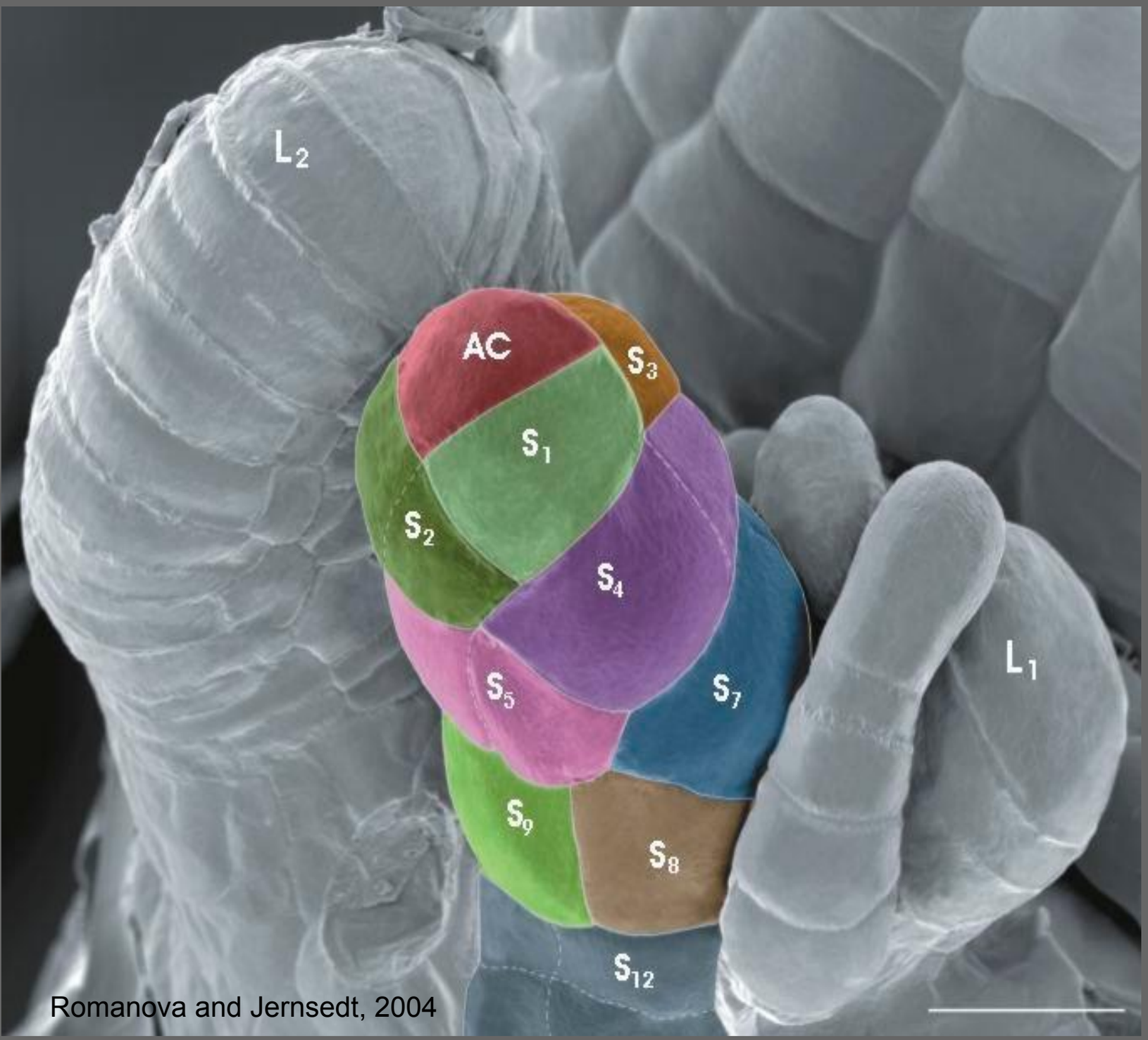


Figure 7 A reconstruction of mature male and female *Remyophyton* gametophytes. The antheridia are generally borne on shorter axes and the archegonia on longer ones. The substrate has been omitted to reveal the protocorms and rhizoids.





Поскольку апикальная меристема побега (АМП) играет исключительную роль в формировании побеговых систем растений, изучение ее функции в эволюционном контексте могло бы дать дополнительные аргументы для решения дискуссионных вопросов морфологической эволюции.



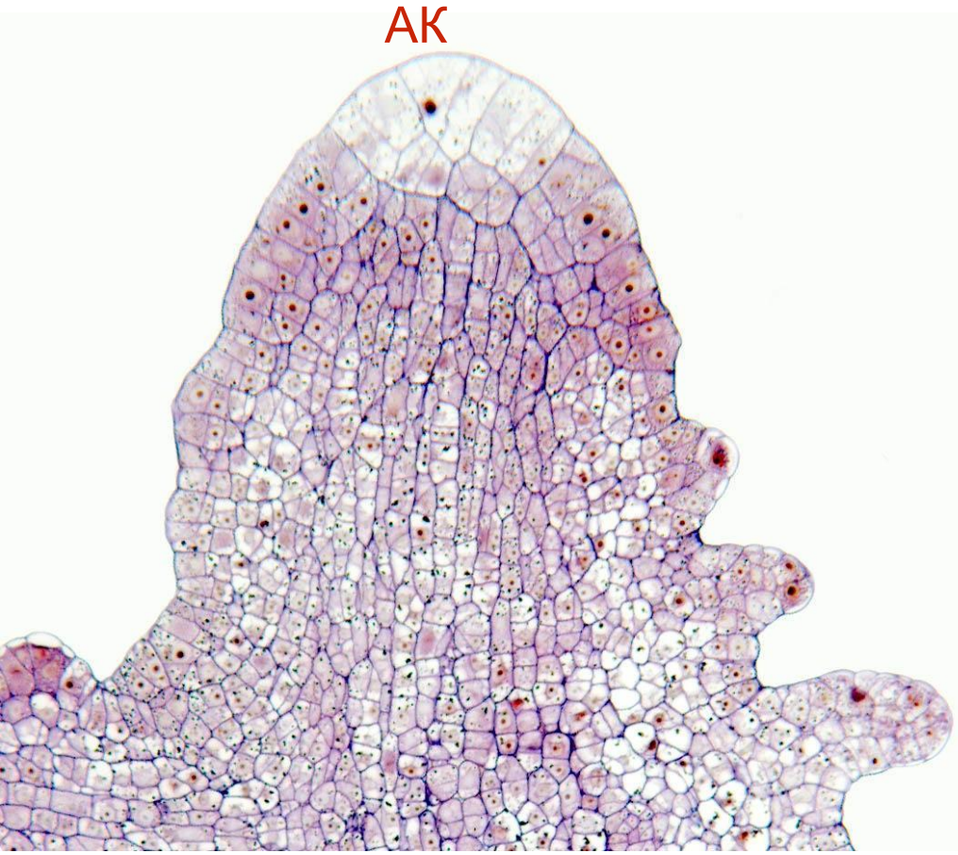
Romanova and Jernsedt, 2004

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ ПОБЕГА В ЭВОЛЮЦИОННОМ КОНТЕКСТЕ

У растений существует три структурных типа АМП.

АМП с единственной АК

моноплексный тип

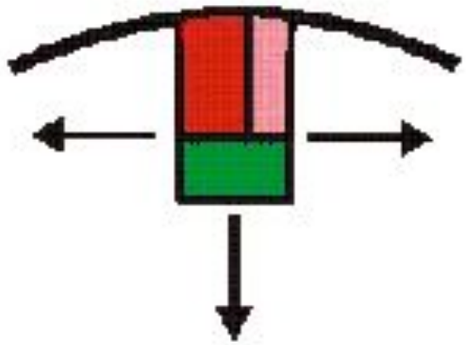


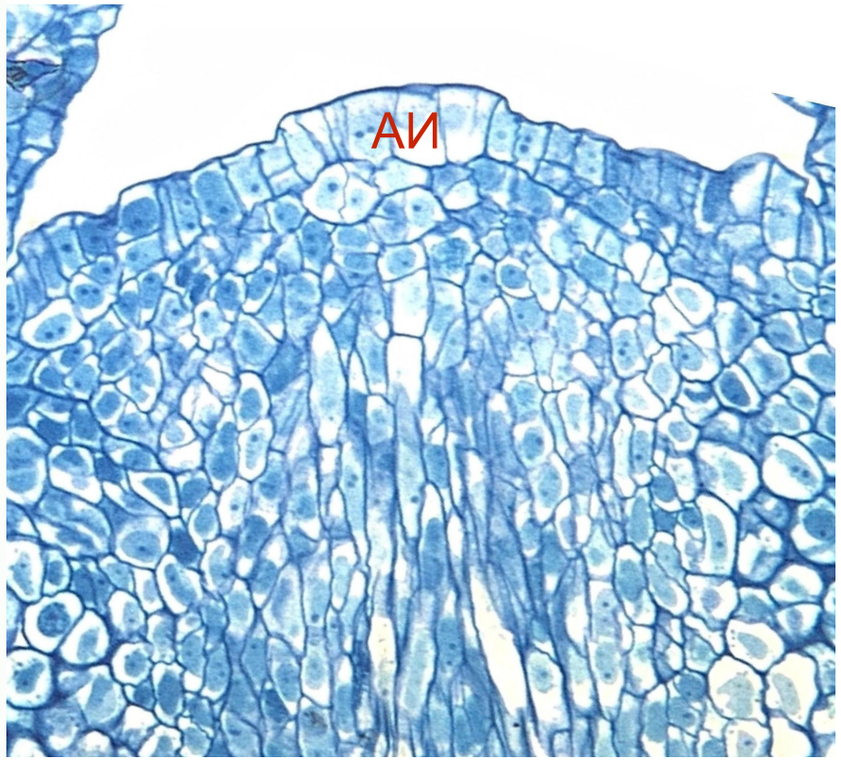
Апекс побега ***Selaginella kraussiana***

АМП с множественными АИ

симплексный тип

АИ делятся анти- и периклинально

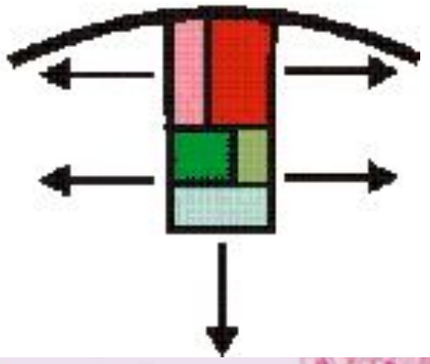




Апекс побега ***Huperzia selago***

дуплексный тип=туника-корпус

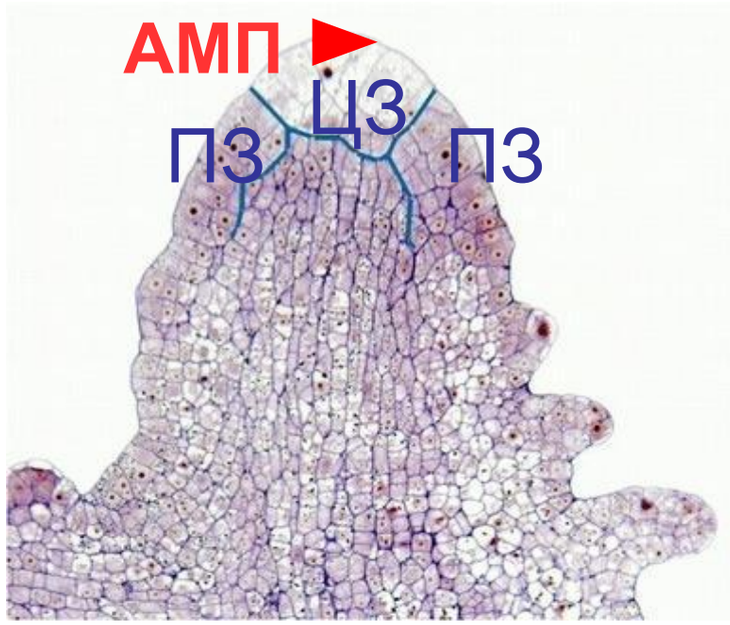
АИ 1-3 наружных слоев делятся только антиклинально, представляя собой клонально обособленные популяции



Апекс побега ***Syringa vulgaris***

АМП всех высших растений имеет сходную зональность: более крупные и вакуолизированные клетки образуют центральную зону, мелкие и менее вакуолизированные клетки – периферическую зону. Единственная АИ или туника - таксоноспецифические особенности некоторых групп растений.

моноплексная АМП

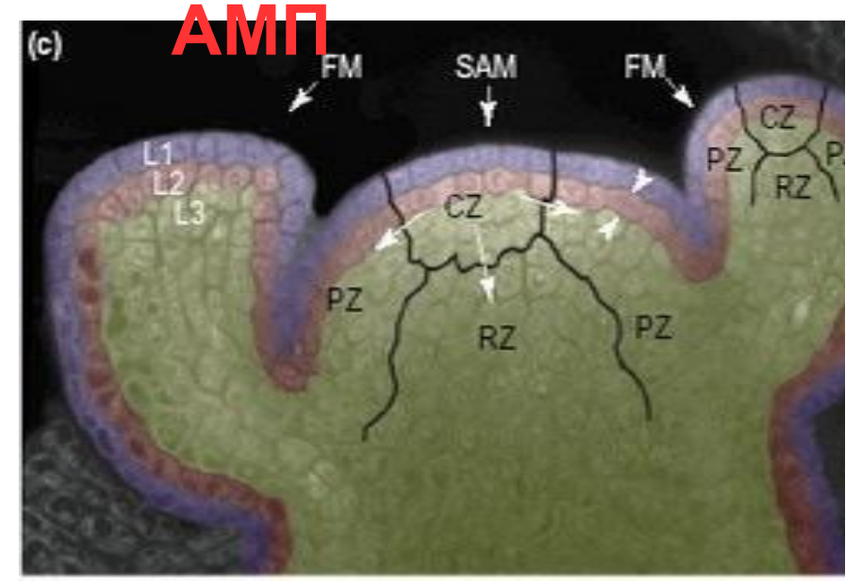


Selaginella kraussiana

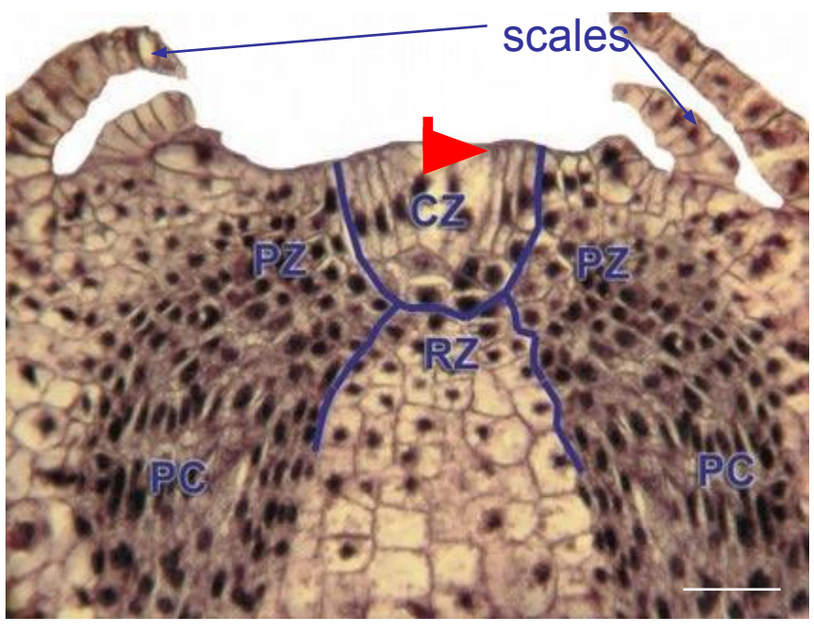
симплексная АМП

Huperzia selago

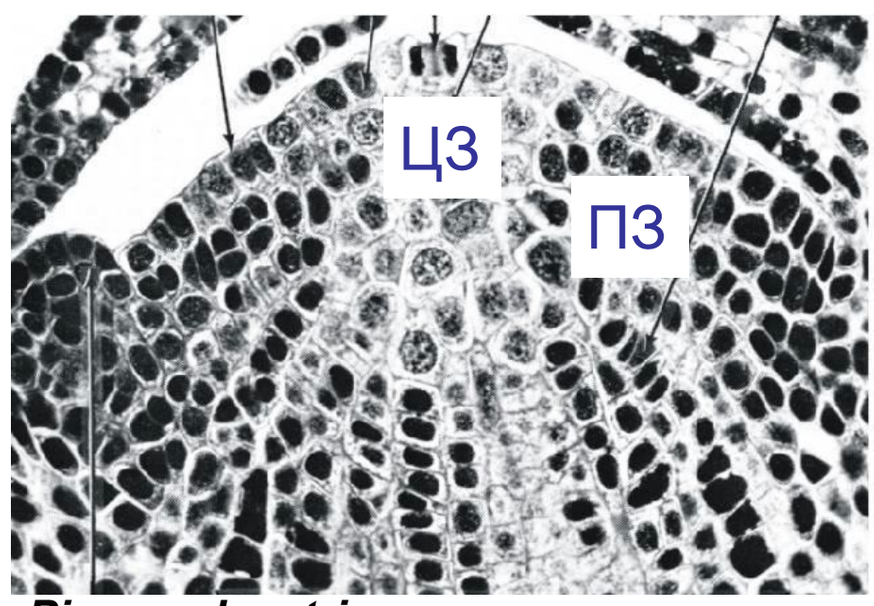
дуплексная АМП



Arabidopsis thaliana
Fletcher, Meyerowitz, 2003



Phegopteris connectilis

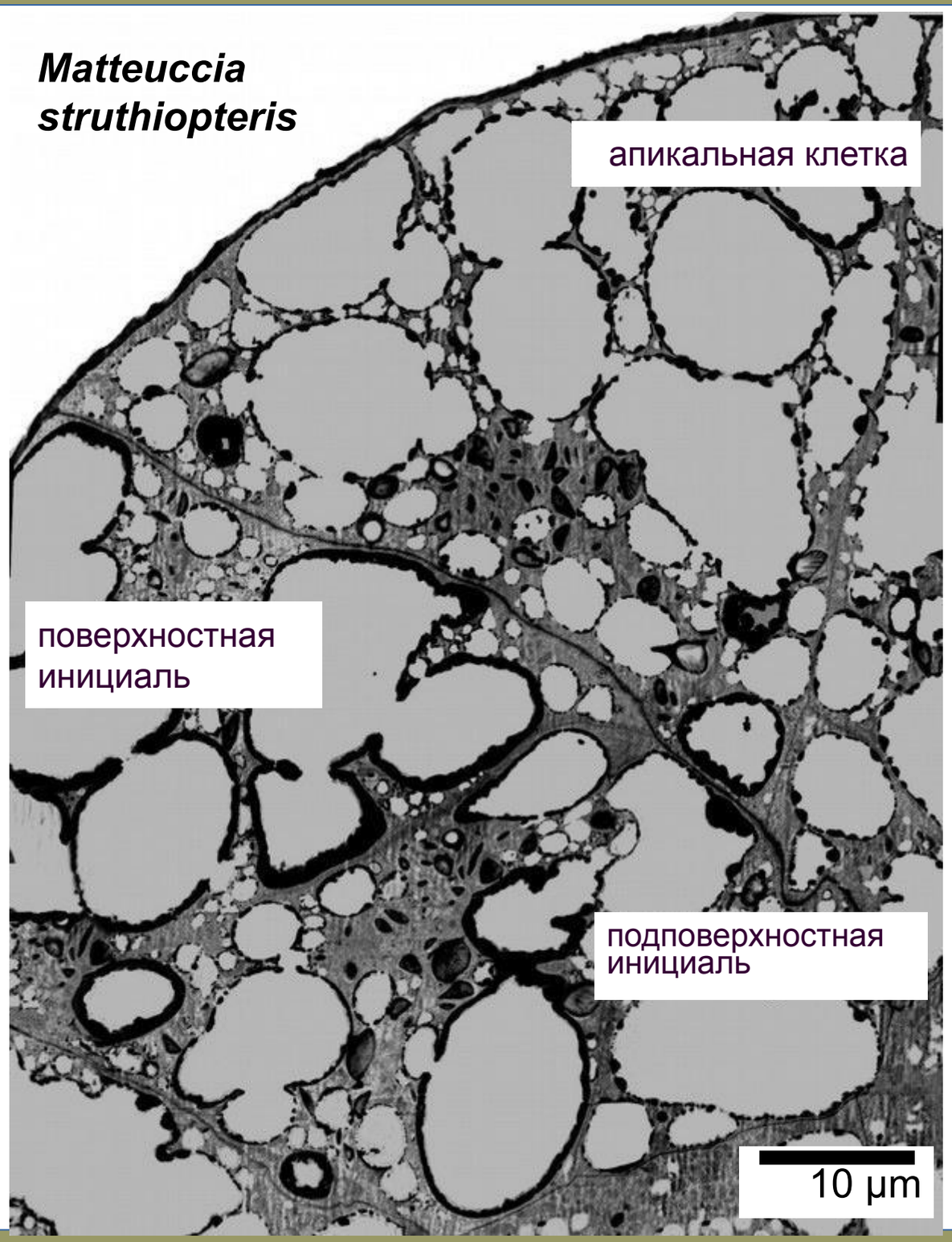


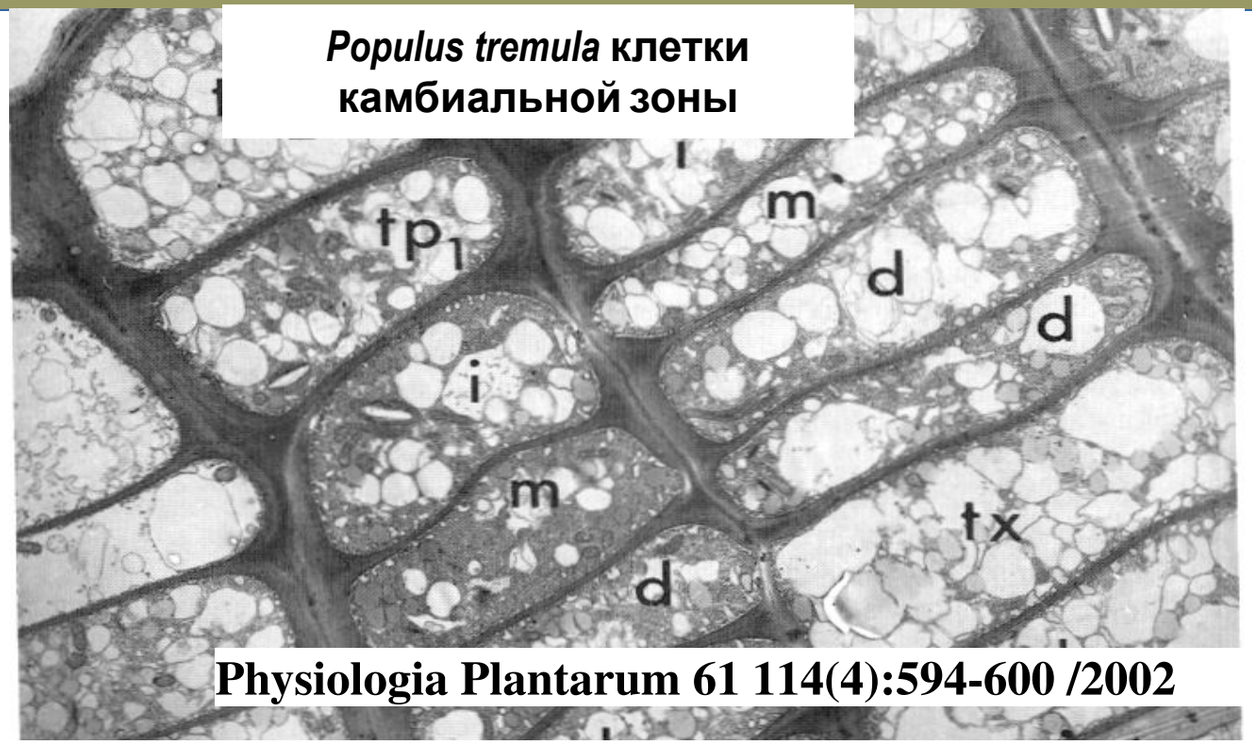
Pinus sylvestris

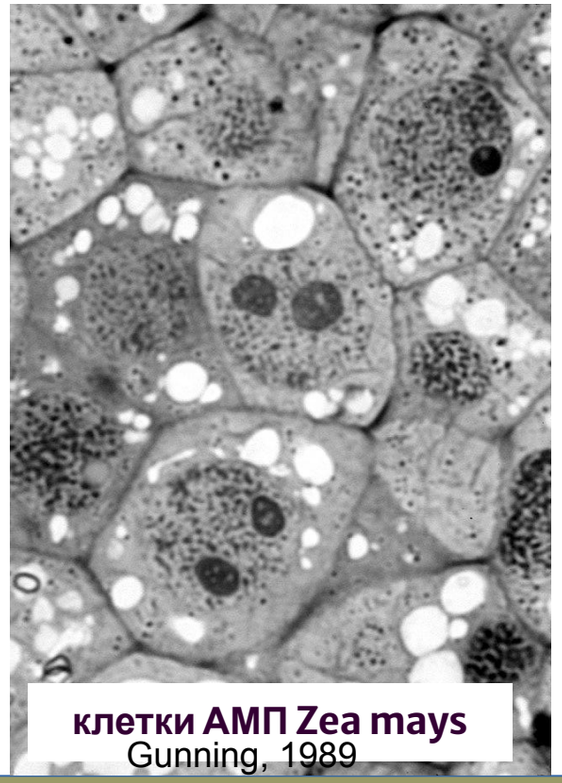
(Gifford, Foster, 1989)

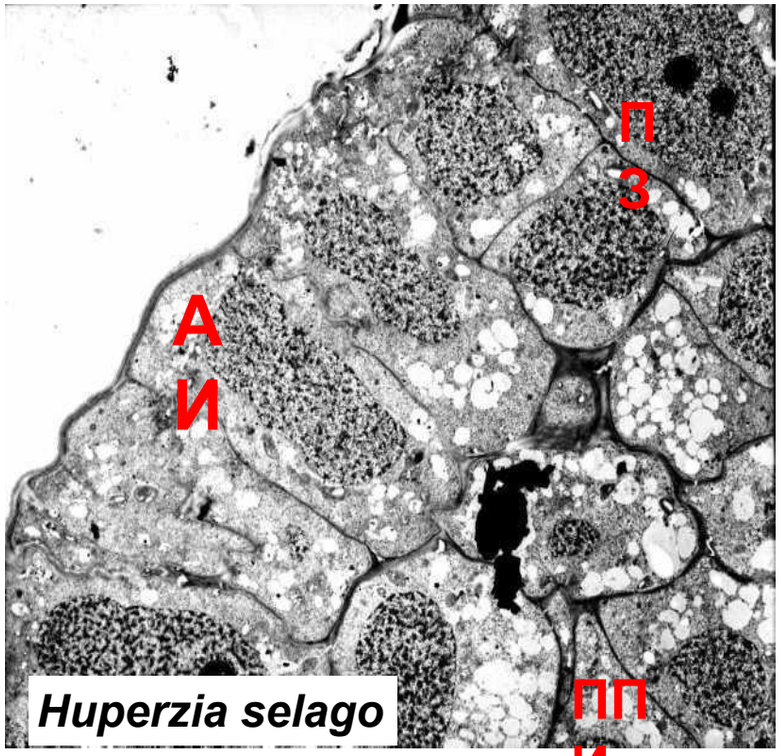
CZ, ЦЗ central zone
PZ, ПЗ периферическая зона
RZ, стержневая меристема

АК и ее ближайшие производные в моноплексной АМП характеризуются нетипичной для клеток АМП высокой степенью вакуолизации, напоминающей клетки камбия. АИ в симплексной АМП имеют типичную для меристематических клеток структуру.



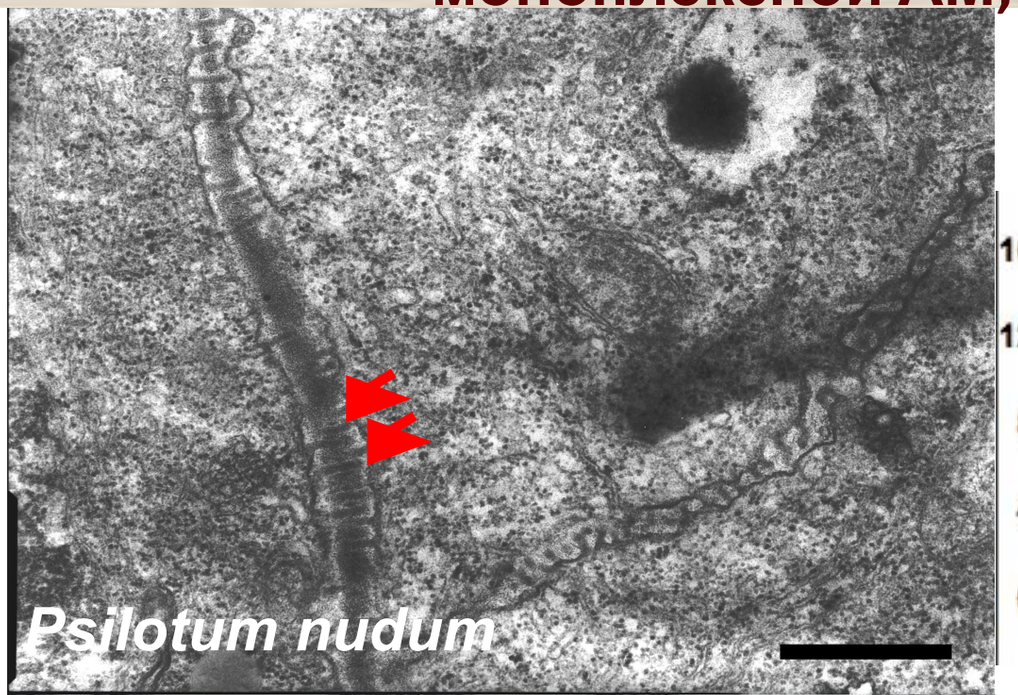


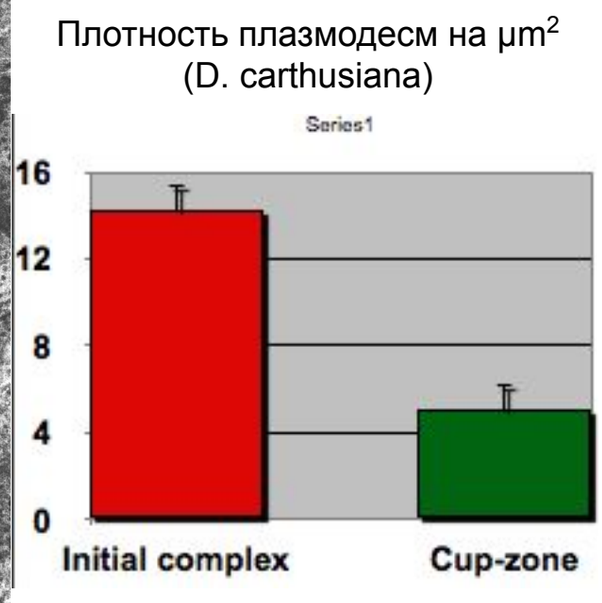


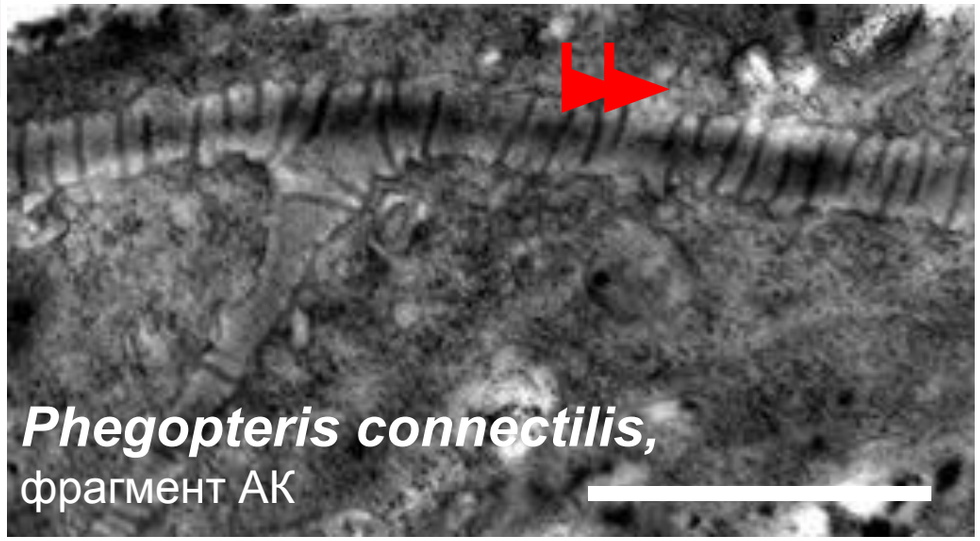


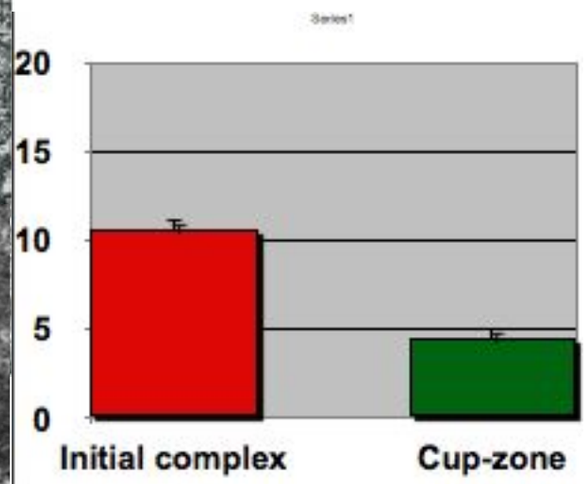
Romanova et al, 2005

АМП с единственной АК и множественными АИ различаются по способу формирования плазмодесм: первичные ПД с высокой плотностью в моноплексной АМ; вторичные в АМ с несколькими АИ.





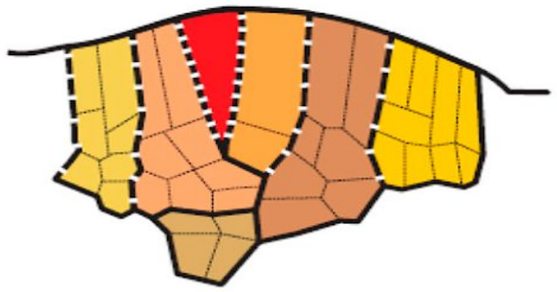




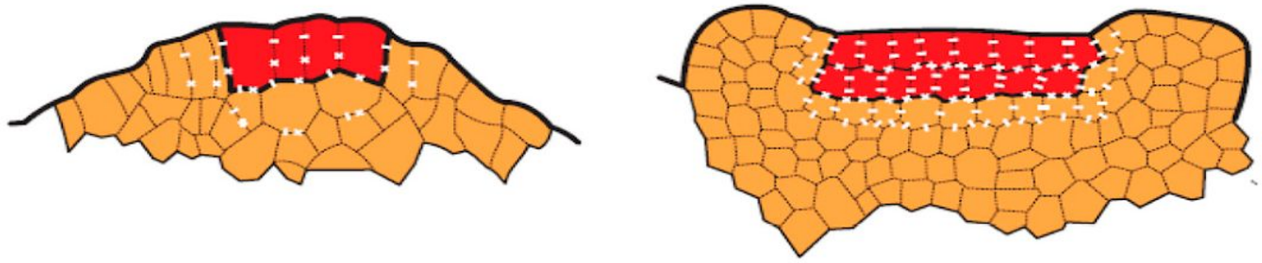
Линейка 1 μm

Romanova et al, 2005,
Науменко, Романова, 2006,
Романова и др.,

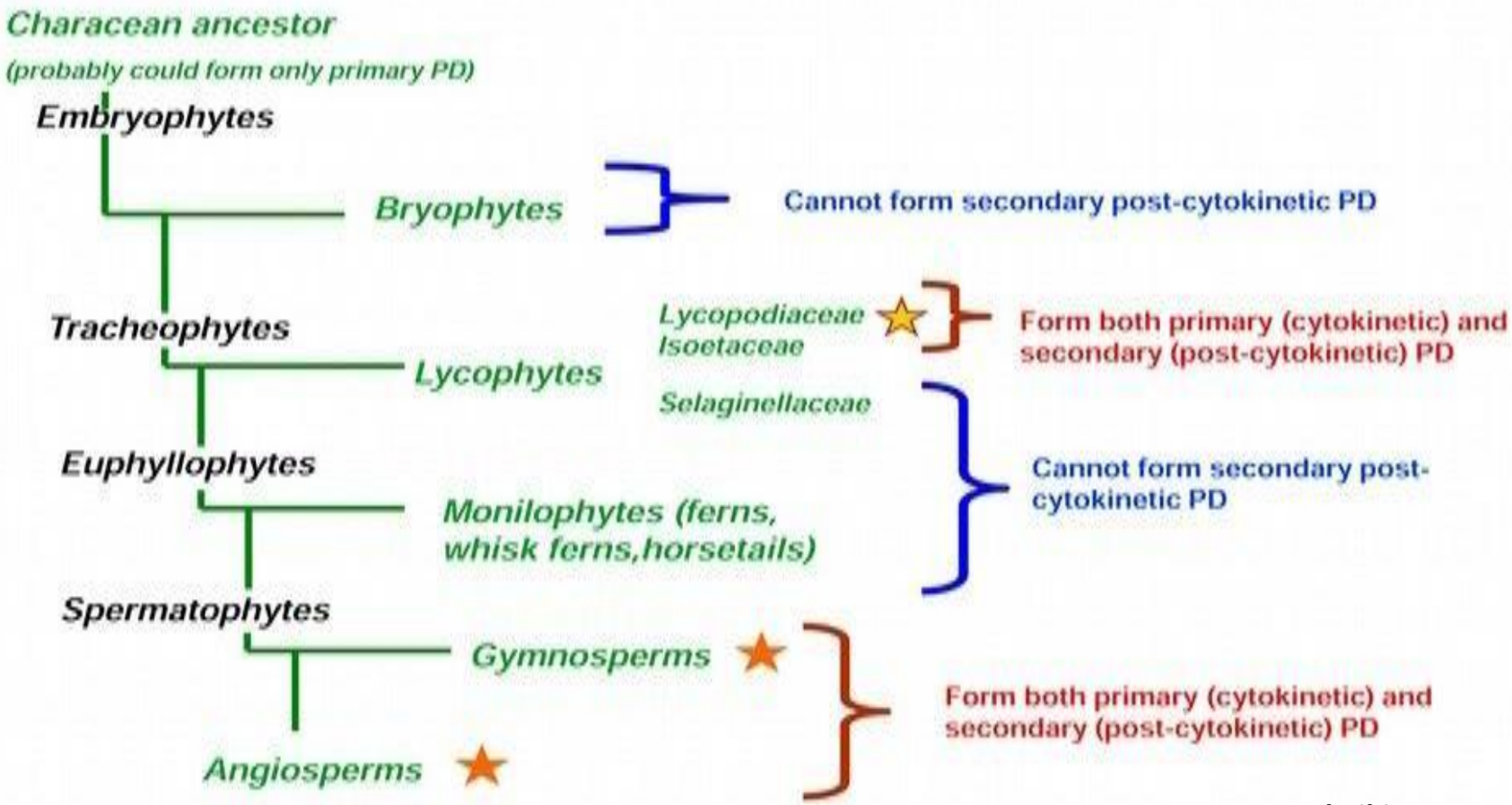
Отсутствие механизма формирования вторичных плазмодесм было селективным фактором для поддержания апикальной меристемы с единственной АИ. Только такая структура обеспечивает возможность контакта между клетками через первичные плазмодесмы.



Только в моноплексной АМП все клетки клонально взаимосвязаны и могут иметь контакты только через первичные плазмодесмы.

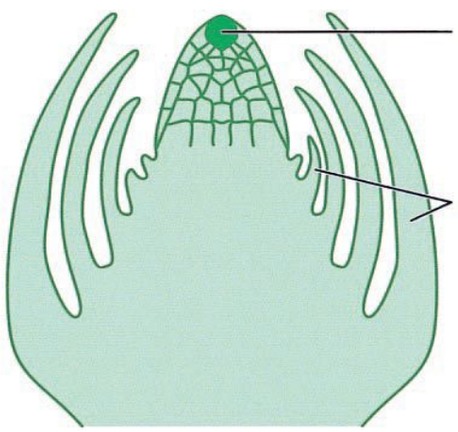


В АМП с несколькими АИ производные разных инициалей могут контактировать только через вторичные плазмодесмы.

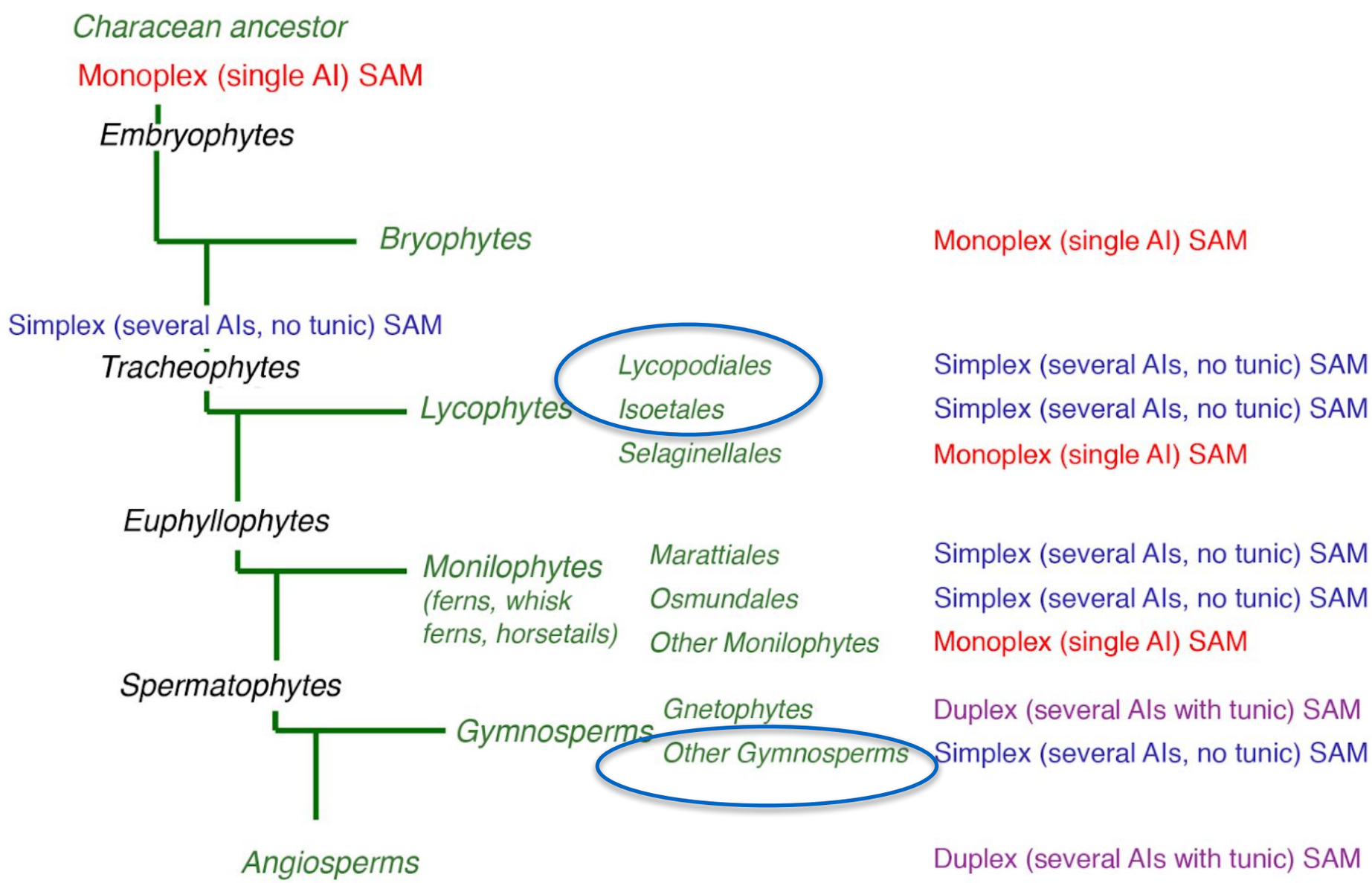


Evkaikina, Romanova, Voitsekhovskaja
Frontiers in PlantScience, 2014

Вопрос об исходном для высших растений типе АМП неоднозначен.
Если исходный для высших растений тип - моноплексная АМП, то симплексные АМП Isoetales/Lycopodiales и голосеменных представляют собой случаи независимой конвергентной эволюции.

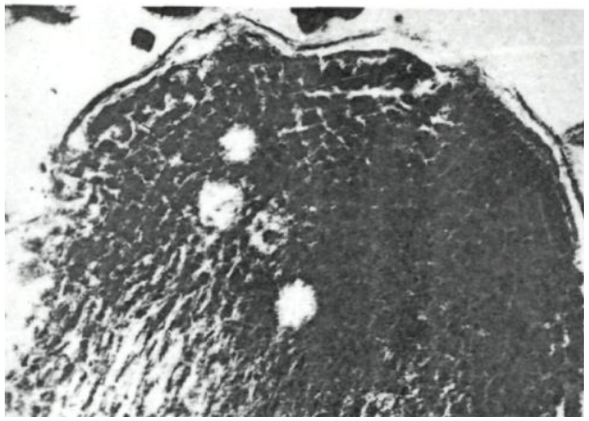


ИСХОДНЫЙ ТИП
Моноплексаная АМП предполагаемого предка - харовой водоросли
По Graham et al, 2000

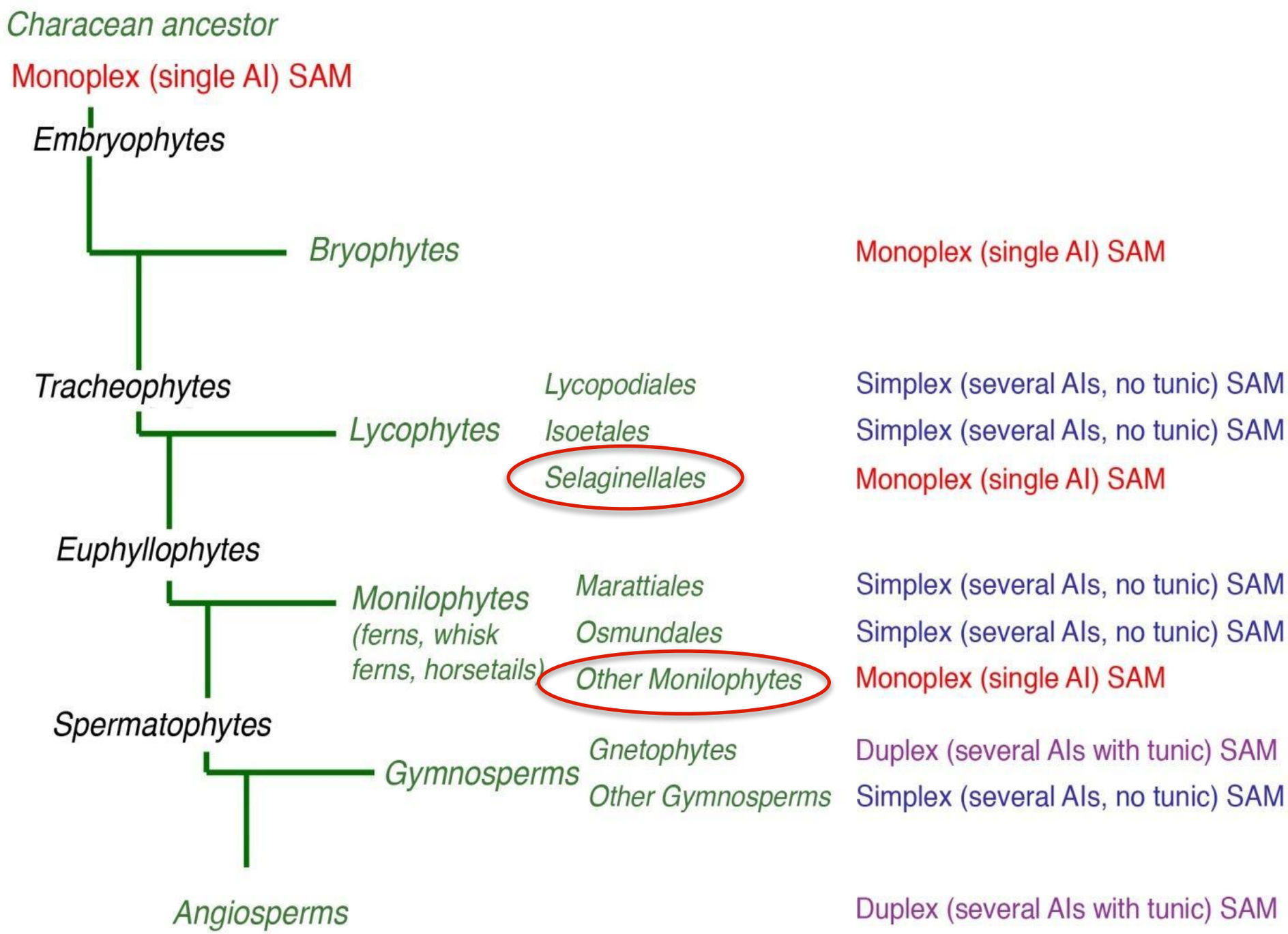


Evkaikina et al, unpublished

Если первые наземные растения имели симплексную АМП, моноплексные АМП Selaginellaceae и Monilophytes - примеры независимого возникновения, связанного с утратой способности формировать вторичные плазмодесмы.

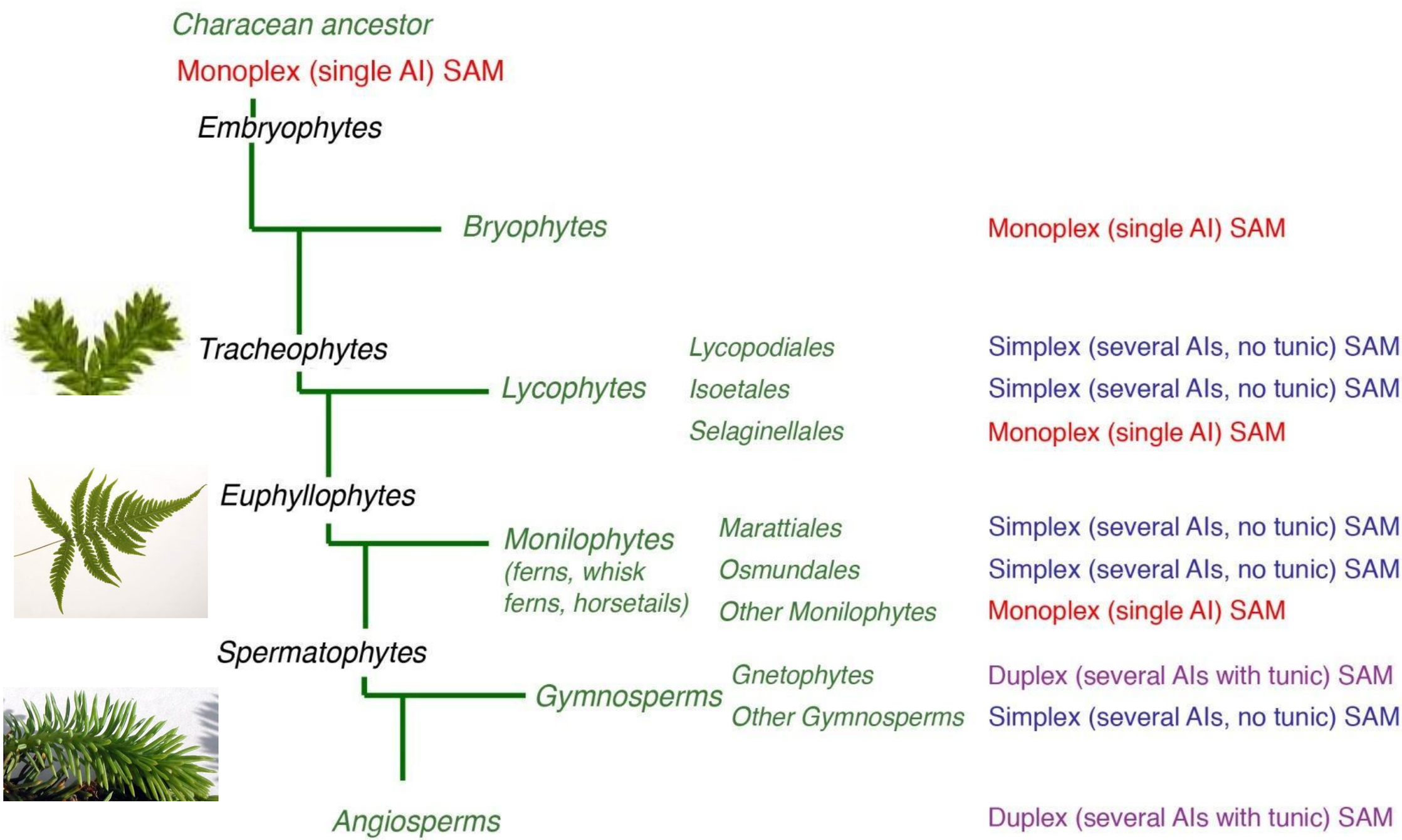


ИСХОДНЫЙ ТИП
точка зрения палеоботаников и новешая гипотеза, основанная на молекулярных данных
Симплексаная АМП Риниевых
По: Kidston and Lang, 1920



Evkaikina et al, unpublished

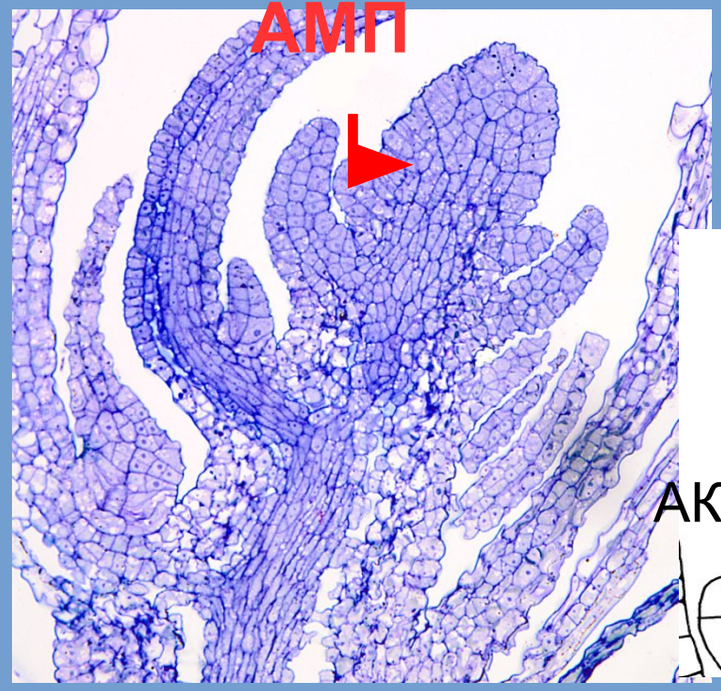
Таксономическая приуроченность разных типов АМП и их связь с морфологией не очевидны. АМП с единственной и множественными АИ встречаются у плаунообразных с микрофиллами и монилофитов (псилотовых, хвощей и папоротников) с мегафиллами.



Evkaikina et al, unpublished

Клеточные аспекты заложения листа коррелируют с типом АМП, но не с морфологической природой листа

моноплексная АМП

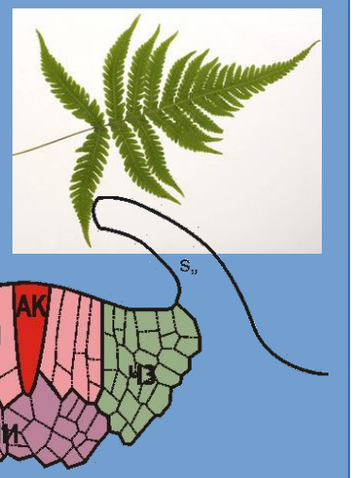


Selaginella kraussiana

Monilophytes

Lycophytes

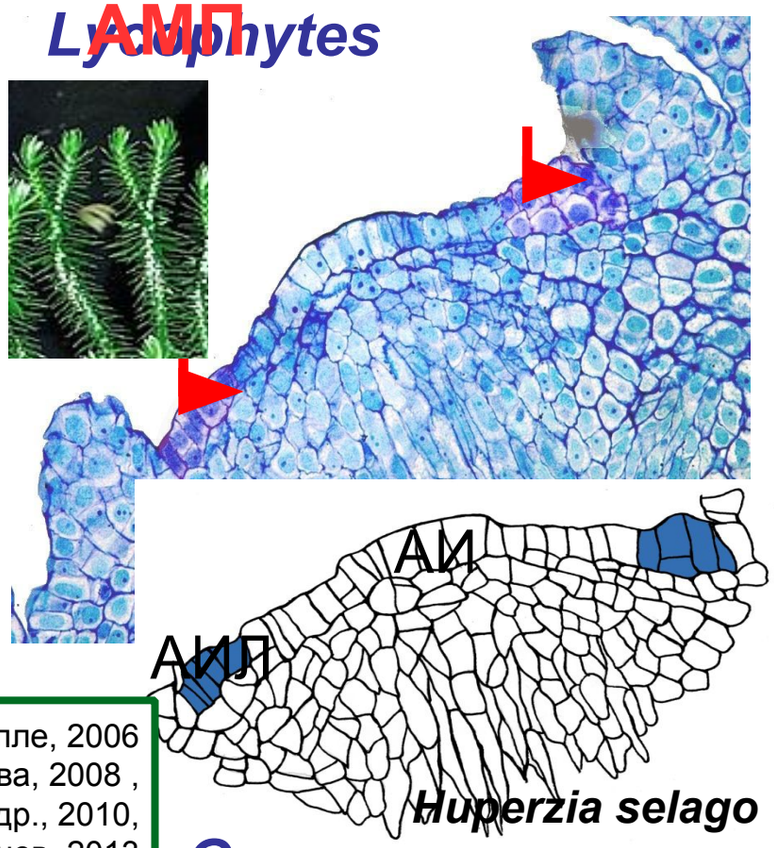
Борисовская, Романова, Велле, 2006
Науменко, Романова, 2008 ,
Романова и др., 2010,
Паутов, Романова, Баранов, 2013



Phegopteris connectilis

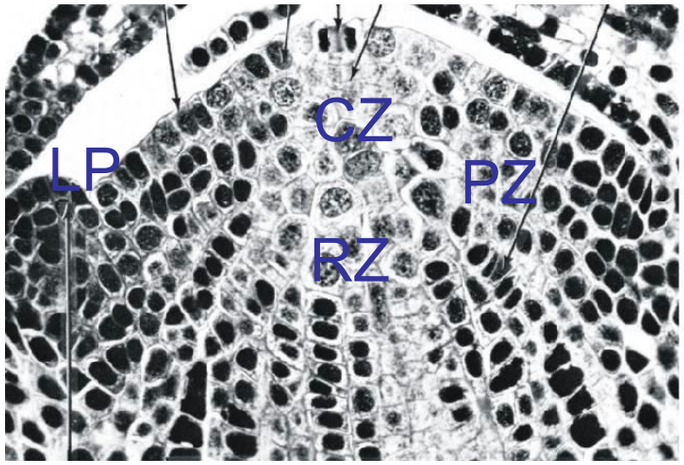
симплексная АМП

Lycophytes



Huperzia selago

Gymnosperms



Апекс побега Pinus (Gifford, Foster, 1989)

дуплексная АМП

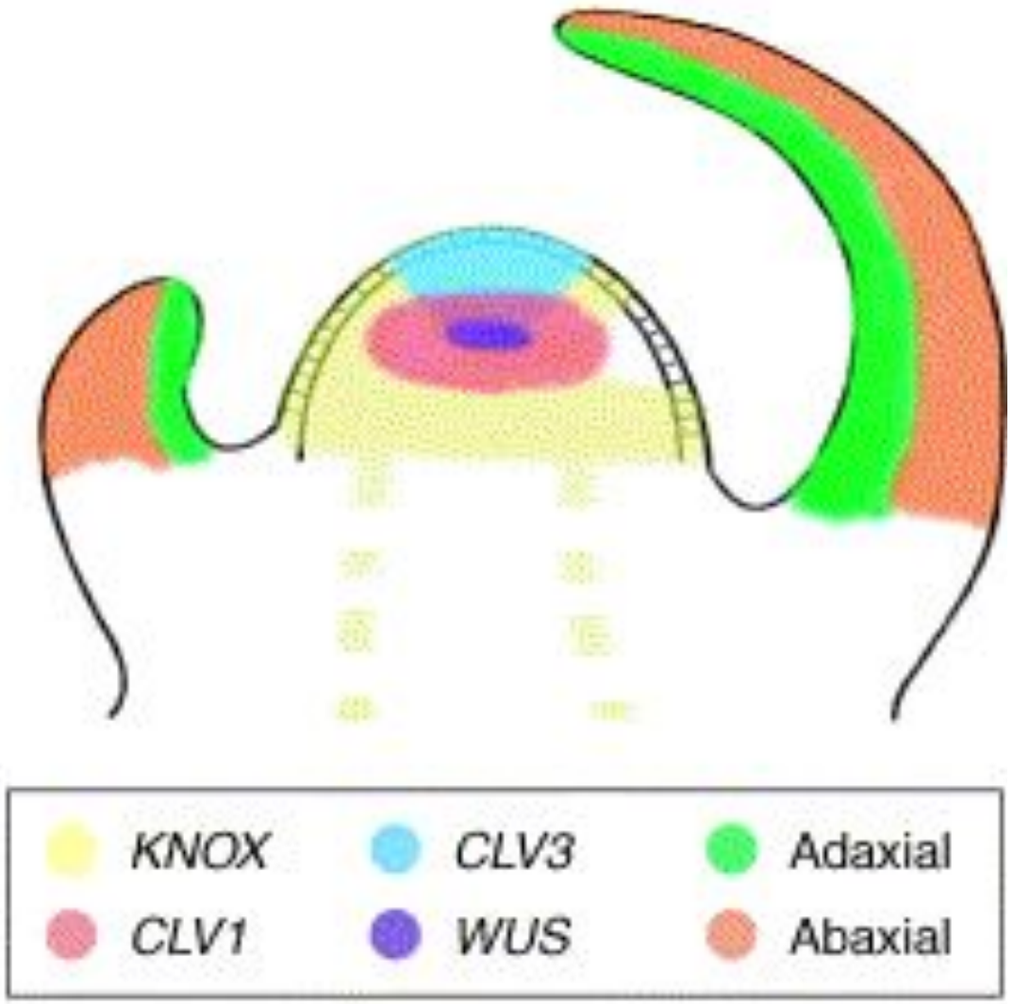
Angiosperms

Syringa vulgaris

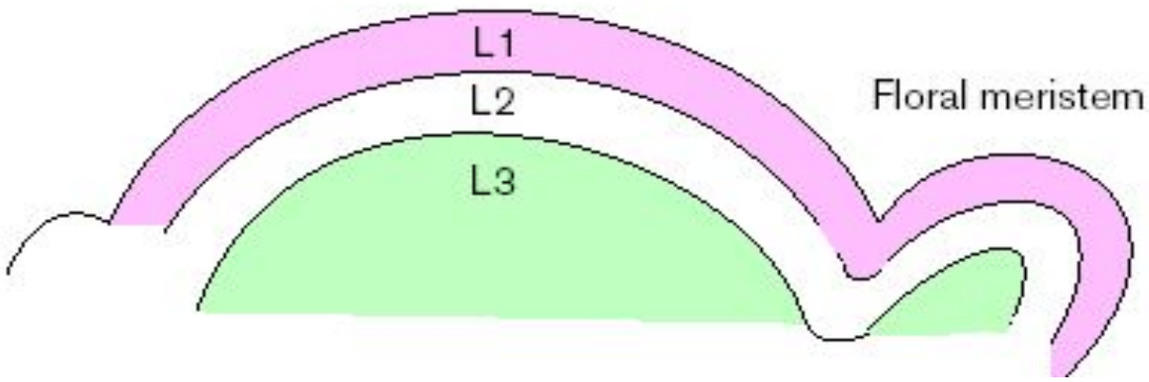
Заложение микро- и макрофилльных листьев в моноплексной АМП происходит путем образования АИ, а в симплексной и АМП - путем пролиферации группы клеток в ПЗ АМП, сходно с дуплексной АМП.

Оценить эволюционный уровень разных структурных типов АМП невозможно вне сравнения механизмов регуляции

Данные генетики развития дали качественно новое понимание организации апикальной меристемы цветковых растений
(1)подтвердили подразделение АМП на центральную и периферическую зоны;
(2) выявили функциональную неоднородность центральной зоны.



Kessler, Sinha, 2004



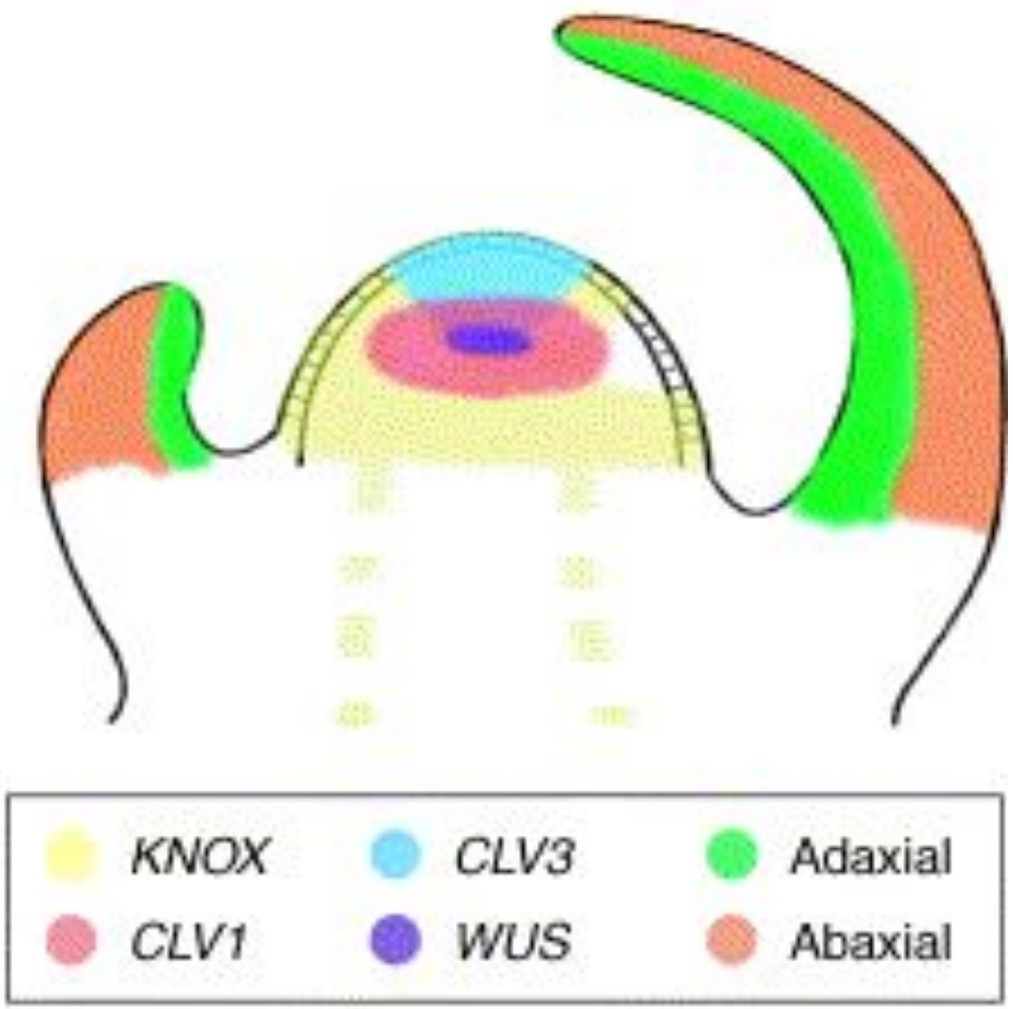
ATML1 (Lu et al, 1996; Sessions *et al*., 1999; Abe et al, 2003),
PDF1 (Abe et al, 1999, 2001, 2003),
SCR (Wysocka-Diller et al, 2000),
Xcl1 (Kessler et al, 2002) and
AUX1 (Reinhardt et al, 2003)
PIN1 (Benkova et al, 2003; Reinhardt et al, 2003; Friml et al; 2004; Kaplinsky and Barton, 2004
LOG4

NTH1, NTH15, ADC

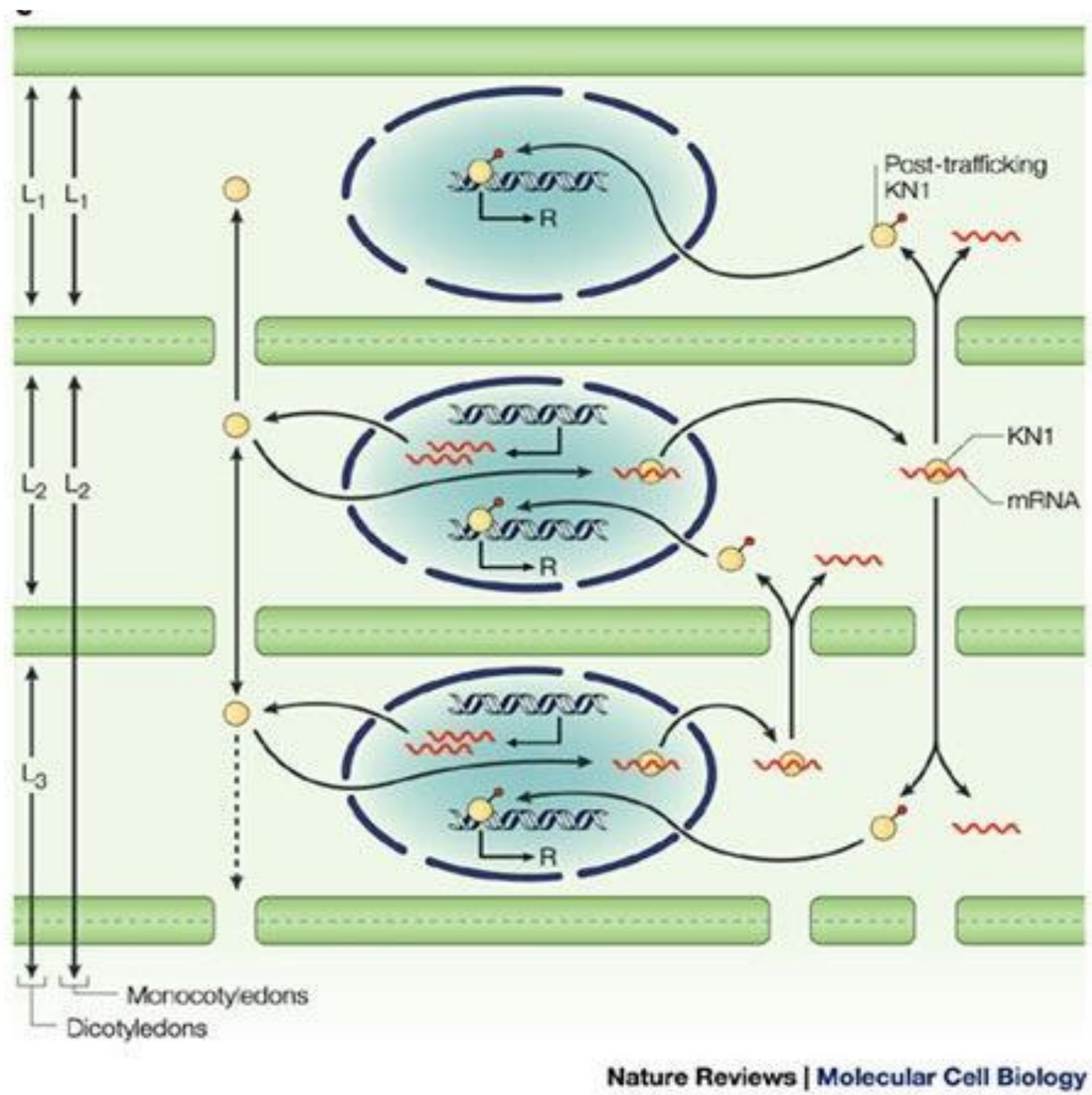
С изменениями из: Fletcher and Meyerowitz Current Opinion in Plant Biology 2000

Экспрессия ряда генов играющих важную роль в органогенезе приурочена к наружному слою туники, указывая на ее особые свойства

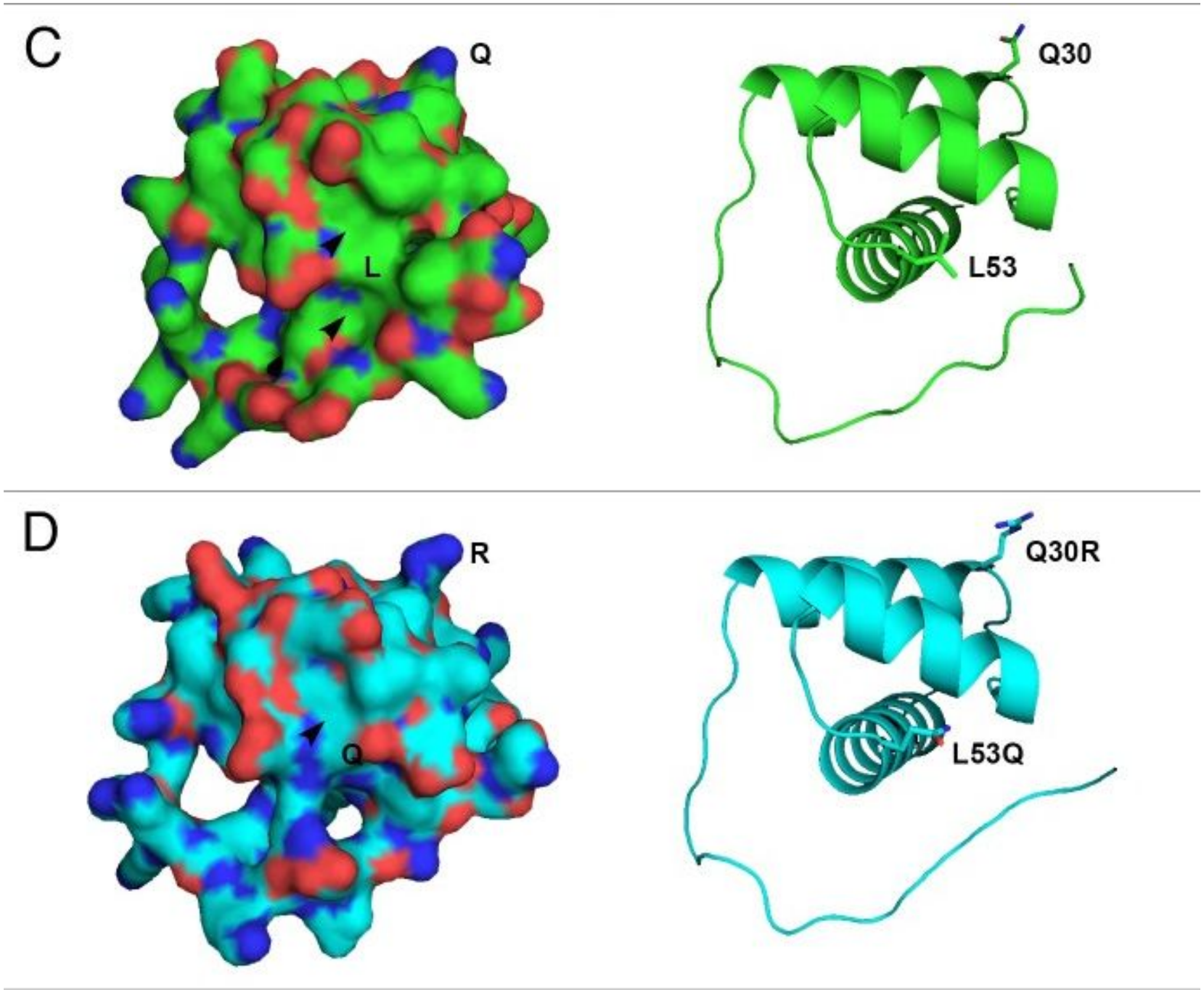
Ключевые регуляторы, поддерживающие клетки АМП в недифференцированном состоянии - гомеодоменсодержащие ТФ ***KNOX*** I класса. Белки KNOX действуют неклеточноавтономно, приобретая функциональную компетентность в ходе селективного транспорта через вторичные ПД между туникой и корпусом.



Kessler, Sinha, 2004



Для цветковых экспериментально показано, что ключевую роль в этом процессе играют располагающиеся в гомеодомене положительно заряженная аминокислота на границе альфа-1-домена (R30) и гидрофобный остаток в начале альфа-3-домена (L53).



The protein models of native HD (**C**) and double HD (Q30R and L53Q) mutant (**D**) were predicted using I-TASSER server.

Chen et al, 2014

Результаты изучения АМП в эволюционном контексте значительно скромнее.

Гипотезы о механизмах функционирования АМП у высших споровых растений основаны преимущественно на данных единственного секвенированного транскриптома разноспорового плауна ***Selaginella moellendorffii*** (Banks et al., 2011).

BLAST4OneKP

Большой прогресс связан с проектом 1000 растений, посвященного секвенированию транскриптомов представителей разных таксонов растений.

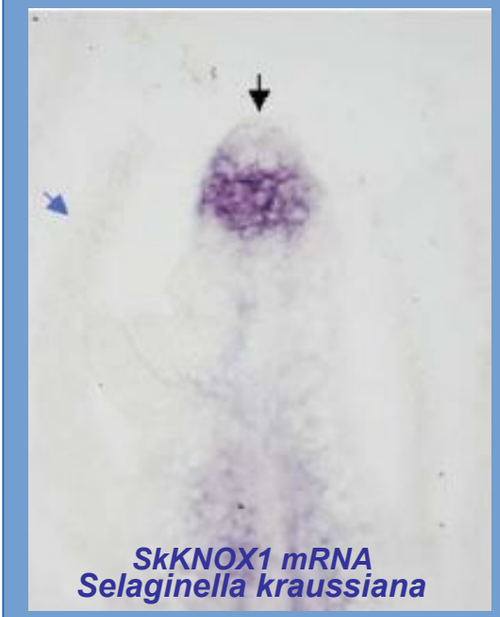
Биоинформатический анализ выявил наличие гомологов меристемспецифичных и “листовых” ТФ во всех отделах высших растений.

Лишь некоторые из них стали объектами углубленных исследований.

Транскрипция гомологов *KNOX* характерна для клеток АМП представителей всех таксонов растений. Единственная АИ характеризуется отсутствием экспрессии *KNOX* или низким по сравнению ПЗ уровнем

моноплексная АМП

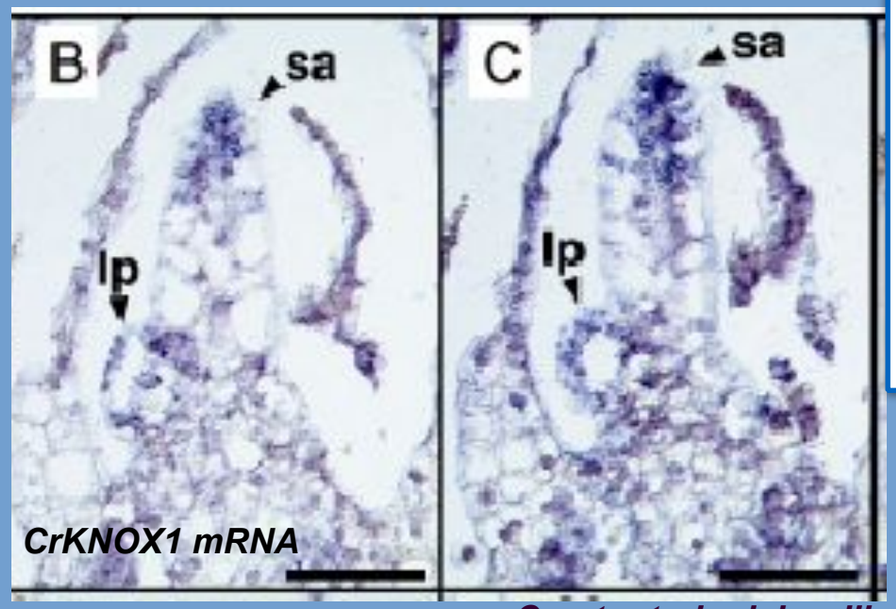
Lycophytes



SkKNOX1 mRNA
Selaginella kraussiana

(Harrison et al, 2005)

Monilophytes

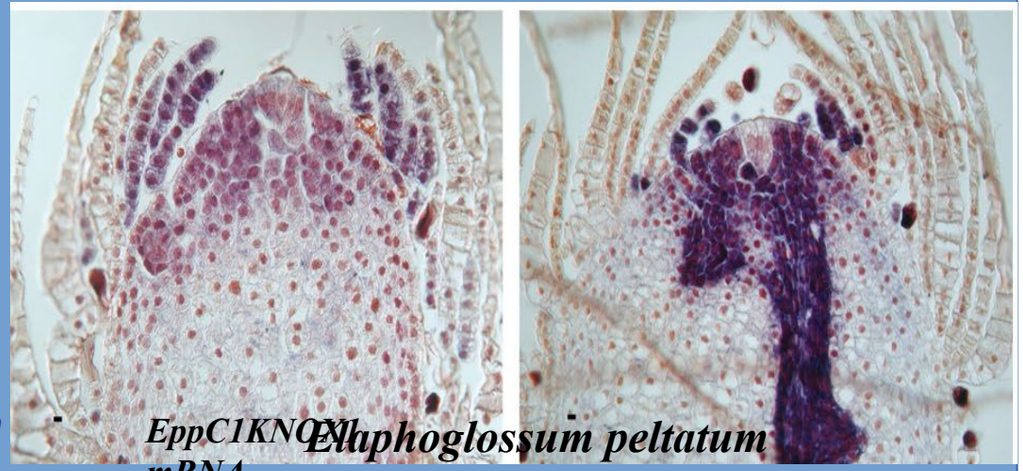


CrKNOX1 mRNA

Ceratopteris richardii

Selaginella kraussiana

Евкайкина и др., неопубликованные данные



EppC1KNOXI mRNA

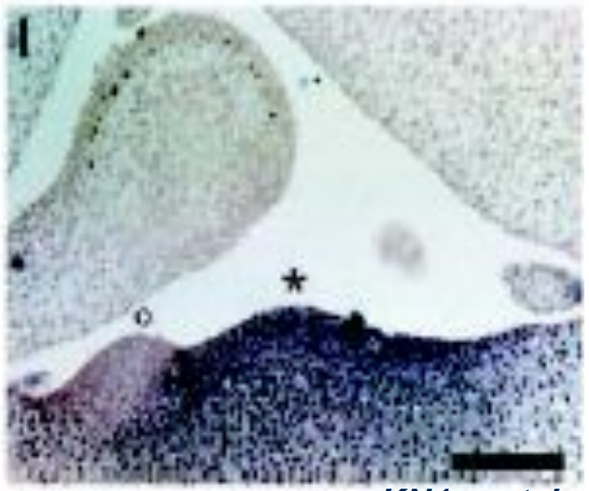
Elaphoglossum peltatum

(Sano et al., 2005, Ambrose, Vasco, 2016)

симплексная АМП

В транскриптоме *Huperzia selago* были выявлены 5 гомологов белков KNOX: 3 гомолога *KNOX* II класса и 2 гомолога *KNOX* I класса. Филогенетический анализ показал независимую дупликацию KNOX генов I класса у равноспоровых и разноспоровых плаунов.

Gymnosperms

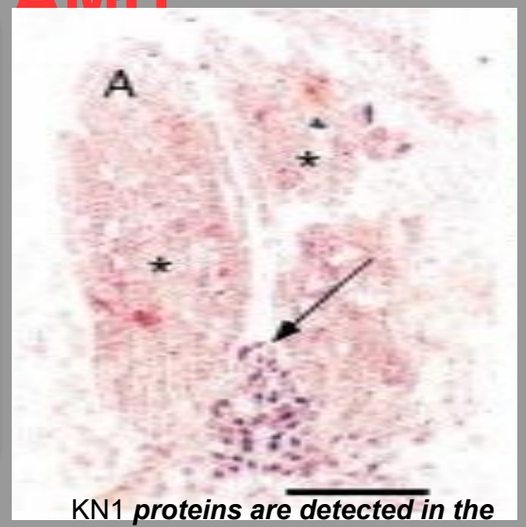


KN1 protein

Zamia floridans
(from Bharathan et al, 2002

дуплексная АМП

Gymnosperms



KN1 *proteins are detected in the SAM, but not leaves of Welwitschia mirabilis (Pham and Sinha, 2003)*

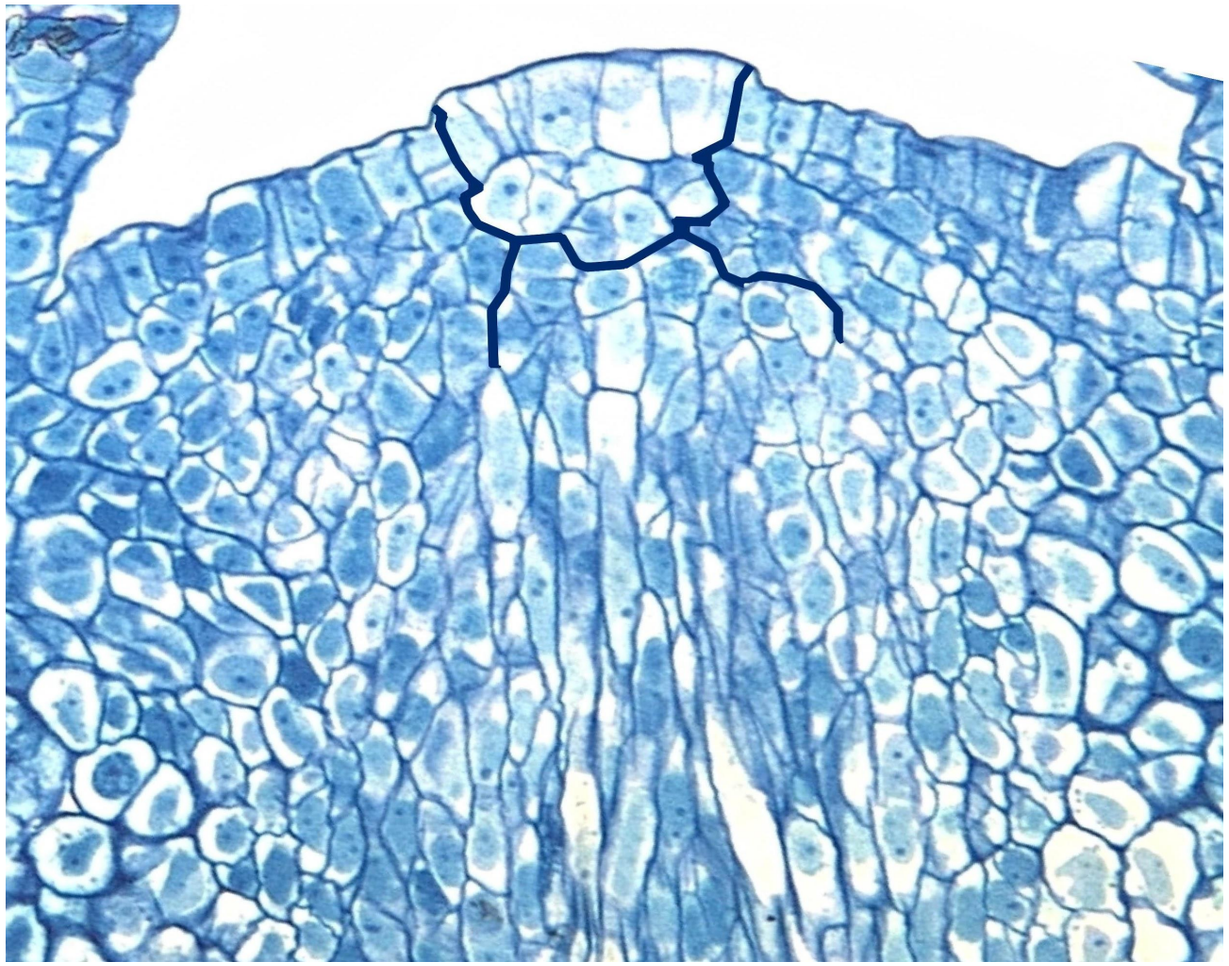
Angiosperms

Zea mays
KNOTTED1 mRNA

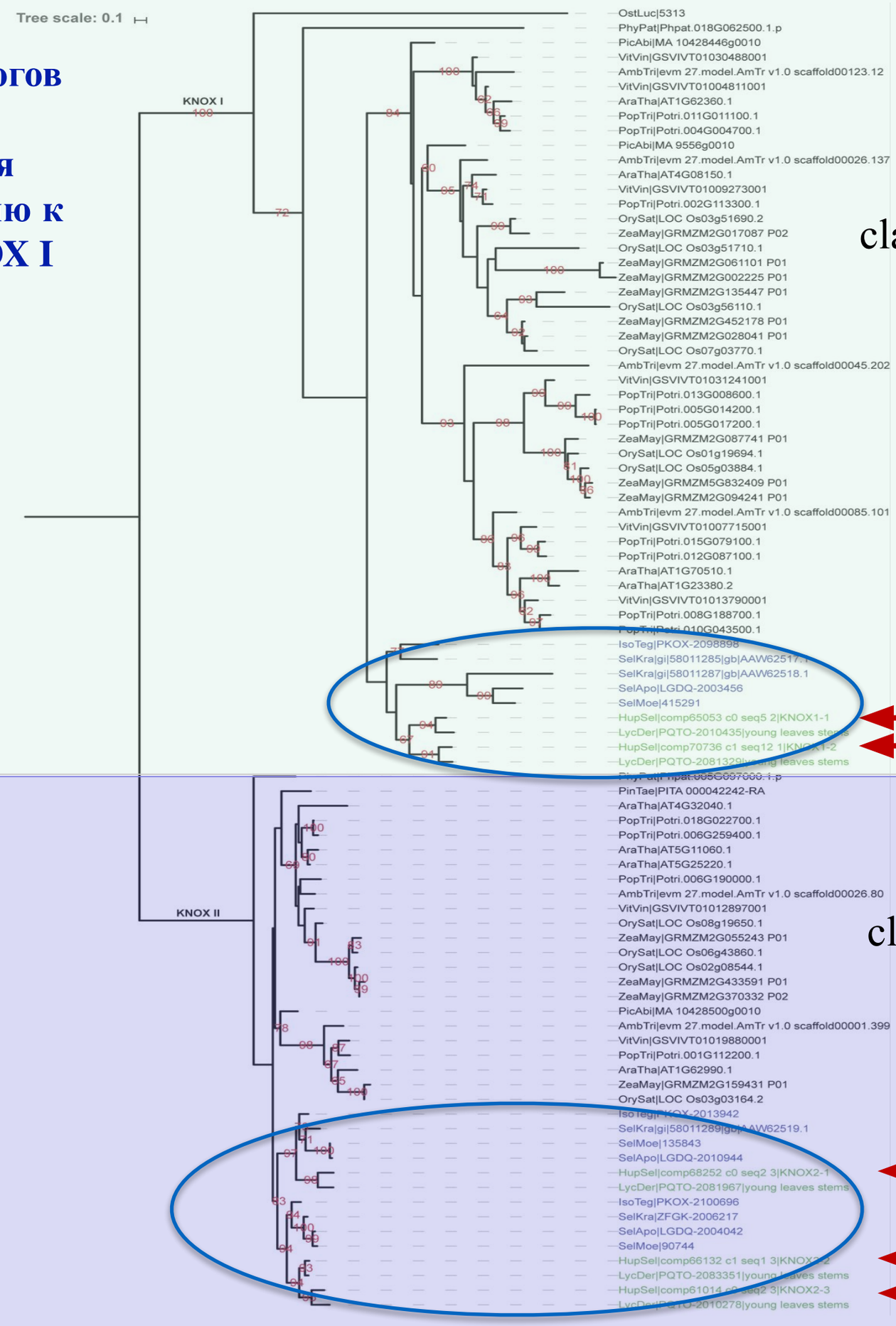
From: Jackson et al, 1994

У голосеменных при заложении листа в АМП симплексного и дуплексного типов происходит подавление транскрпции ***KNOX***, как у цветковых. В зачатках микрофилльных листьев Селагинеллы с моноплексной АМ тоже нет экспрессии KNOX. При образовании листа папоротников подавления транскрипции KNOX не происходит.

Отсутствуют данные о генетической регуляции в меристеме симплексного типа плауноообразных.
Нами был секвенирован транскриптом верхушек побегов равноспорового плауна ***Huperzia selago*** (Lycopodiales) и предпринят поиск гомологов ключевых для функционирования АМП генов.



Последовательности гомологов обоих классов у Lycopodiophyta являются сестринскими по отношению к последовательностям KNOX I и II классов семенных растений.

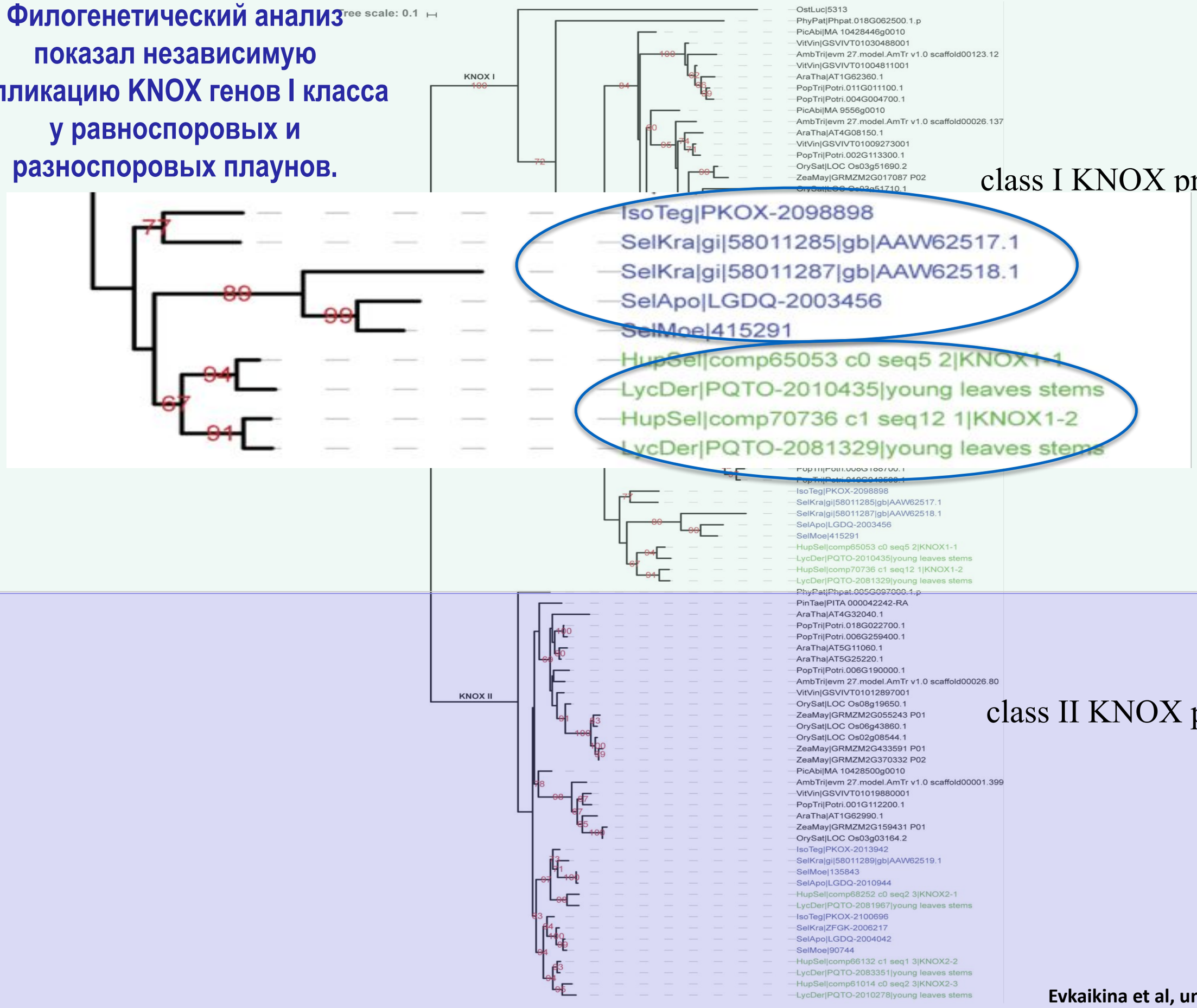


class I KNOX proteins

class II KNOX proteins

Evkaikina et al, unpublished

Филогенетический анализ показал независимую дупликацию KNOX генов I класса у равноспоровых и разноспоровых плаунов.



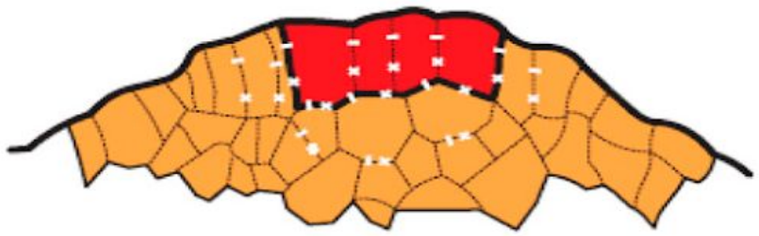
class I KNOX proteins

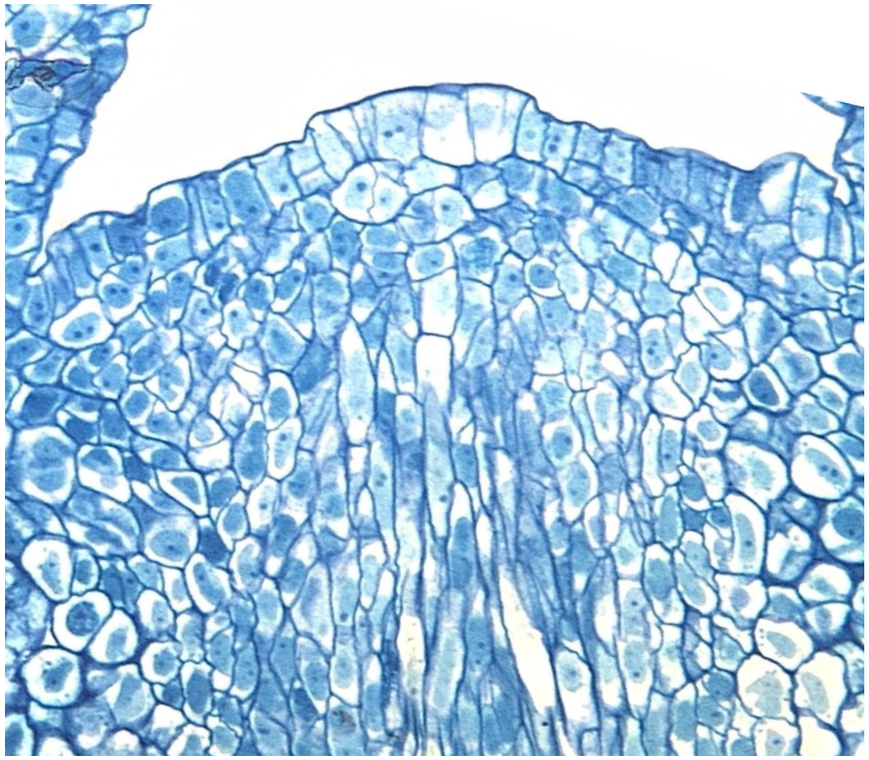
class II KNOX proteins

Evkaikina et al, unpublished

Логично предположить, что дупликация ***KNOX*** генов I класса у Lycopodiales с АМП симплексного типа и вторичными плазмодесмами могла повлечь за собой эволюцию KNOX I белков, которые были бы способны к межклеточному транспорту через эти плазмодесмы.

симплексный тип





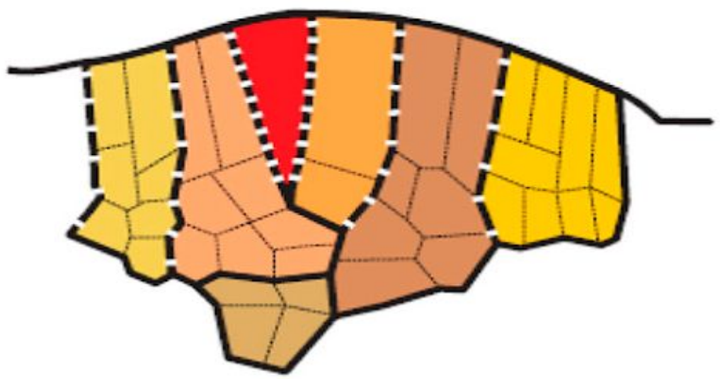
Апекс побега ***Huperzia selago***

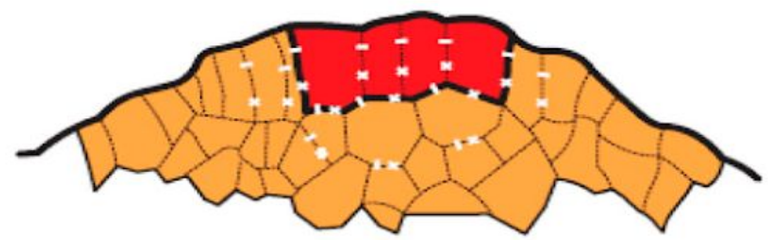
Однако ни в транскриптоме Huperzia selago, ни у других плаунообразных как с моноплексной, так и с симплексной АМП в структуре белков ***KNOX*** I класса не было выявлено доменов, ассоциированных у цветковых с неклеточноавтономностью.

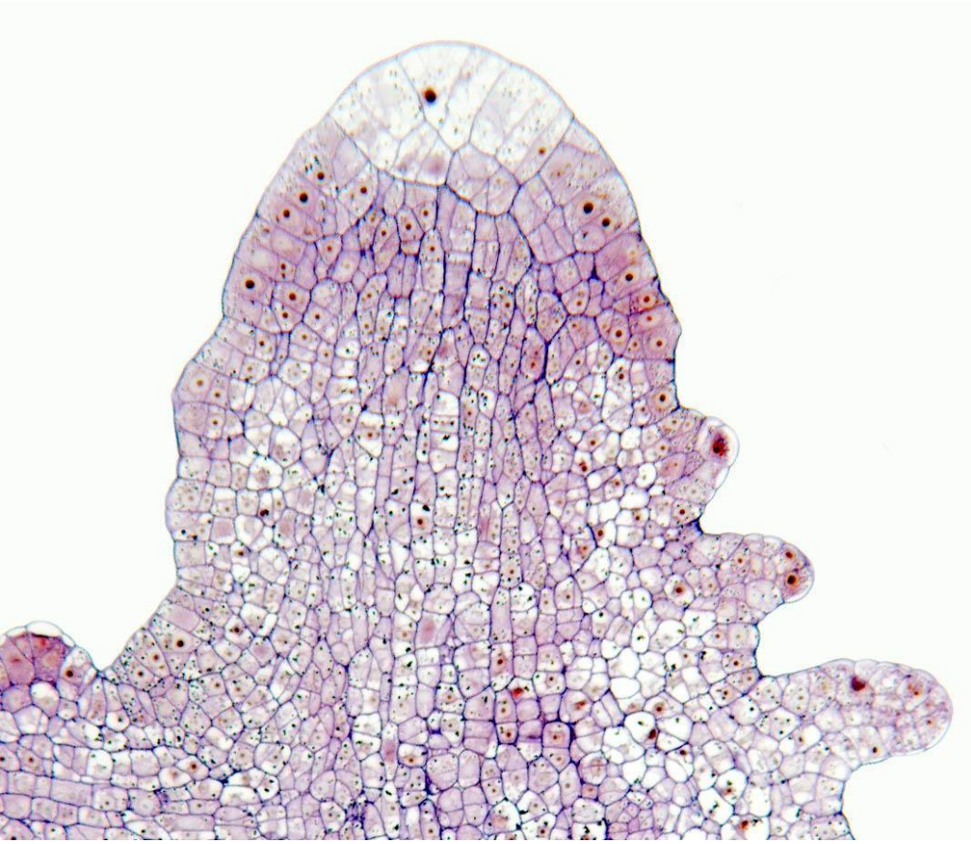
симплексный тип

моноплексный тип

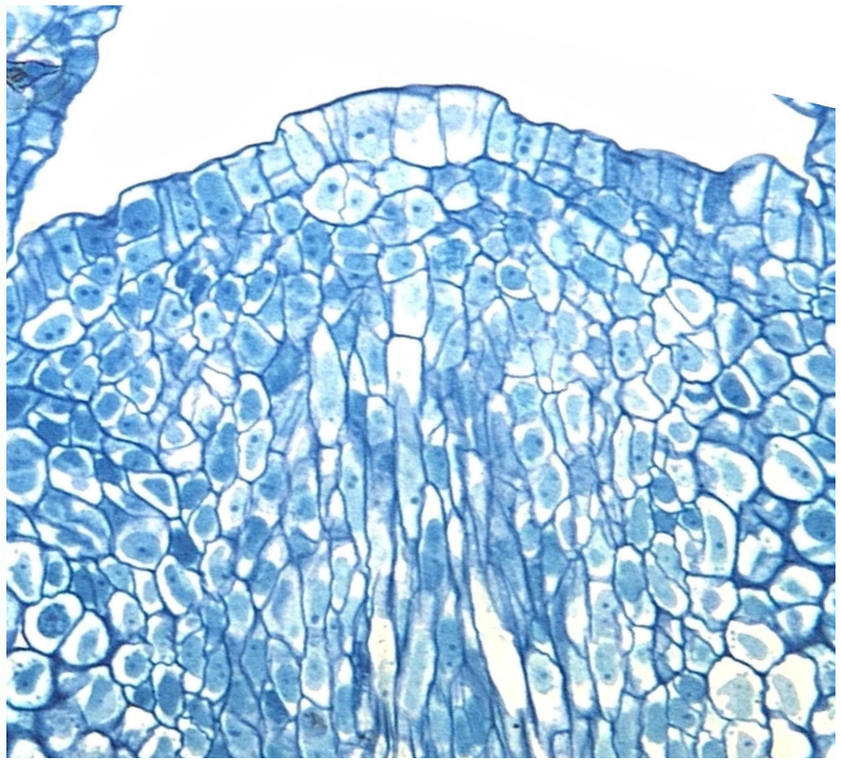
Вторичные плазмодесмы плаунов могли не поддерживать селективный транспорт сигнальных молекул.





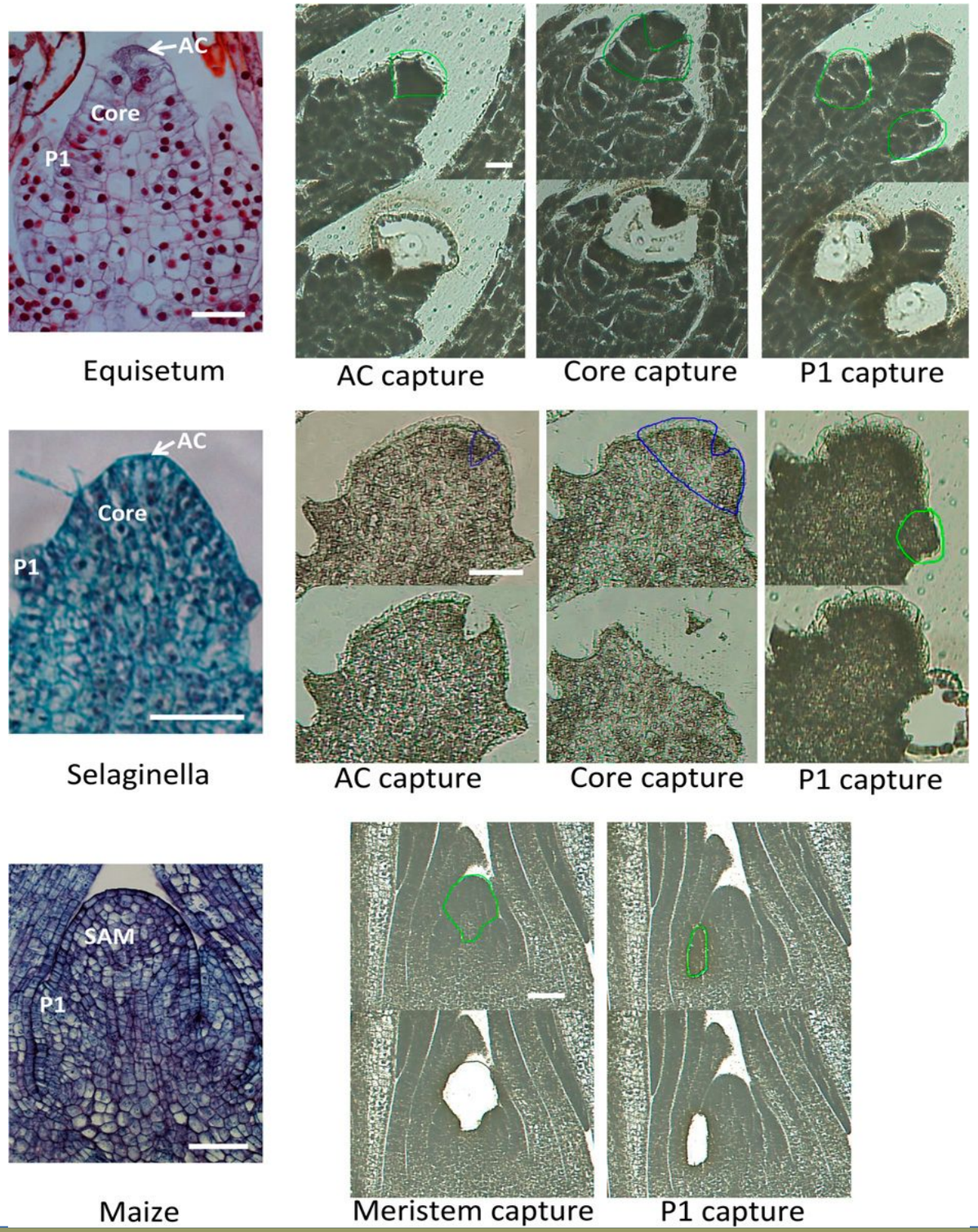


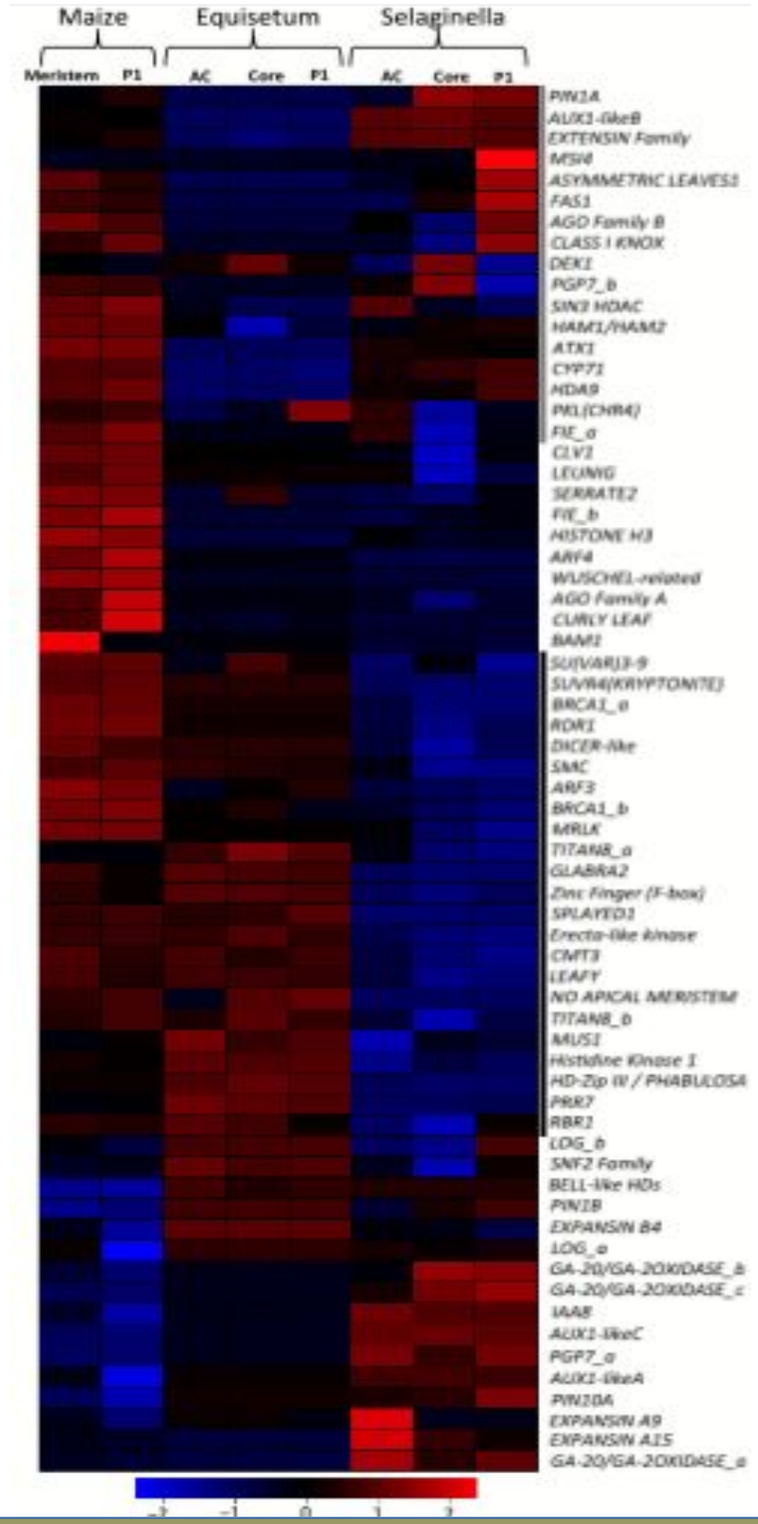
Апекс побега ***Selaginella kraussiana***



Апекс побега ***Huperzia selago***

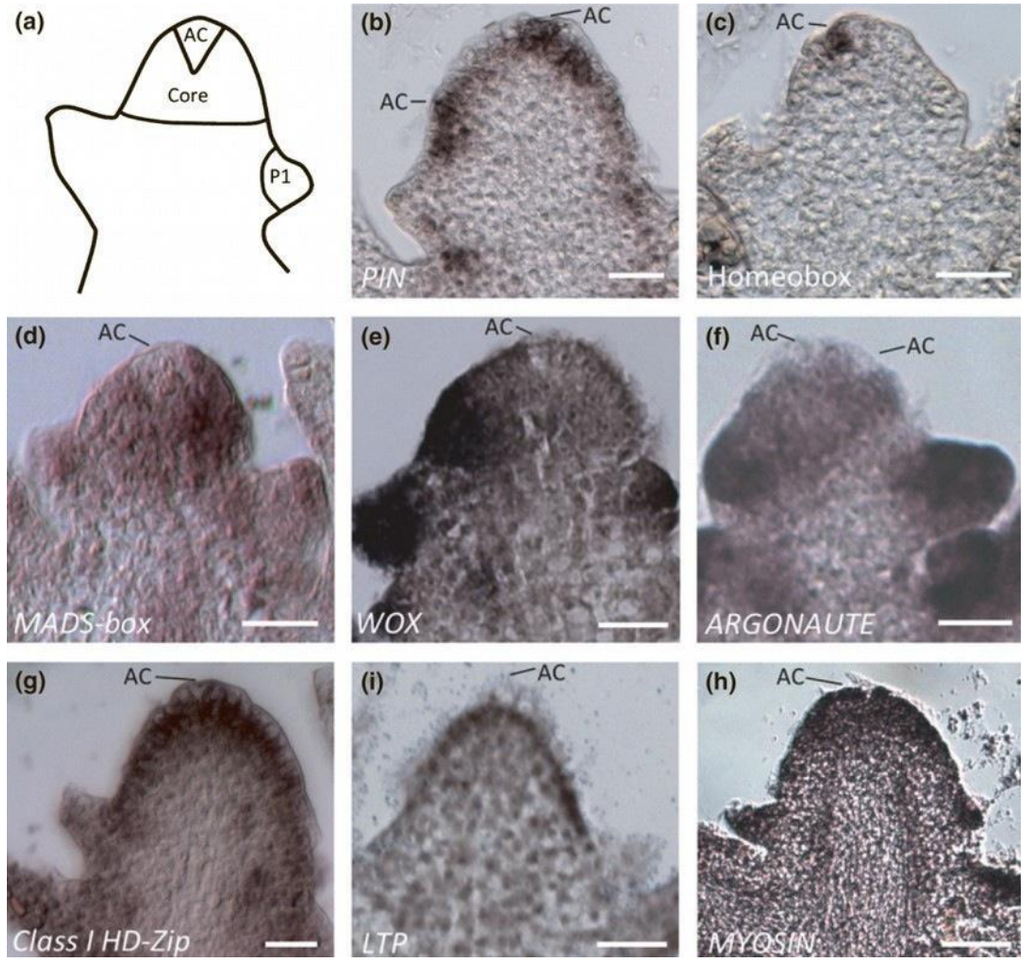
СЕКВЕНИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ ТРАНСКРИПТОМОВ КЛЕТОК РАЗНЫХ ЗОН МОНОПЛЕКСНОЙ АМП У ПЛАУНОВ И ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫХ: (AC, PZ (=CORE)) В СРАВНЕНИИ С ДУПЛЕКСНОЙ АМП КУКУРУЗЫ ПОДТВЕРДИЛО МНОГОКЛЕТОЧНОСТЬ МОНОПЛЕКСНОЙ АМП - ГОМОЛОГИ МЕРИСТЕМСПЕЦИФИЧНЫХ ГЕНОВ ЭКСПРЕССИРОВАЛИСЬ НЕ ТОЛЬКО В АК, НО И В ПЗ (=CORE).





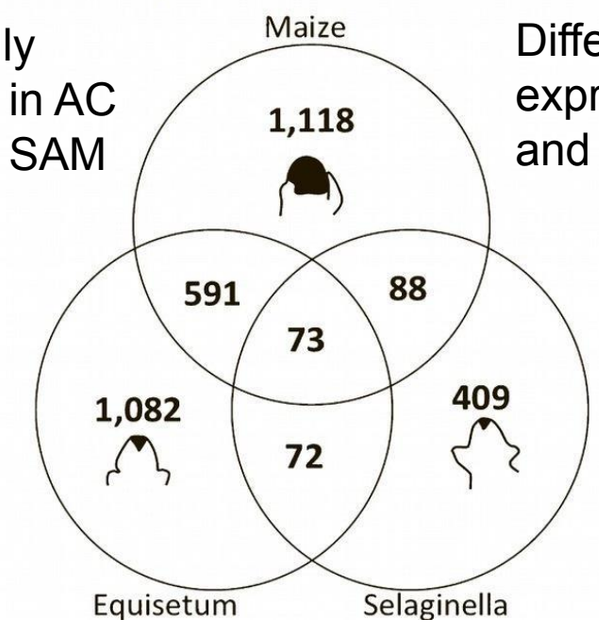
From Frank et al, 2015

АК И ПЗ ПРЕДСТАВЛЯЮТ СОБОЙ РАЗЛИЧАЮЩИЕСЯ ТРАНСКРИПЦИОННЫЕ ДОМЕНЫ. ПЗ МОНОПЛЕКСНОЙ АМП ТРАНСКРИПЦИОННО СХОДЕН С ПЗ ДУПЛЕКСНОЙ АМП.

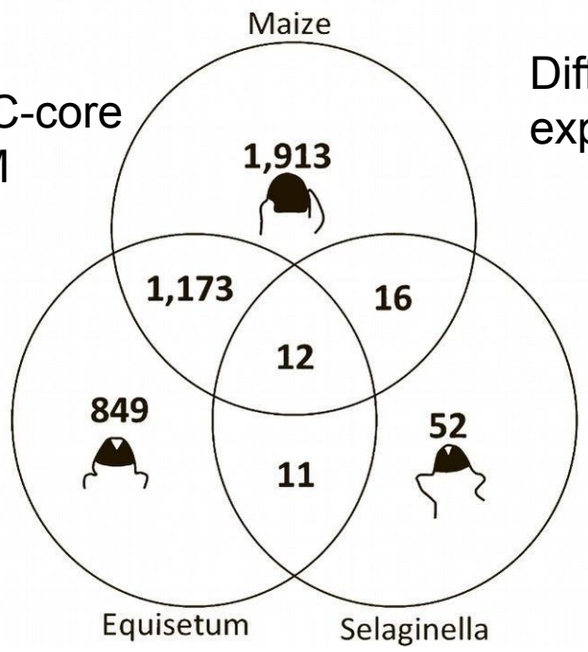


Моноплексные АМП плауна Selaginella (lycophyte) и “монилофита” Equisetum менее сходны между собой, чем каждая из них с АМП кукурузы. Аргумент в пользу точки зрения о независимом возникновении моноплексной АМП у плаунов и папоротников.

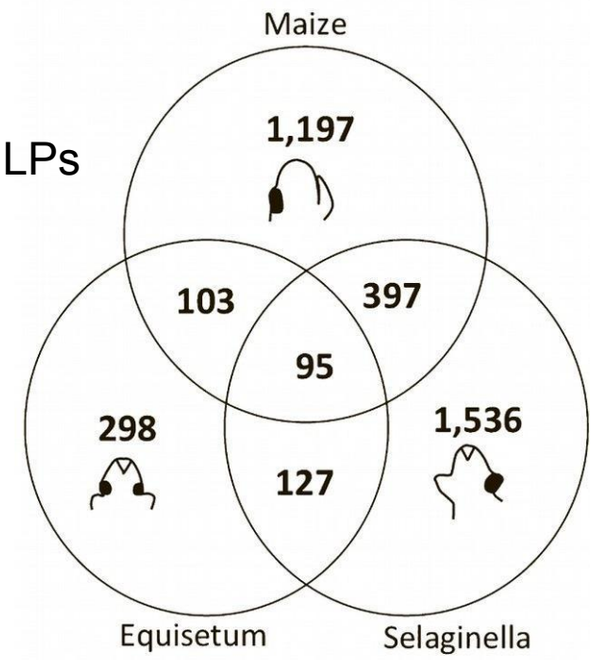
Differentially expressed in AC and maize SAM



Differentially expressed in AC-core and maize SAM



Differentially expressed in LPs



From Frank et al, 2015

ГОМОЛОГИ CLV3-LIKE (CLE) ГЕНОВ.

monoplex SAM

Lycophytes

in S. moellendorfii genome 6 Cle homologs with unknown function (Floyd, Bowman, 2007). CLAVATA2 homolog is expressed in the AI and its derivatives in S. moellendorfii (Frank et al, 2015).

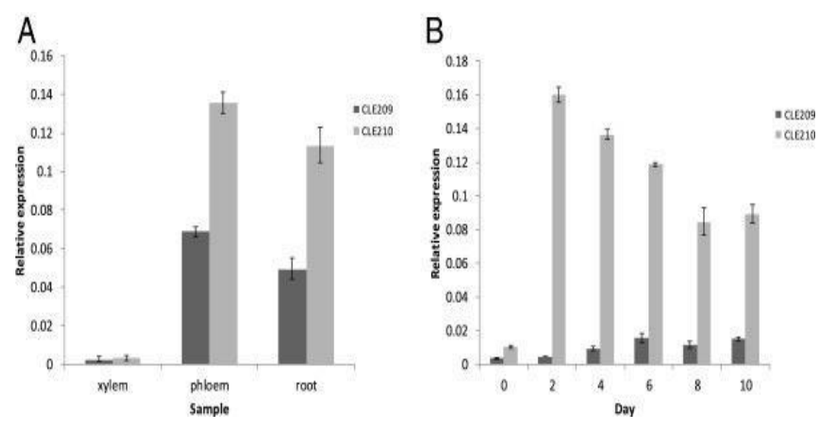
Monilophytes

No sequnced genomes and no data

simplex SAM

Lycophytes?

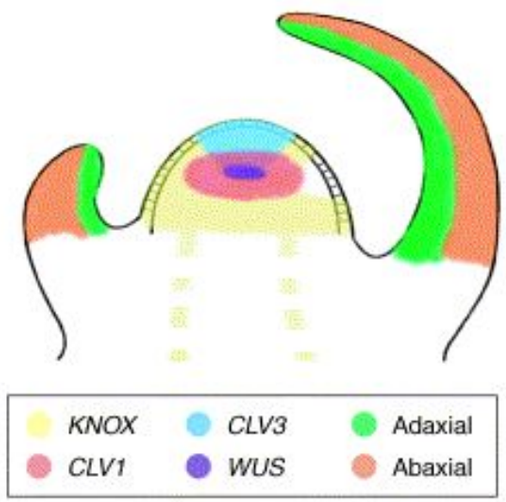
Gymnosperms



Expression of CLE209 and CLE210 ***in planta*** in xylem, phloem, root and differentiating pine tracheary element cultured cells of Picea species. From Strabala et al, 2014

duplex SAM

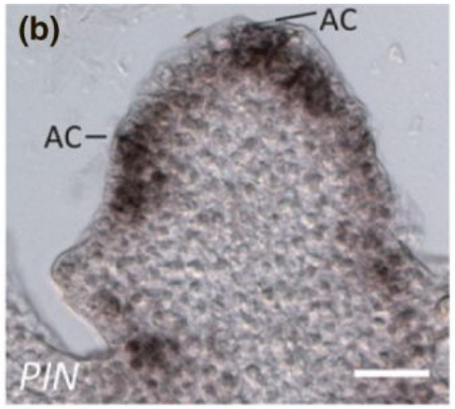
Angiosperms

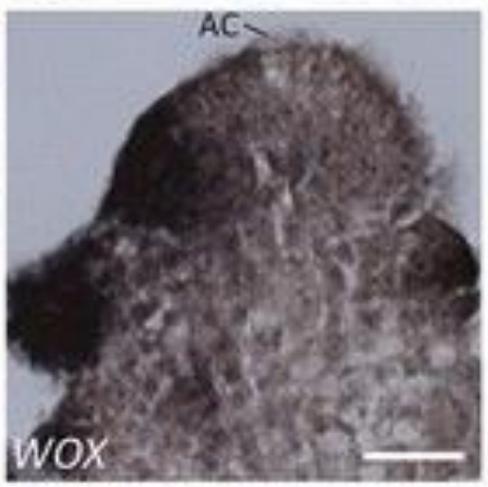


ГОМОЛОГИ WUSCHEL-LIKE HOMEOBOX (WOX) ГЕНОВ

monoplex SAM

Lycophytes

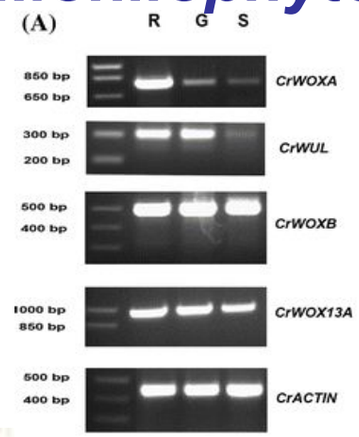


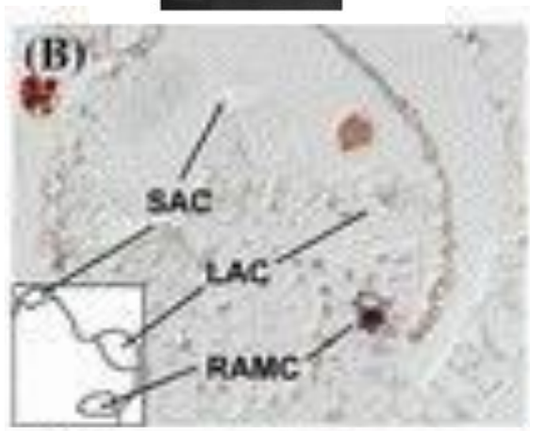


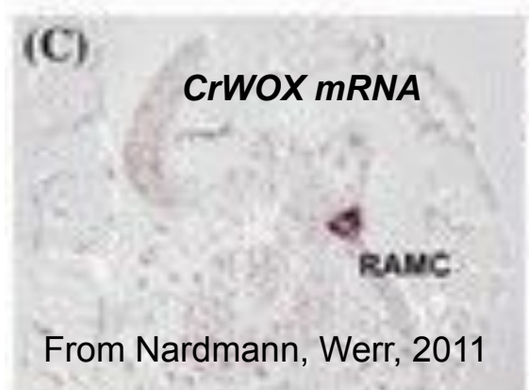
Selaginella kraussiana

From Frank et al, 2015

Monilophytes







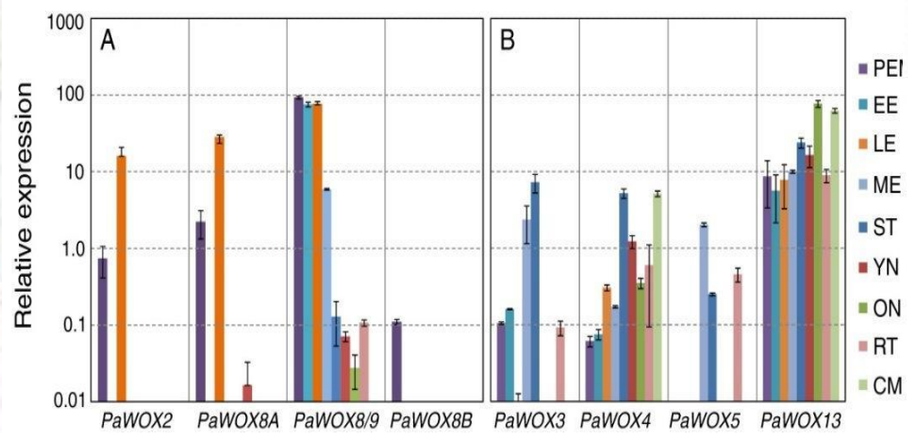
From Nardmann, Werr, 2011

Ceratopteris richardii

simplex SAM

Lycophytes?

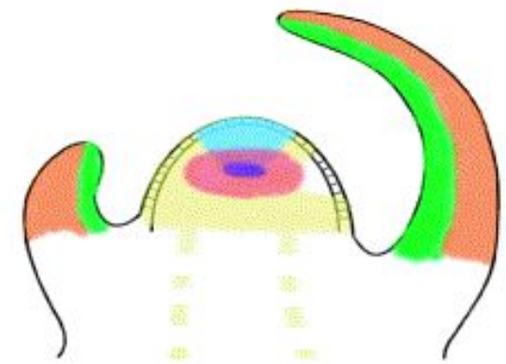
Gymnosperms



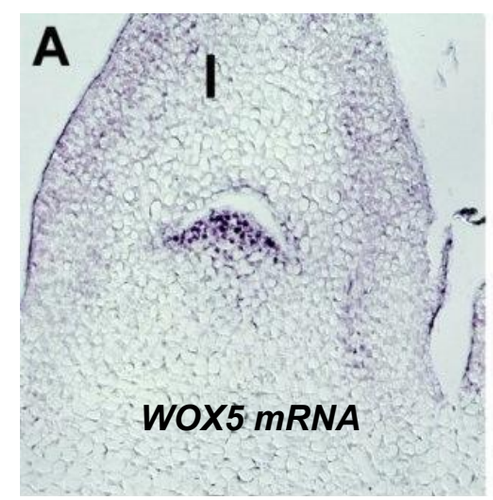
Quantitative real-time PCR of P. abies WOX gene (*PaWOX2*, *PaWOX8/9*, *PaWOX8A* and *PaWOX8BPaWOX3*, *PaWOX4*, *PaWOX5* and *PaWOX13)* expression in different tissues. From Hedman et al, 2013.

duplex SAM

Angiosperms



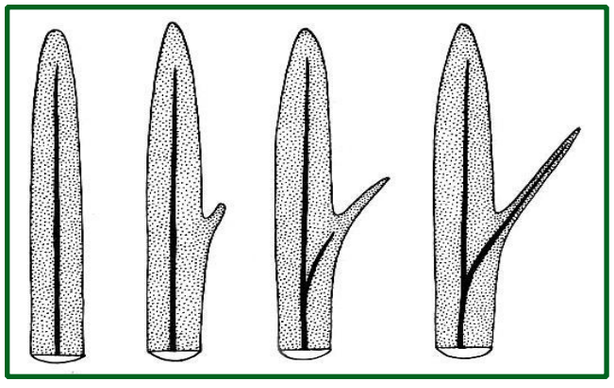
KNOX	CLV3	Adaxial
CLV1	WUS	Abaxial

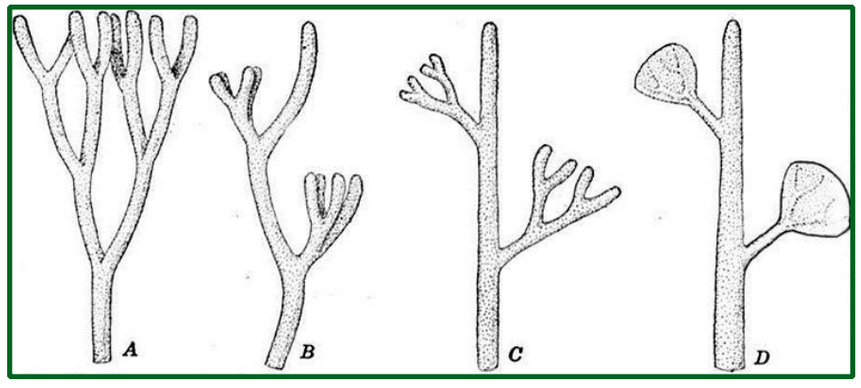


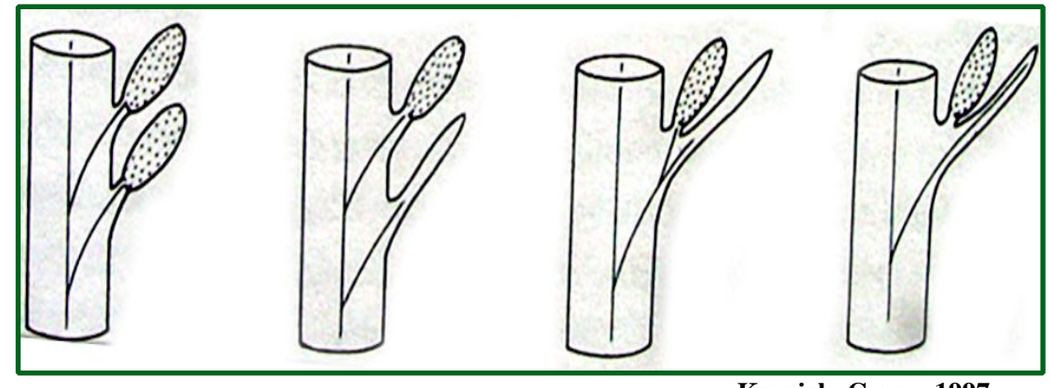
Gnetum gnemon male cone. From Nardmann et al. Mol Biol Evol 2009;26:1745-1755

На основании того, что у папоротниообразных экспрессия ТФ WOX “промежуточной” и “современной” клад приурочена к клеткам АМП, дающим начало инициалям листа и корня, предполагается, что их функцией могла стать регуляция возникновения орагнов из АМП

Нет общепринятого мнения относительно происхождения и эволюционных гомологий листьев у высших растений



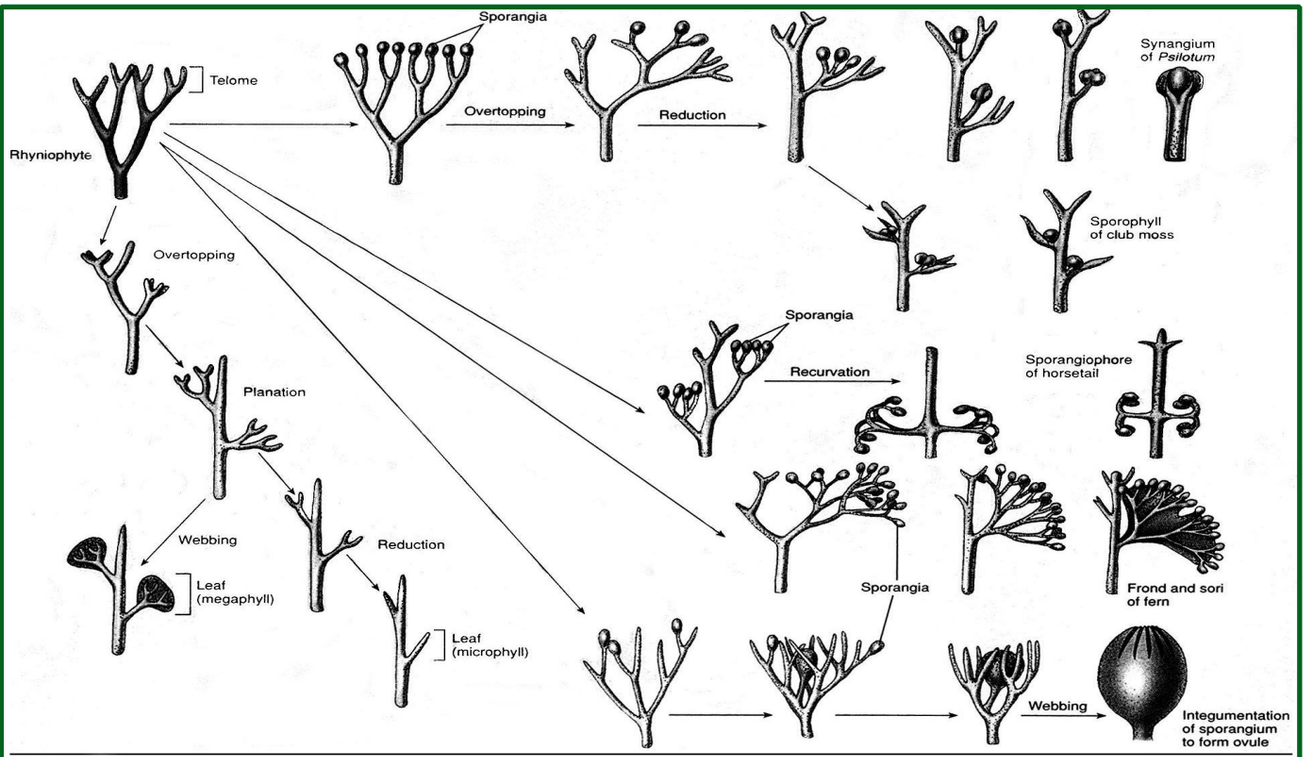




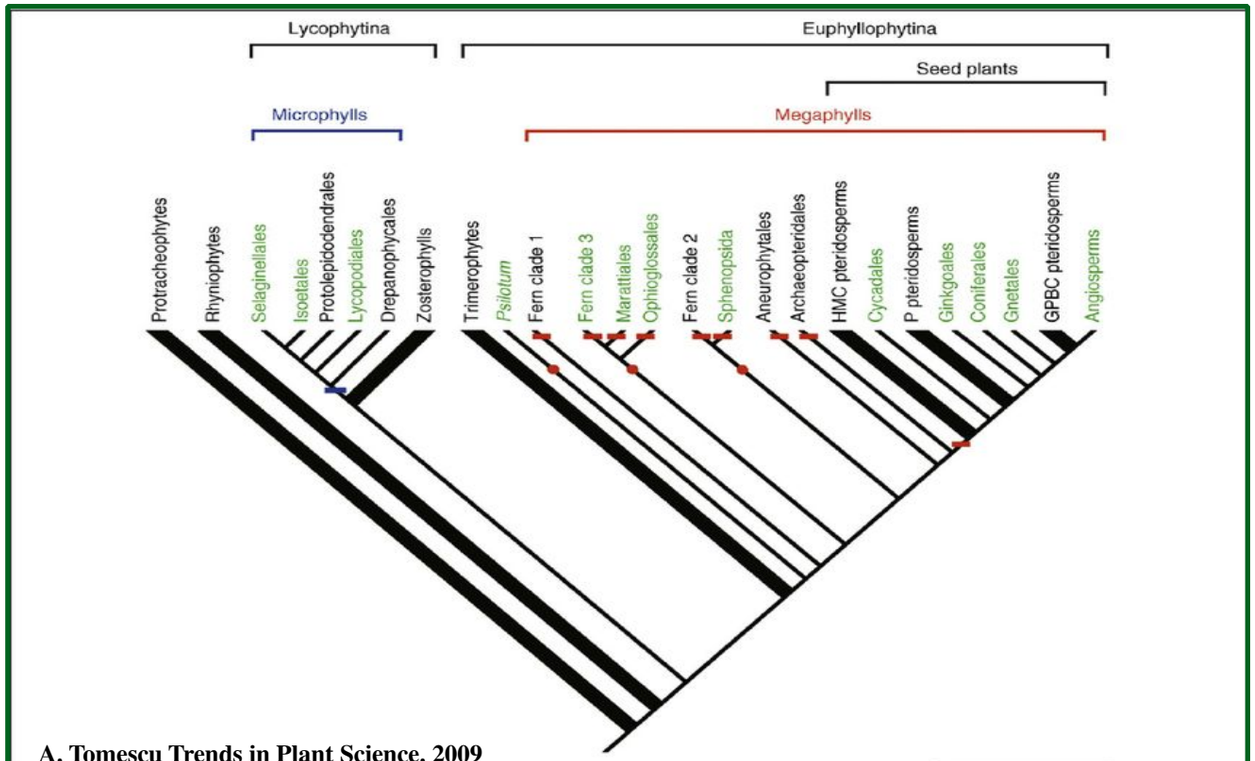
Kenrick, Crane, 1997

Есть два независимо возникших типа листьев: теломные листья, или мегафиллы и энации, или микрофиллы

”Микрофилльные” листья возникли путем стерилизации спорангиев



From: Northington, D.K. and E.L. Schneider. 1996. The Botanical World. 2nd Ed., Wm. C. Brown Publishers.

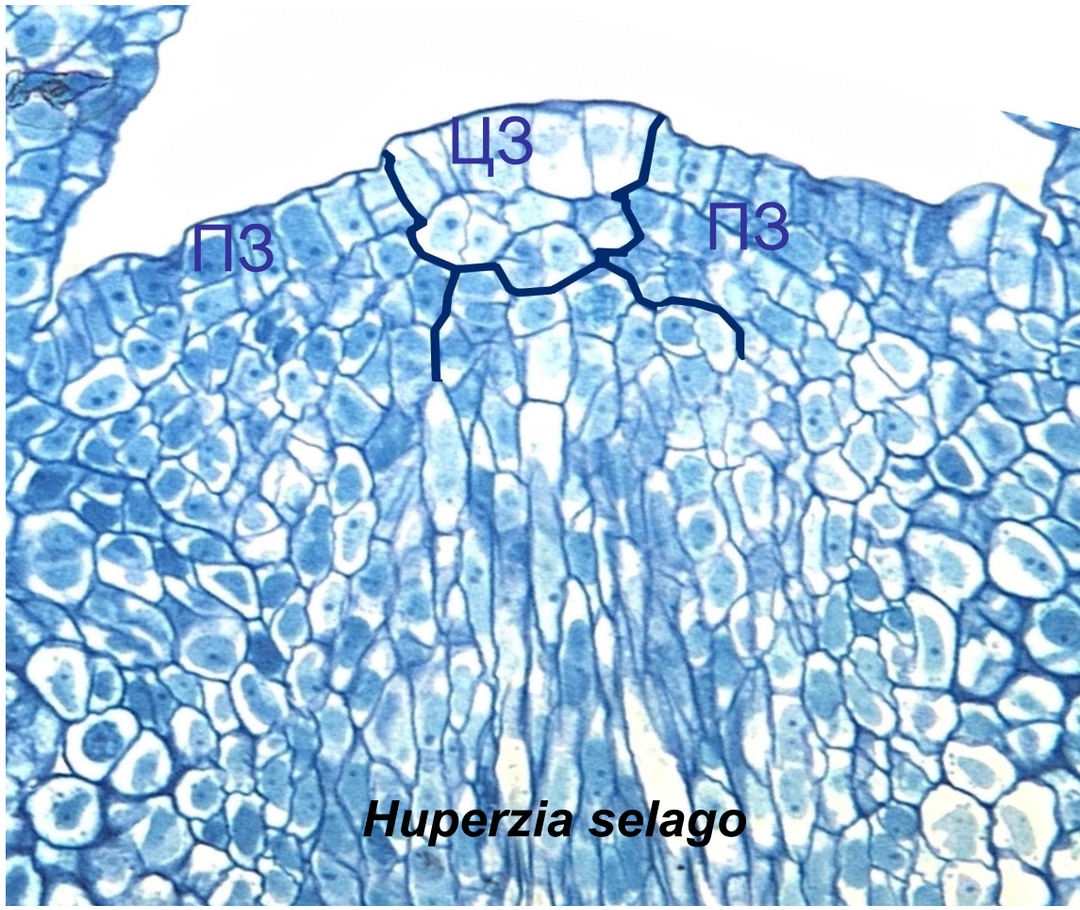


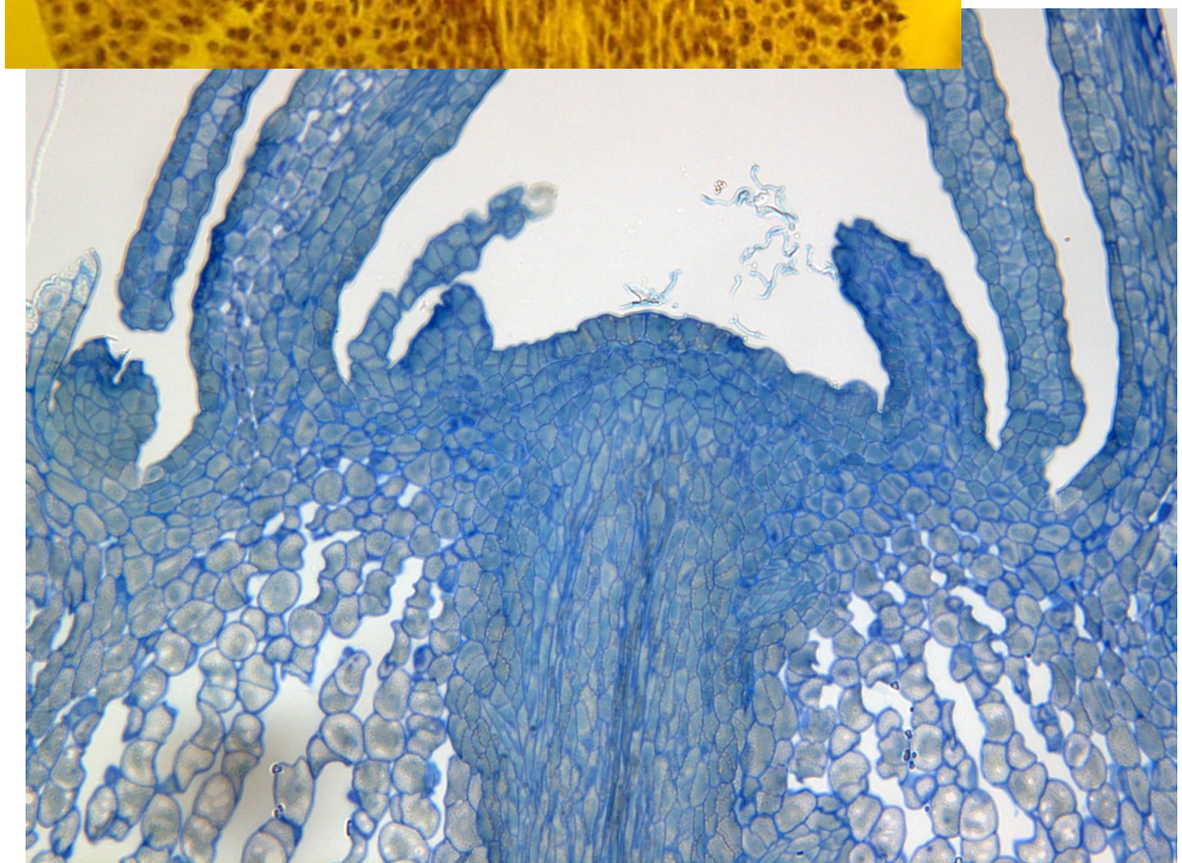
A. Tomescu Trends in Plant Science. 2009

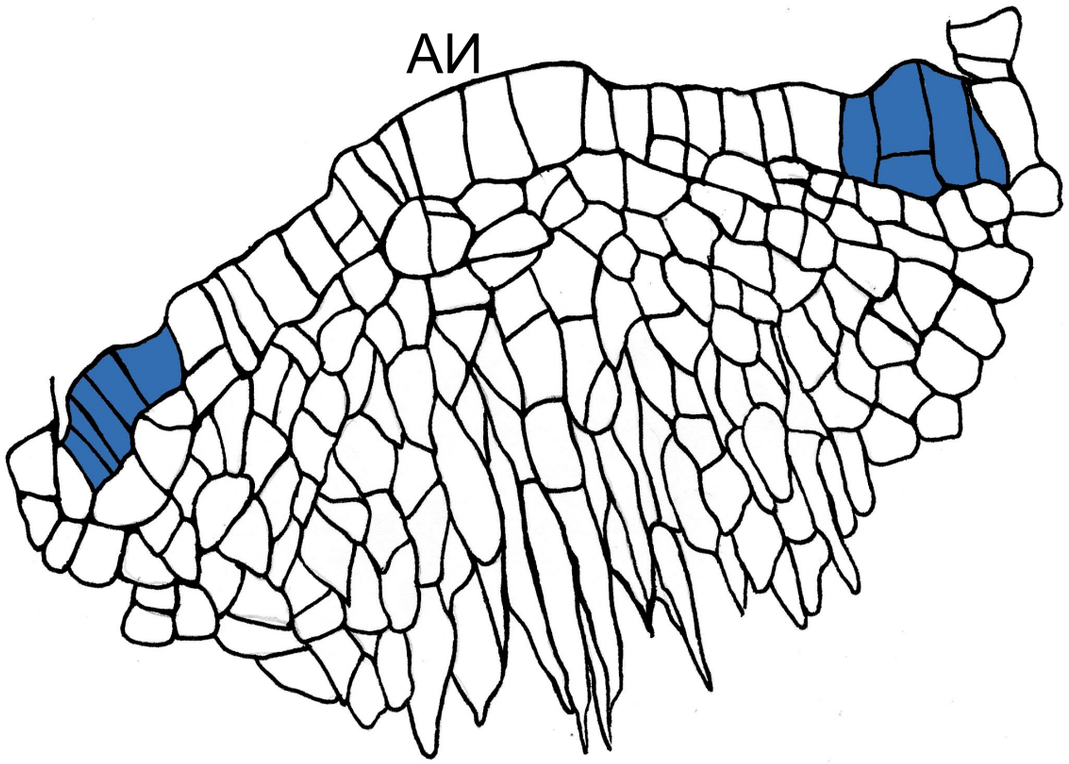
Листья всех растений имеют единое происхождение.

Листья в разных таксонах растений возникали независимо и многократно различными способами.

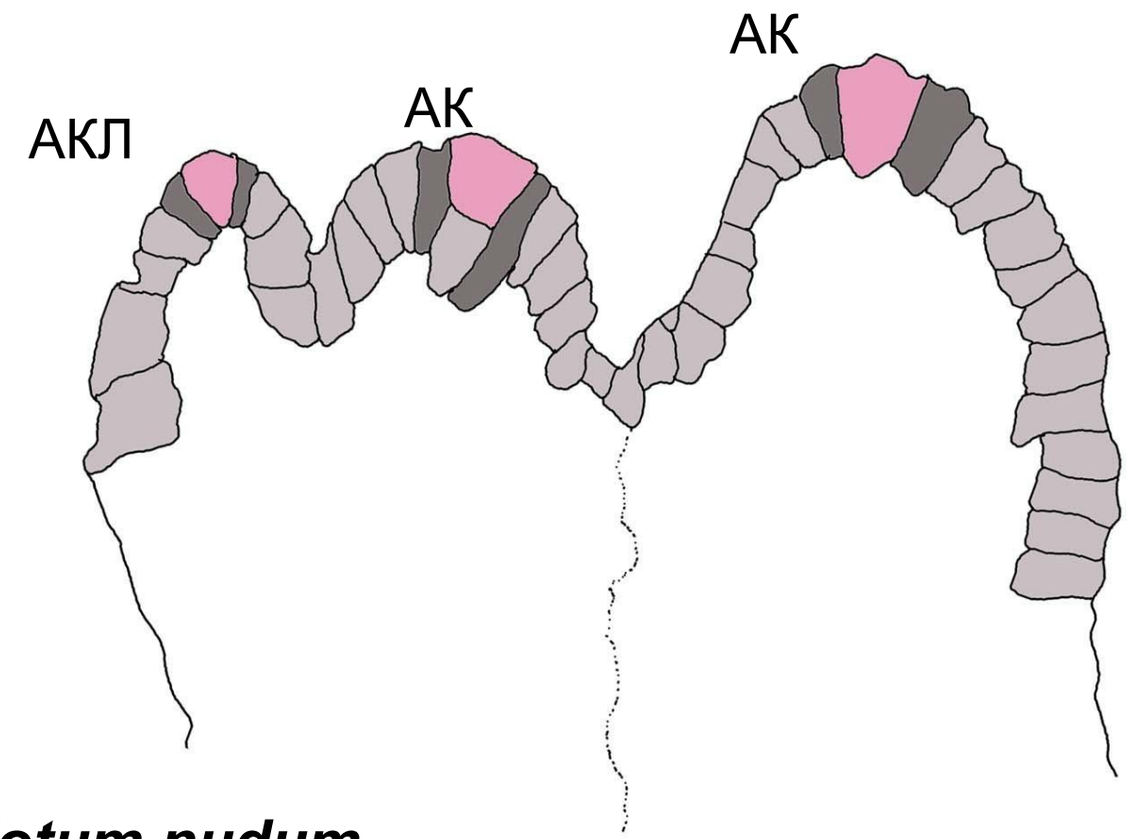
Один из критериев знационного листа - возникновение ниже апикальной меристемы.



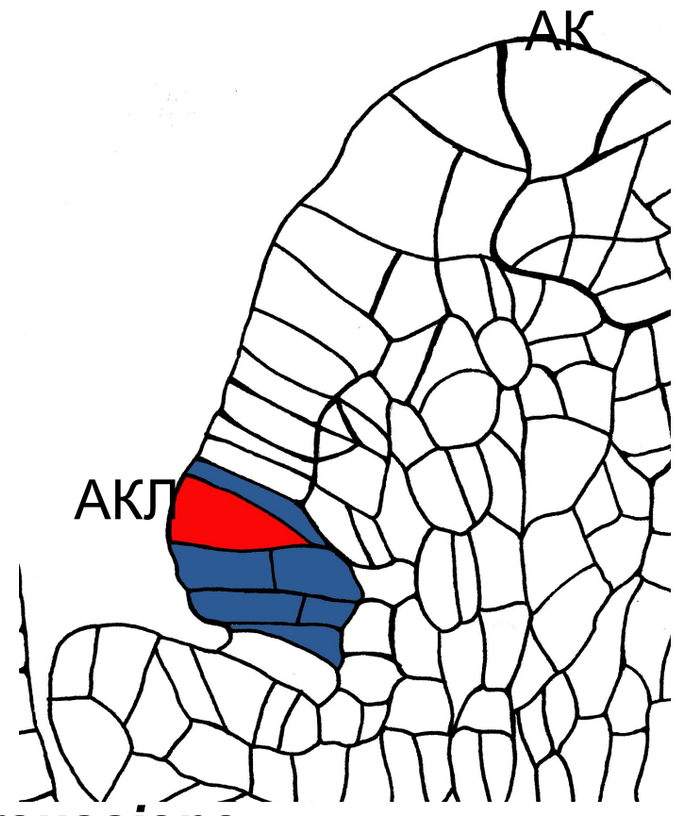




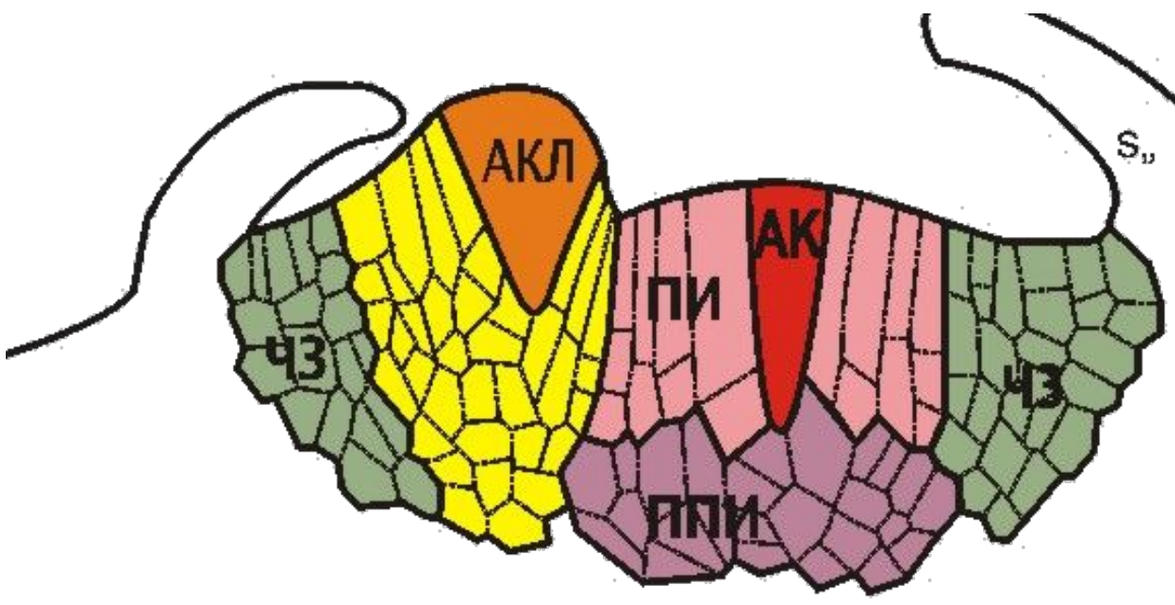
Вопреки классической точке зрения о принципиально разном способе закладке микро- и макрофилльных листьев, они закладываются сходным образом.



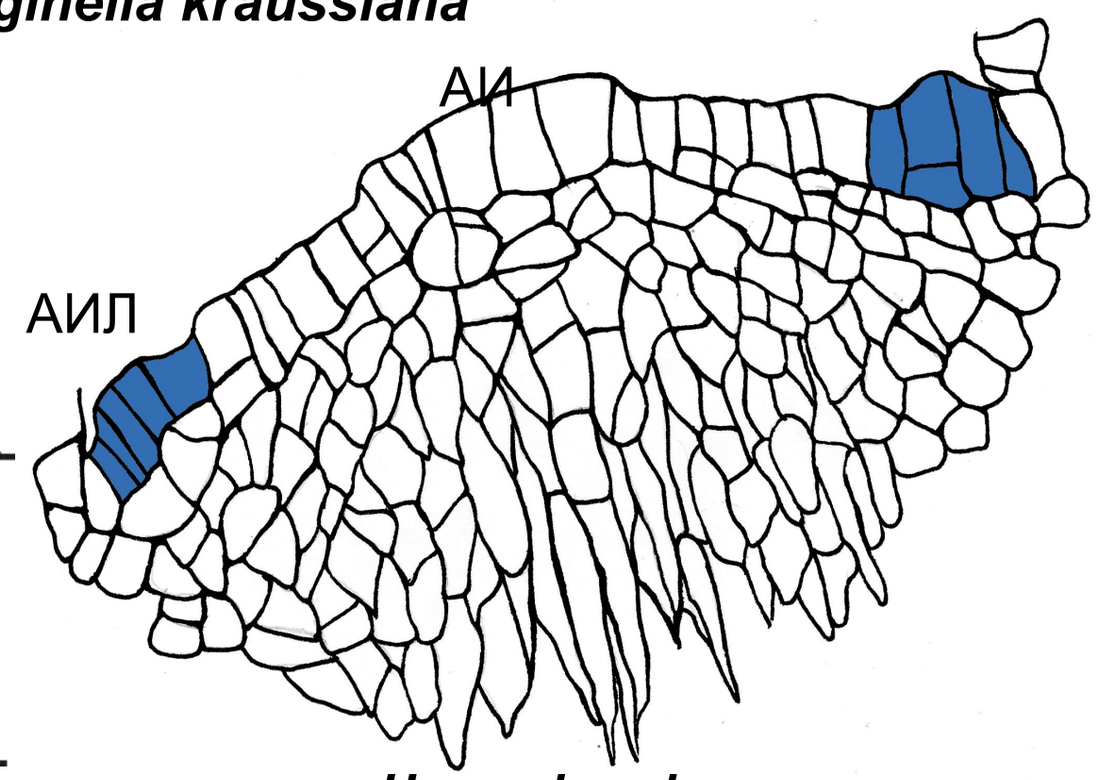
Psilotum nudum



Selaginella kraussiana



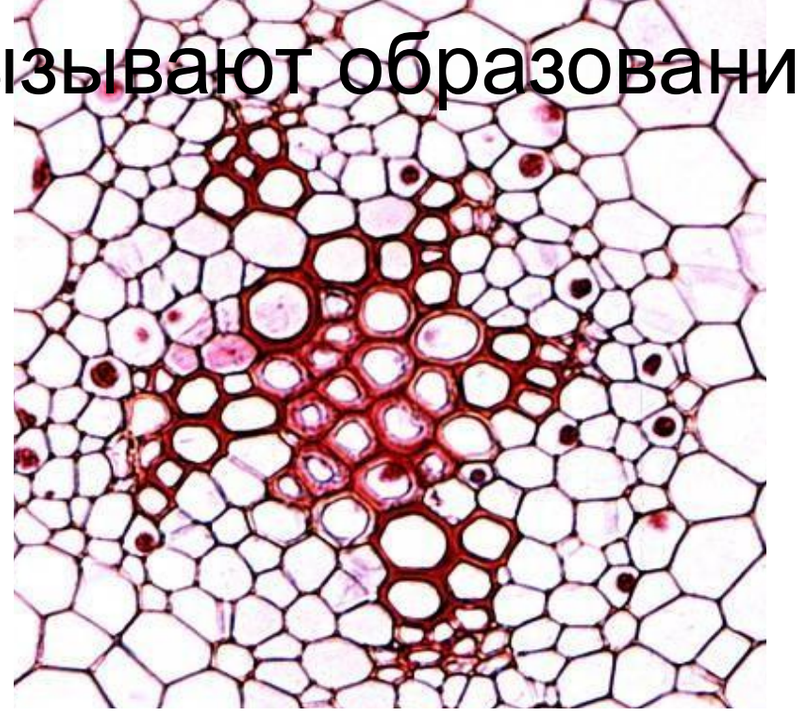
Phegopteris connectilis



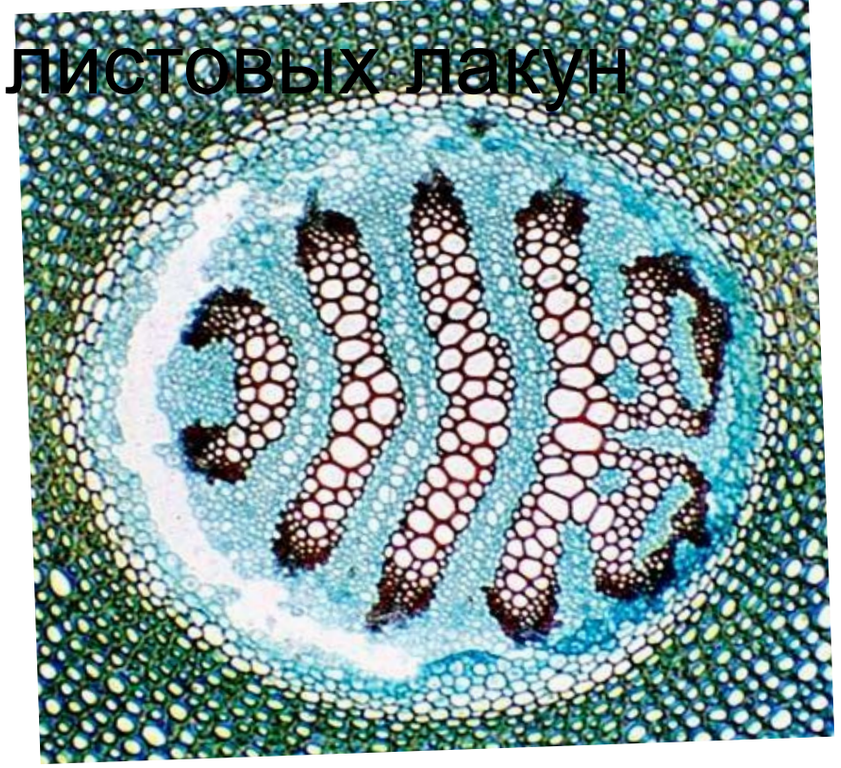
Huperzia selago

Теломные листья вызывают образование листовых лакун

Гаплостела Риниевые

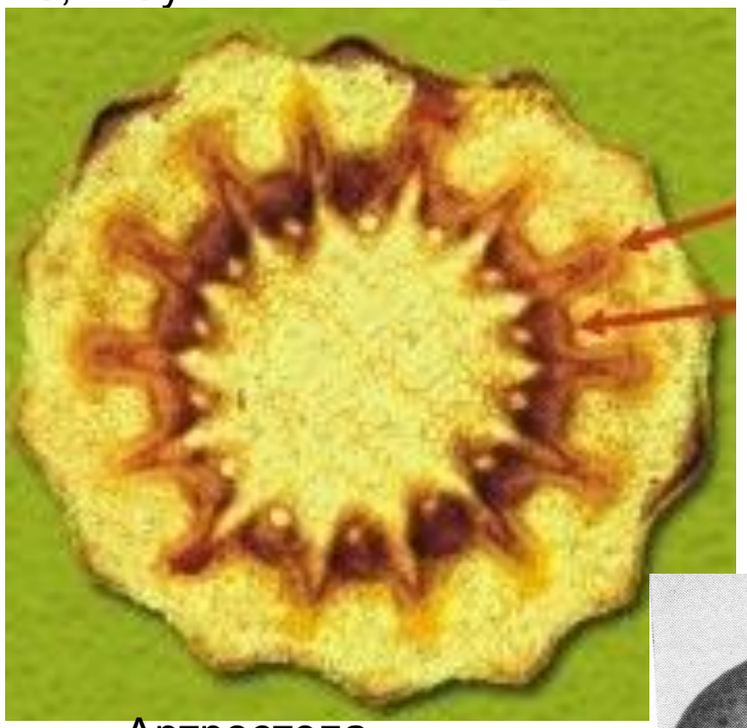


Актиностела Псилотовые, плауны



Плектостела Плауны

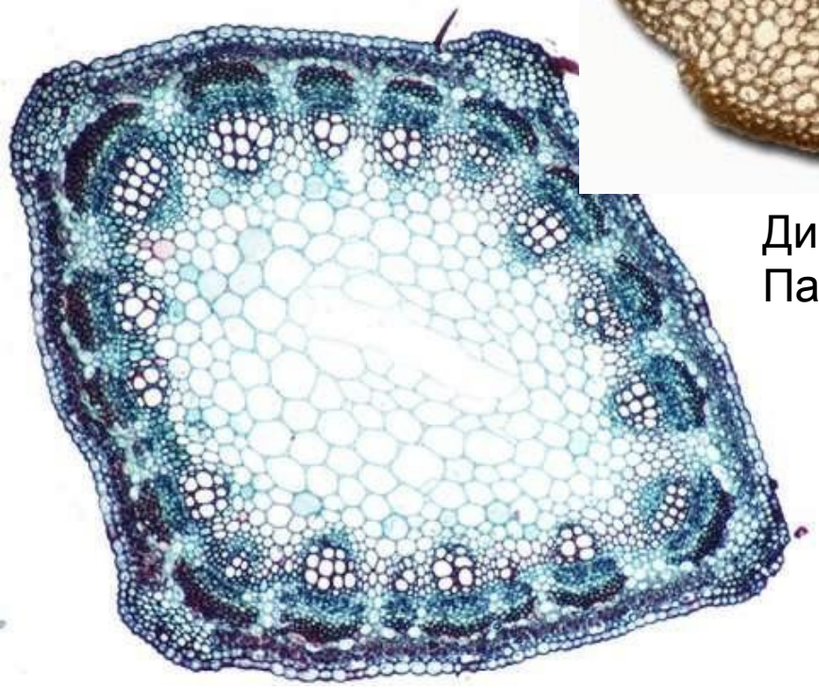
Диктиостела
Папоротники

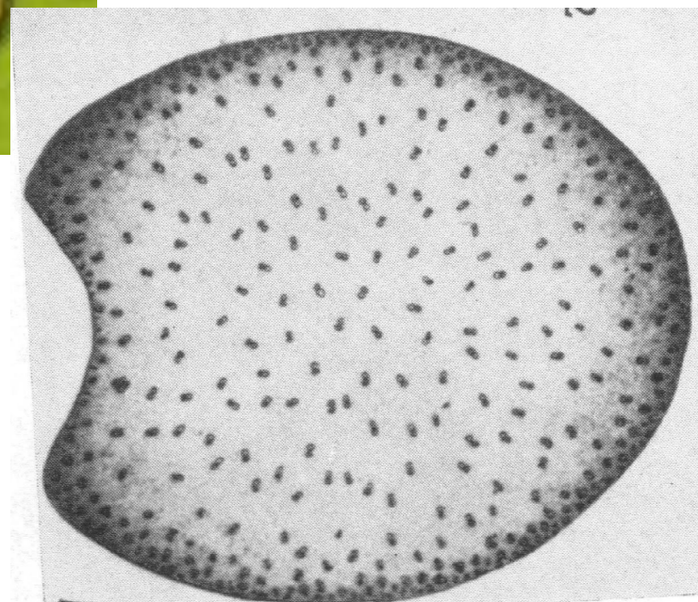


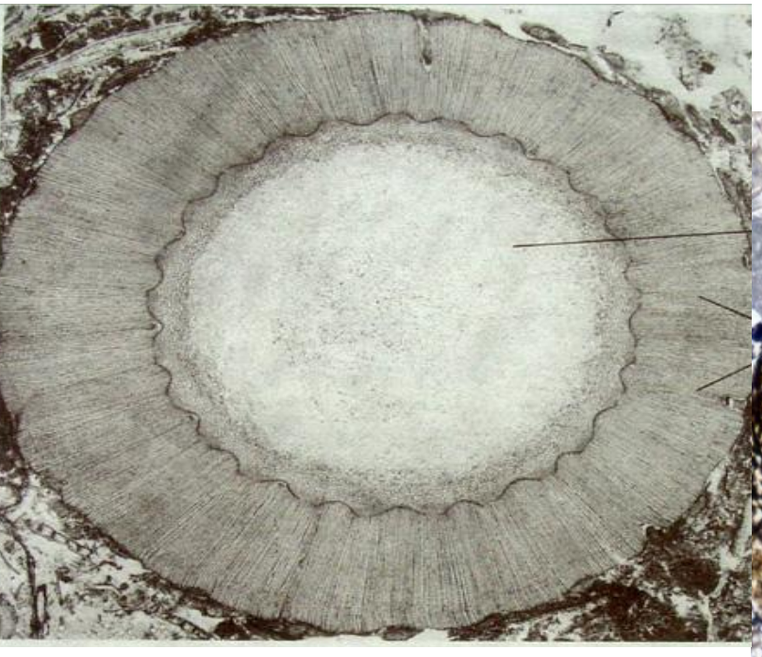
Артростела
Хвощи

Атактостела
Однодольные

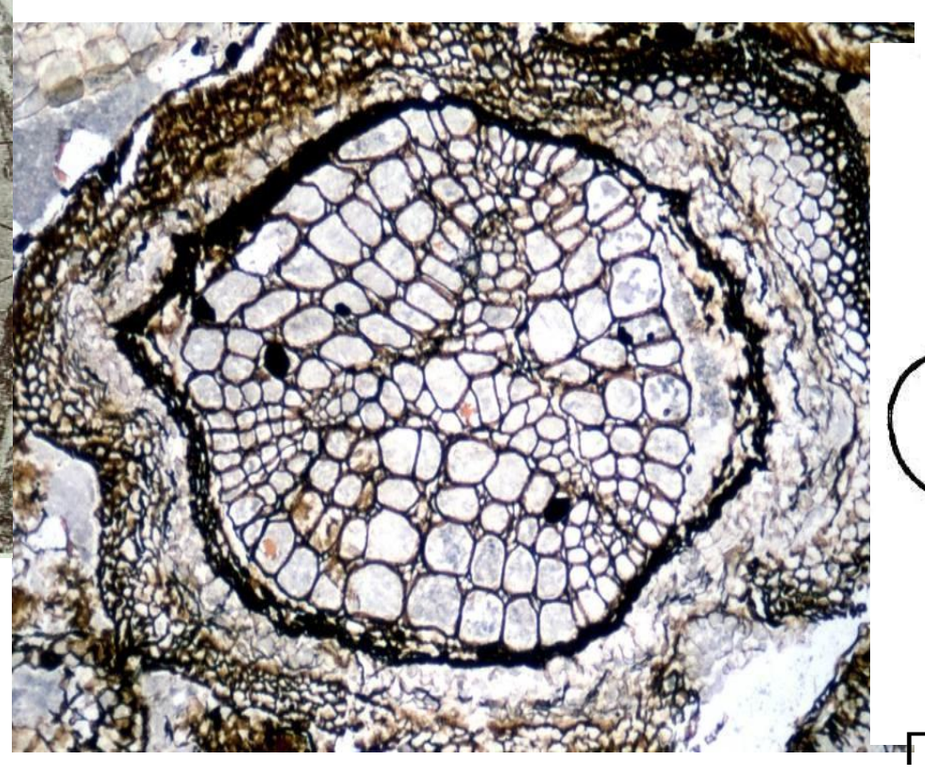
Эвстела Голосеменные,
Двудольные



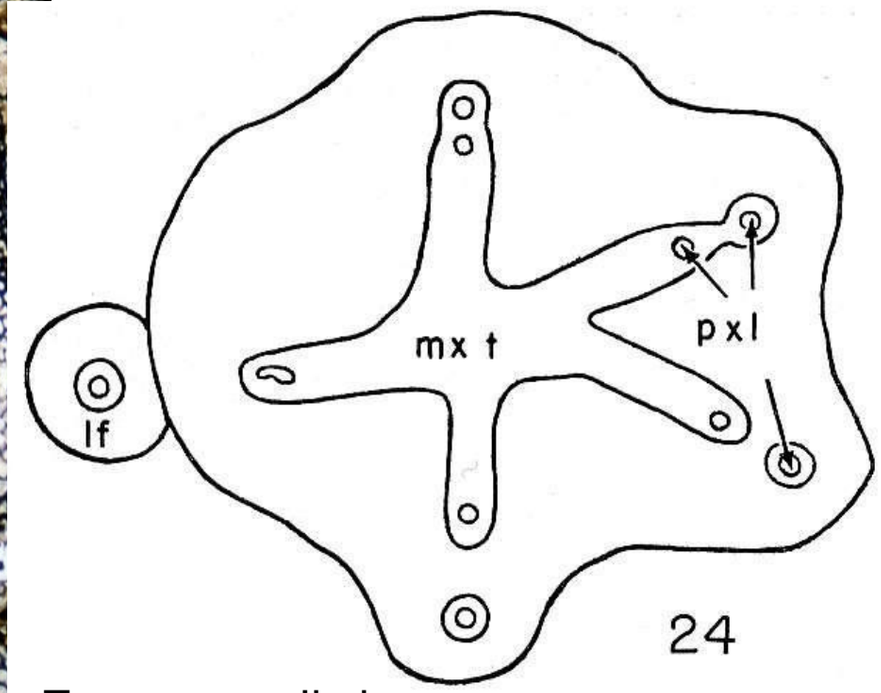




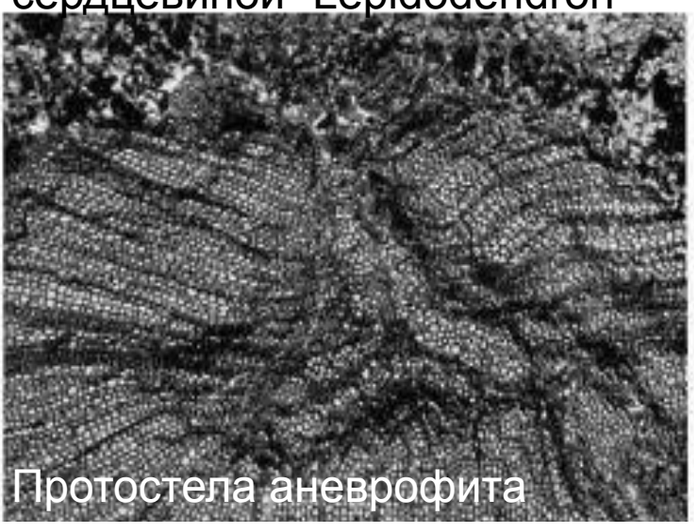
Актиностела со “смешанной сердцевиной” Lepidodendron



Актиностела Sphenophyllum

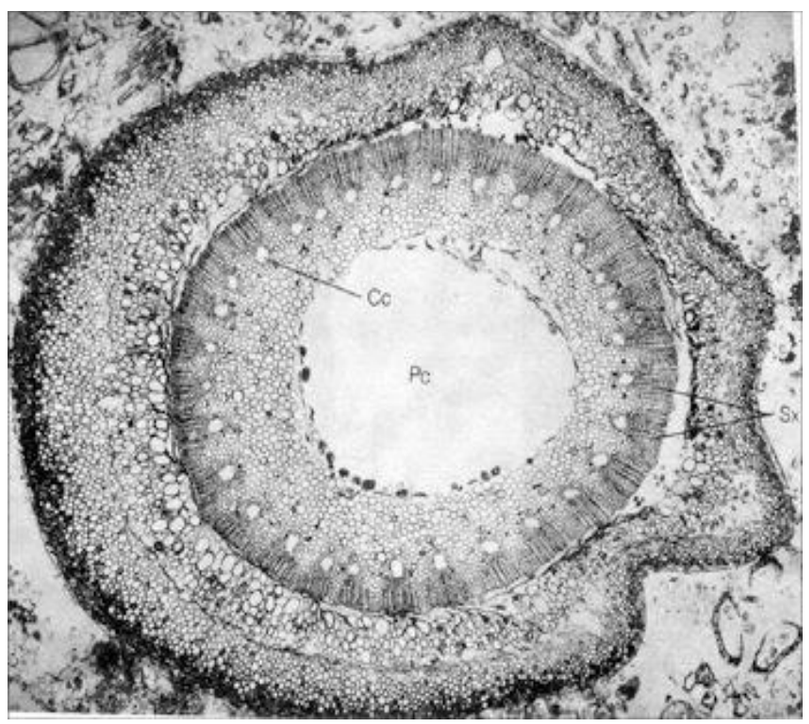


Протостела Ibyka

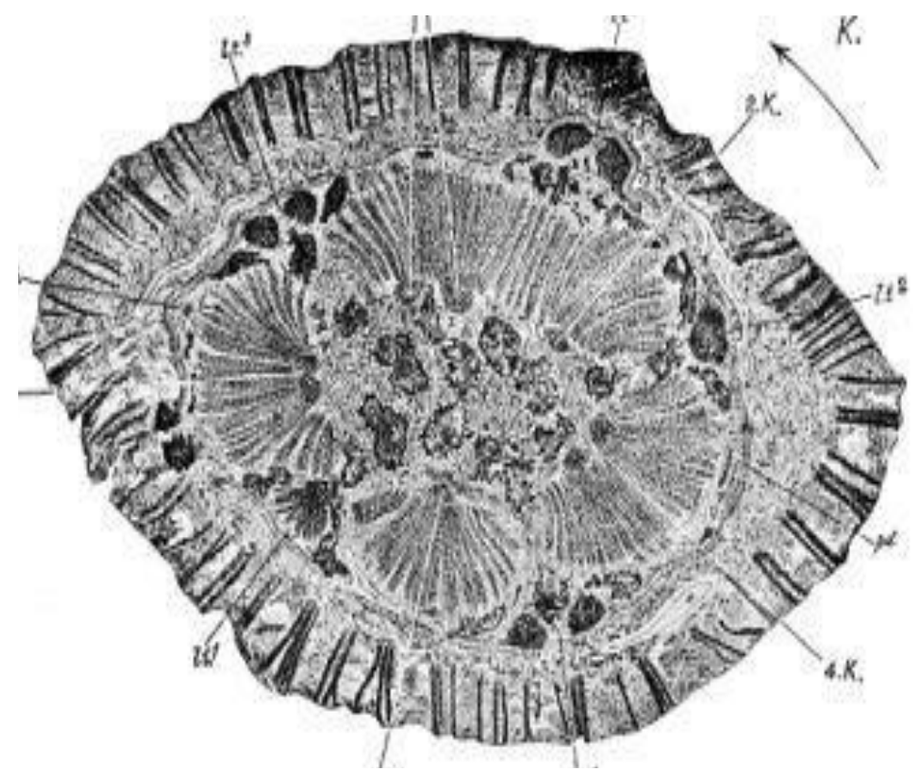


Протостела аневрофита

Протостела Девонского семенного папоротника



Эвстела каламита



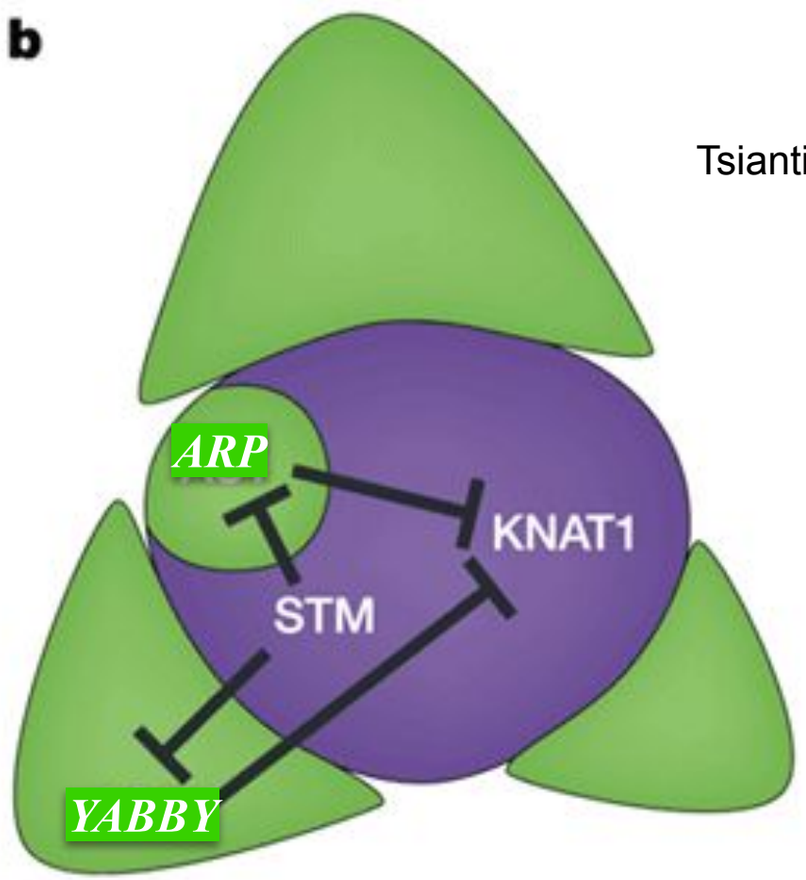
Эвстела каменноугольного семенного папоротника

Переключение между программами “меристематичности” и органогенеза определяется антагонистическим взаимодействием между ТФ *KNOX* и двумя группами “листовых” маркеров:

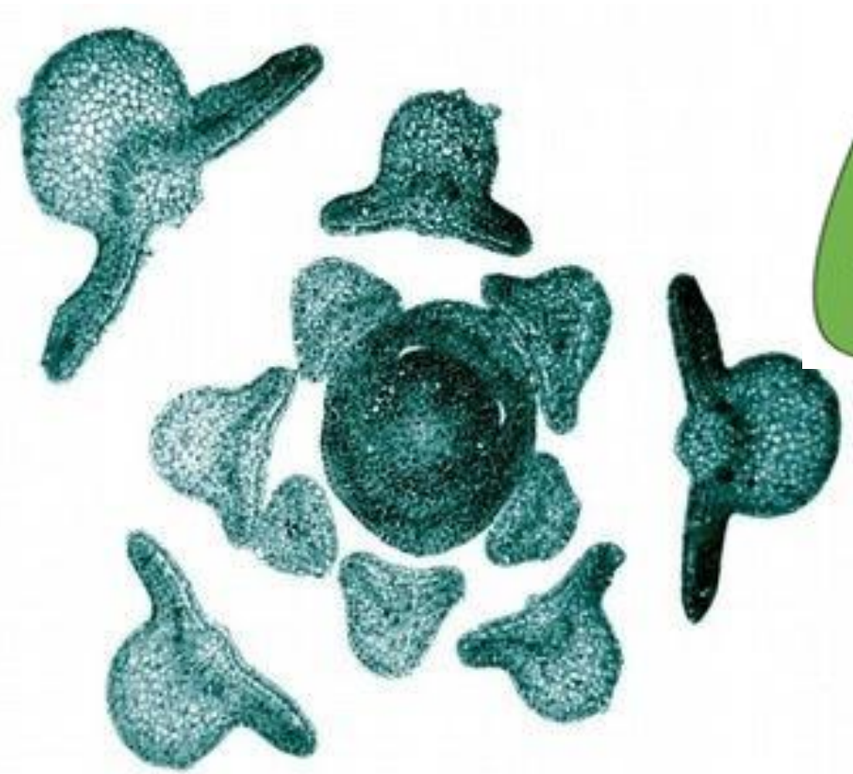
(1) транскрипционными факторами *ARP* (*ASYMMETRIC LEAVES1, ROUGH SHEATH2* and PHANTASTICA),

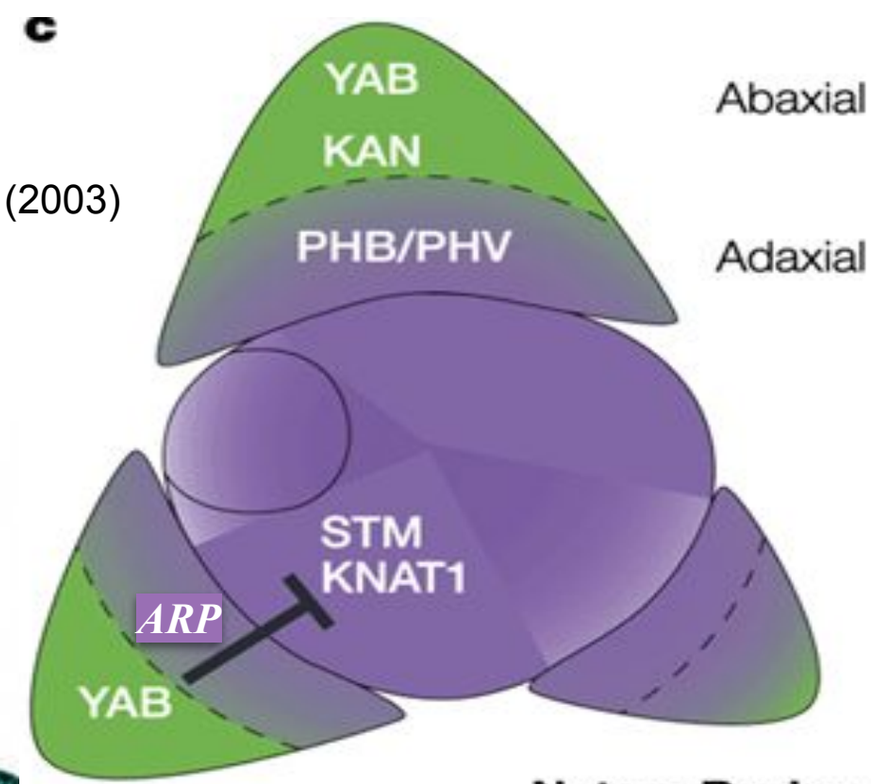
(2) ТФ из семейства *YABBY*.

Транскрипционная поляризация “листовых” ТФ в ходе морфогенеза листового зачатка - необходимое условие для последующего развития дорсовентральной листовой пластинки



С изменениями по:
Tsiantis & Hay *Nature Reviews Genetics* 4, 169-180 (2003)





Паутов, Романова, 2013

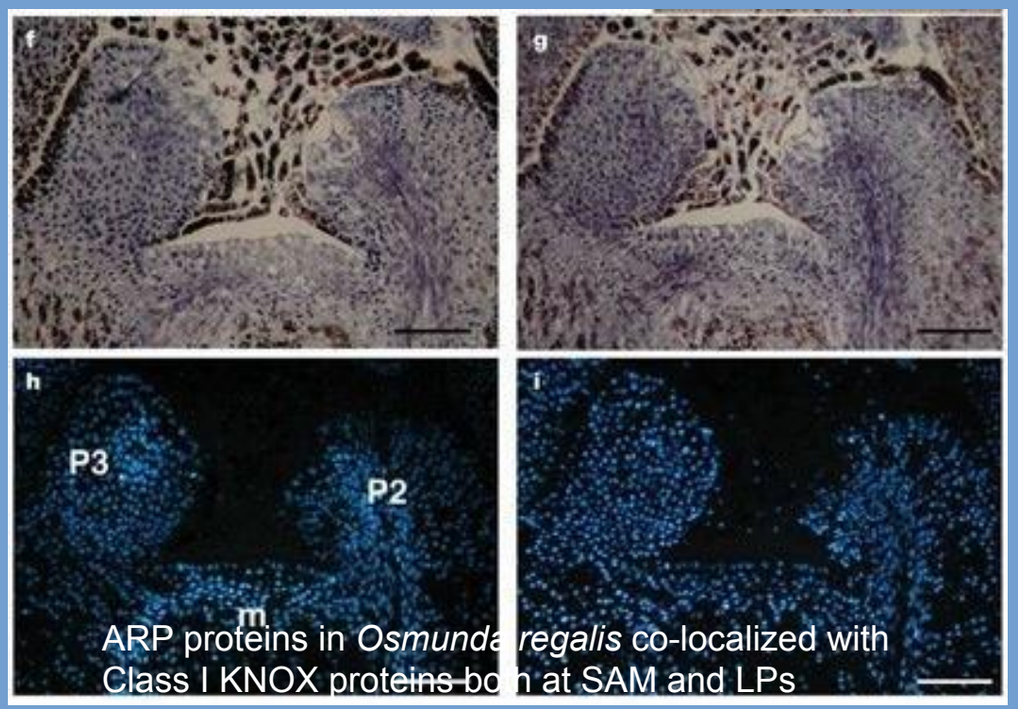
Экспрессия гомологов “листовых” ***ARP*** маркирует заложение и микрофилльных листьев плаунов, и теломных листьев папоротников. НО, в АМП моноплексного типа транскрипты ***KNOX*** и ***ARP*** колокализуются, т.е. подавления транскрипции “листового” ТФ ***ARP*** не происходит.

моноплексная АМП

Lycophytes

SkARP and ***SkKNOX*** in ***Selaginella kraussiana***

Monilophytes



ARP proteins in *Osmunda regalis* co-localized with Class I KNOX proteins both at SAM and LPs

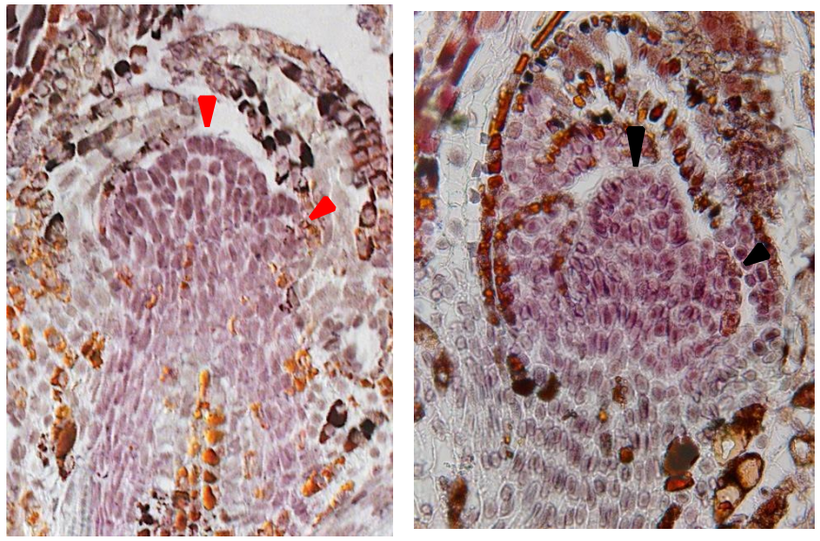
(from Harrison et al, 2005)

симплексная АМП

Lycophytes

В транскриптоме Huperzia не выявлено гомологов ТФARP

Gymnosperms



Picea abies. Гибридизация с антисенс-зондами к транскриптам гена-гомологов KNOX (HBK1) b *ARP*. Чёрные стрелки показывают сигнал экспрессии гена в области меристемы и листовых примордиев.

Данные о участии ТФ ***ARP*** в инициации листа голосеменных с симплексной АМП противоречивы: в геноме ***Picea abies*** (Nystedt et al, 2013) не выявлено гомологов ***ARP***.

дуплексная АМП

Angiosperms

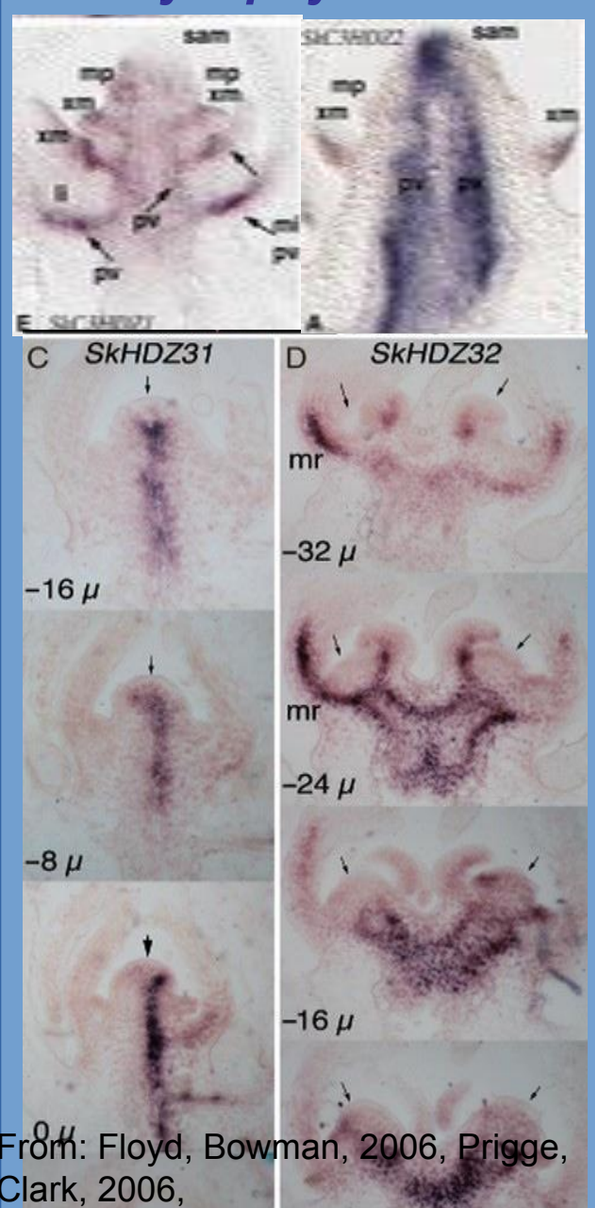
From Jackson, et al, 1994

From Timmermans et al, 1999

Экспрессия гомологов *HD-Zip* III у голосеменных с симплексной АМП и монилофитов с моноплексной АМП приурочена к адаксиальному домену листа так же, как у цветковых растений. Гомологи *HD-Zip III* плаунов маркируют только места предполагаемого заложения листьев. В ходе последующего развития листьев гомологи *HD-Zip III* локализуются у плаунов только в прокамбии листовых следов. `

monoplex SAM

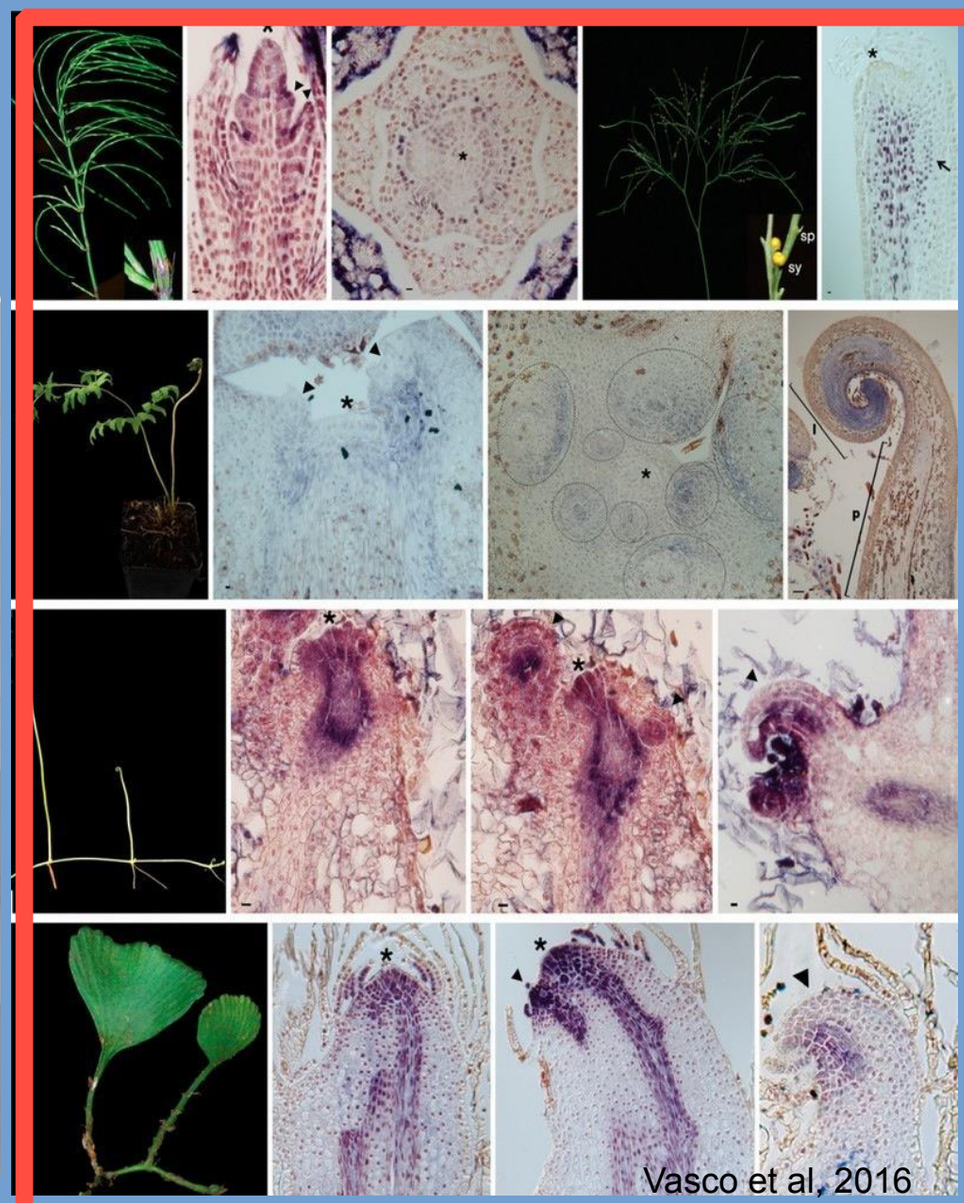
Lycophytes



From: Floyd, Bowman, 2006, Prigge, Clark, 2006,

Selaginella kraussiana

Monilophytes

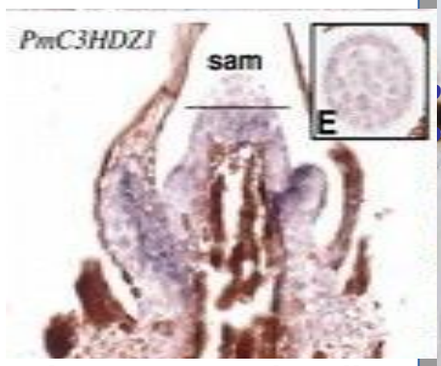


Vasco et al, 2016

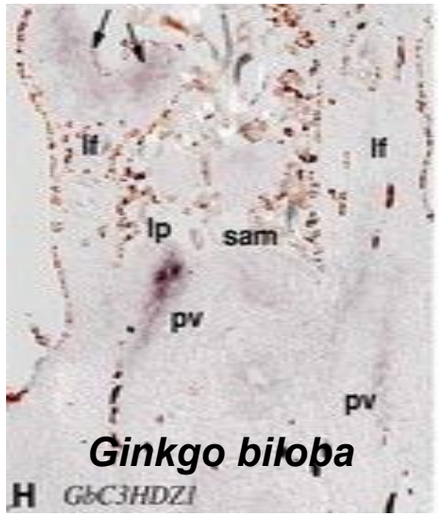
simplex SAM

Lycophytes?

Gymnosperms



Pseudotsuga menziensii

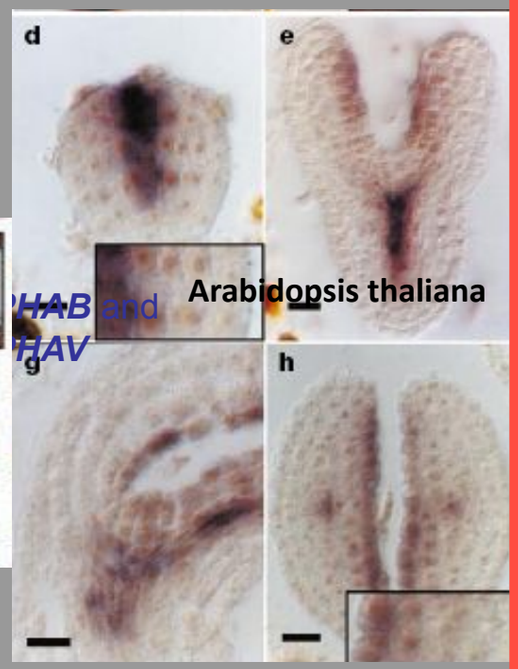


Ginkgo biloba

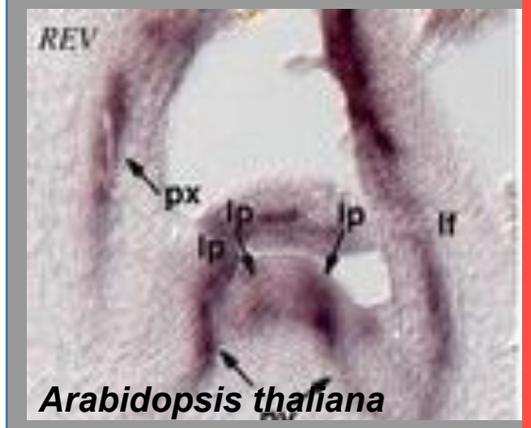
From Floyd, Bowman, 2006

duplex SAM

Angiosperms



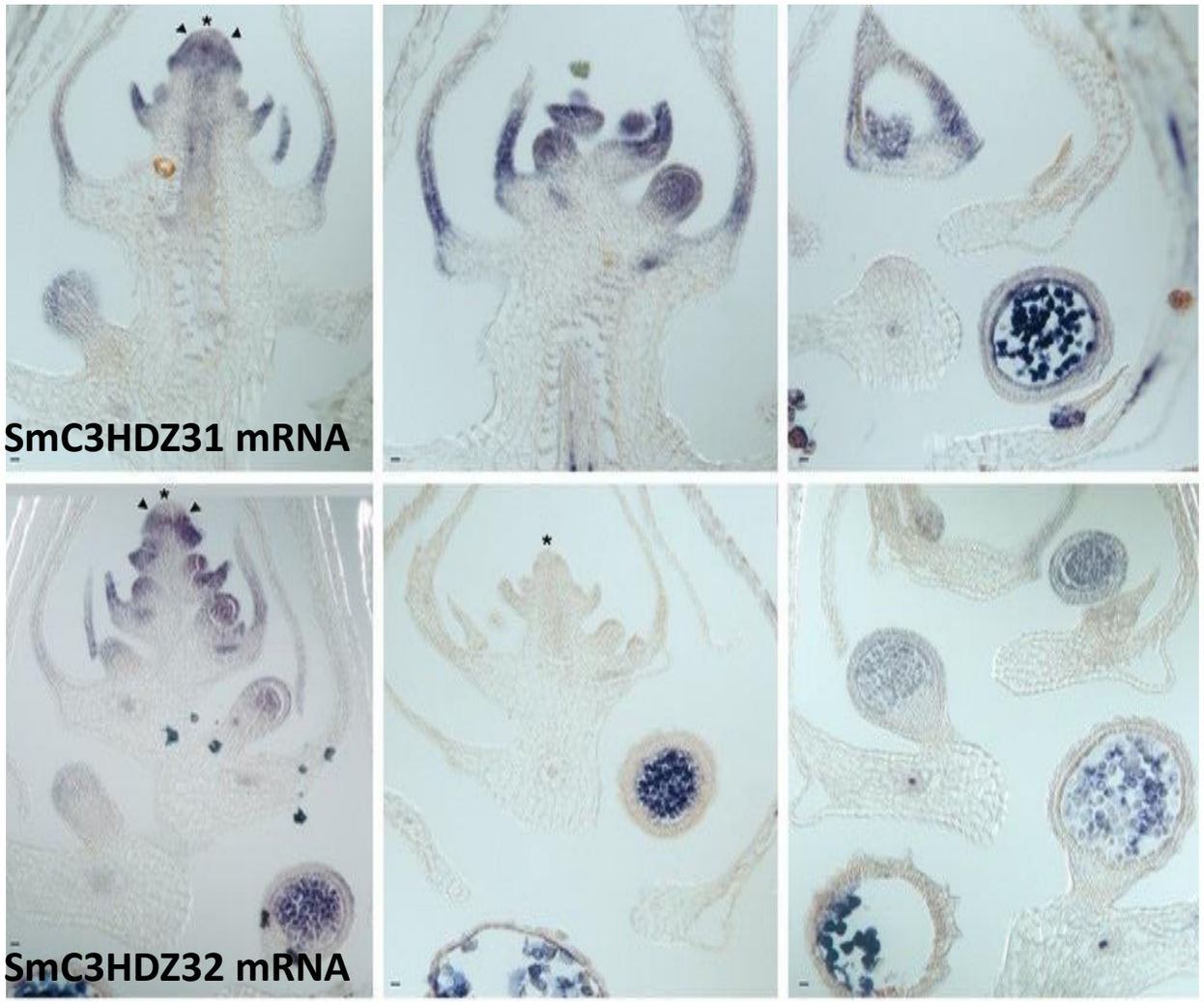
From: McConnell et al, 2001



Arabidopsis thaliana

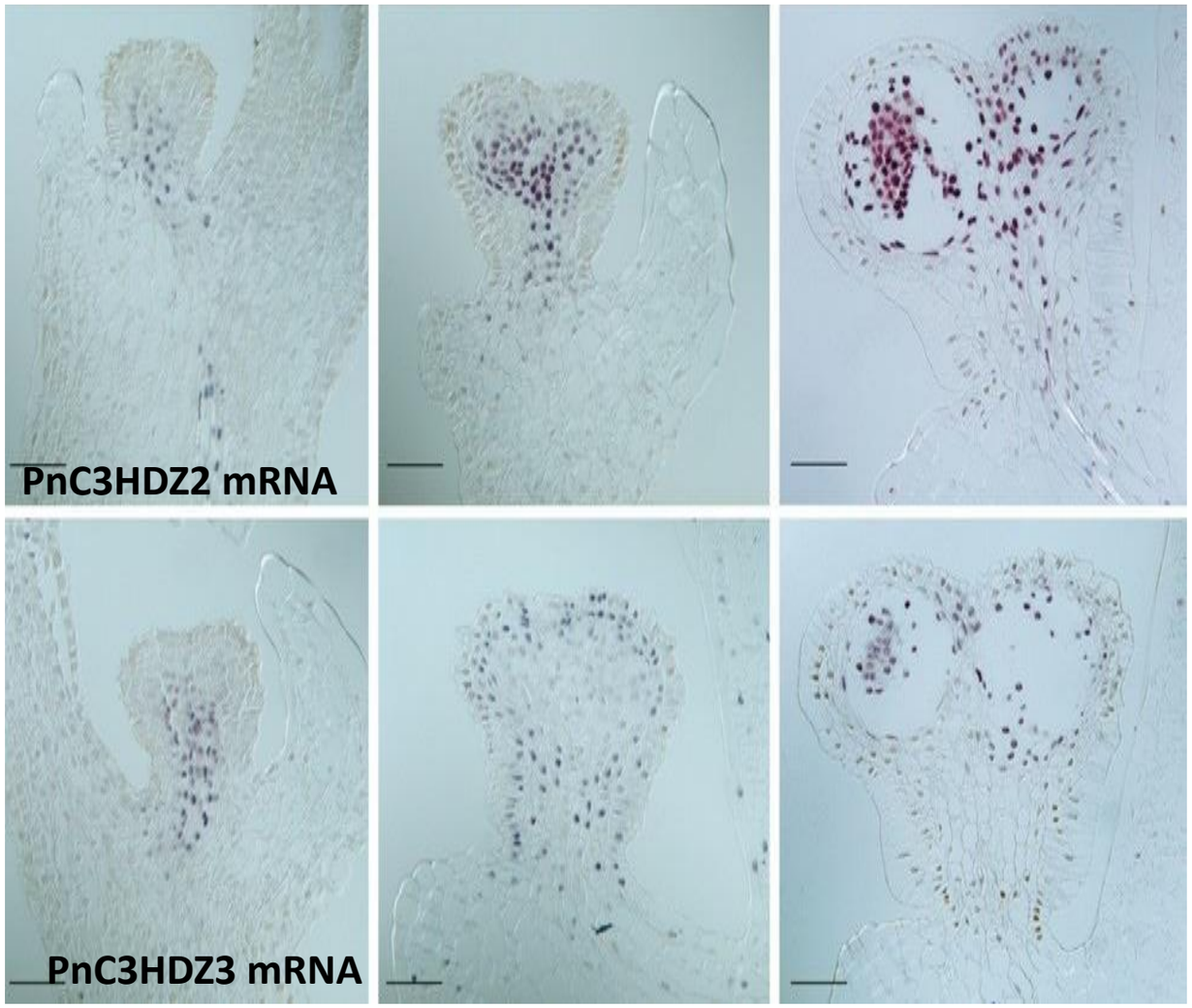
Как у плаунов, так и у Monilophytes экспрессия *HD-Zip III* маркирует не только будущие листовые зачатки, но и спорангии.

Lycophytes



Selaginella moellendorfiii

Monilophytes



Psilotum nudum

From: Vasco et al, 2016

Экспрессия гомологов “листовых” *YABBY* у голосеменных с симплексной и дуплексной АМП так же, как у покрытосеменных приурочена к абаксиальной стороне листового зачатка.

моноплексная АМП

Lycophytes *Monilophytes*

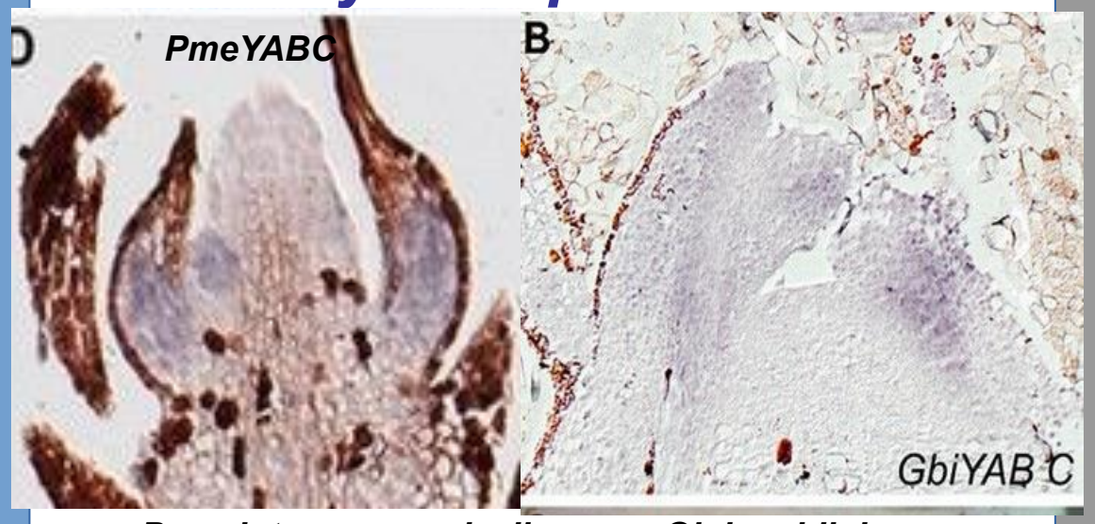
На основании того, что гомологи *YABBY* не обнаружены в геноме *Selaginella moelendorfii* сформировалась точка зрения о том, что они являются уникальными для семенных растений (Floyd, Bowman, 2006).

симплексная АМП

Lycophytes

From Evkaikina et al, 2017

Gymnosperms



Pseudotsuga menziesii ***Ginkgo biloba***

From Finet et al, 2016

дуплексная АМП

Gymnosperms

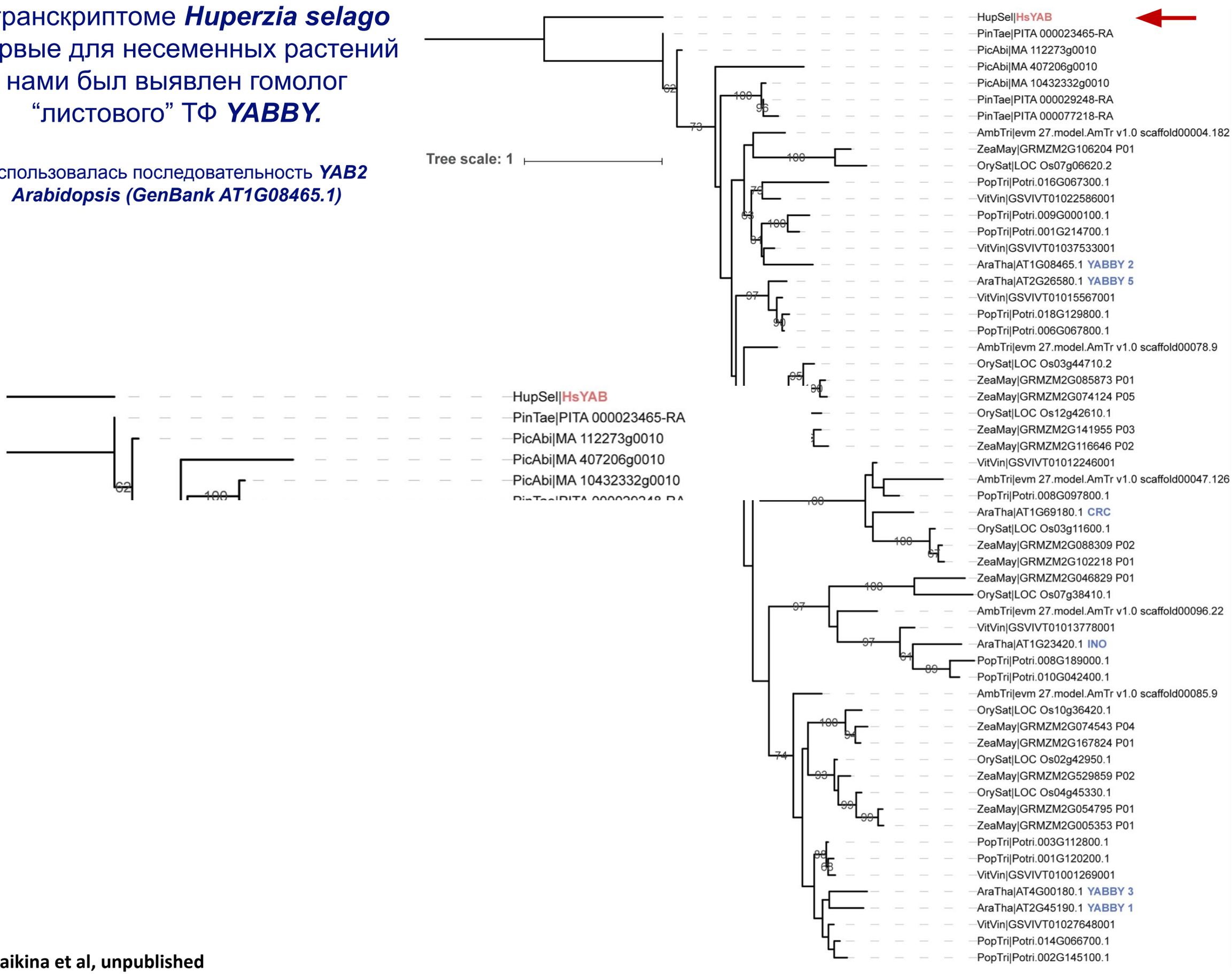
Angiosperms

From Siegfried et al, 1999

Филогения белков YABBY у высших растений.

В транскриптоме ***Huperzia selago*** впервые для несеменных растений нами был выявлен гомолог “листового” ТФ ***YABBY.***

использовалась последовательность ***YAB2 Arabidopsis (GenBank AT1G08465.1)***

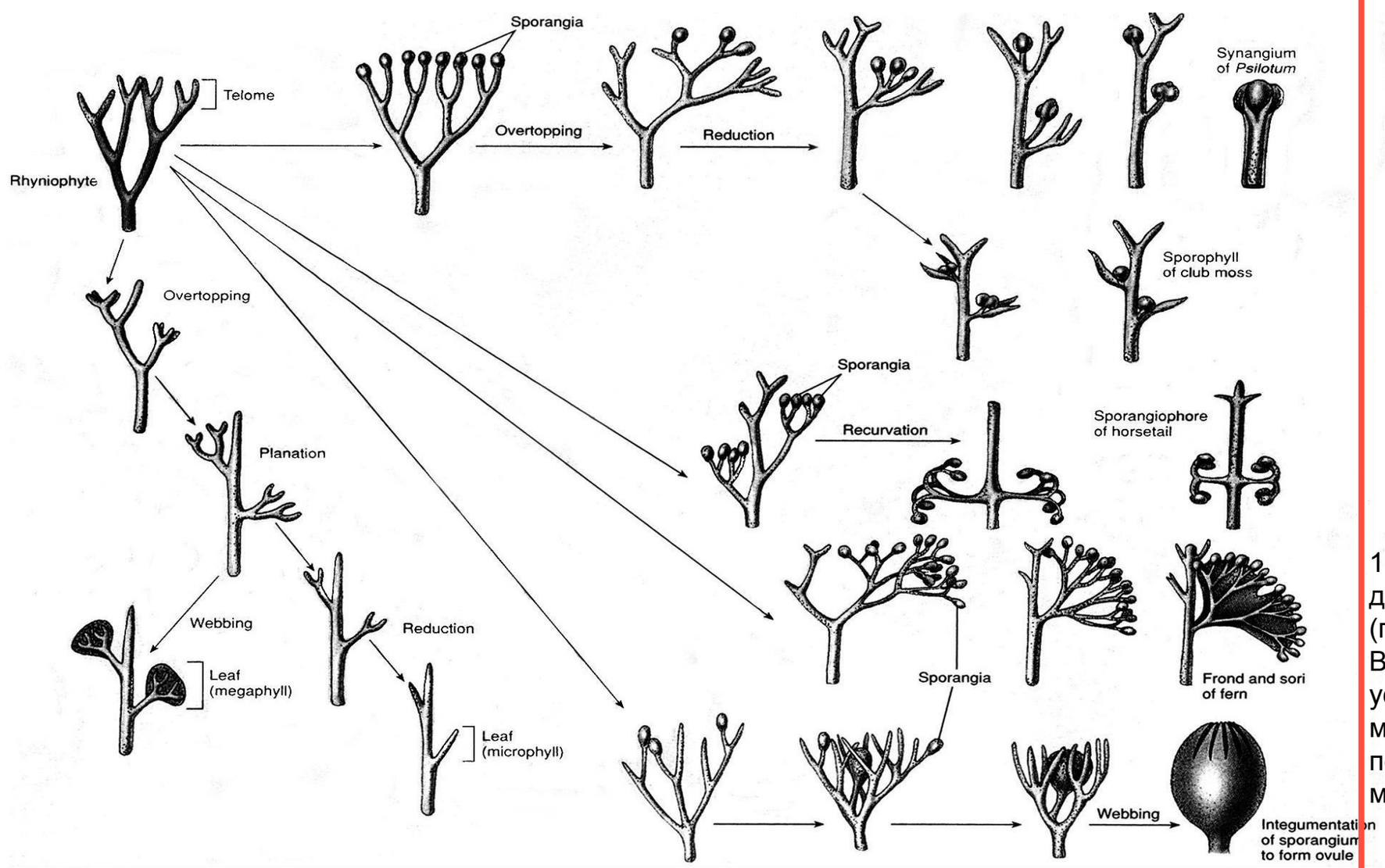


Evkaikina et al, unpublished

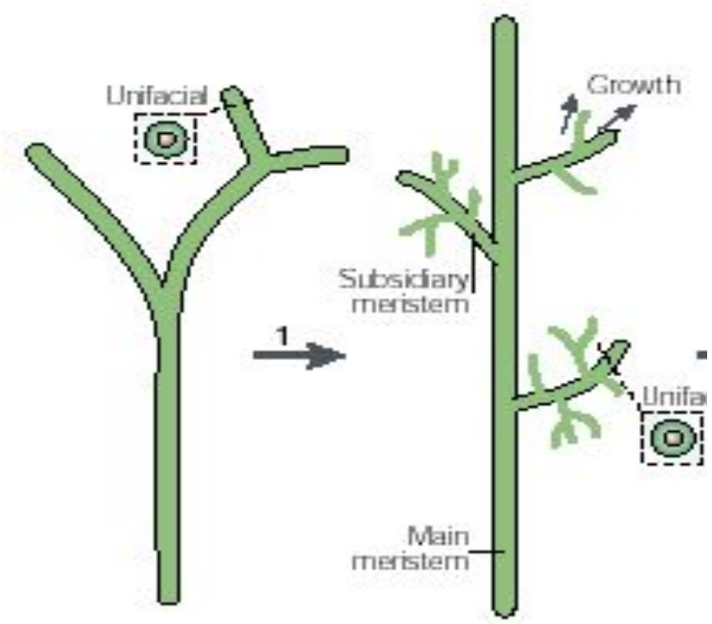
Имеющиеся на настоящий момент молекулярно-генетические данные показали, что функциональная регуляция АМП в разных таксонах имеет специфические особенности.

Они противоречивы и интерпретируются как аргументы в пользу разных взглядов на эволюционные гомологии листьев

Колокализация гомологов *KNOX* и *ARP* в АМП плаунов и папоротников указывает на то, что их исходная функция - в контроле дихотомического ветвления побегов; впоследствии эта программа была использована и модифицирована для регуляции образования листьев. Поскольку гомологи *KNOX* и *ARP* регулируют органогенез в АМП и плаунов и папоротников, листья всех высших растений гомологичны между собой



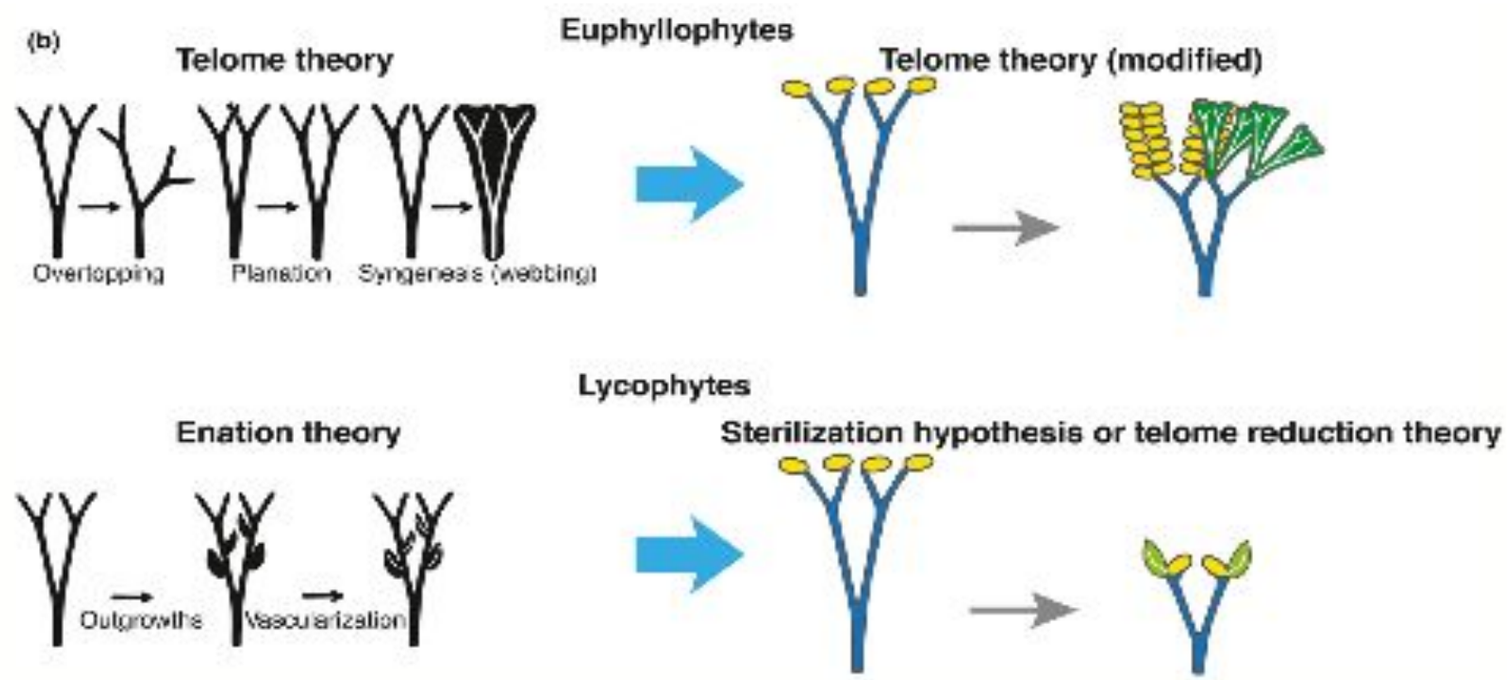
From: Northington, D.K. and E.L. Schneider. 1996. The Botanical World. 2nd Ed., Wm. C. Brown Publishers.

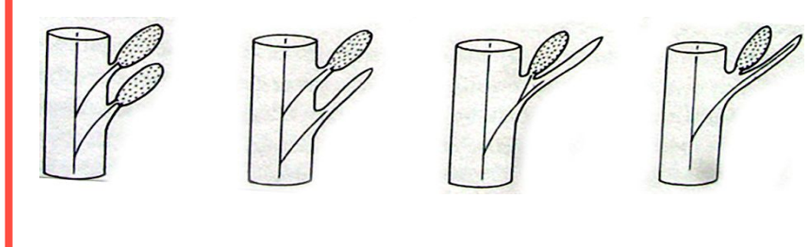


1, неравная дихотомия (перевершинивание. Возможно результат усложнения механизмов поддержания меристем.

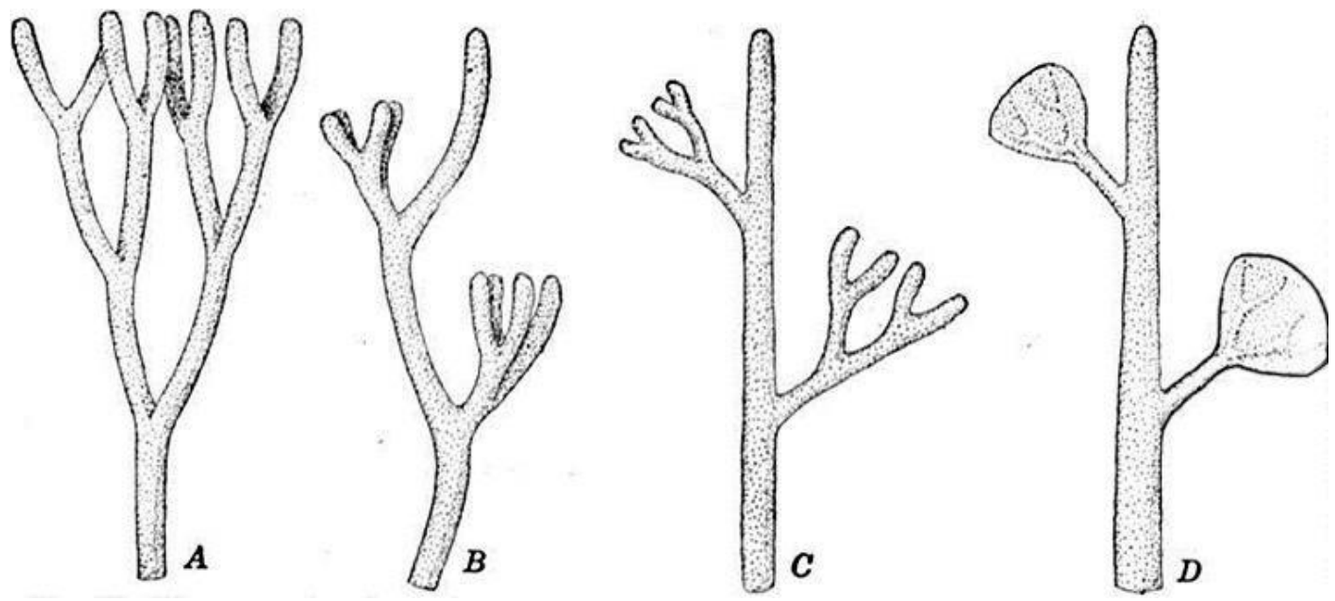
2, дифференцировка на побеги с ограниченным и неограниченным ростом. Возможно произошло путем подавления KNOX гомологами *PHANTASTI* (*PH*)/*ROUGHSHEATH2*, *которые начали экспрессироваться все раньше*

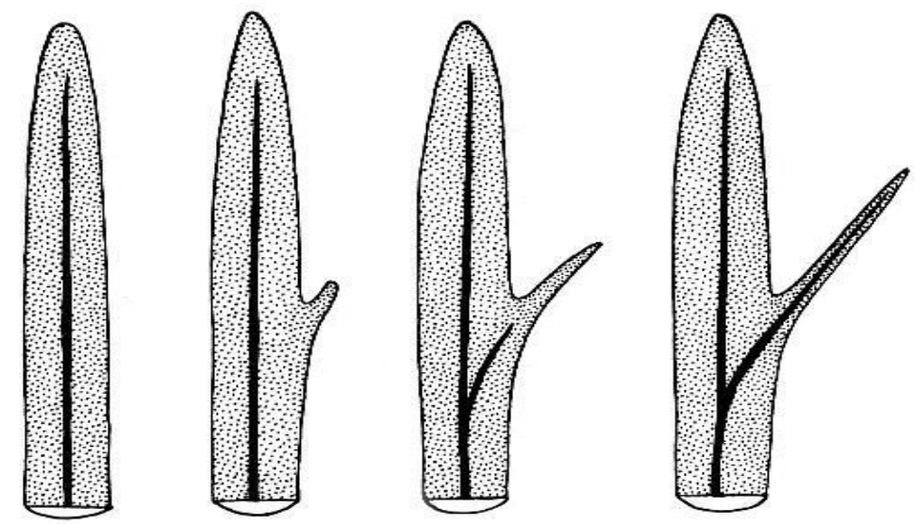
экспрессия гомологов *HD-Zip III* в зачатках листьев и спорангиев плаунов и Monilophytes рассматривается как подтверждение гипотезы происхождения листьев плаунов и папоротников в результате модификации программы заложения спорангиев





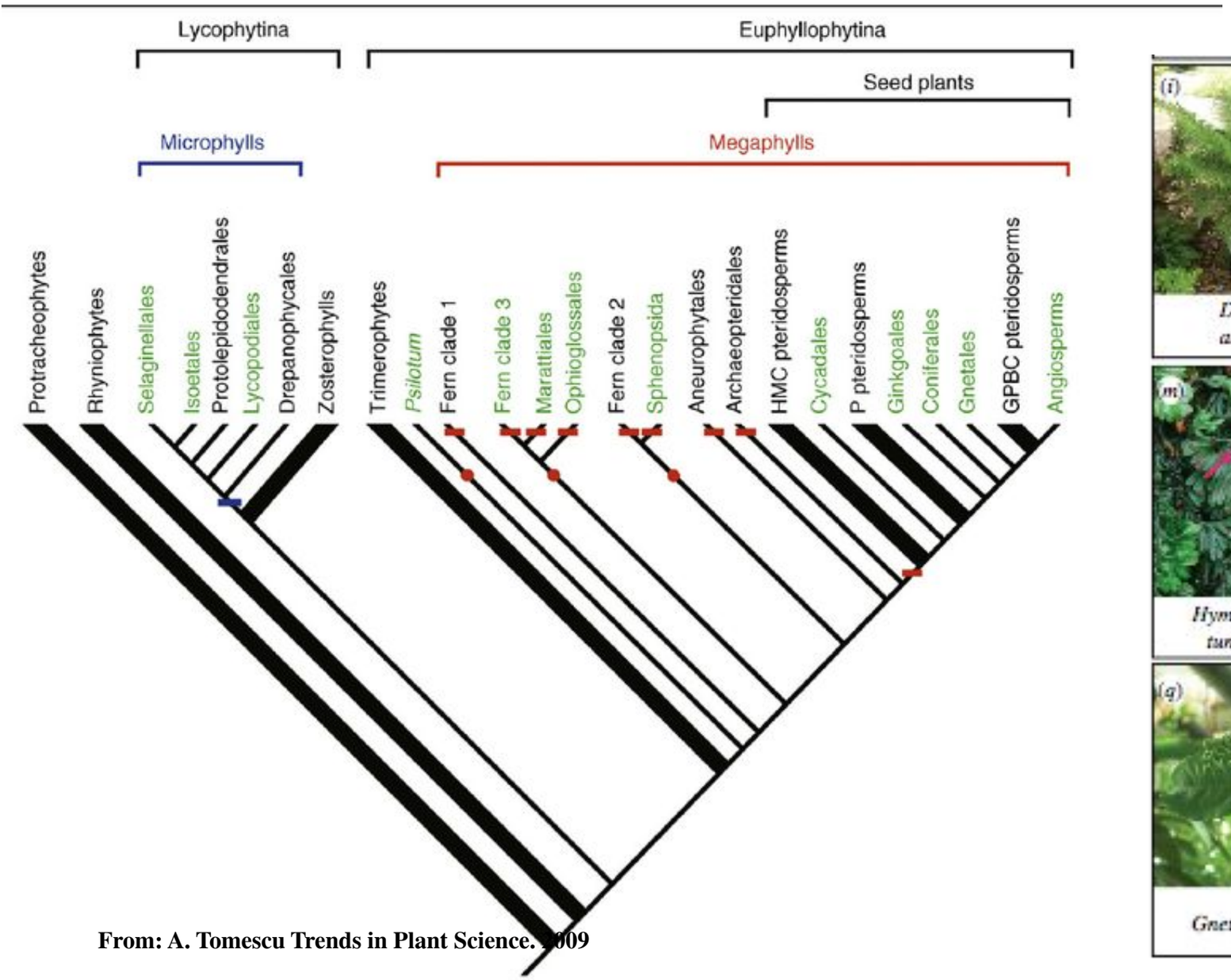
аргументы в пользу независимого возникновении микрофилльных и теломных листьев:



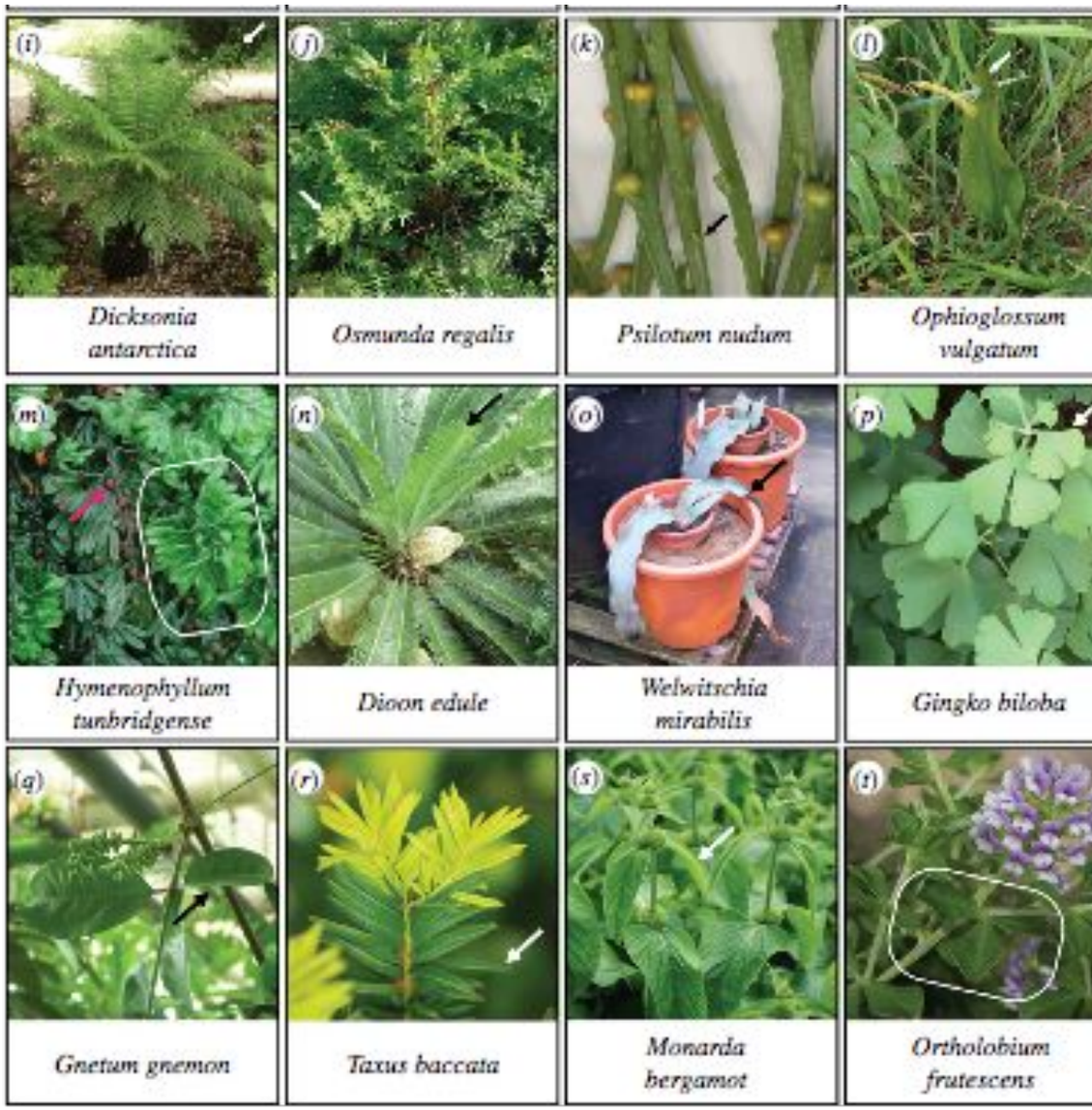


- ***KNOX/ARP* и *KNOX/YABBY* взаимодействия были задействованы независимо у плаунообразных для поэтапного возникновения выростов-микрофиллов и у остальных растений для подавления недетерминированного роста систем теломов.**
- **Опосредованное *ARP* или *YABBY* подавление *KNOX* не требовалось для развития микрофиллов поскольку они никогда не обладали неограниченным ростом.**
- ***HD-Zip III* - независимые морфогенез и поляризация листьев плаунообразных в отличие от папоротникообразных и семенных растений указывают на их различную роль в морфогенезе листа в этих группах.**

различия в экспрессии *KNOX* у плаунообразных, папоротникообразных и цветковых подтверждают точку зрения о независимом возникновении листа в этих таксонах



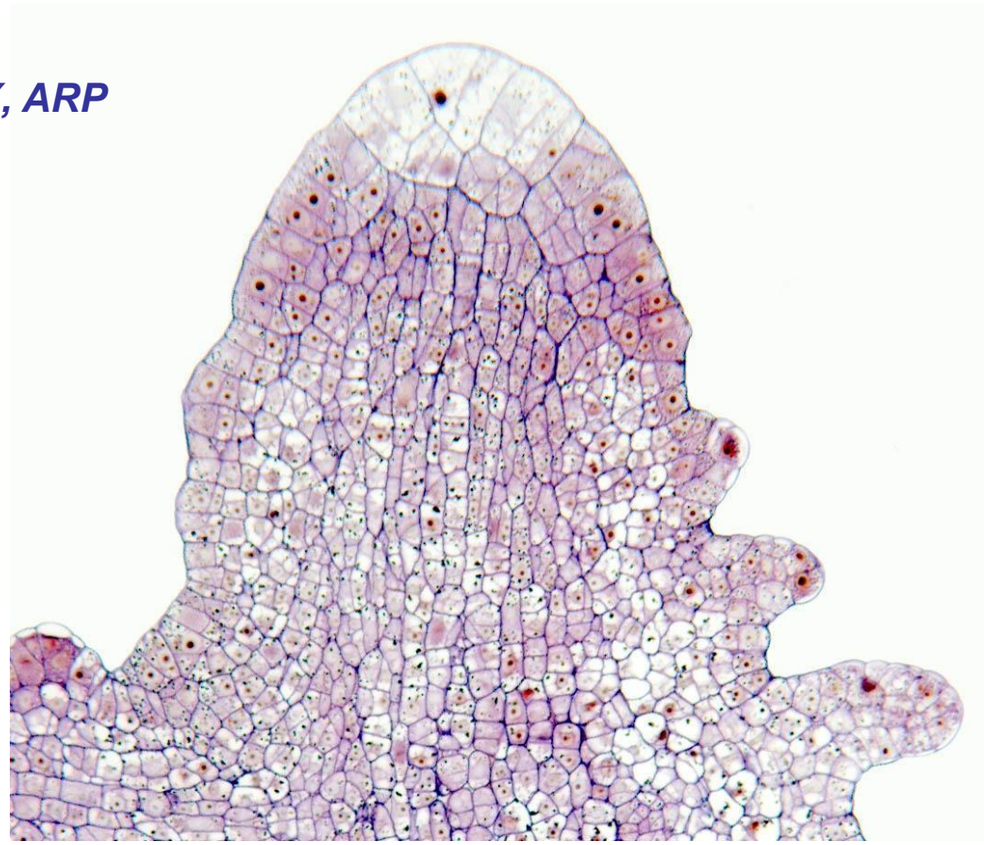
From: A. Tomescu Trends in Plant Science. 2009



TRENDS in Plant Science

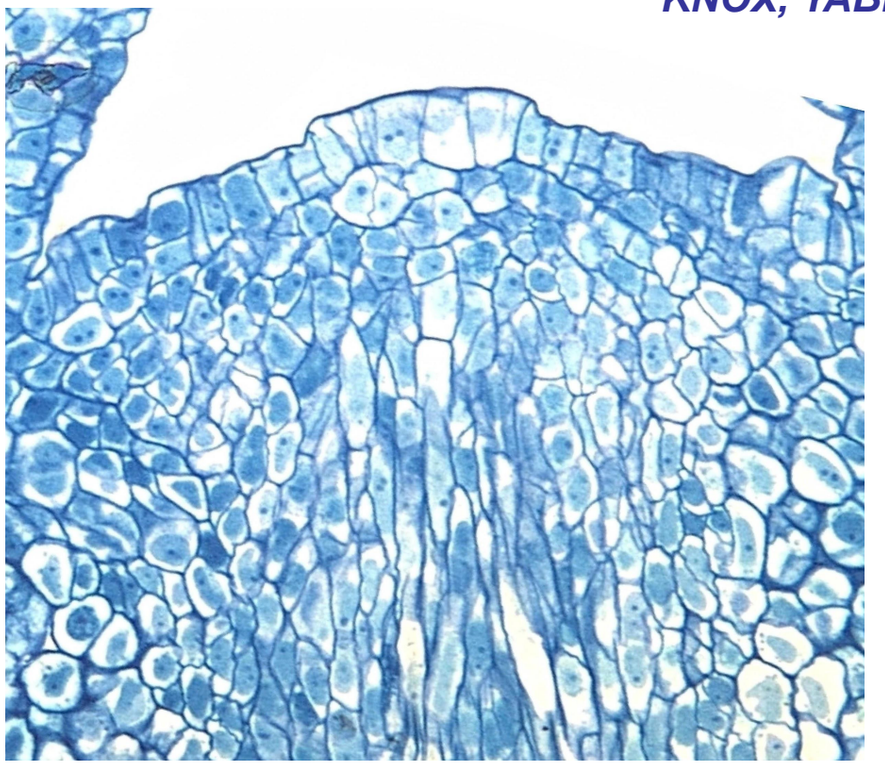
- **Наличие в транскриптоме *Huperzia* гомологов ТФ *YABBY*, а у *Selaginella ARP*, позволяет предположить что у их общего предка плаунов гомологи обоих этих генов могли быть задействованы в органогенезе. В ходе специализации АМП симплексного типа были утеряны ТФ *ARP*, а в моноплексной АМП - *YABBY*.**
- **Можно предположить, что для реализации программы развития микрофилльных листьев, не имеющих ад/абаксиальной дифференциации достаточно одного их этих ТФ.**

KNOX, ARP

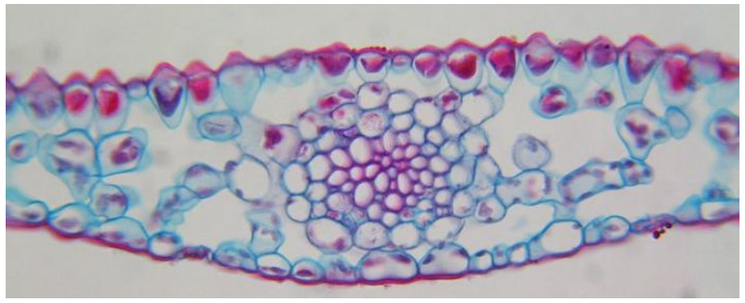


Апекс побега ***Selaginella kraussiana***

KNOX, YABBY

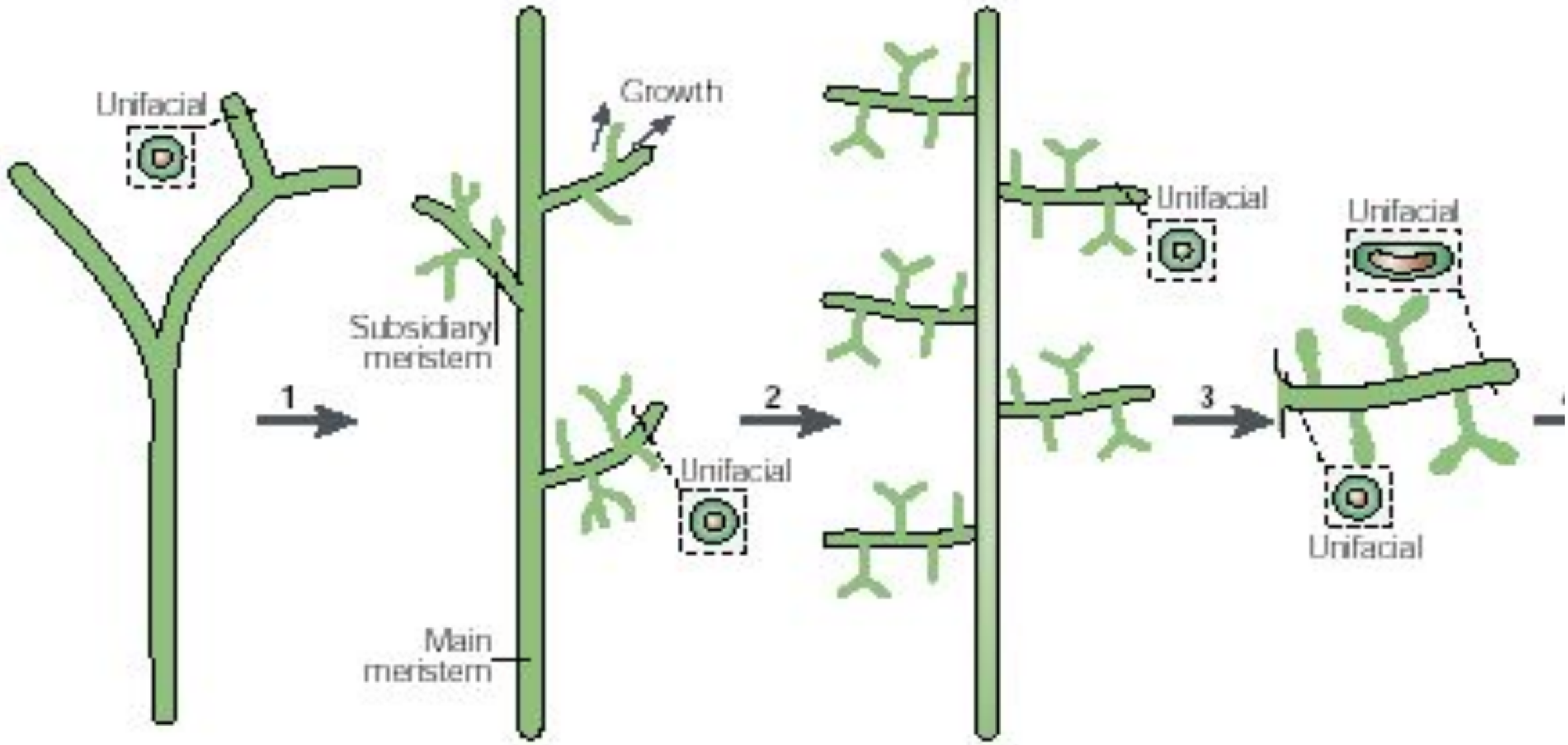


Апекс побега ***Huperzia selago***



Поперечный срез листа *Huperzis selago*

Поперечный срез листа *Selaginella kraussiana* Harrison et al., 2007



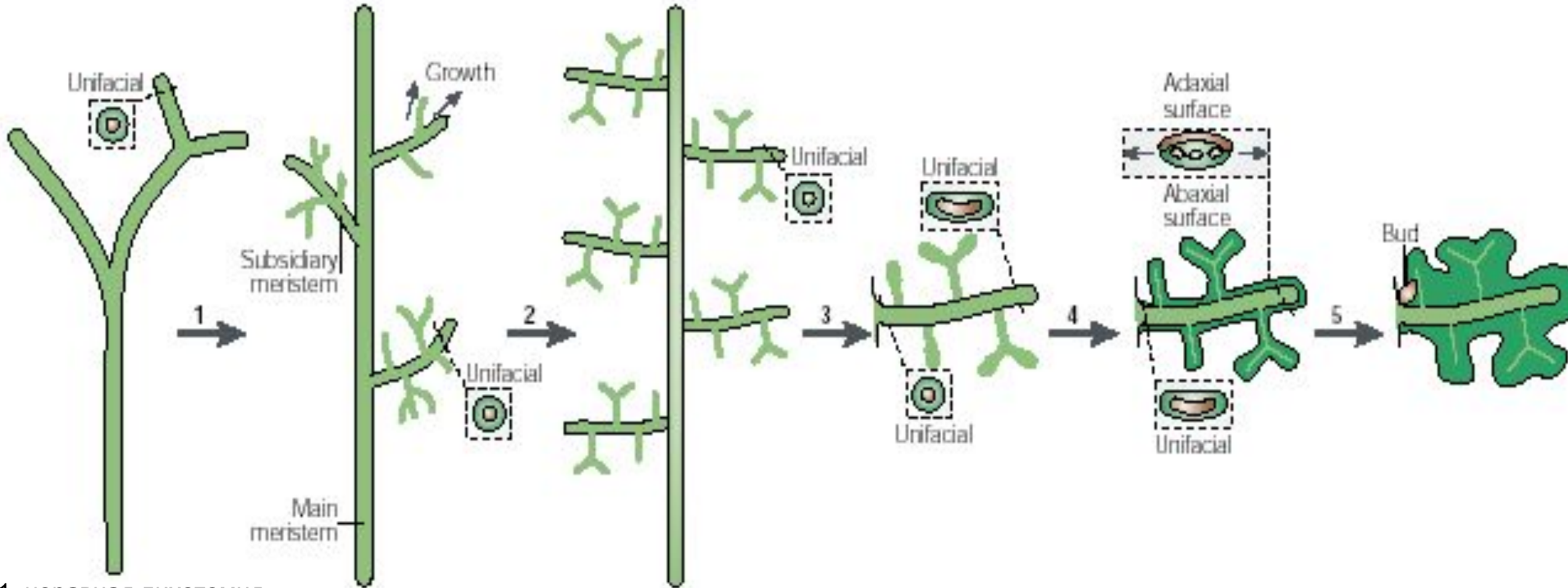
1, неравная дихотомия (перевершинивание. Возможно результат усложнения механизмов поддержания меристем.

2, дифференцировка на побеги с ограниченным и неограниченным ростом. Возможно произошло путем подавления KNOX гомологами *PHANTASTICA* (*PH*)/*ROUGHSHEATH2, которые начали экспрессироваться все раньше*

3,возникновение дорсовентральности (некоторые ископаемые внешне радиальносимметричны, а внутри дорсовентральны). Эта программа реализуется путем поляризации доменов экспрессии генов “абаксиальности” и “адаксиальности” (*PHB*, YABBY и др);

4, возникновение листовой пластинки (более молодой - адаксиальный домен) в результате деятельности маргинальной меристемы. Антагонистичные взаимодествия генов аб- и адаксиальности (напр *PHB* и KNOX);

Гипотеза возникновения и эволюции листа. Предполагается участие 5 программ развития. Предполагаемый порядок возникновения этих программ основан на морфологии листьев у ископаемых таксонов.



1, неравная дихотомия (перевершинивание. Возможно результат усложнения механизмов поддержания меристем.

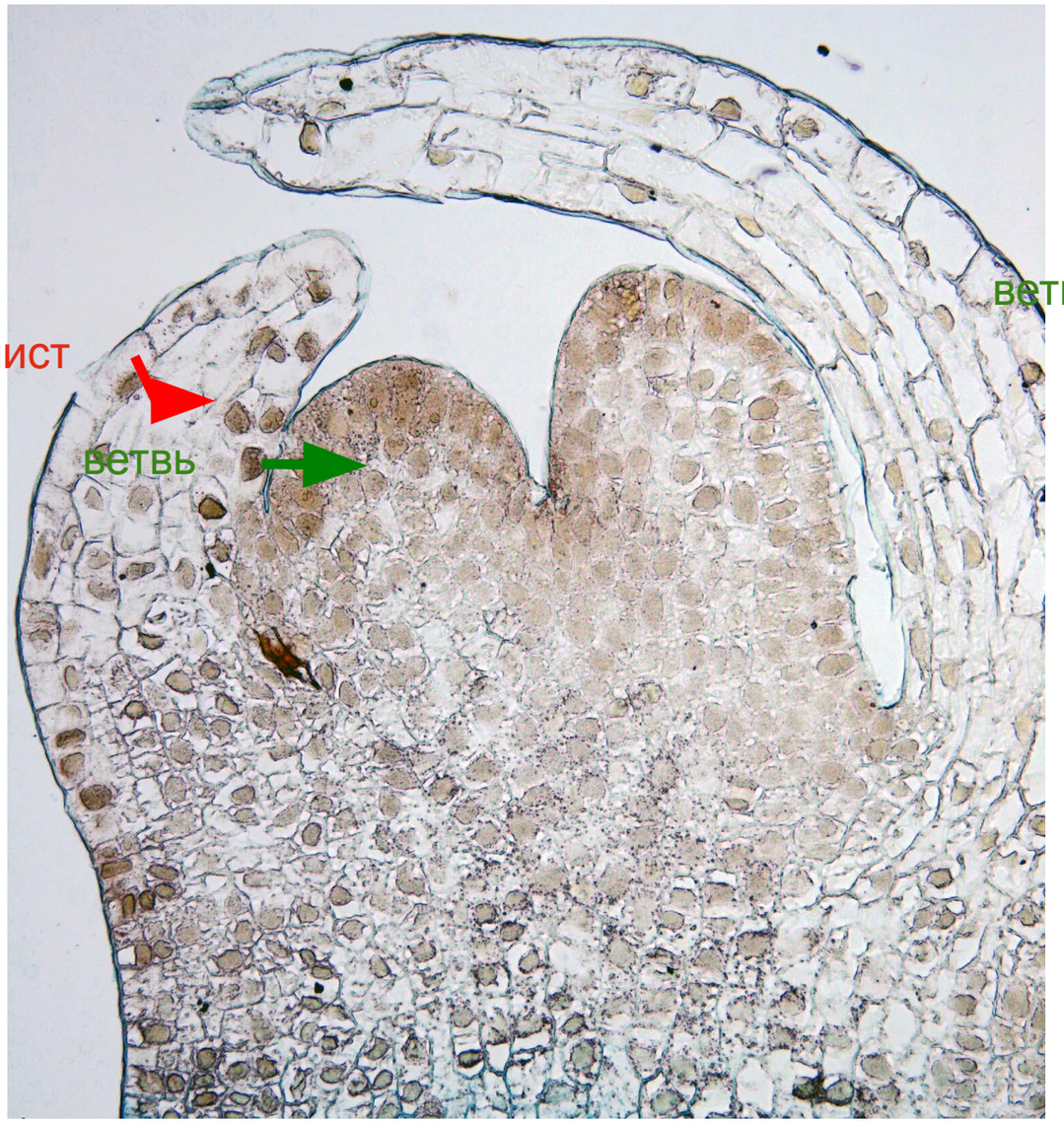
2, дифференцировка на побеги с ограниченным и неограниченным ростом. Возможно произошло путем подавления KNOX гомологами *PHANTASTICA* (*PH*)/*ROUGHSHEATH2, которые начали экспрессироваться все раньше*

3,возникновение дорсовентральности (некоторые ископаемые внешне радиальносимметричны, а внутри дорсовентральны). Эта программа реализуется путем поляризации доменов экспрессии генов “абаксиальности” и “адаксиальности” (*PHB*, YABBY и др);

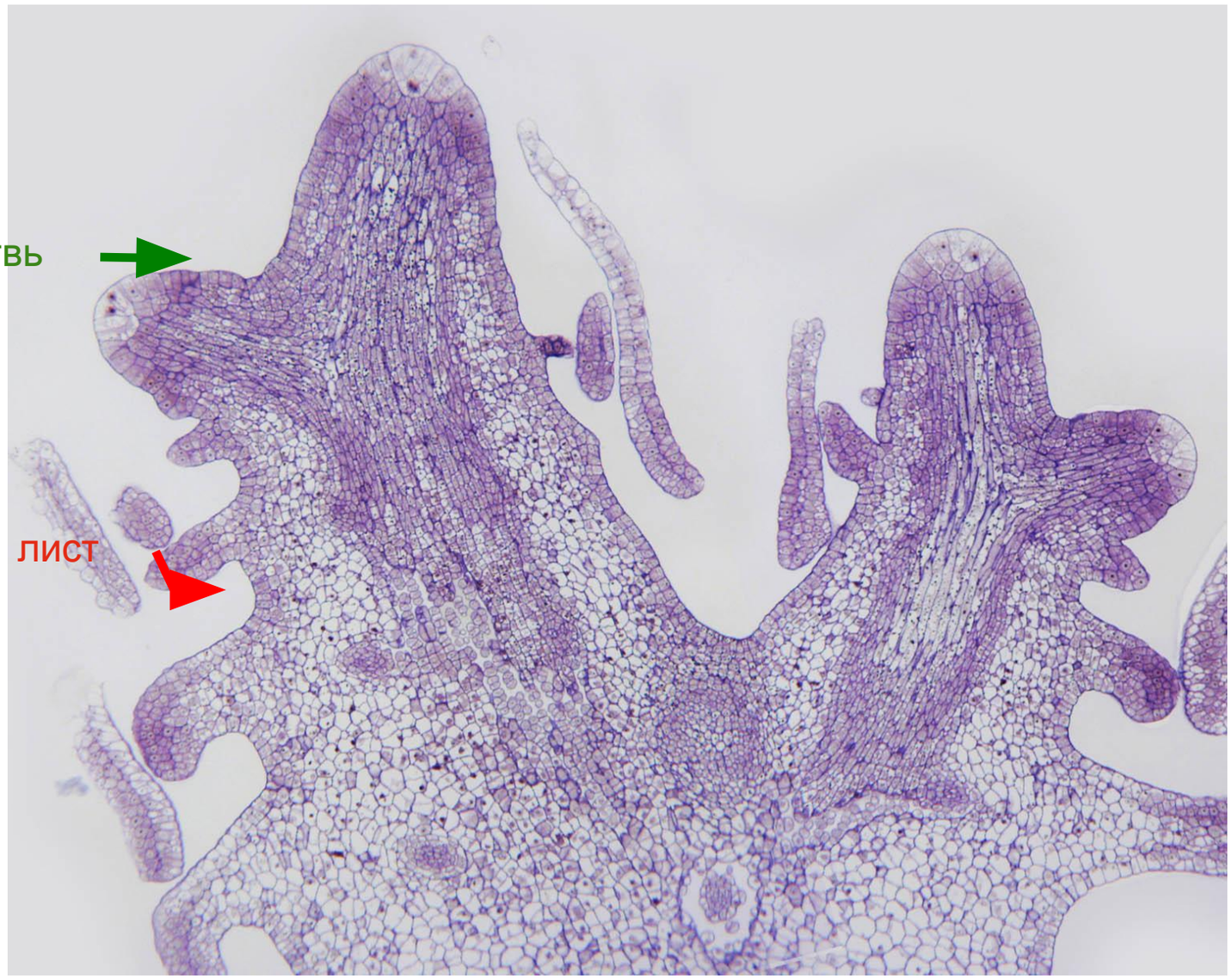
4, возникновение листовой пластинки (более молодой - адаксиальный домен) в результате деятельности маргинальной меристемы. Антагонистичные взаимодествия генов аб- и адаксиальности (напр *PHB* и KNOX);

5, возникновение пазушной почки на адаксиальной стороне листа предположительно благодаря взаимодествию “генов адаксиальности” (напр homeodomain-zip gene *REVOLUTA*) и меристемспецифичности.

КОРРЕЛЯЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ ЛИСТА С МЕТАМЕРИЕЙ СПОРОФИТА: У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТАКСОНОВ С МИКРОФИЛЛЬНЫМИ ЛИСТЬЯМИ В АМП ОБРАЗУЮТСЯ ЛИСТЬЯ И ВЕТВИ.

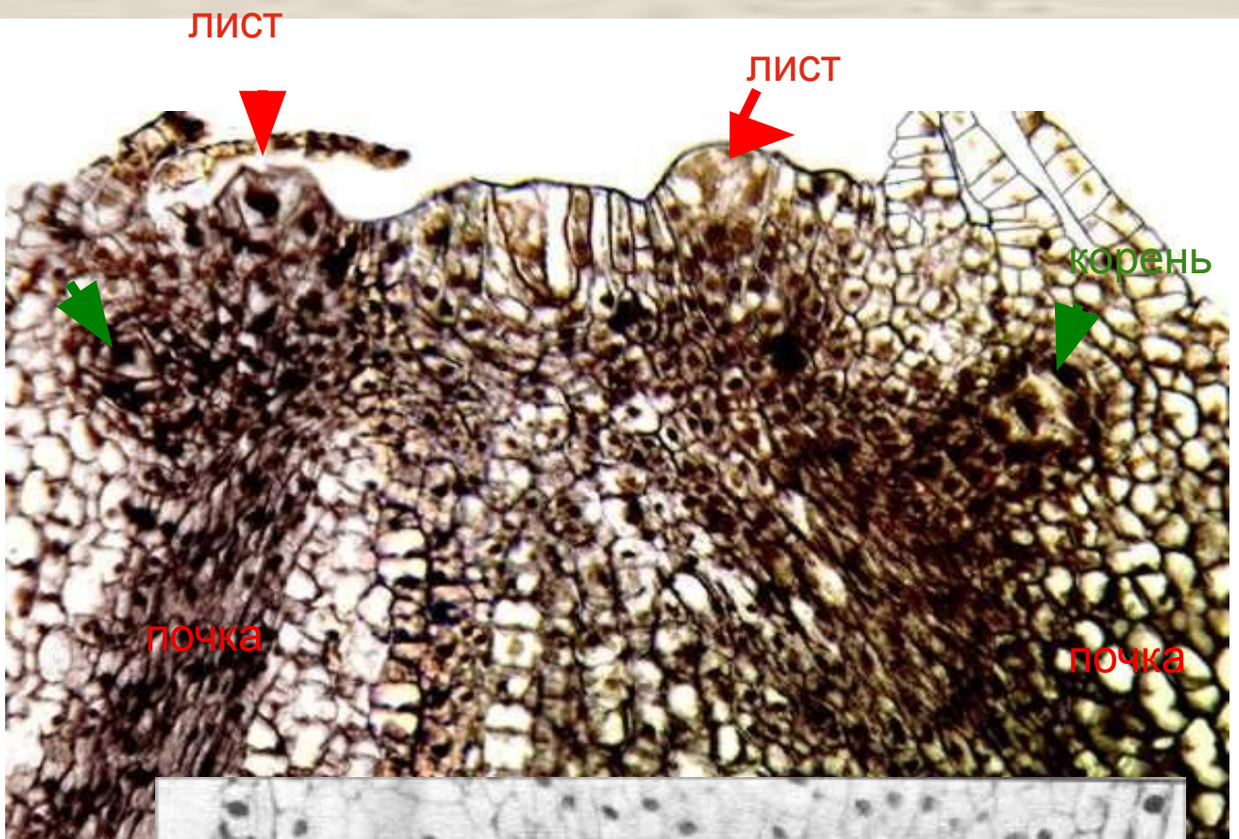


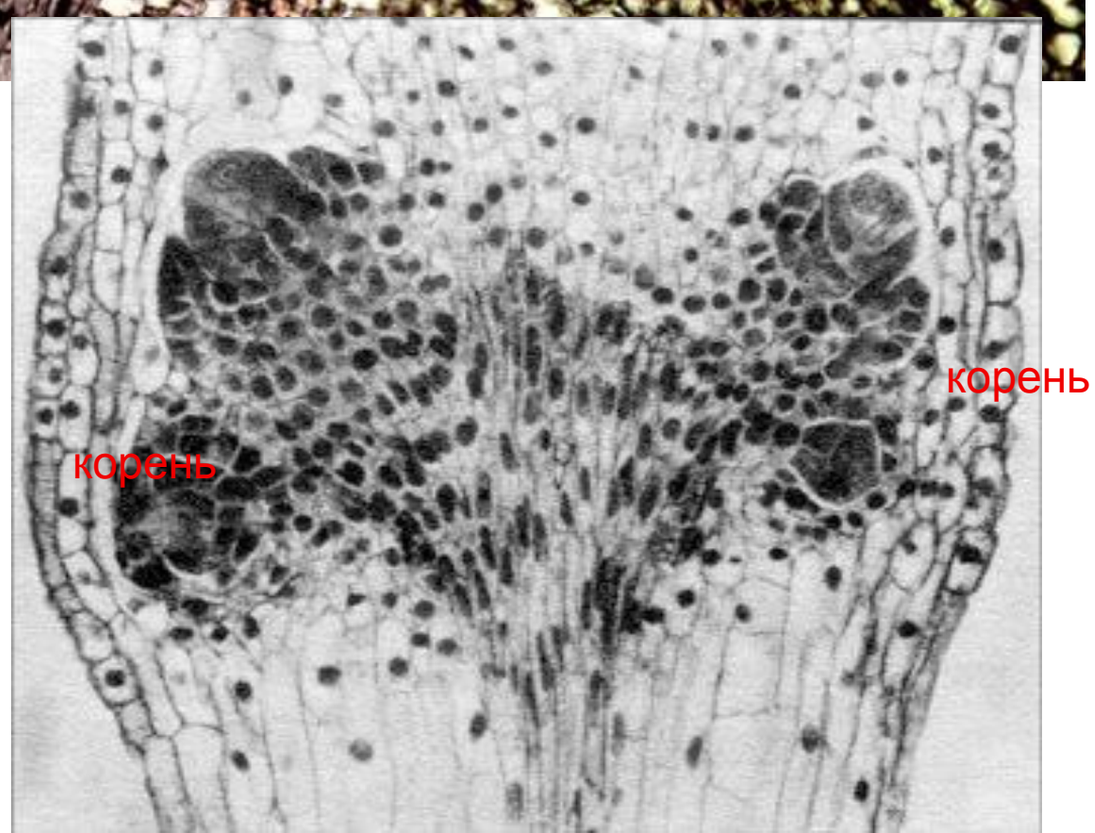
Psilotum nudum

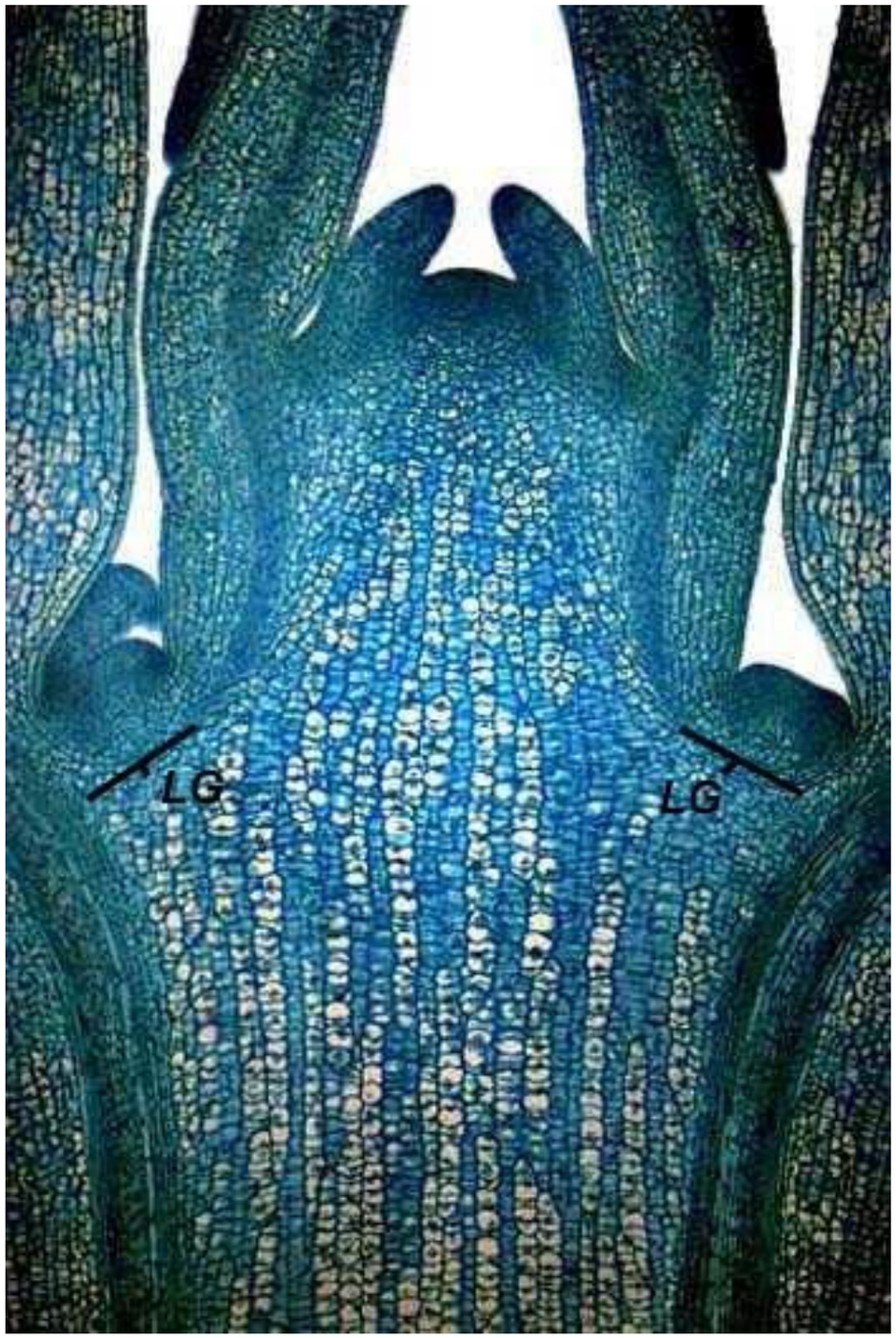


Selaginella kraussiana

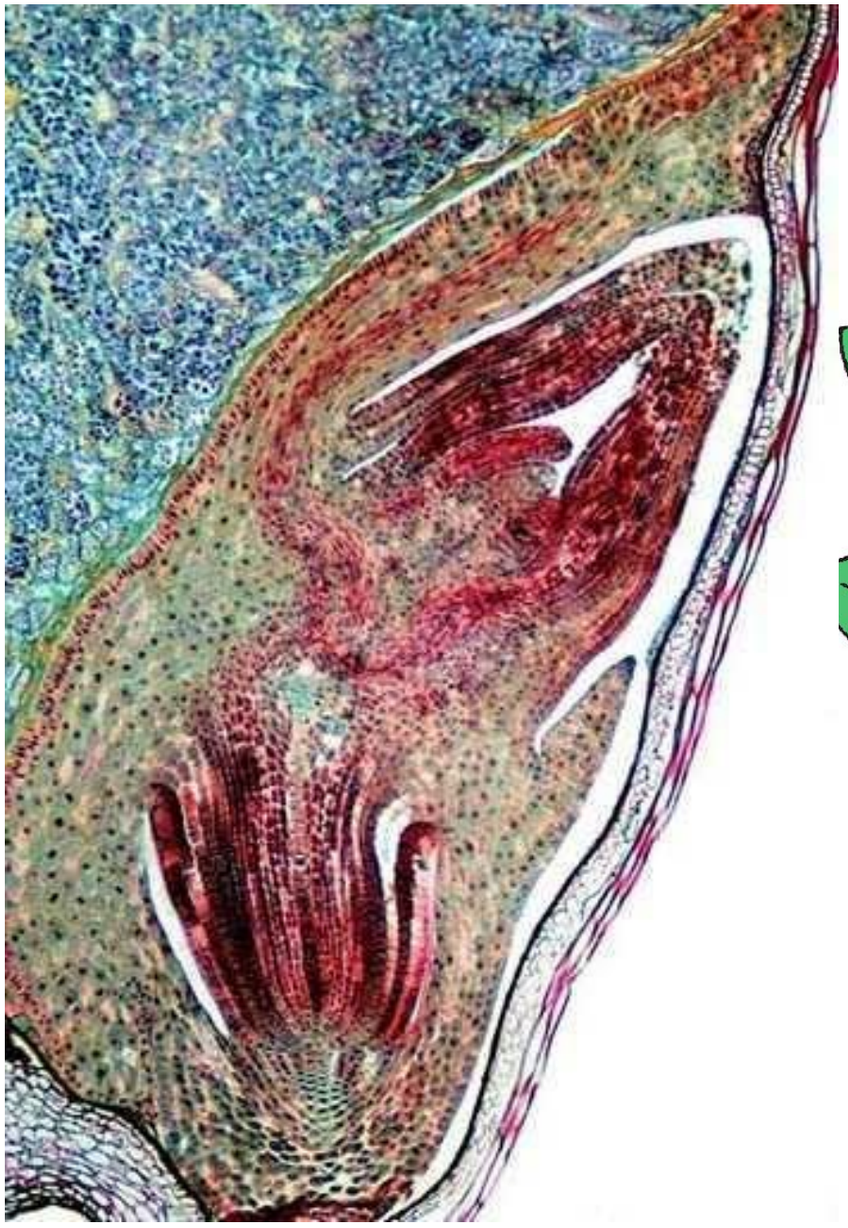
КОРРЕЛЯЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ ЛИСТА С МЕТАМЕРИЕЙ СПОРОФИТА

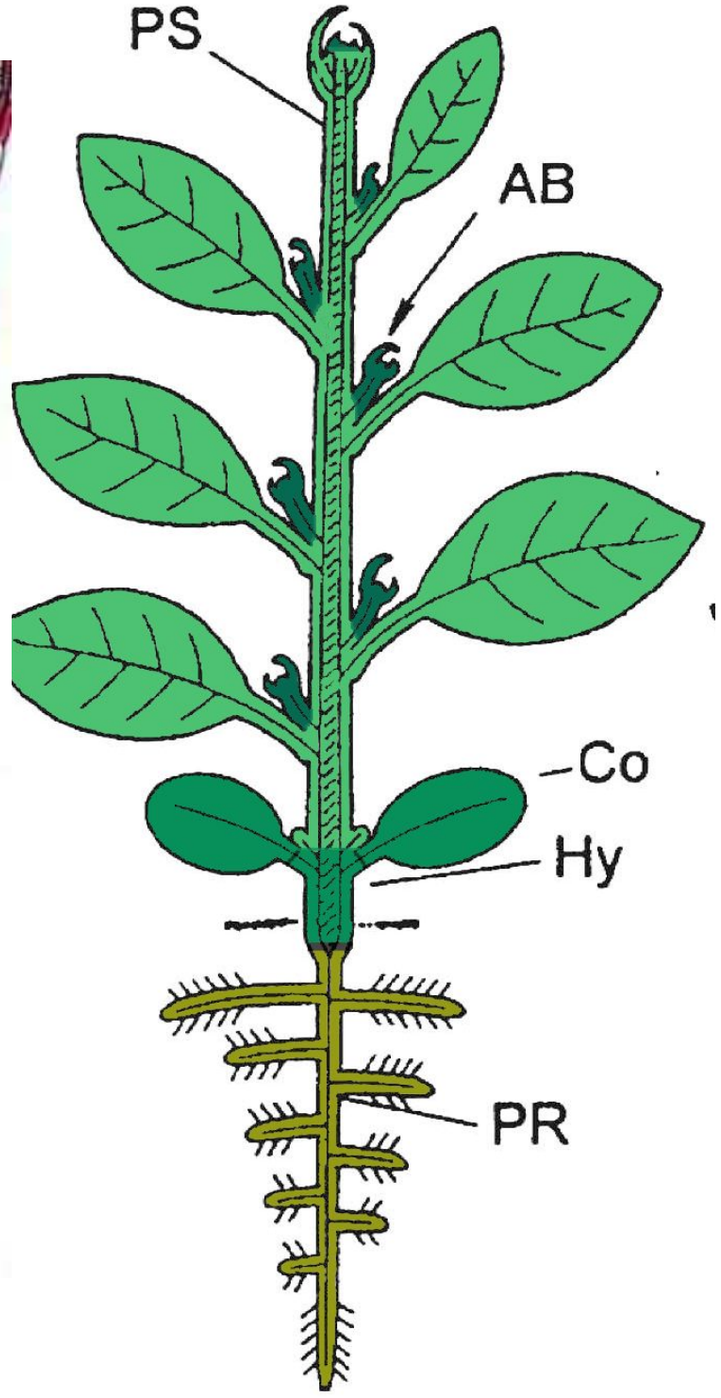


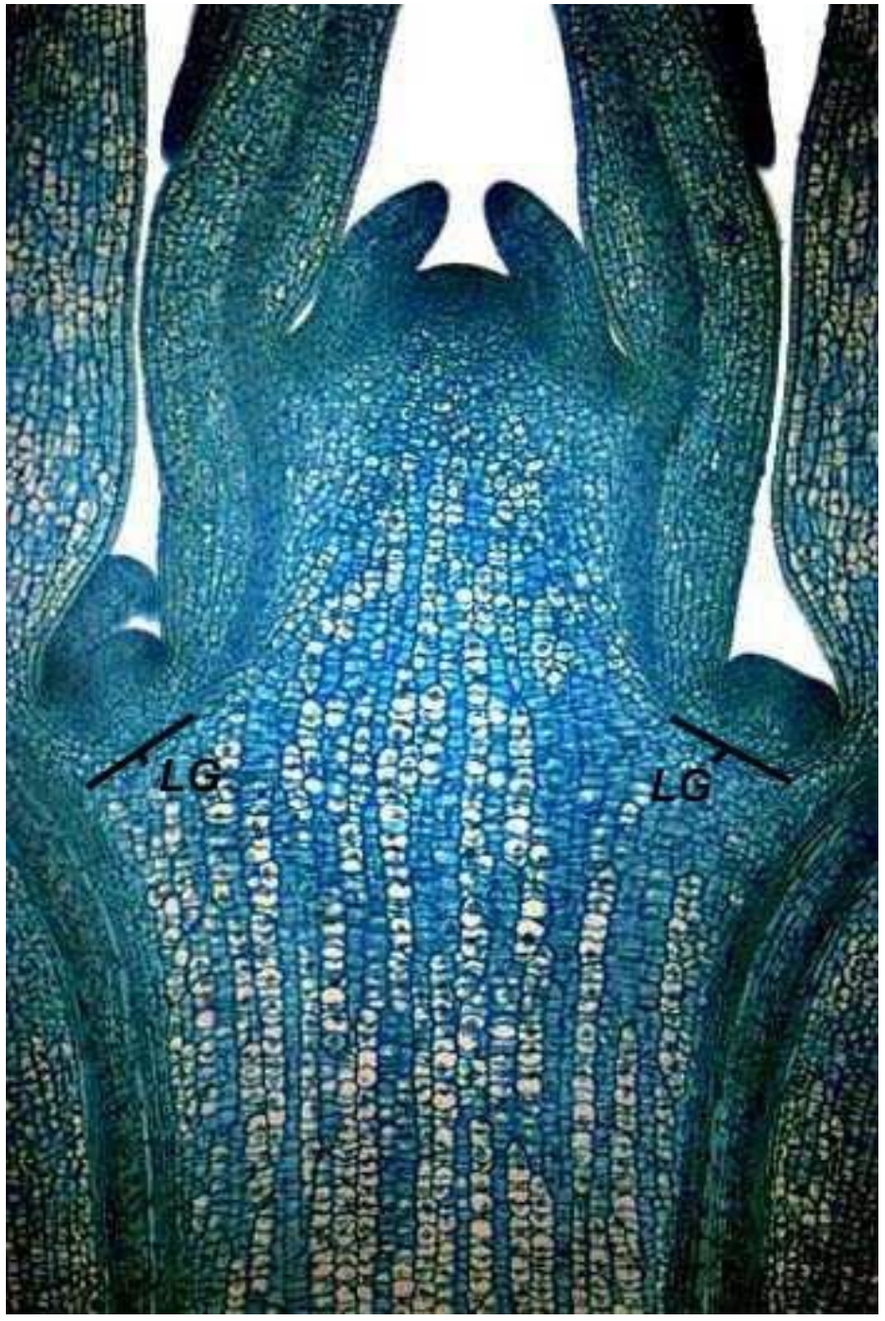




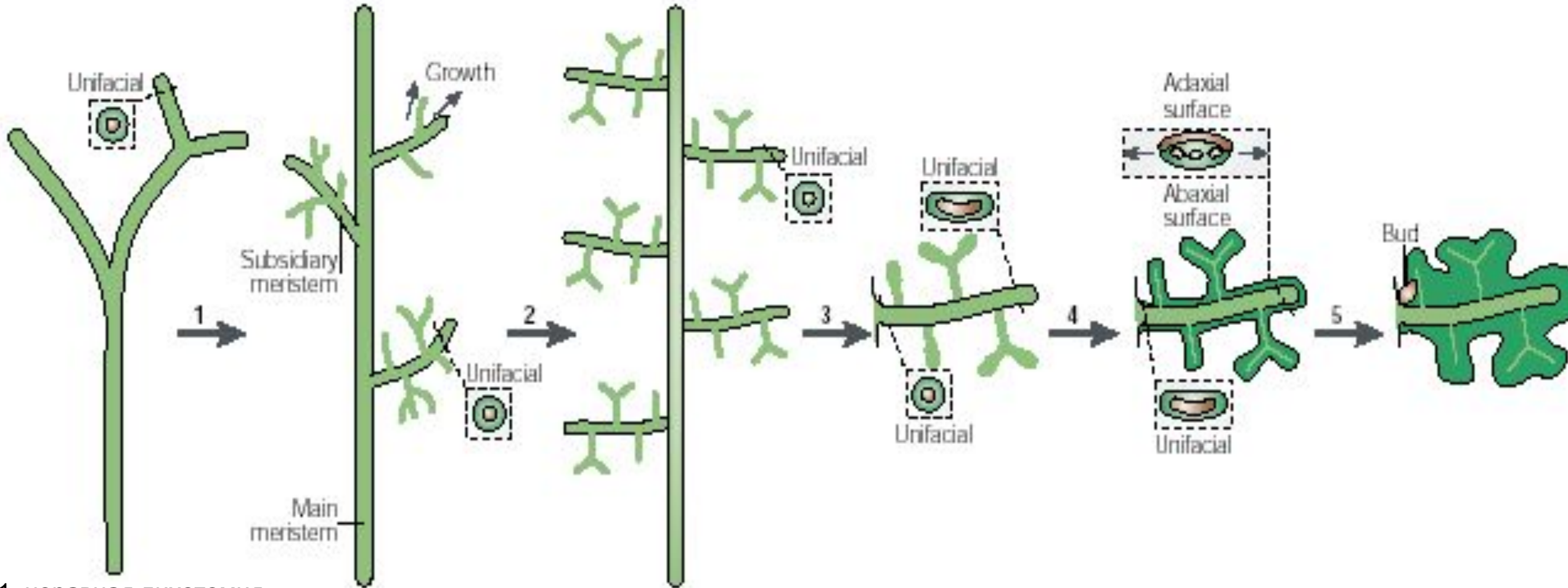
Биполярный рост и “геммаксилярная” метамерия скоррелированы с развитием зародыша внутри семени







Гипотеза возникновения и эволюции листа. Предполагается участие 5 программ развития. Предполагаемый порядок возникновения этих программ основан на морфологии листьев у ископаемых таксонов.



1, неравная дихотомия (перевершинивание. Возможно результат усложнения механизмов поддержания меристем.

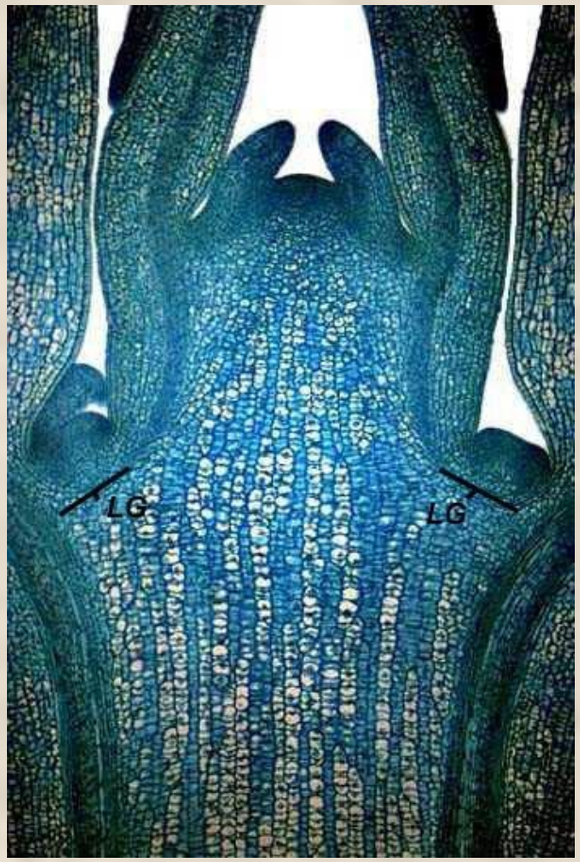
2, дифференцировка на побеги с ограниченным и неограниченным ростом. Возможно произошло путем подавления KNOX гомологами *PHANTASTICA* (*PH*)/*ROUGHSHEATH2, которые начали экспрессироваться все раньше*

3,возникновение дорсовентральности (некоторые ископаемые внешне радиальносимметричны, а внутри дорсовентральны). Эта программа реализуется путем поляризации доменов экспрессии генов “абаксиальности” и “адаксиальности” (*PHB*, YABBY и др);

4, возникновение листовой пластинки (более молодой - адаксиальный домен) в результате деятельности маргинальной меристемы. Антагонистичные взаимодествия генов аб- и адаксиальности (напр *PHB* и KNOX);

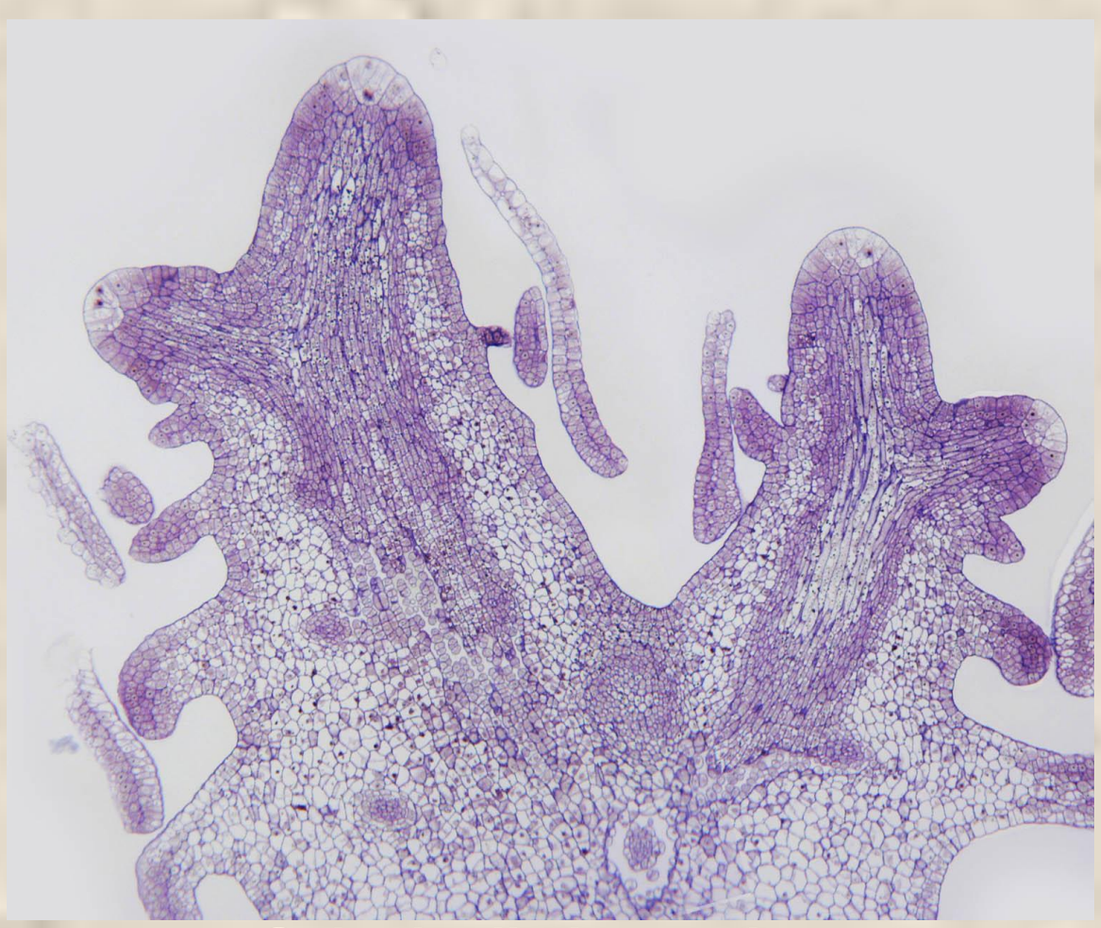
5, возникновение пазушной почки на адаксиальной стороне листа предположительно благодаря взаимодествию “генов адаксиальности” (напр homeodomain-zip gene *REVOLUTA*) и меристемспецифичности.

ОРГАНОГЕНЕЗ Наименьшая повторяющаяся структурная единица, образующаяся из АМП, - элементарный метамер - различен в разных группах растений



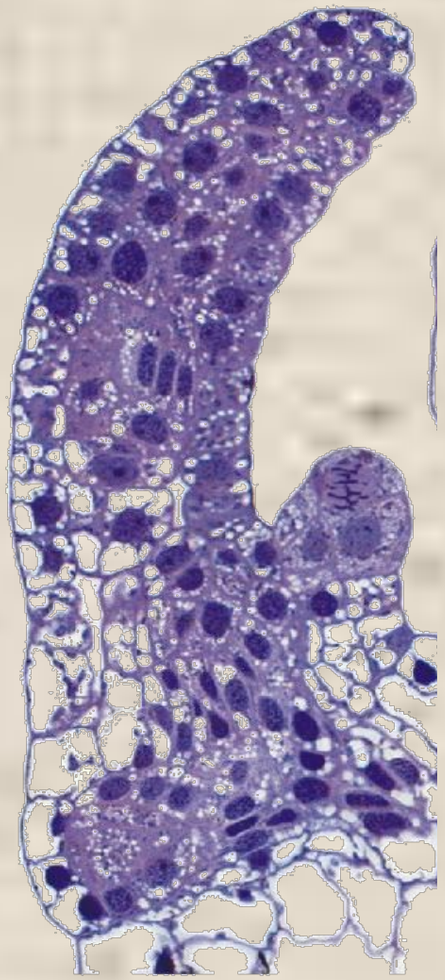
Syringa vulgaris

Элементарный метамер семенных растений - лист и пазушая почка



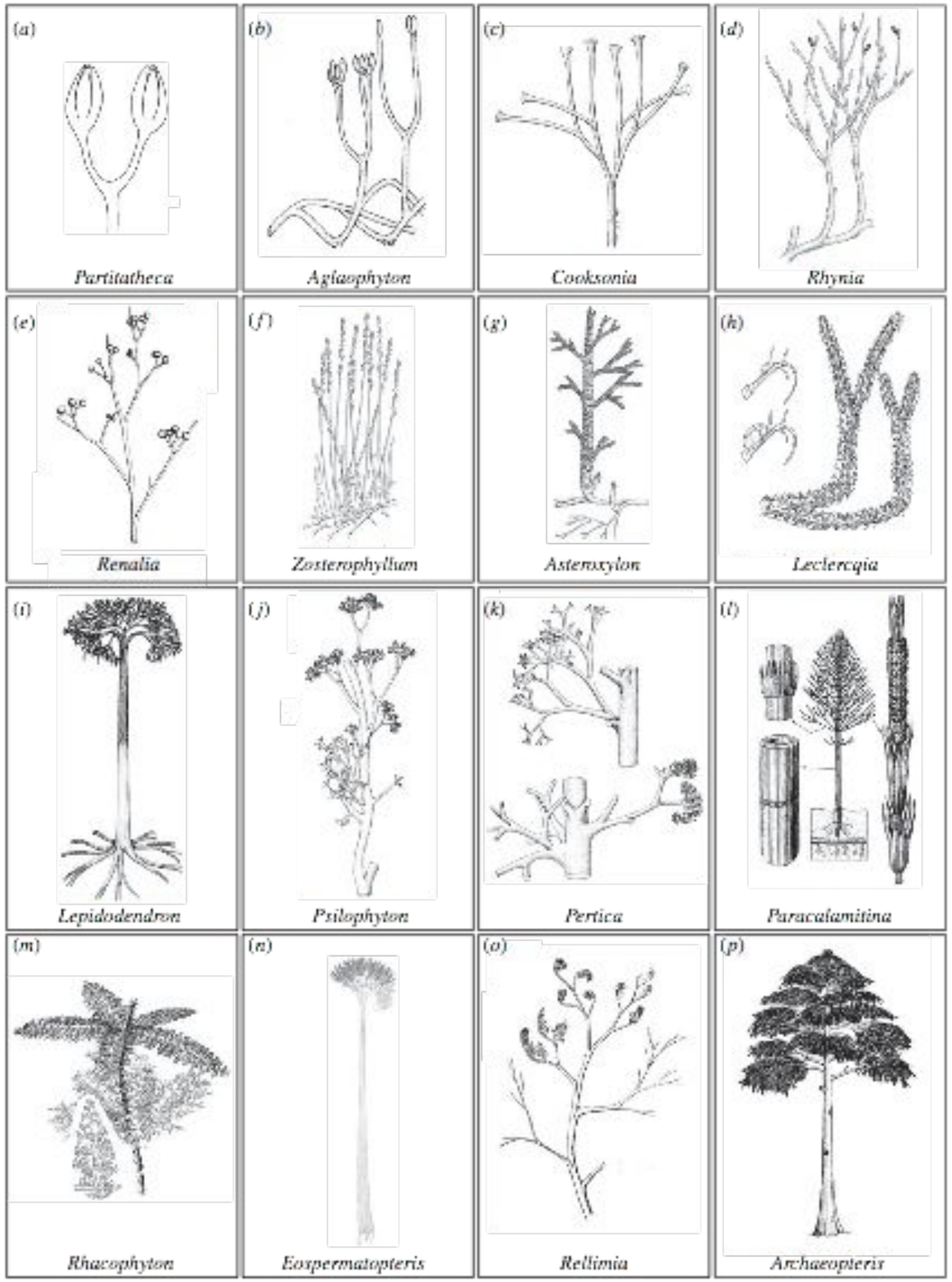
Selaginella kraussiana

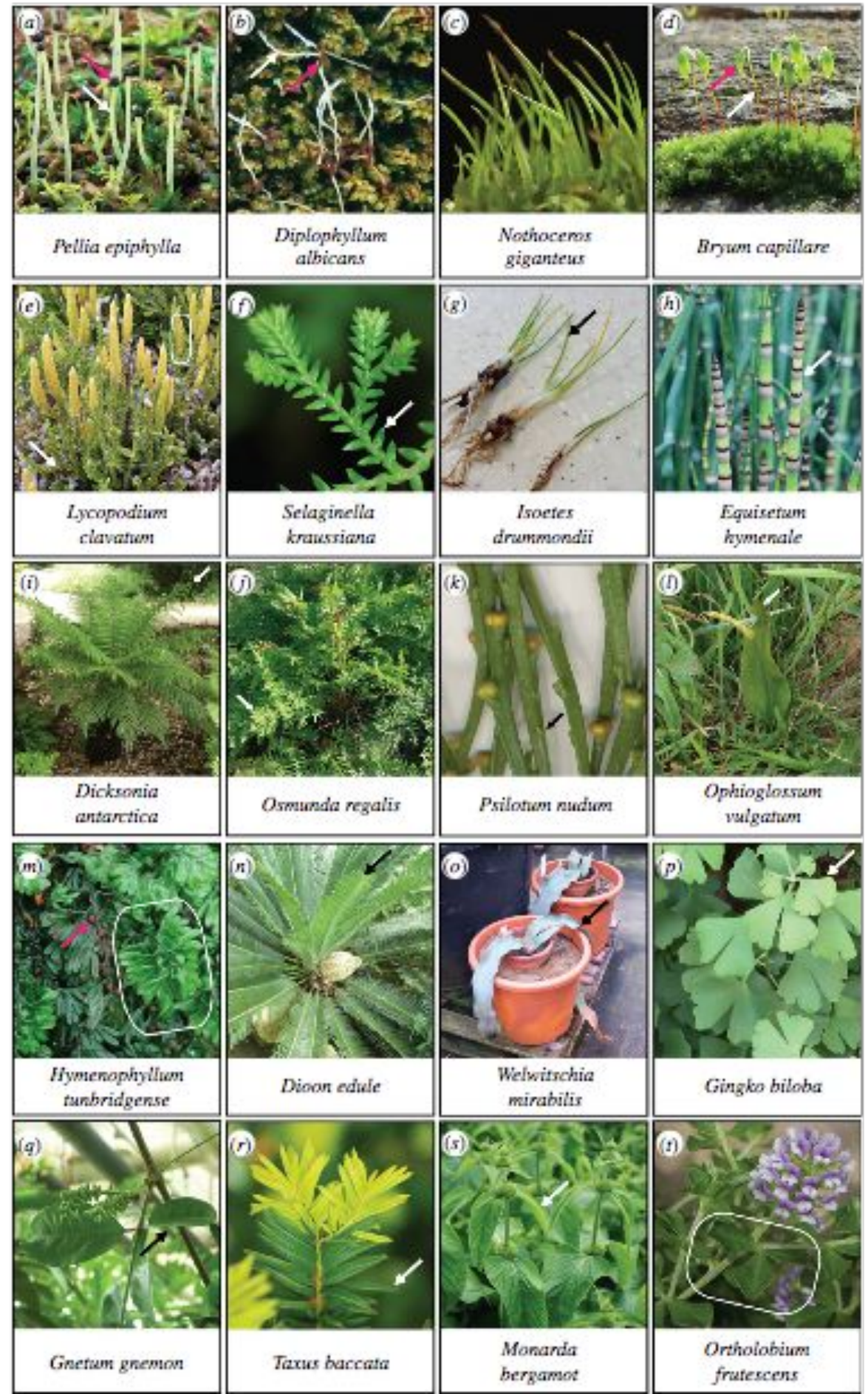
АМП плаунов и, вероятно, псилотовых образует только “микрофилльные” листья, регулярно дихотомиески делится

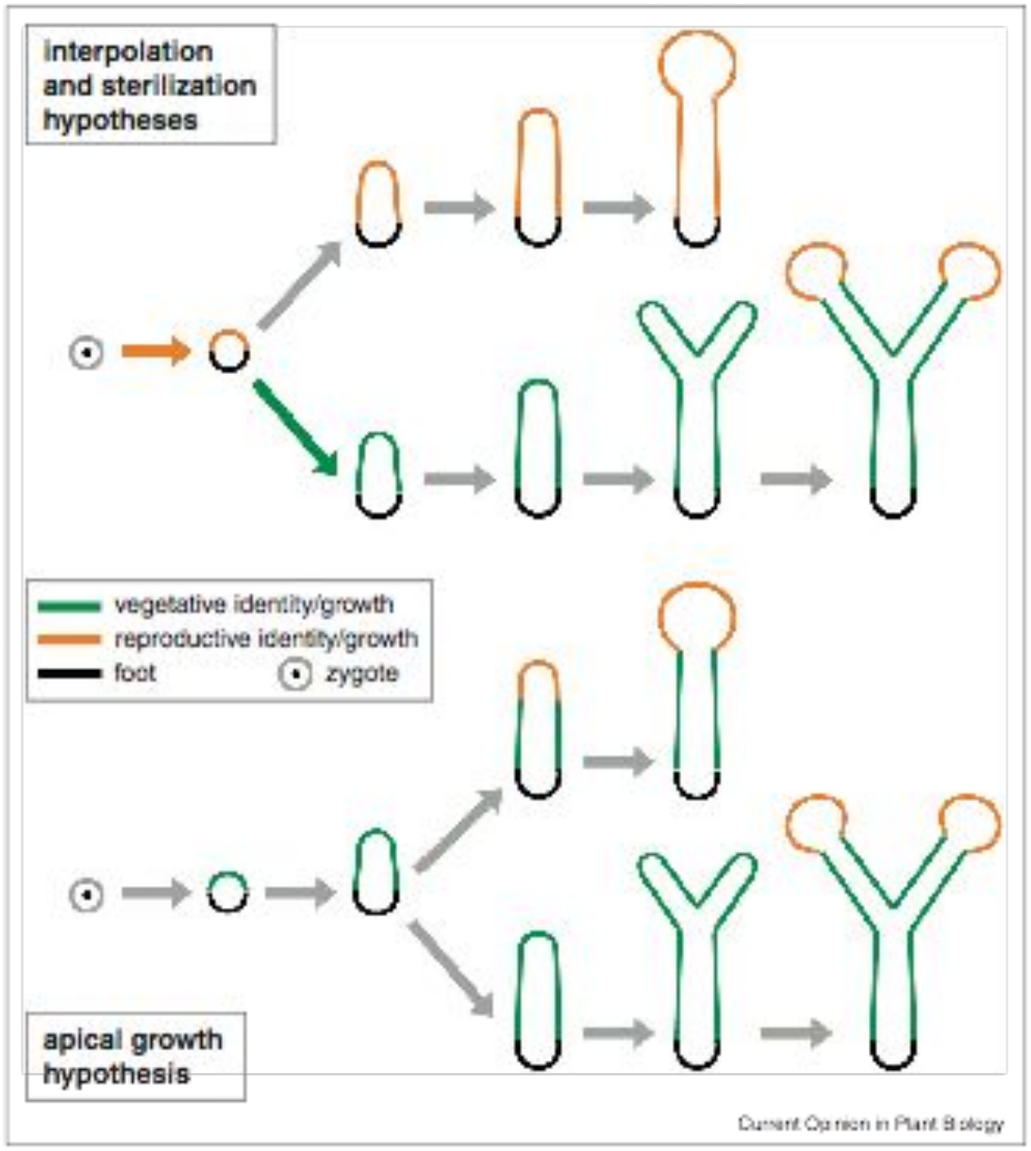


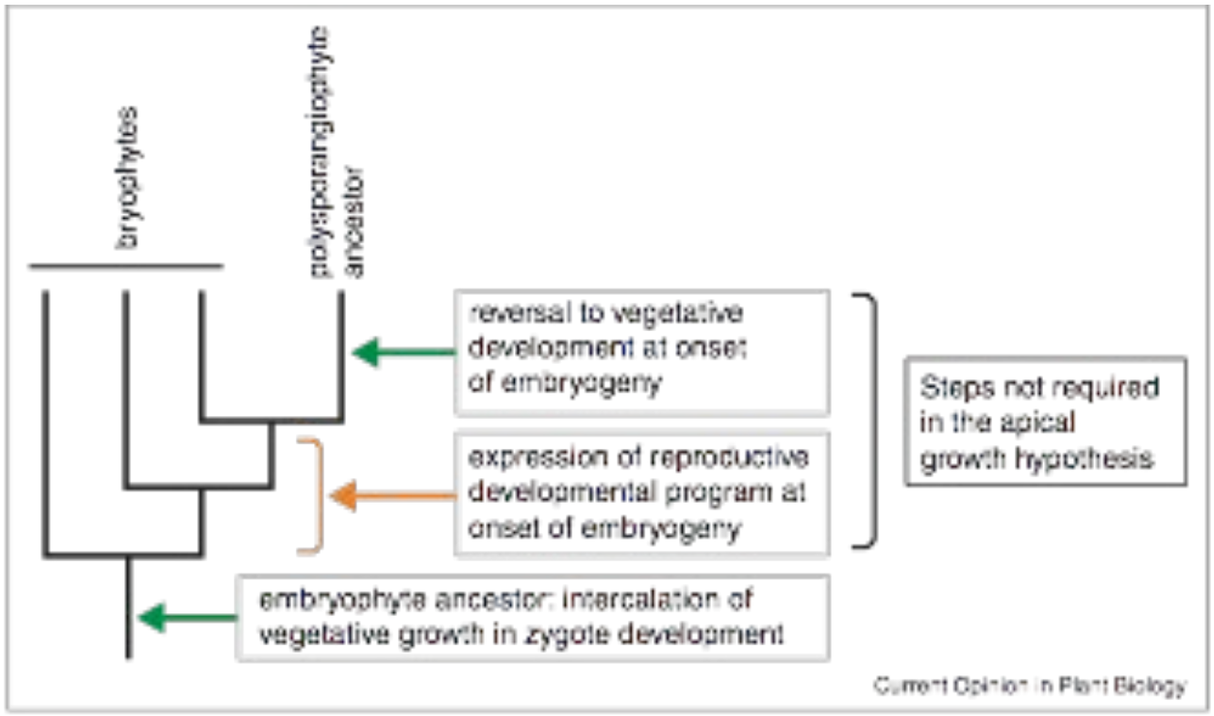
Ceratopteris richardii

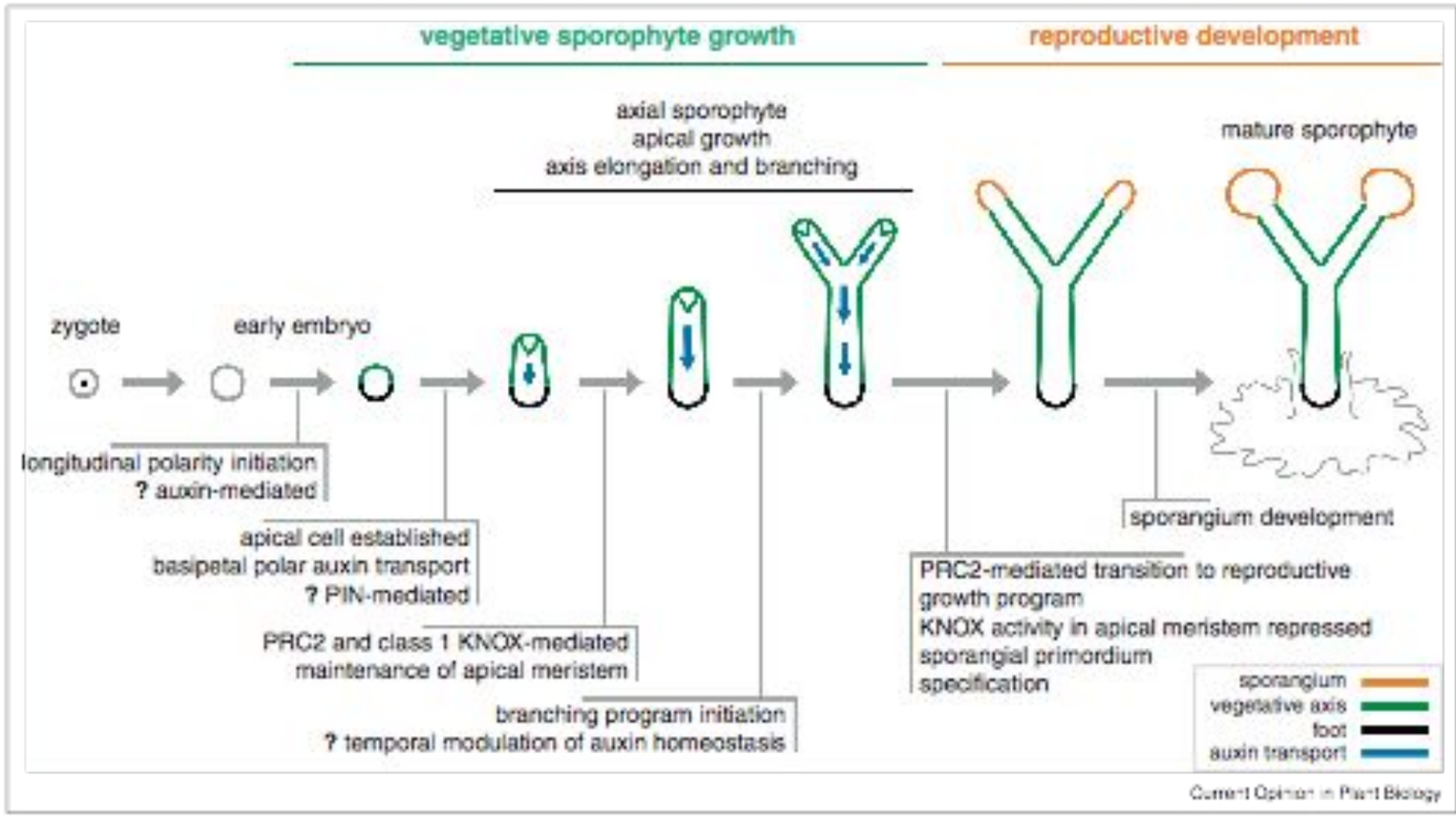
Элементарный метамер папоротников - лист и корень

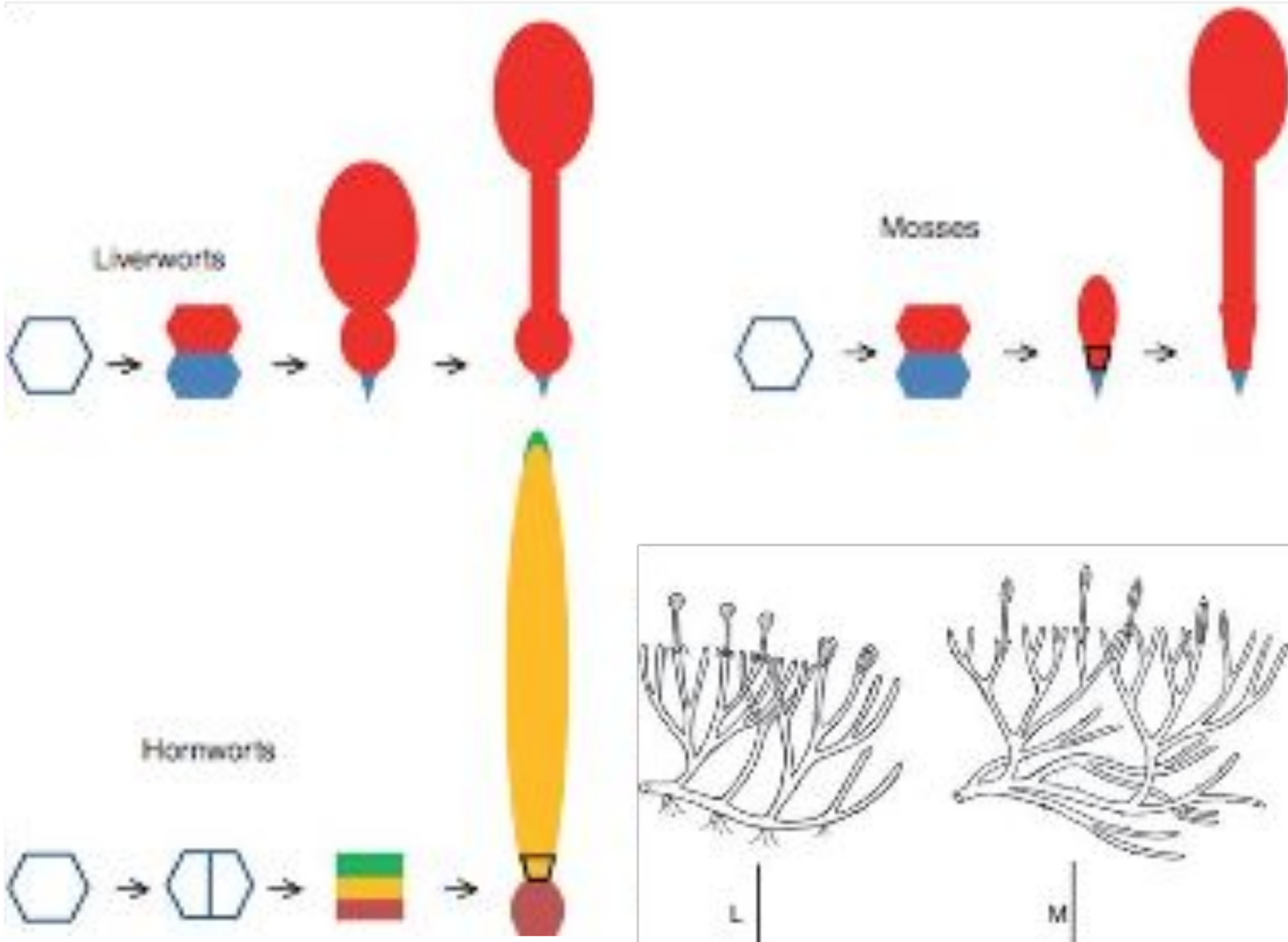

(a)
Partitatheca
(b)
Aglaophyton
(c)
Cooksonia
(d)
Rhynia
(e)
Renalia
(f)
Zosterophyllum
(g)
Asteroxylon
(h)
Leclercqia
(i)
Lepidodendron
(j)
Psilophyton
(k)
Pertica
(l)
Paracalamitina
(m)
Rhacophyton
(n)
Eospermatopteris
(o)
Rellimia
(p)
Archaeopteris

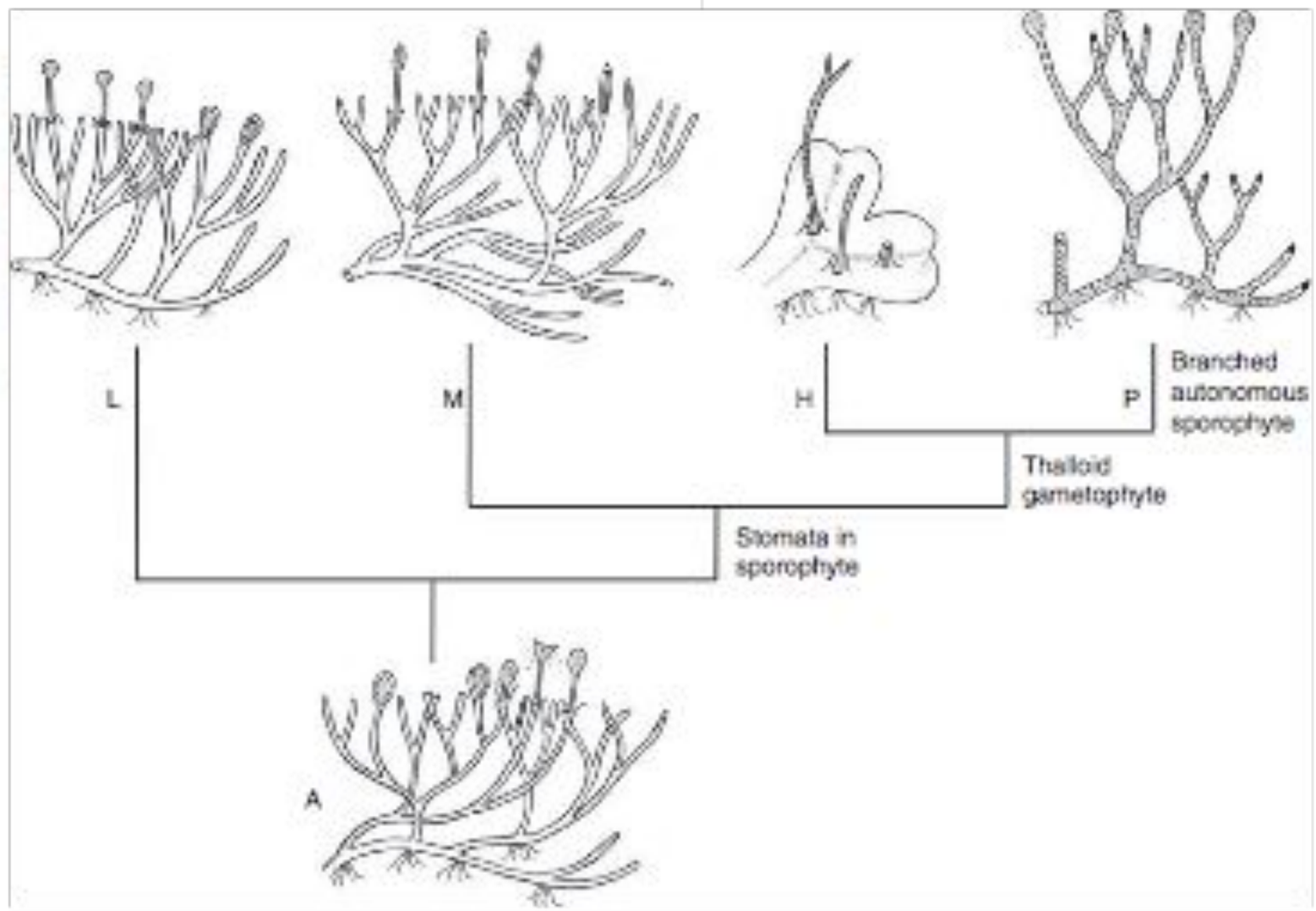

(a)
Pellia epiphylla
(b)
Diplophyllum albicans
(c)
Nothoceros giganteus
(d)
Bryum capillare
(e)
Lycopodium clavatum
(f)
Selaginella kraussiana
(g)
Isoetes drummondii
(h)
Equisetum hymenale
(i)
Dicksonia antarctica
(j)
Osmunda regalis
(k)
Psilotum nudum
(l)
Ophioglossum vulgatum
(m)
Hymenophyllum tunbridgense
(n)
Dioon edule
(o)
Welwitschia mirabilis
(p)
Gingko biloba
(q)
Gnetum gnemon
(r)
Taxus baccata
(s)
Monarda bergamot
(t)
Ortholobium frutescens

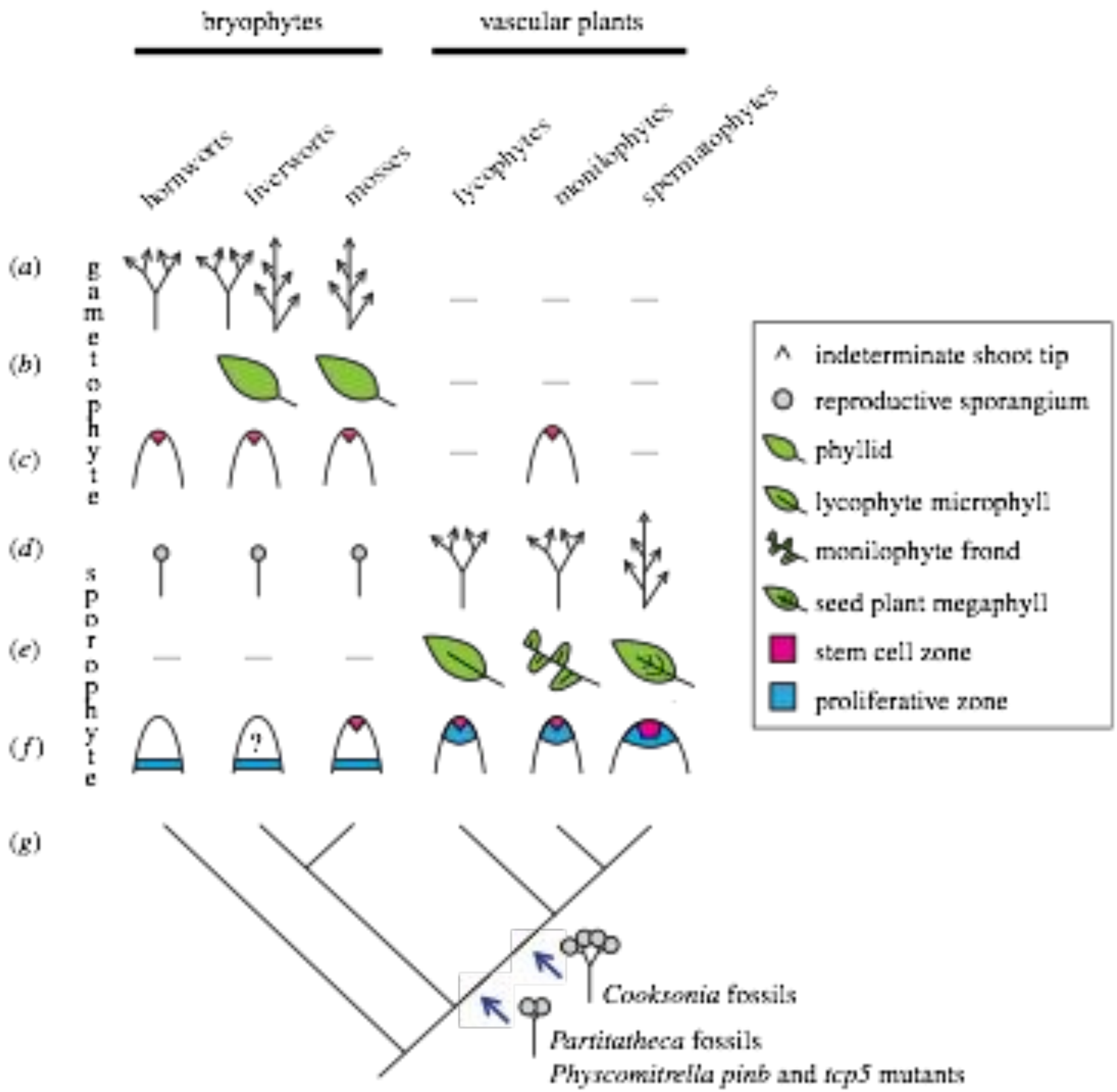

interpolation and sterilization hypotheses
vegetative identity/growth
reproductive identity/growth
foot
zygote
apical growth hypothesis
Current Opinion in Plant Biology

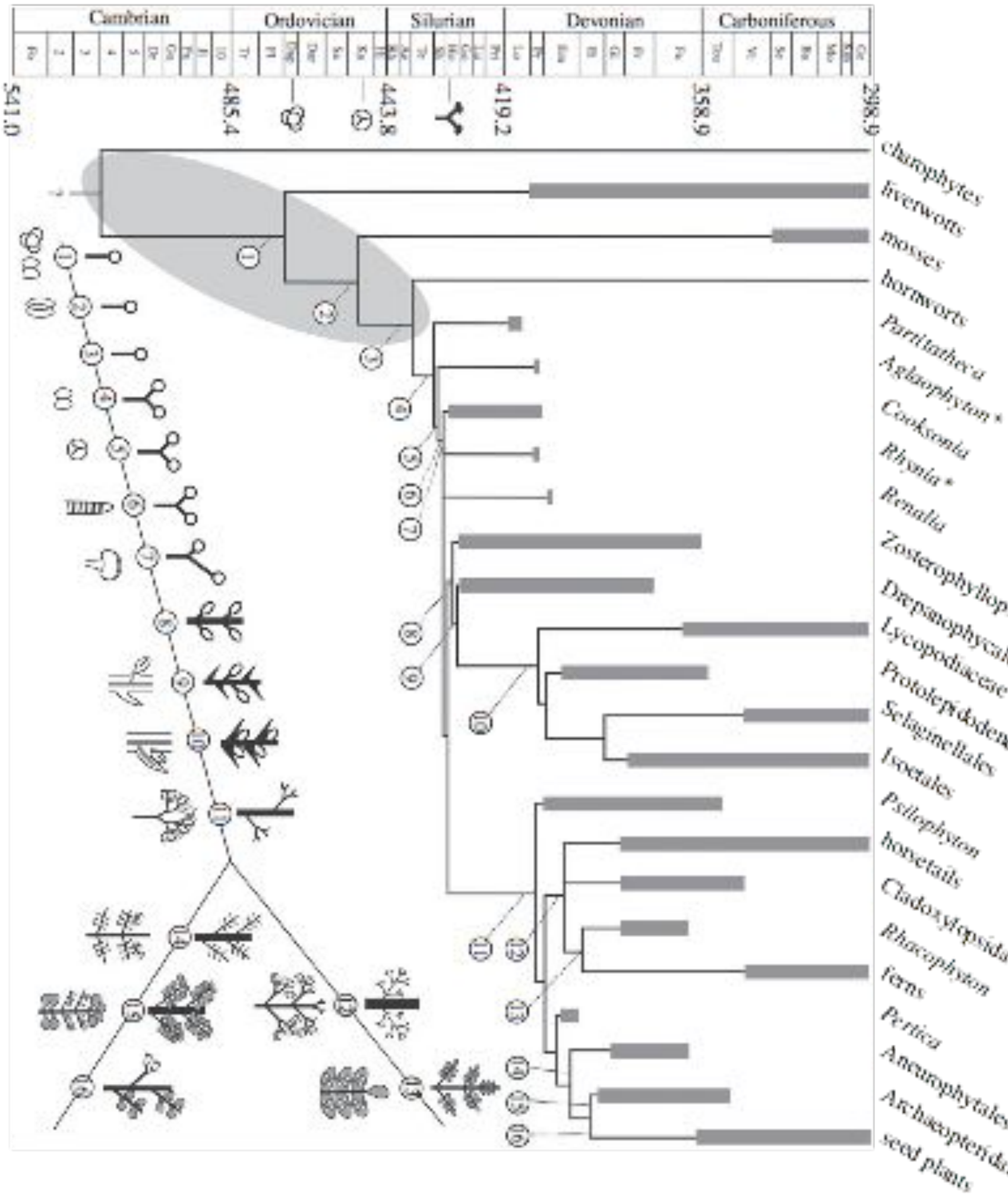

bryophytes
polysporangiophyte ancestor
reversal to vegetative development at onset of embryogeny
expression of reproductive developmental program at onset of embryogeny
Steps not required in the apical growth hypothesis
embryophyte ancestor: intercalation of vegetative growth in zygote development
Current Opinion in Plant Biology

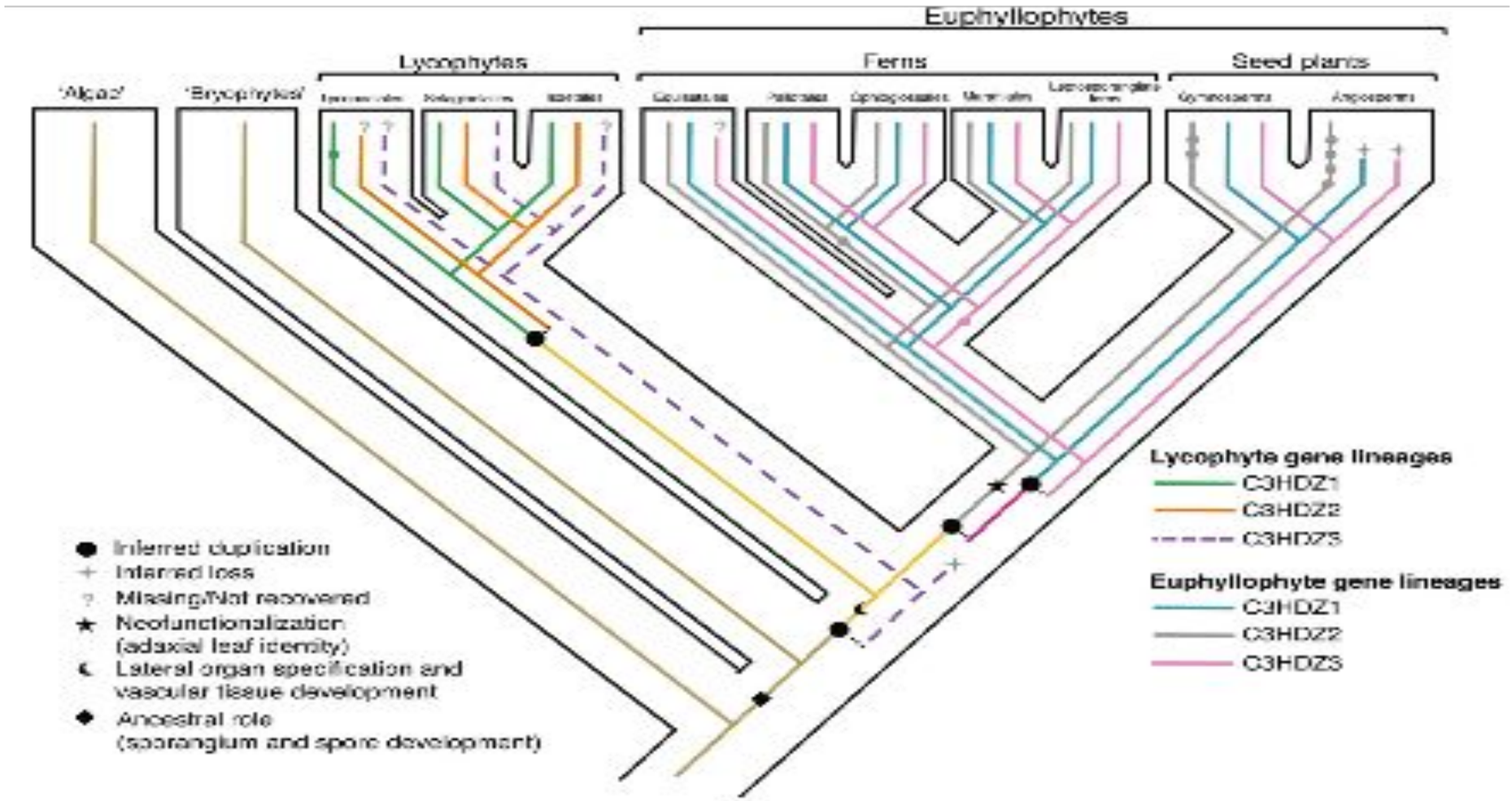

vegetative sporophyte growth
reproductive development
axial sporophyte
apical growth
axis elongation and branching
mature sporophyte
zygote
early embryo
longitudinal polarity initiation
? auxin-mediated
apical cell established
basipetal polar auxin transport
? PIN-mediated
PRC2 and class 1 KNOX-mediated
maintenance of apical meristem
branching program initiation
? temporal modulation of auxin homeostasis
PRC2-mediated transition to reproductive growth program
KNOX activity in apical meristem repressed
sporangial primordium specification
sporangium development
sporangium
vegetative axis
foot
auxin transport
Current Opinion in Plant Biology

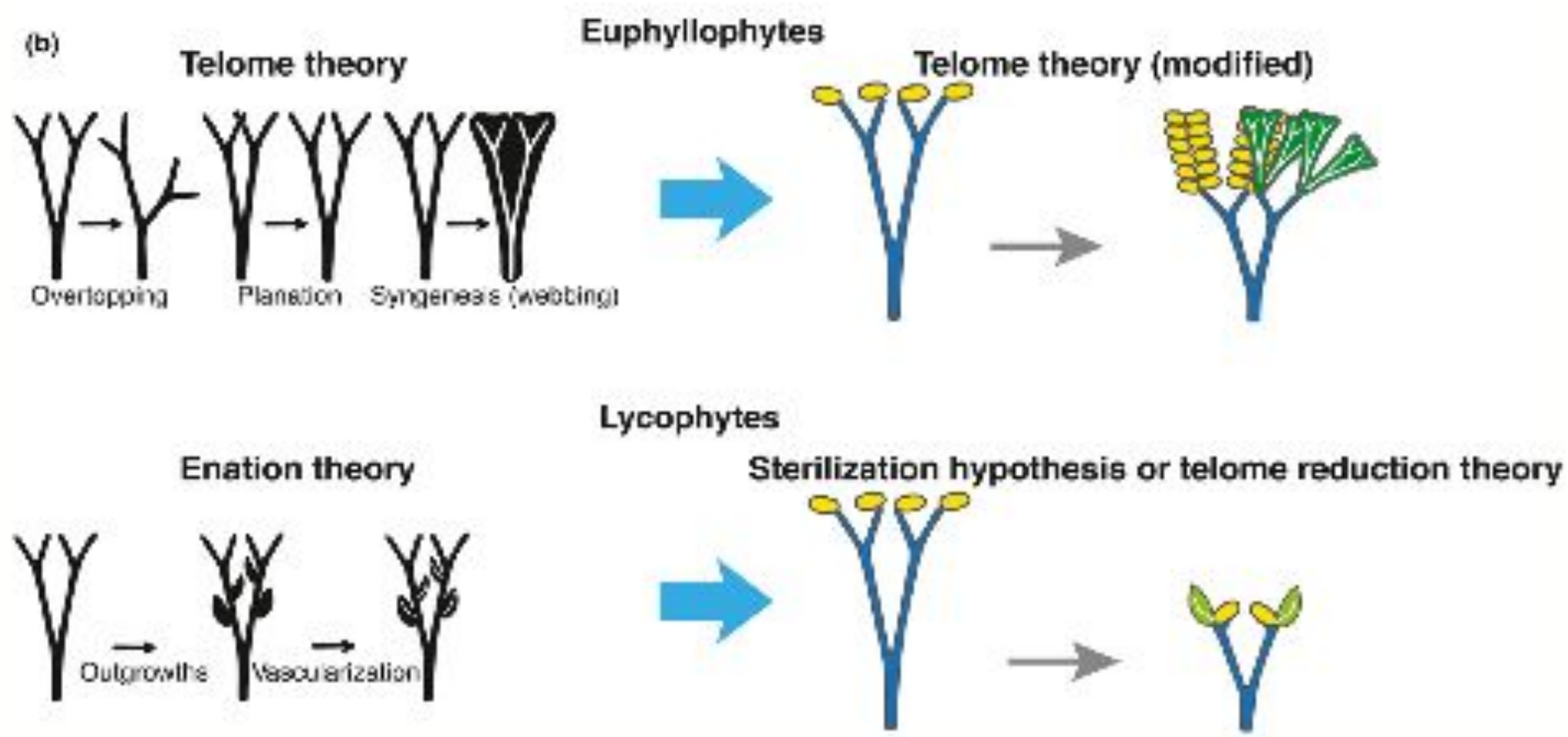

Liverworts
Mosses
Hornworts


L
M
H
P
Branched autonomous sporophyte
Thalloid gametophyte
Stomata in sporophyte
A


bryophytes
vascular plants
hornworts
liverworts
mosses
lycophytes
monilophytes
spermatophytes
(a)
(b)
(c)
(d)
(e)
(f)
(g)
gametophyte
sporophyte
?
indeterminate shoot tip
reproductive sporangium
phyllid
lycophyte microphyll
monilophyte frond
seed plant megaphyll
stem cell zone
proliferative zone
Cooksonia fossils
Partitatheca fossils
Physcomitrella pinb and tcp5 mutants


Cambrian
Ordovician
Silurian
Devonian
Carboniferous
541.0
485.4
443.8
419.2
358.9
298.9
charophytes
liverworts
mosses
hornworts
Parilatheca
Aglaophyton *
Cooksonia
Rhynia *
Renalia
Zosterophyllopsis
Drepanophycales
Lycopodiaceae
Protolepidodendrales
Selaginellales
Isoetales
Psilophyton
horsetails
Cladoxylopsida
Rhacophyton
ferns
Pertica
Aneurophytales
Archaeopteridales
seed plants


Euphyllophytes
Lycophytes
Ferns
Seed plants
'Algae'
'Bryophytes'
Lycophyte gene lineages
C3HDZ1
C3HDZ2
C3HDZ3
Euphyllophyte gene lineages
C3HDZ1
C3HDZ2
C3HDZ3
Inferred duplication
Inferred loss
Missing/Not recovered
Neofunctionalization (adaxial leaf identity)
Lateral organ specification and vascular tissue development
Ancestral role (sporangium and spore development)


(b)
Euphyllophytes
Telome theory
Telome theory (modified)
Overtopping
Planation
Syngenesis (webbing)
Lycophytes
Enation theory
Sterilization hypothesis or telome reduction theory
Outgrowths
Vascularization