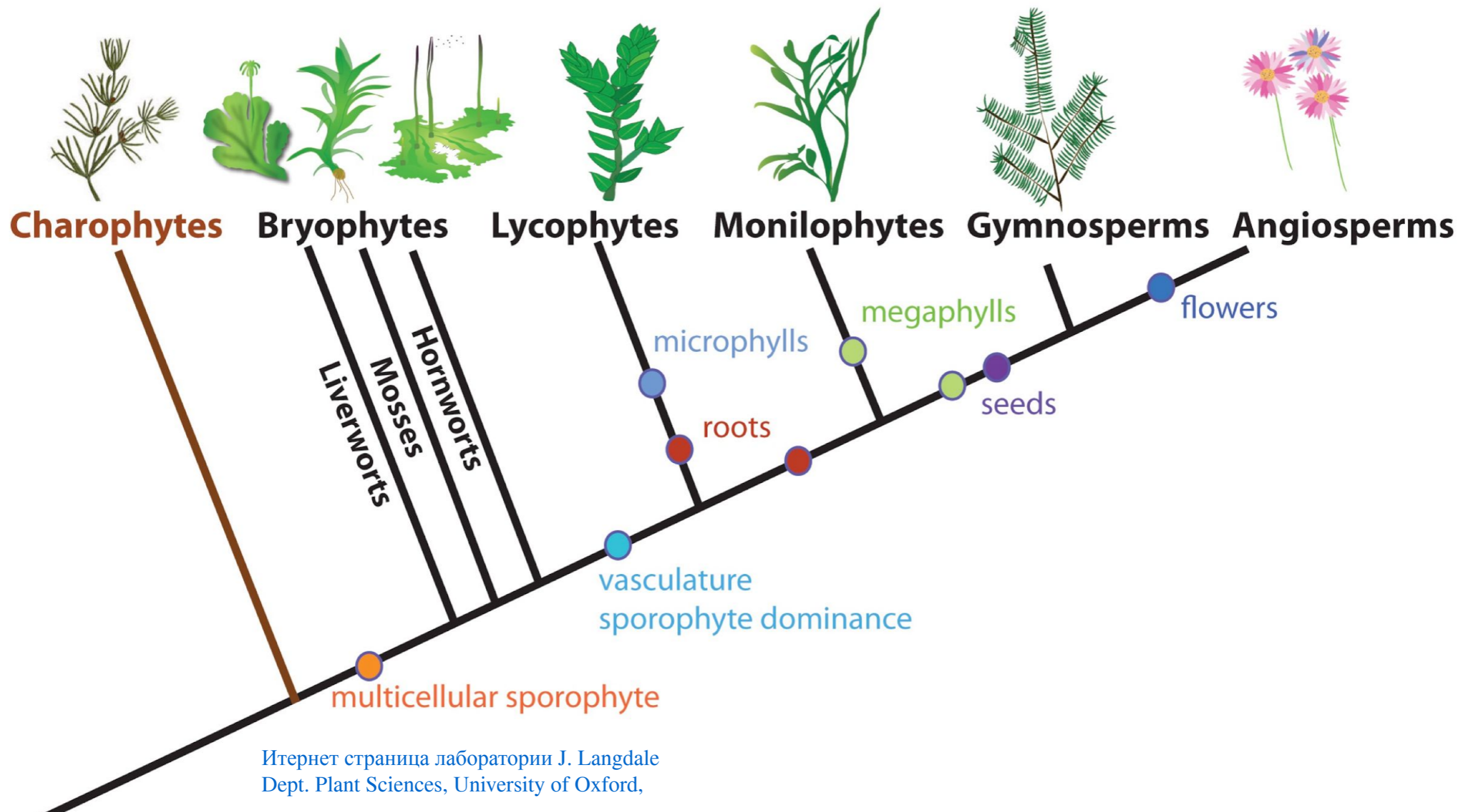
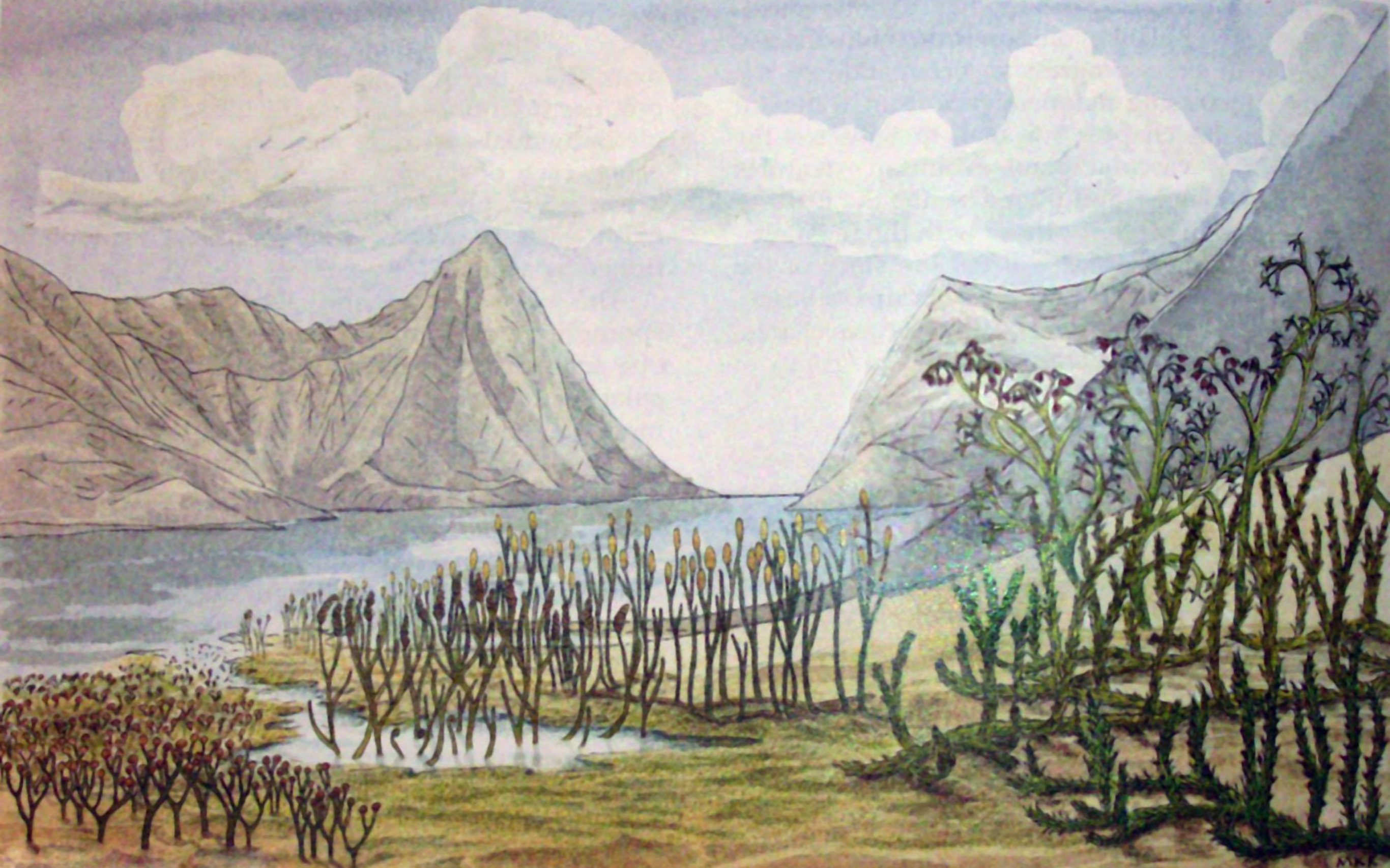


# ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ



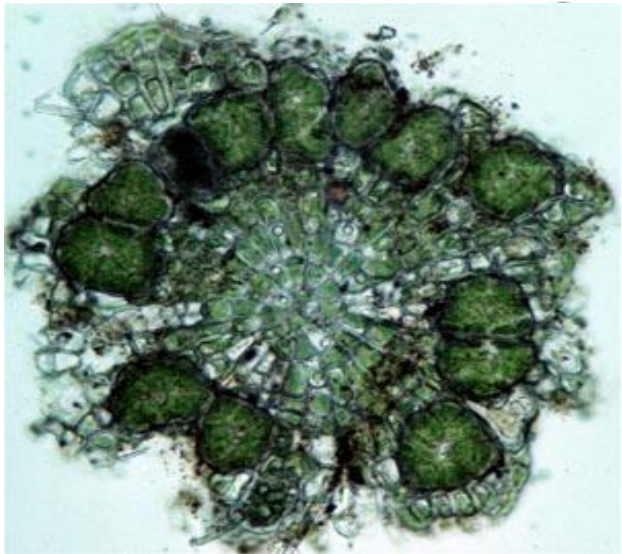




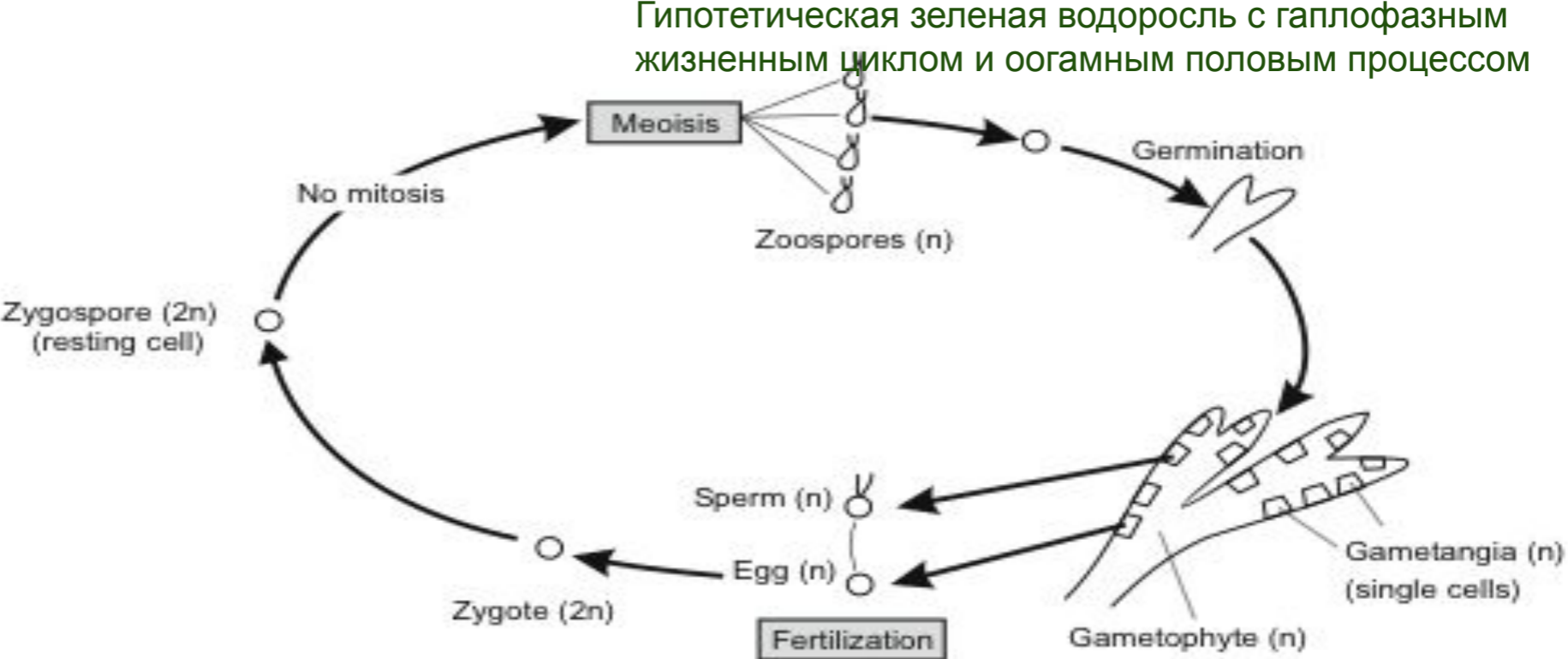
Ландшафт среднего раннего Девона. Раннедевонские ( 408 - 387 млн лет назад) *Cooksonia*, *Zosterophyllum*, *Aglaophyton*. Среднедевонский *Psilophyton* (387-374 млн лет назад), плауны *Drepanophycus* и *Protolepidodendron*. На переднем плане - мхи, «вышедшие на сушу» 510-430 млн лет в Ордовике.



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



*Coleochaete*



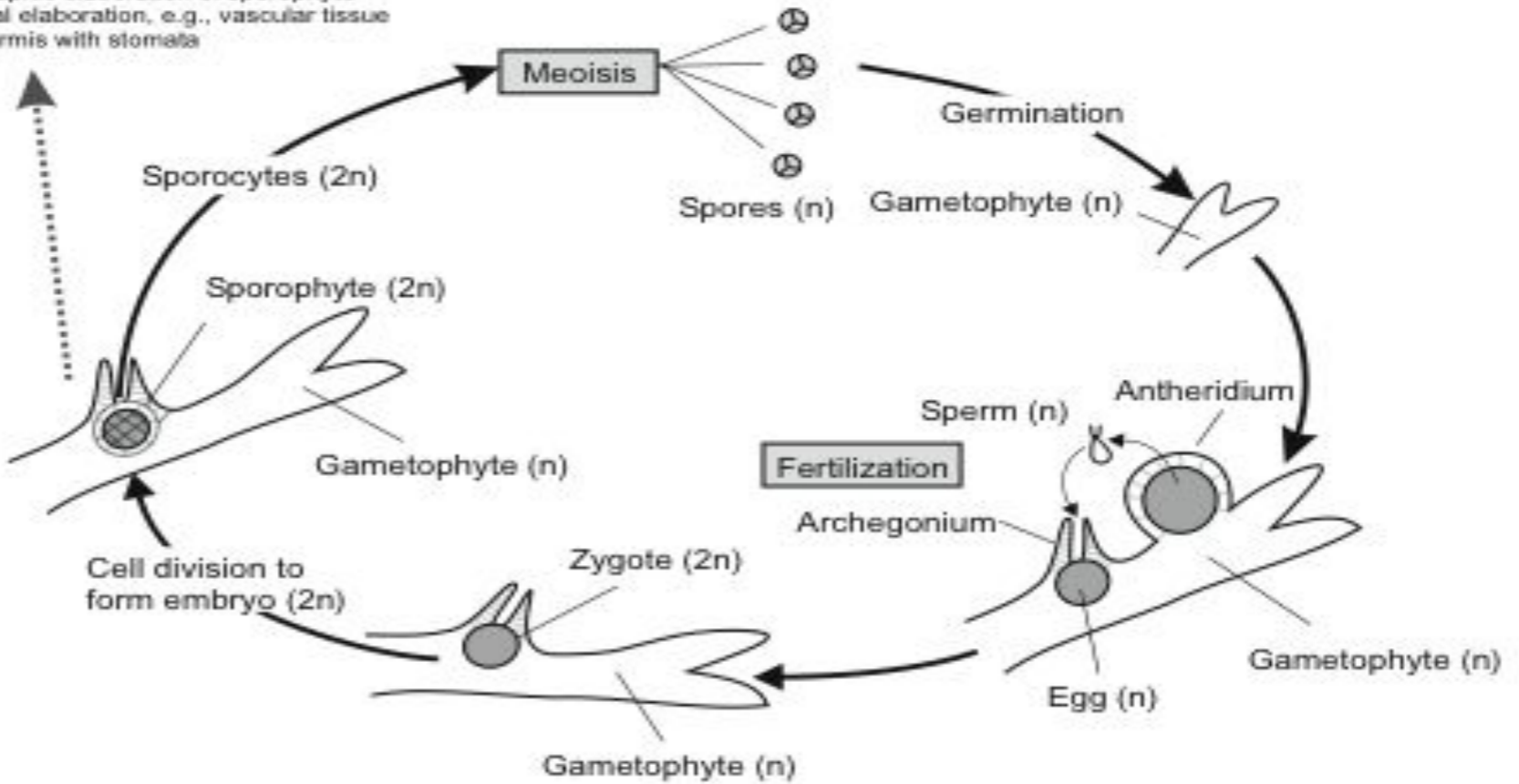
**B**

Additional changes in a lower vascular plant:  
 1. Organographic elaboration of sporophyte  
 2. Anatomical elaboration, e.g., vascular tissue and epidermis with stomata

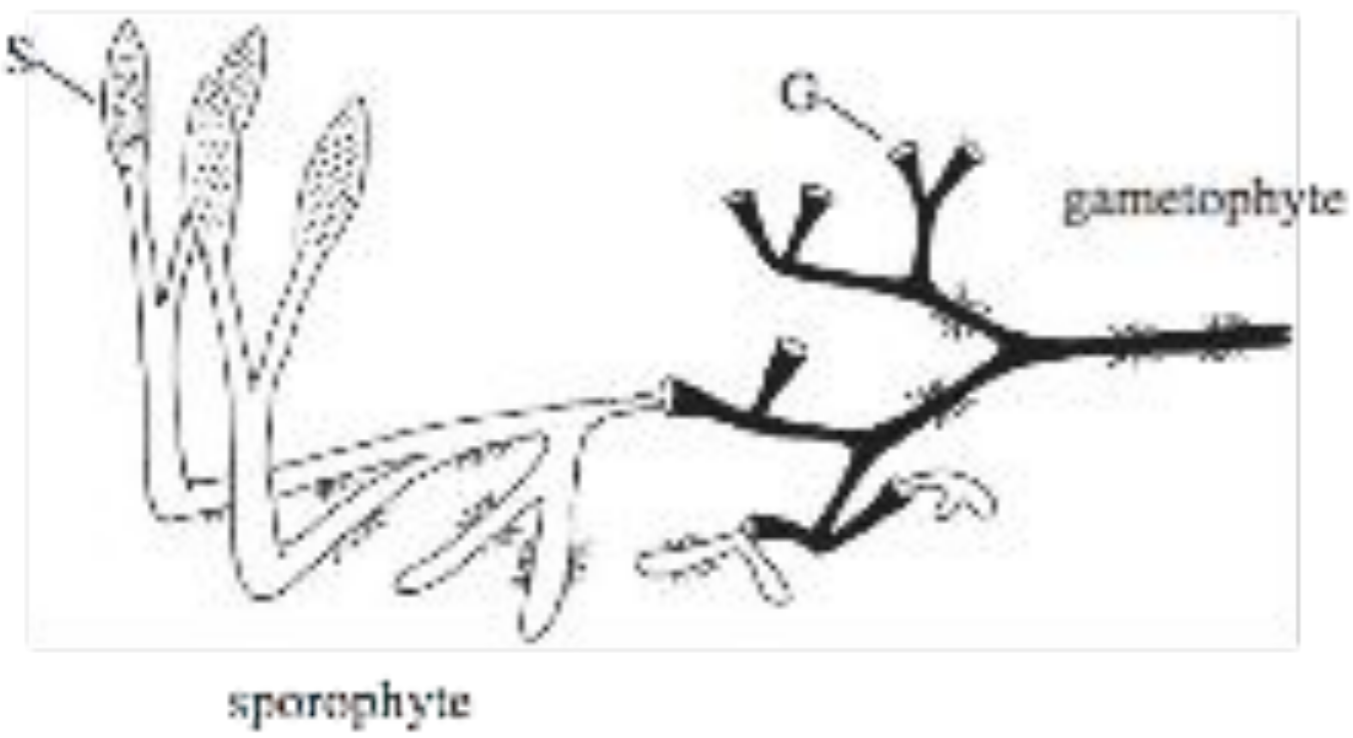
Возникновение многоклеточного спорофита



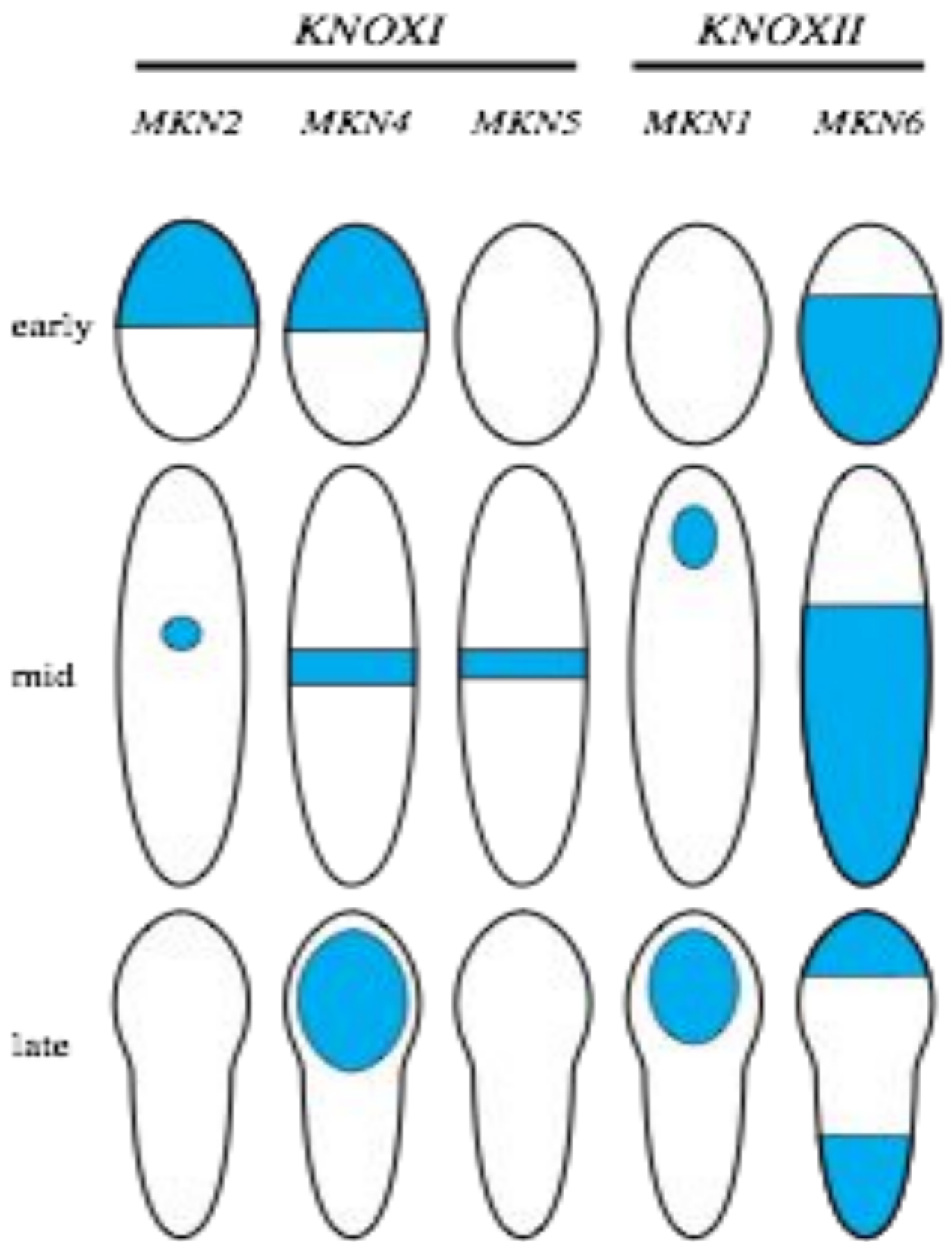
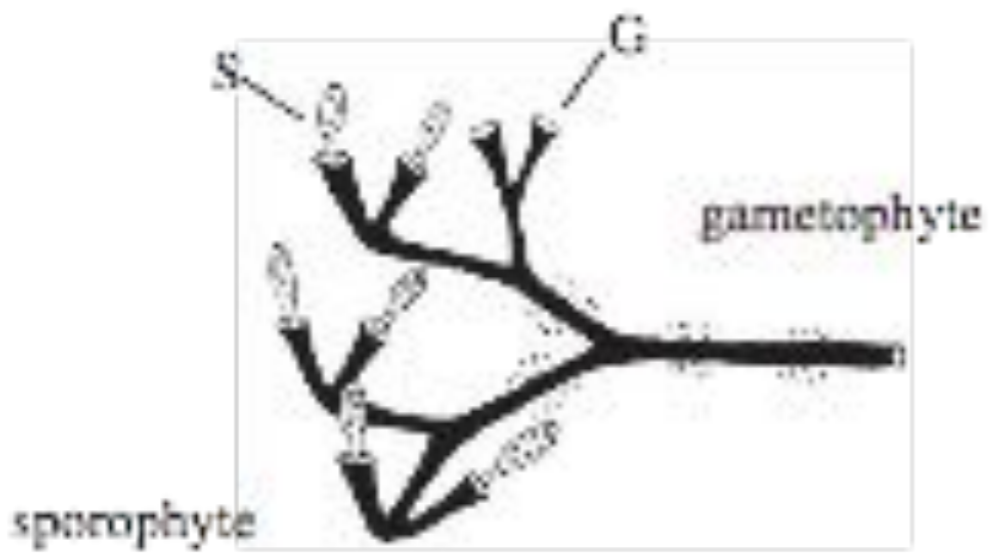
Гаметофит Anthoceros sp. (мохообразные).



Наиболее древней функцией генов KNOX класса I, полученных из предположительно возникшей у зеленых водорослей, является регуляция спорооноса. 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.

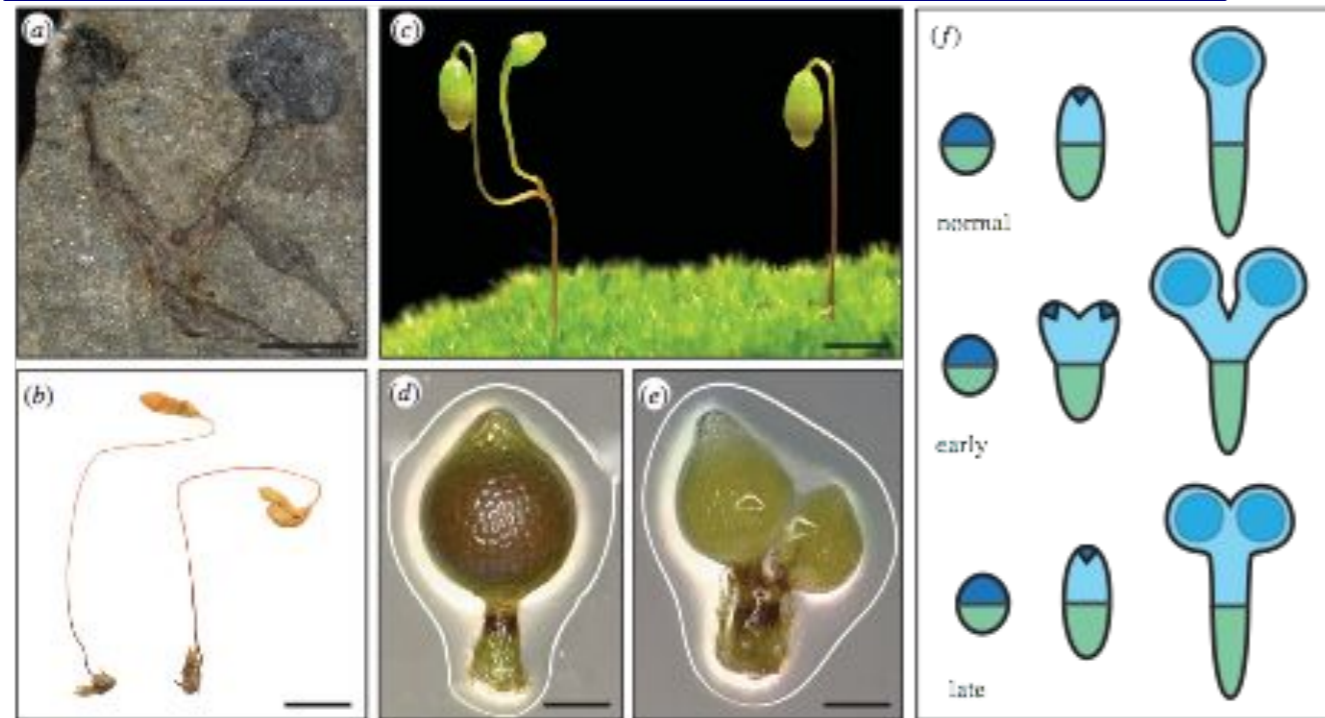
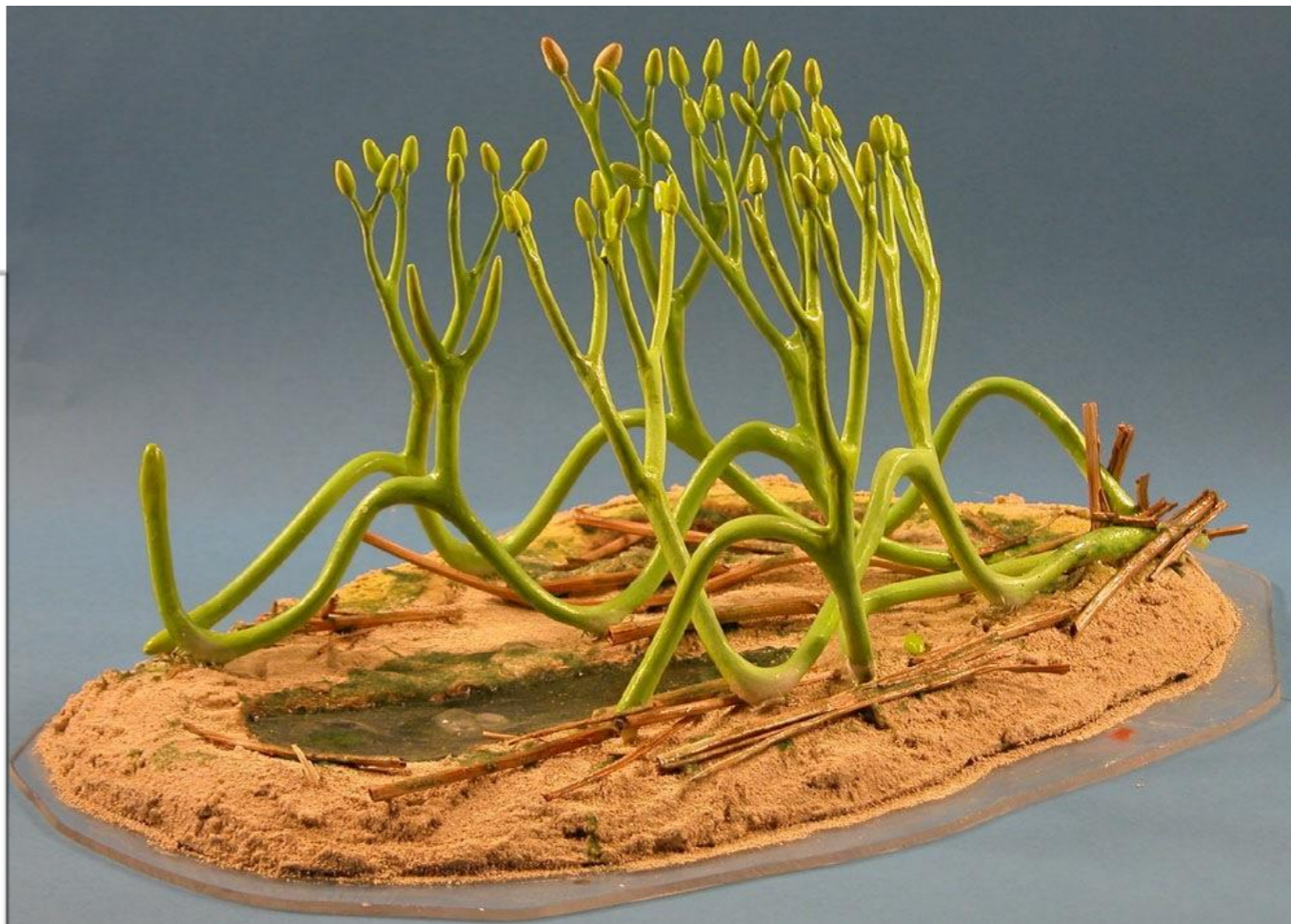
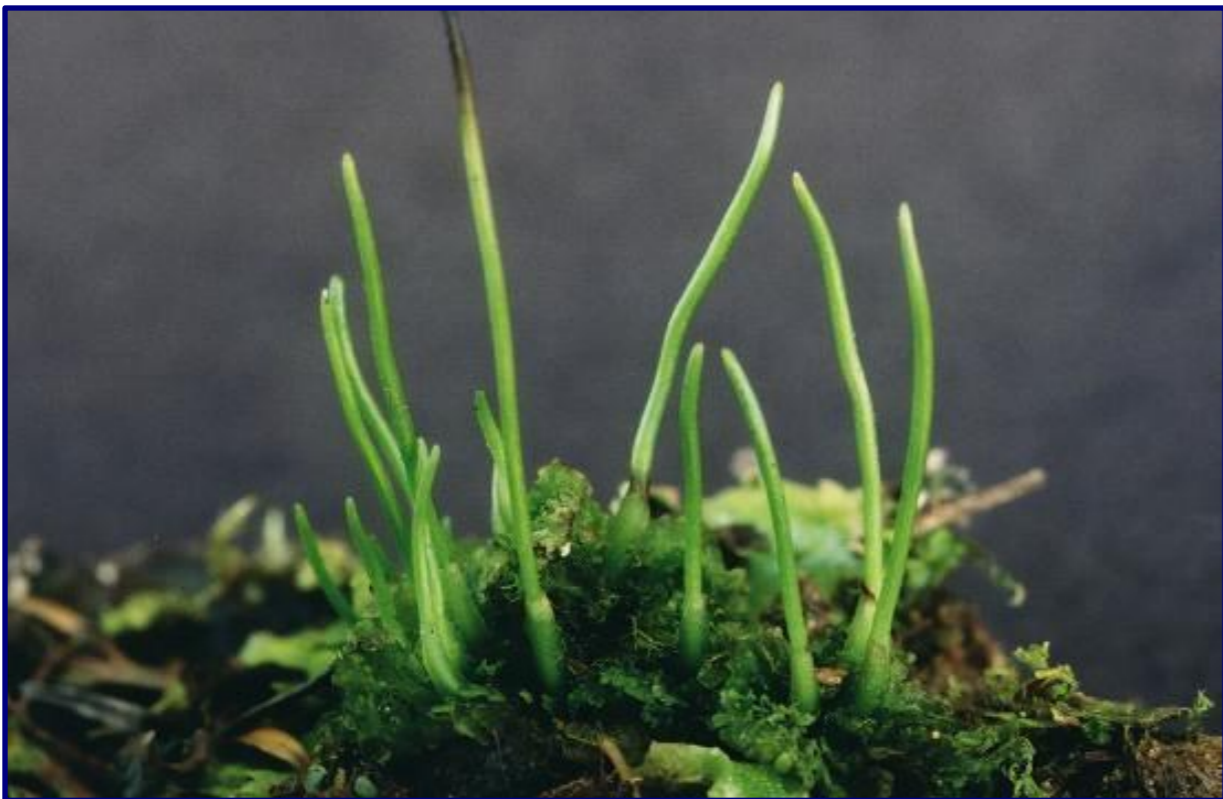
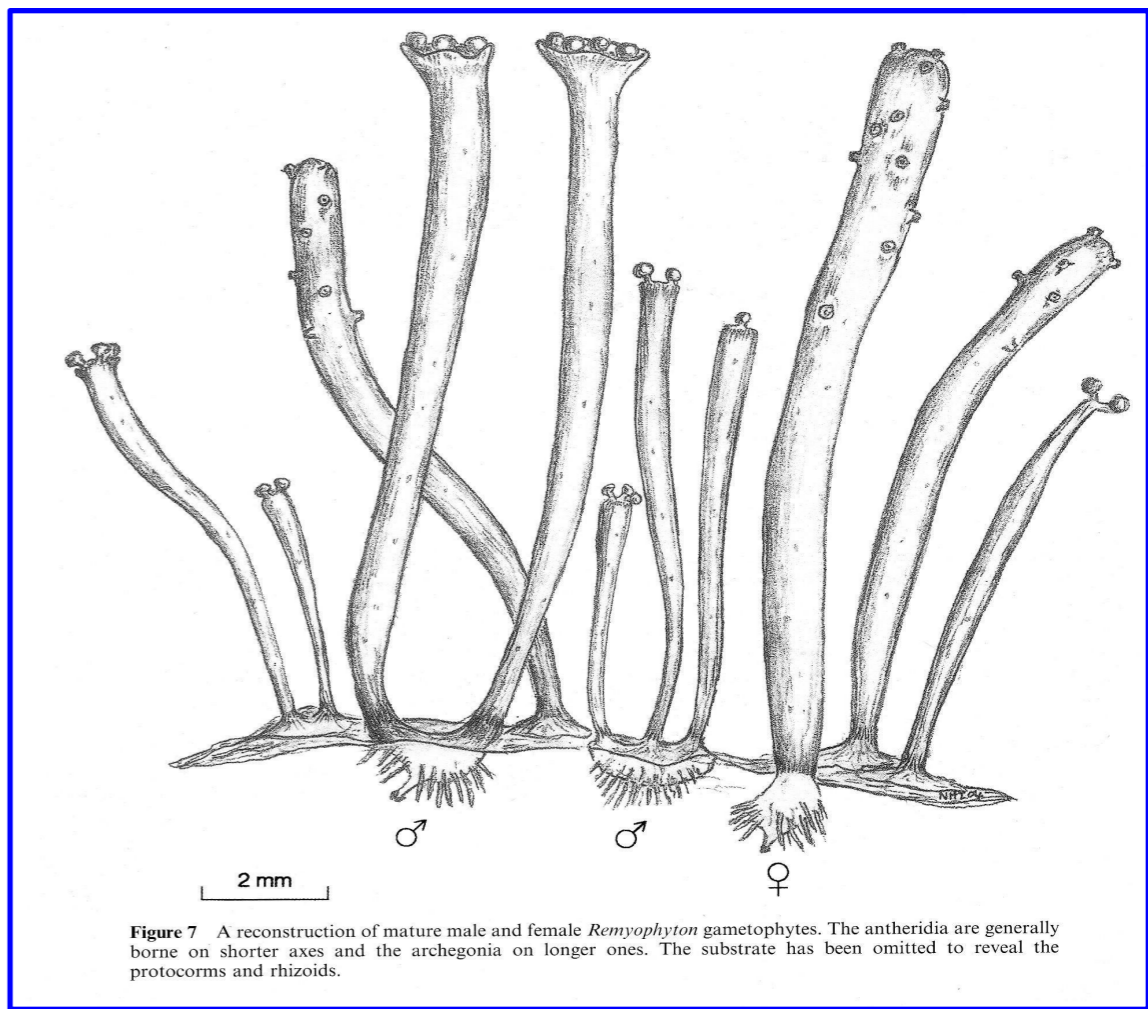


LCA land plants (ur-life cycle)



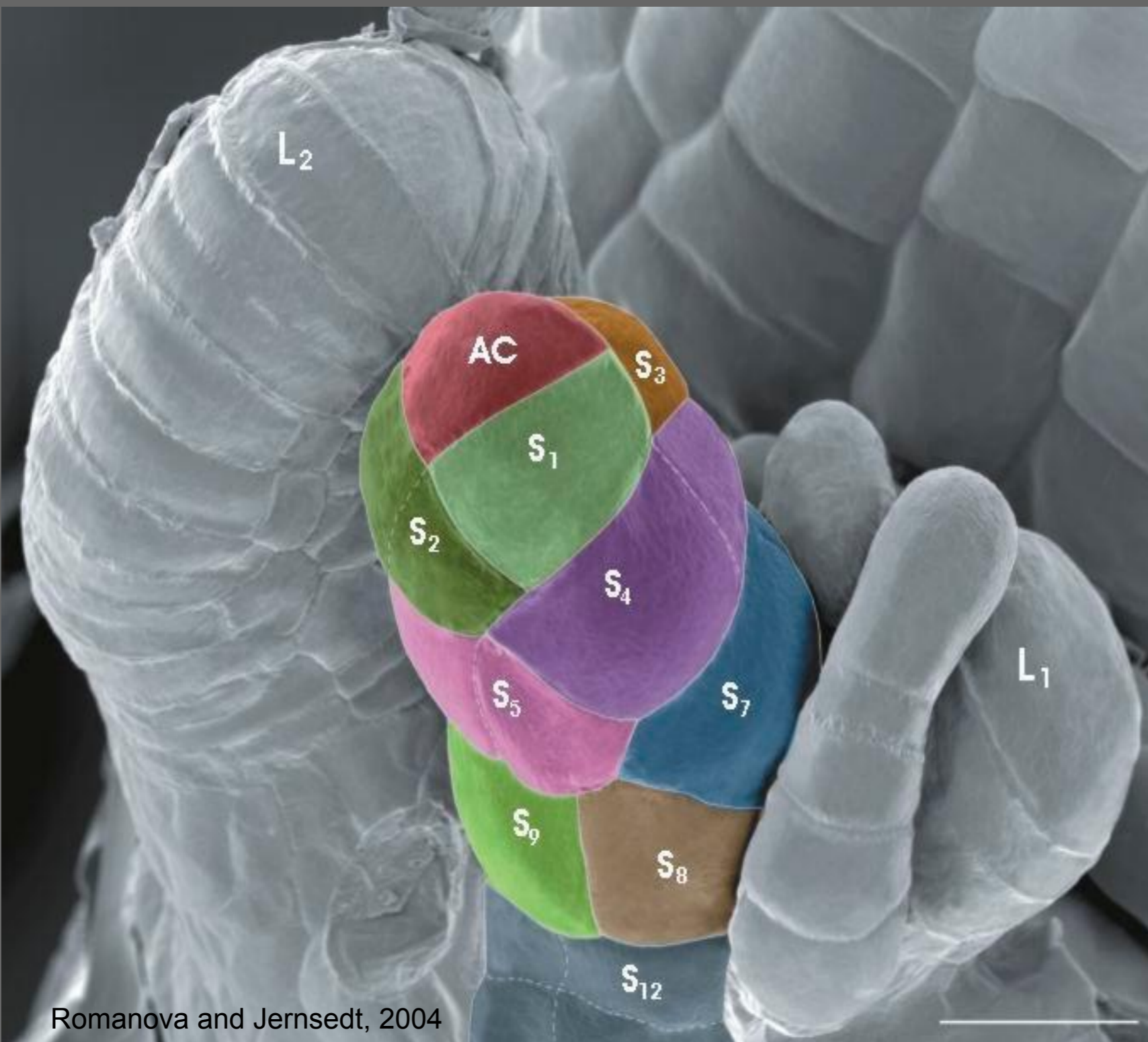


Способность к ветвлению - общая черта спорофитов всех высших растений спорофитной линии эволюции. Роль - вегетативное разрастание, увеличение числа листьев, то есть интенсивности фотосинтеза, увеличение числа спорангиев. POLYSPORANGIOPHYTA. ПТА в спорофите мхов - апикальное доминирование. мутанты с потерей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





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



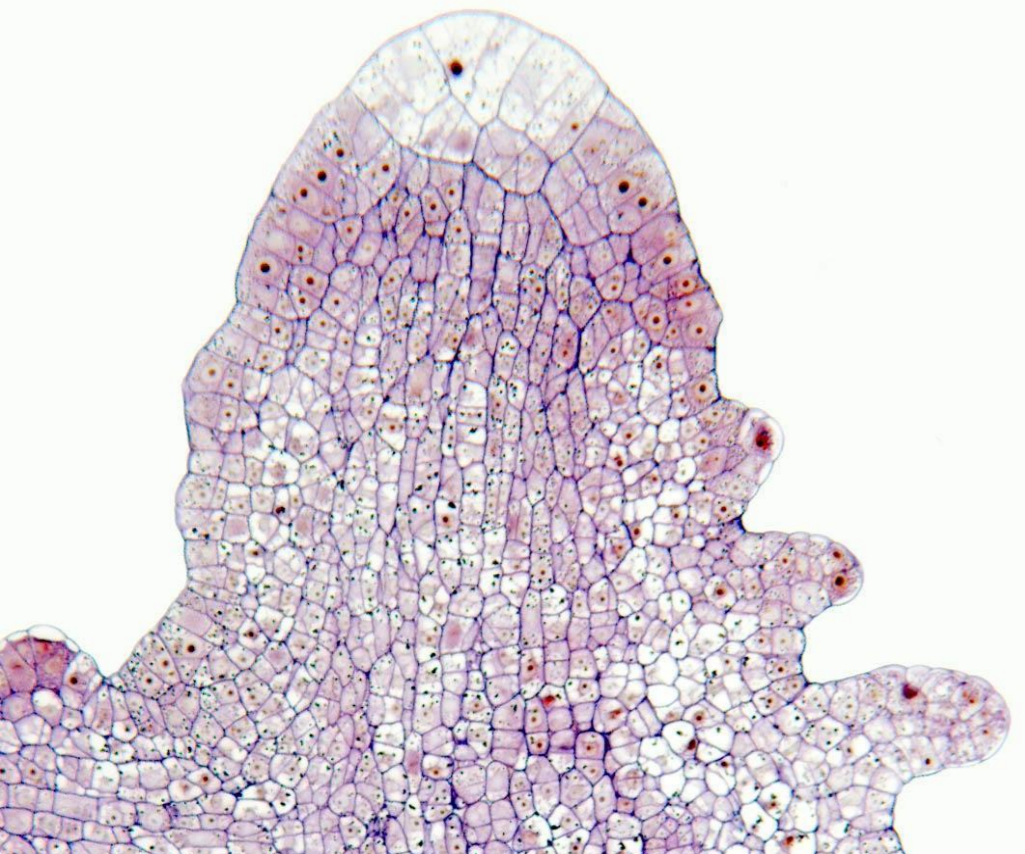
# У растений существует три структурных типа АМП.

АМП с единственной АК

моноплексный тип



АК

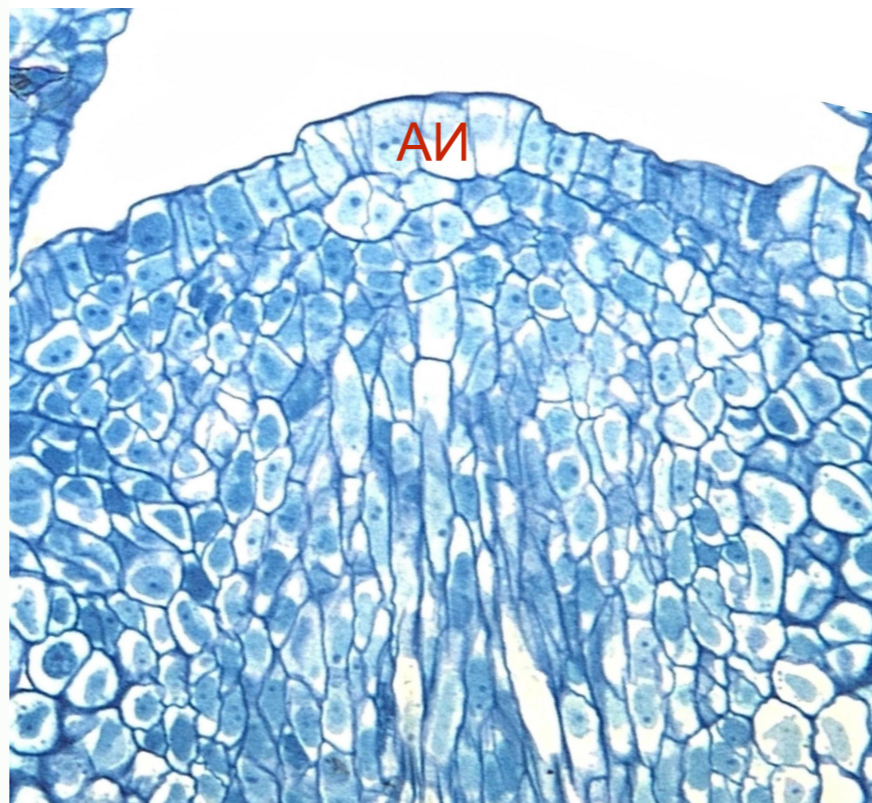
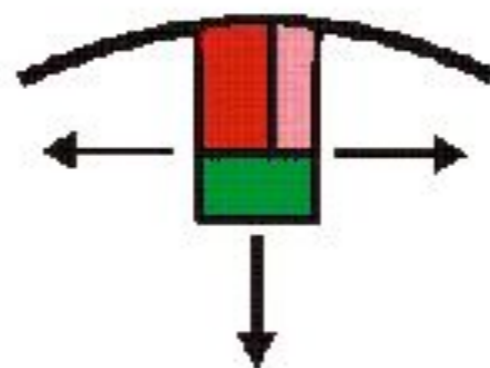


Апекс побега *Selaginella kraussiana*

АМП с множественными АИ

симплексный тип

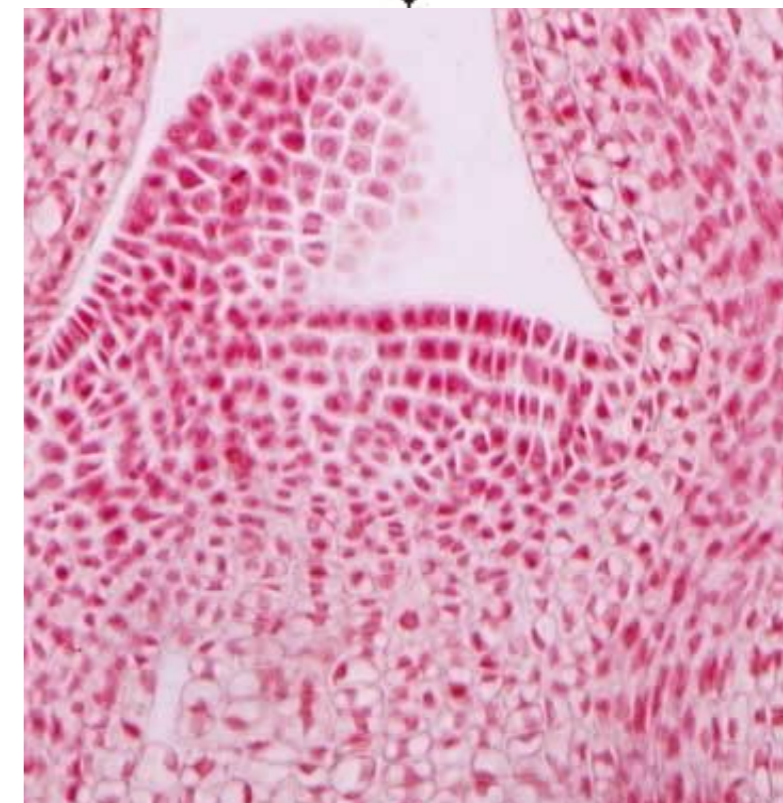
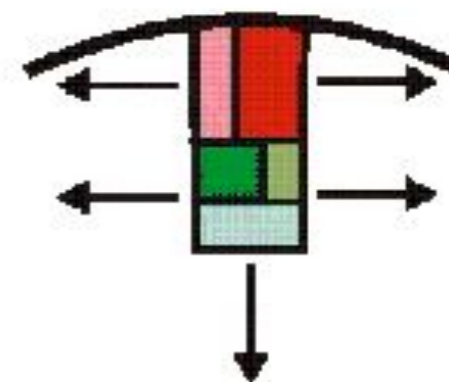
АИ делятся  
анти- и периклиально



Апекс побега *Huperzia selago*

дуплексный тип=туника-корпус

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

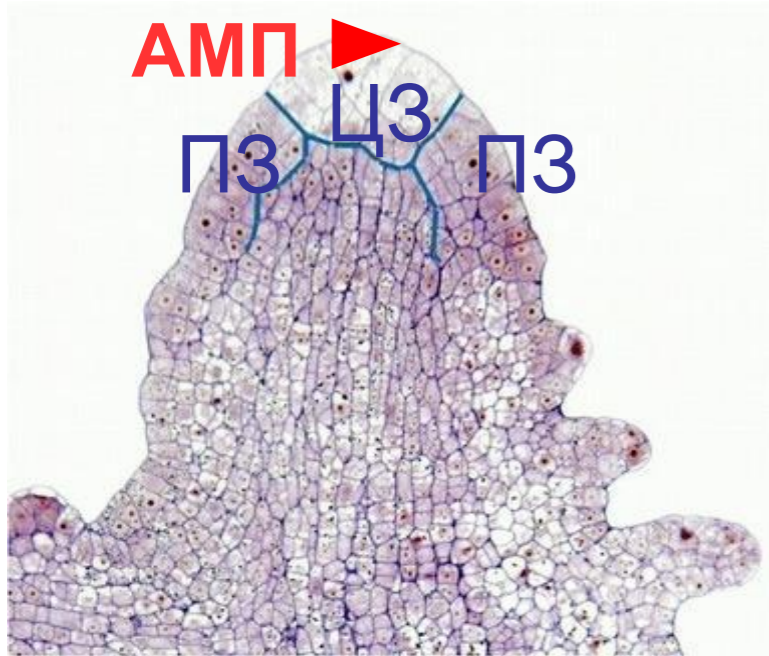


Апекс побега *Syringa vulgaris*



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

**моноплексная  
АМП**



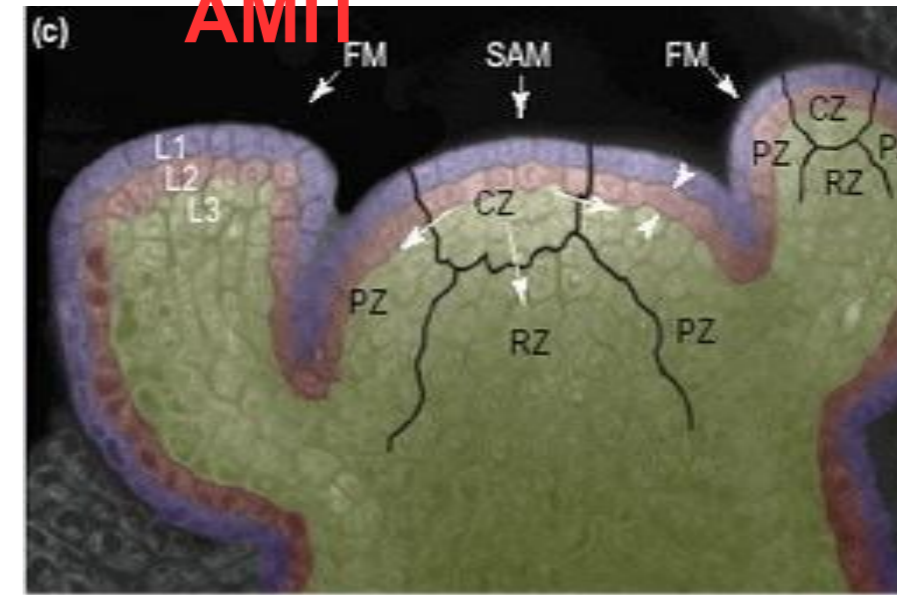
*Selaginella kraussiana*

**симплексная  
АМП**

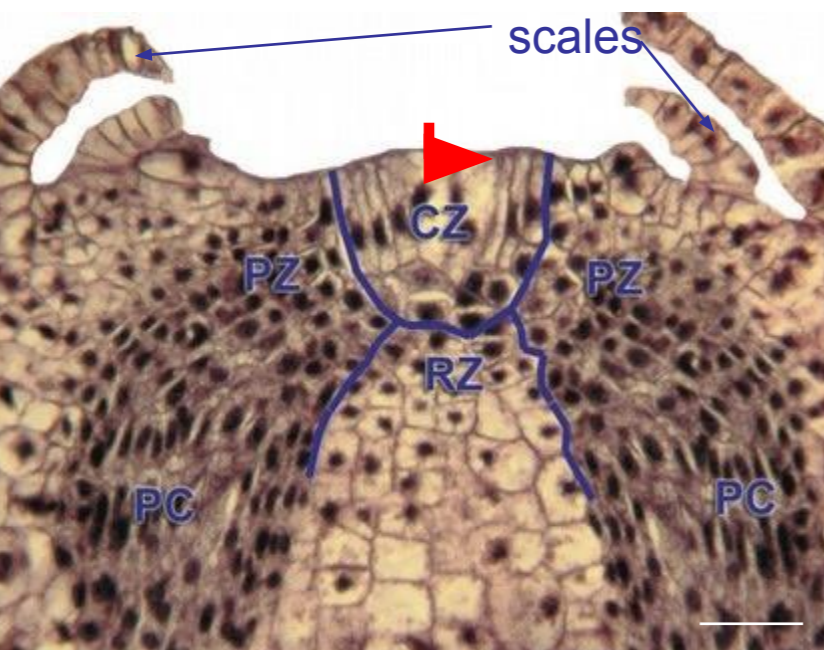


*Huperzia selago*

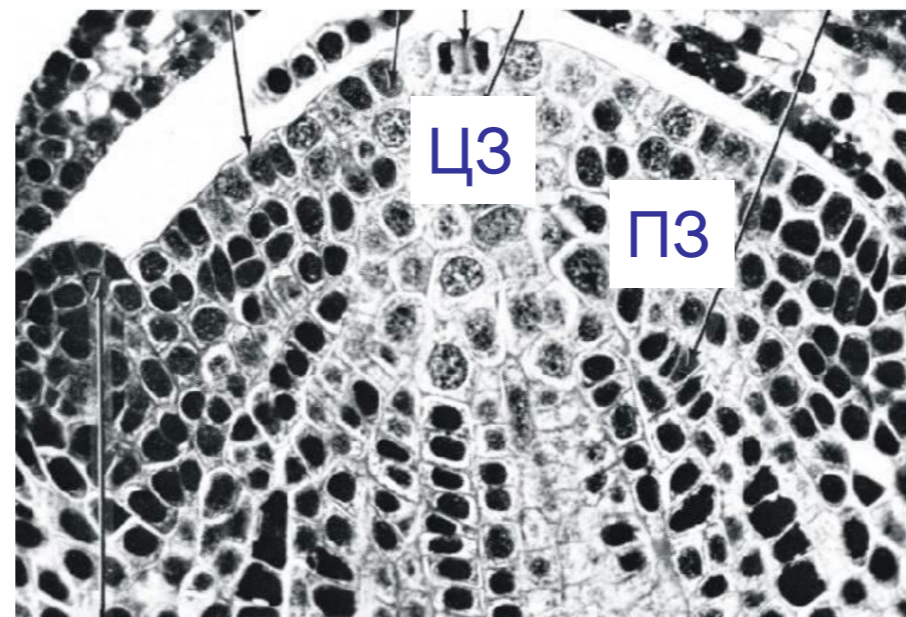
**дуплексная  
АМП**



*Arabidopsis thaliana*  
Fletcher, Meyerowitz, 2003



*Phegopteris connectilis*



*Pinus sylvestris*

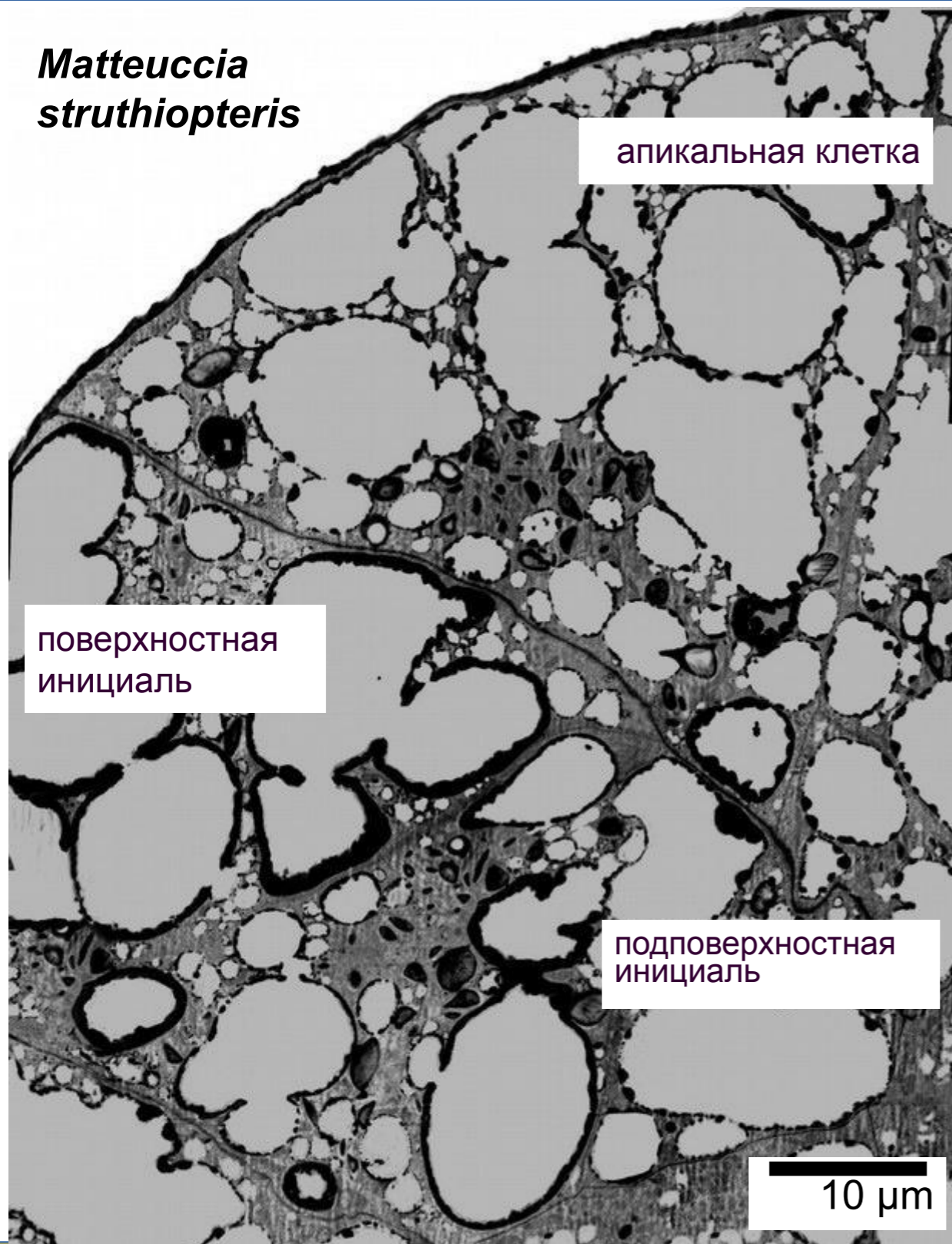
(Gifford, Foster, 1989)

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



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

*Matteuccia struthiopteris*



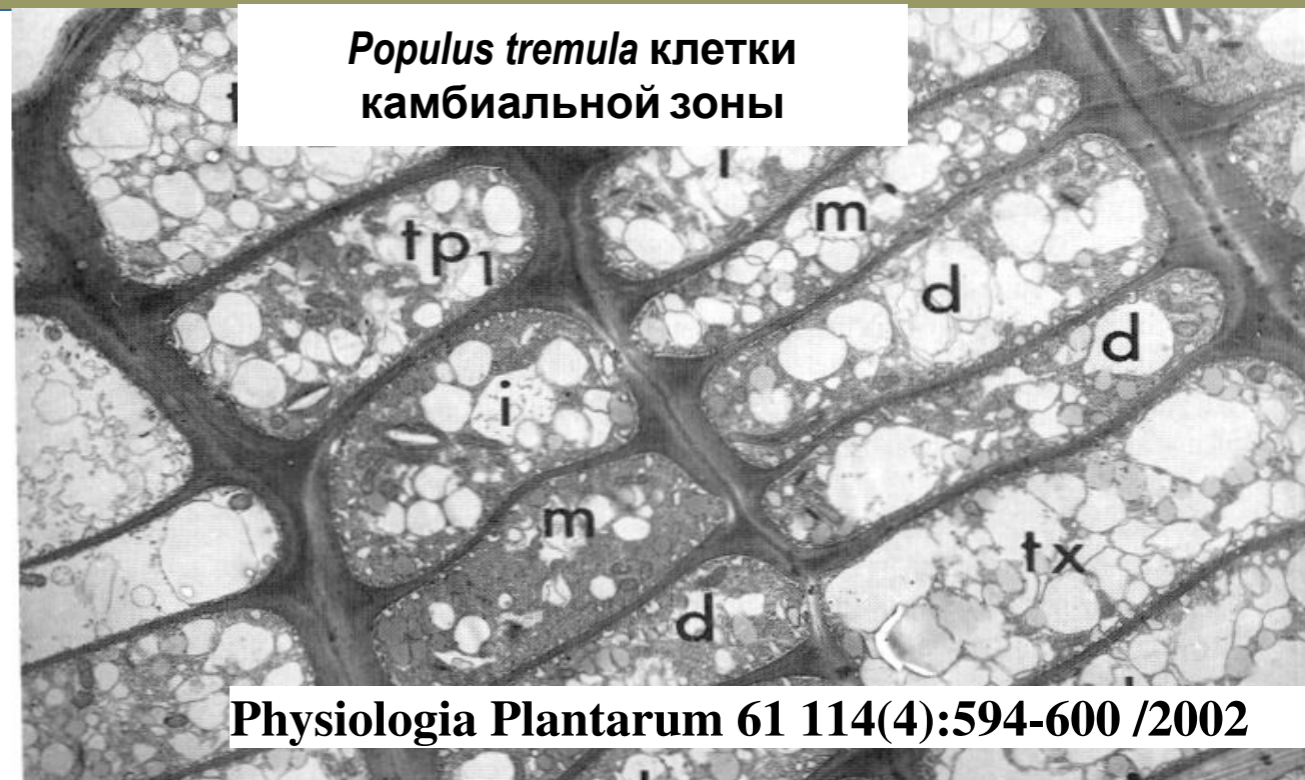
апикальная клетка

поверхностная инициаль

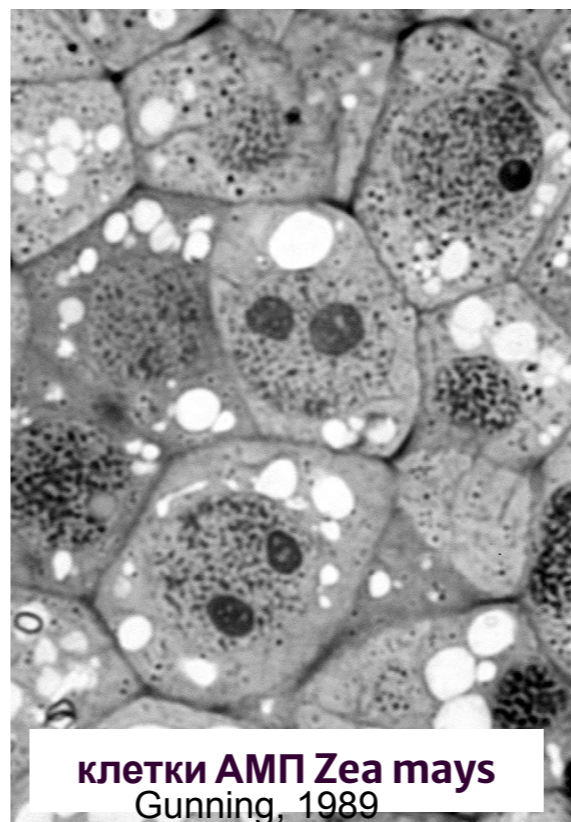
подповерхностная инициаль

10  $\mu$ m

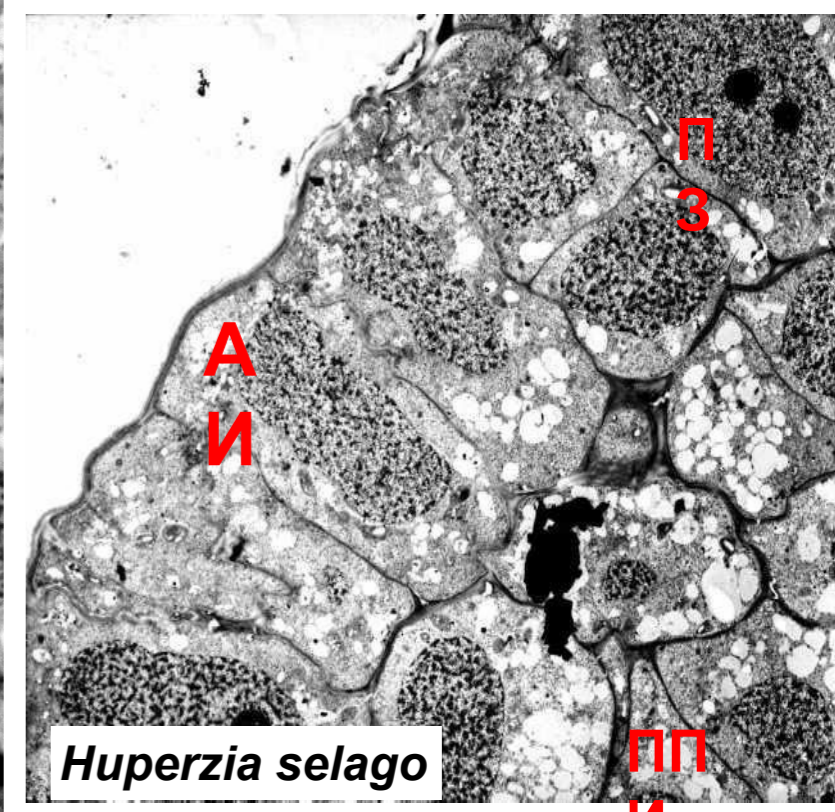
*Populus tremula* клетки камбиальной зоны



*Physiologia Plantarum* 61 114(4):594-600 /2002



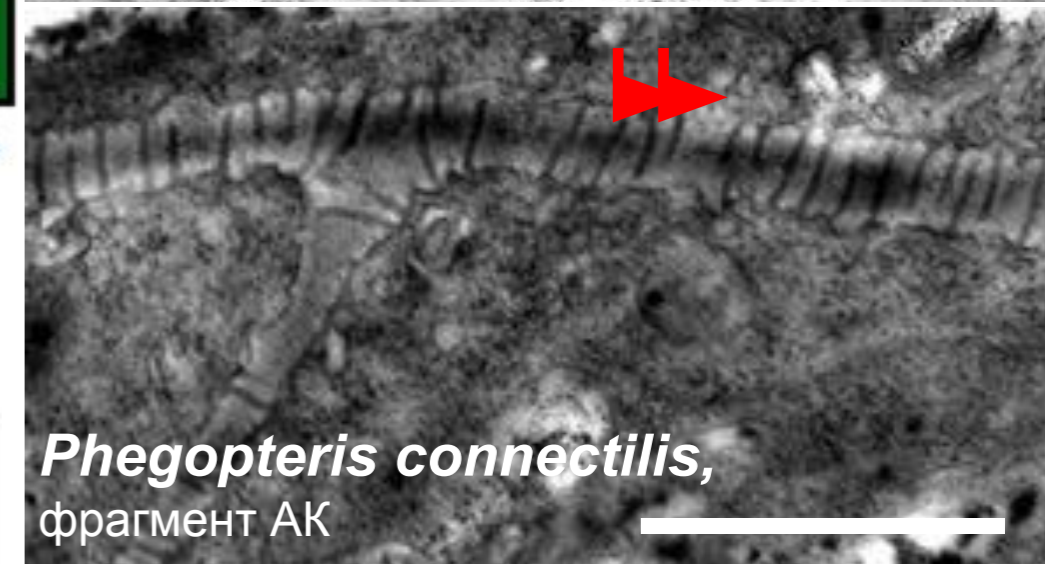
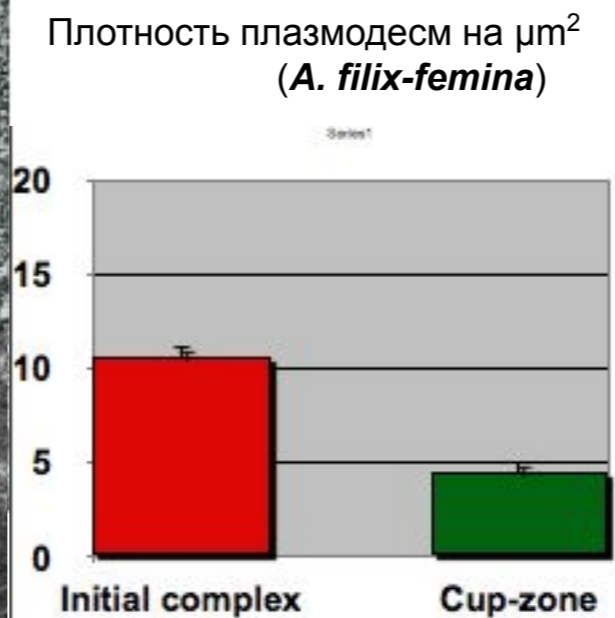
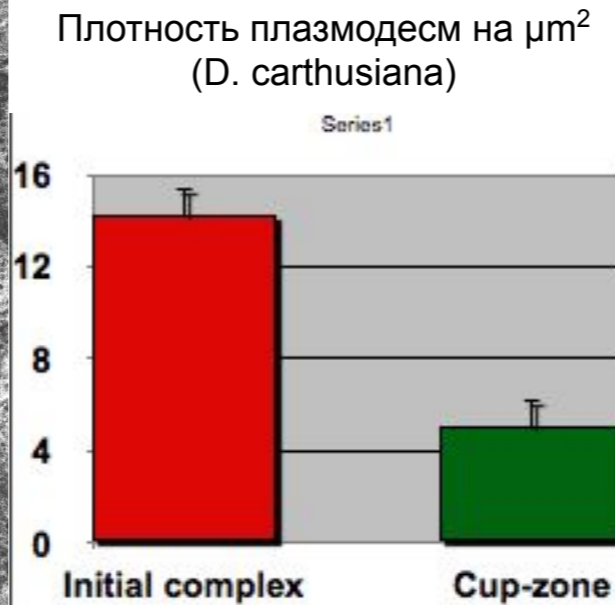
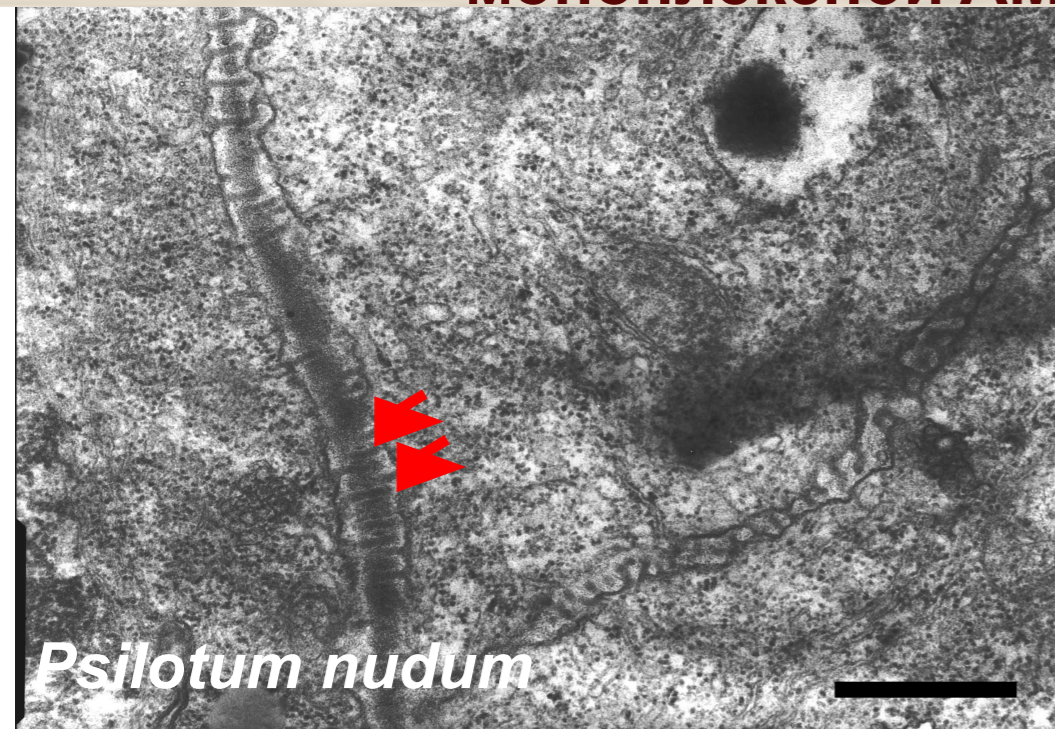
клетки АМГ *Zea mays*  
Gunning, 1989



*Huperzia selago*



**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.**

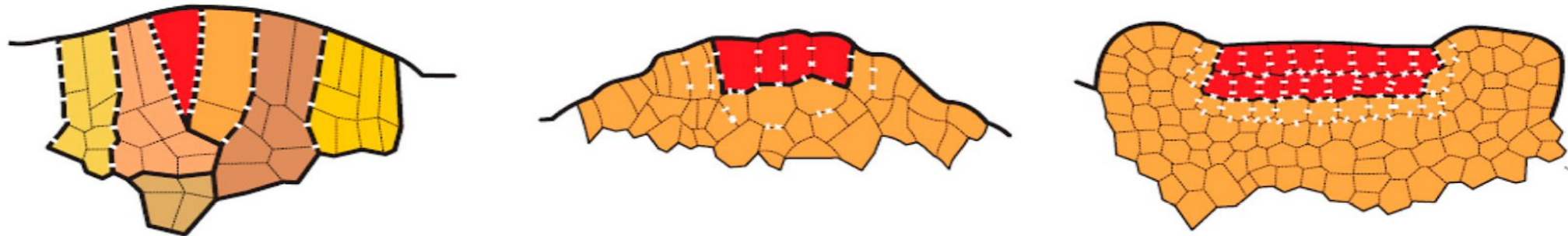


Линейка 1  $\mu\text{m}$

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

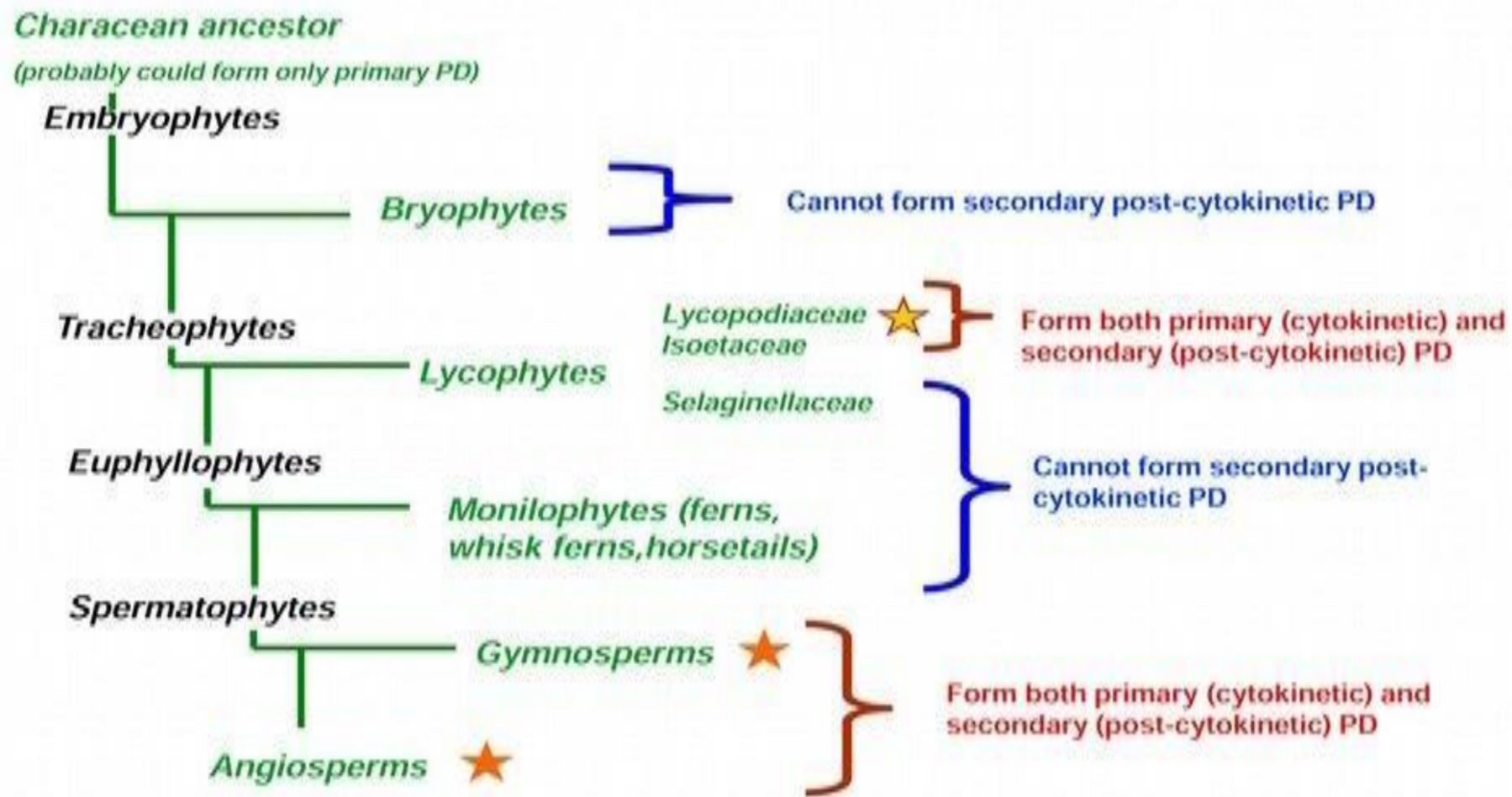


Отсутствие механизма формирования вторичных плазмодесм было селективным фактором для поддержания апикальной меристемы с единственной АИ. Только такая структура обеспечивает возможность контакта между клетками через первичные плазмодесмы.



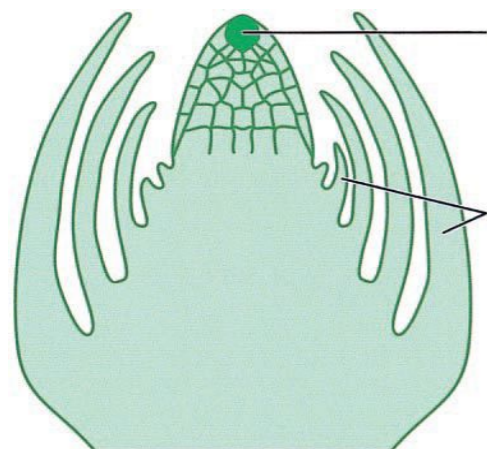
Только в моноплексной АМП все клетки клонально взаимосвязаны и могут иметь контакты только через первичные плазмодесмы.

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



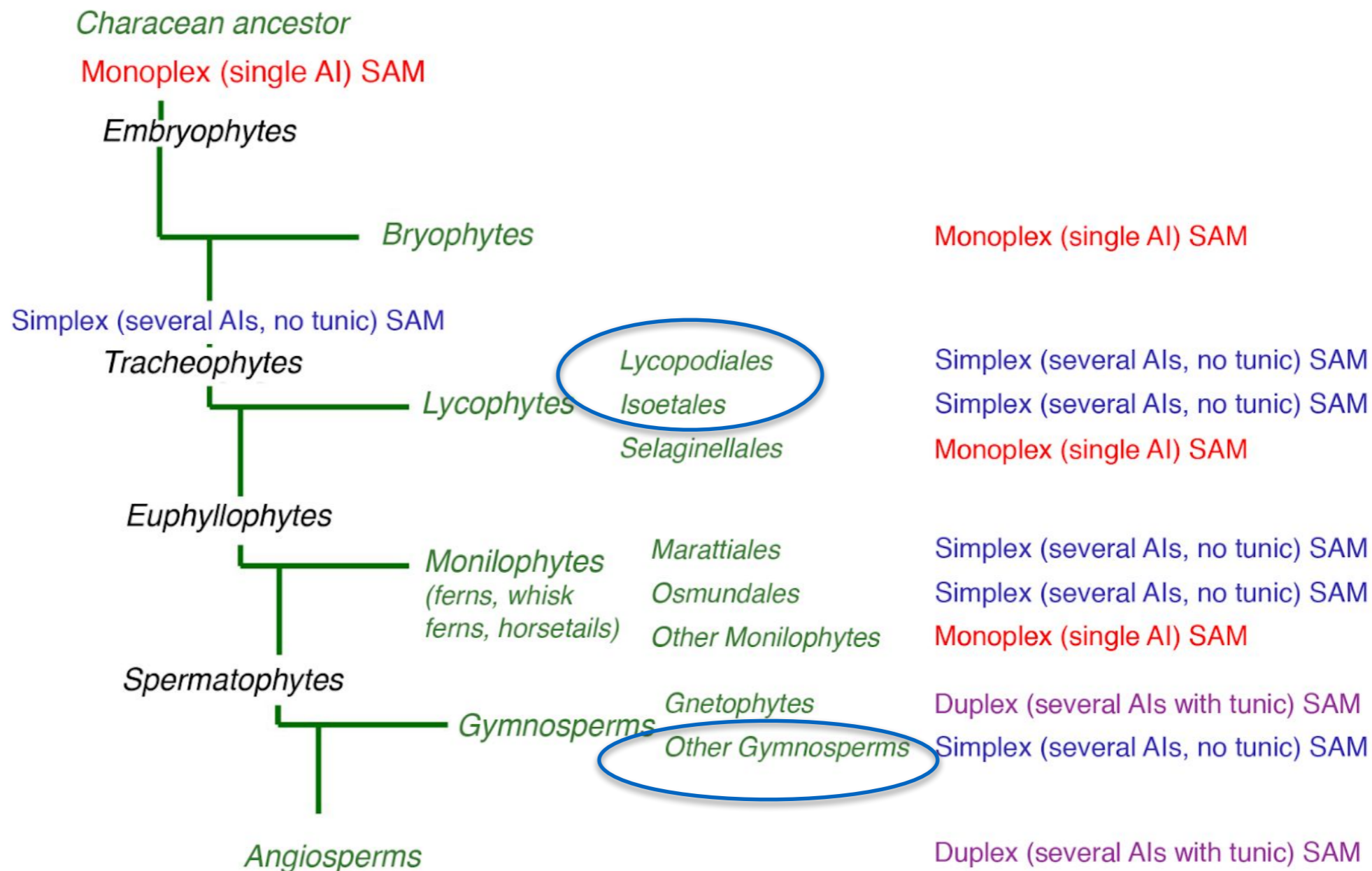


Вопрос об исходном для высших растений типе АМП неоднозначен.  
 Если исходный для высших растений тип - моноплексная АМП, то симплексные АМП  
 Isoetales/Lycopodiales и голосеменных представляют собой случаи независимой  
 конвергентной эволюции.



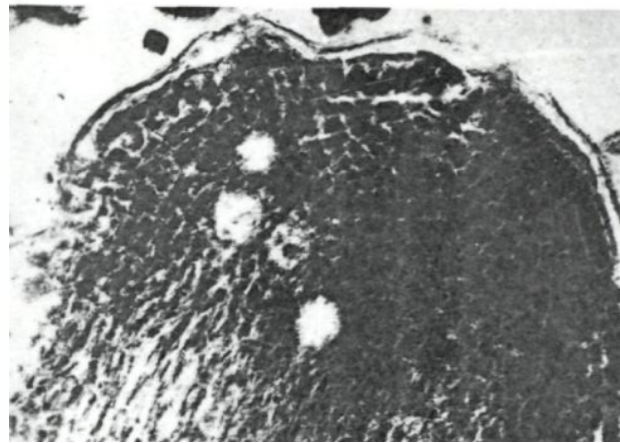
**ИСХОДНЫЙ ТИП**

Моноплексная АМП предполагаемого  
 предка - харовой водоросли  
 По Graham et al, 2000

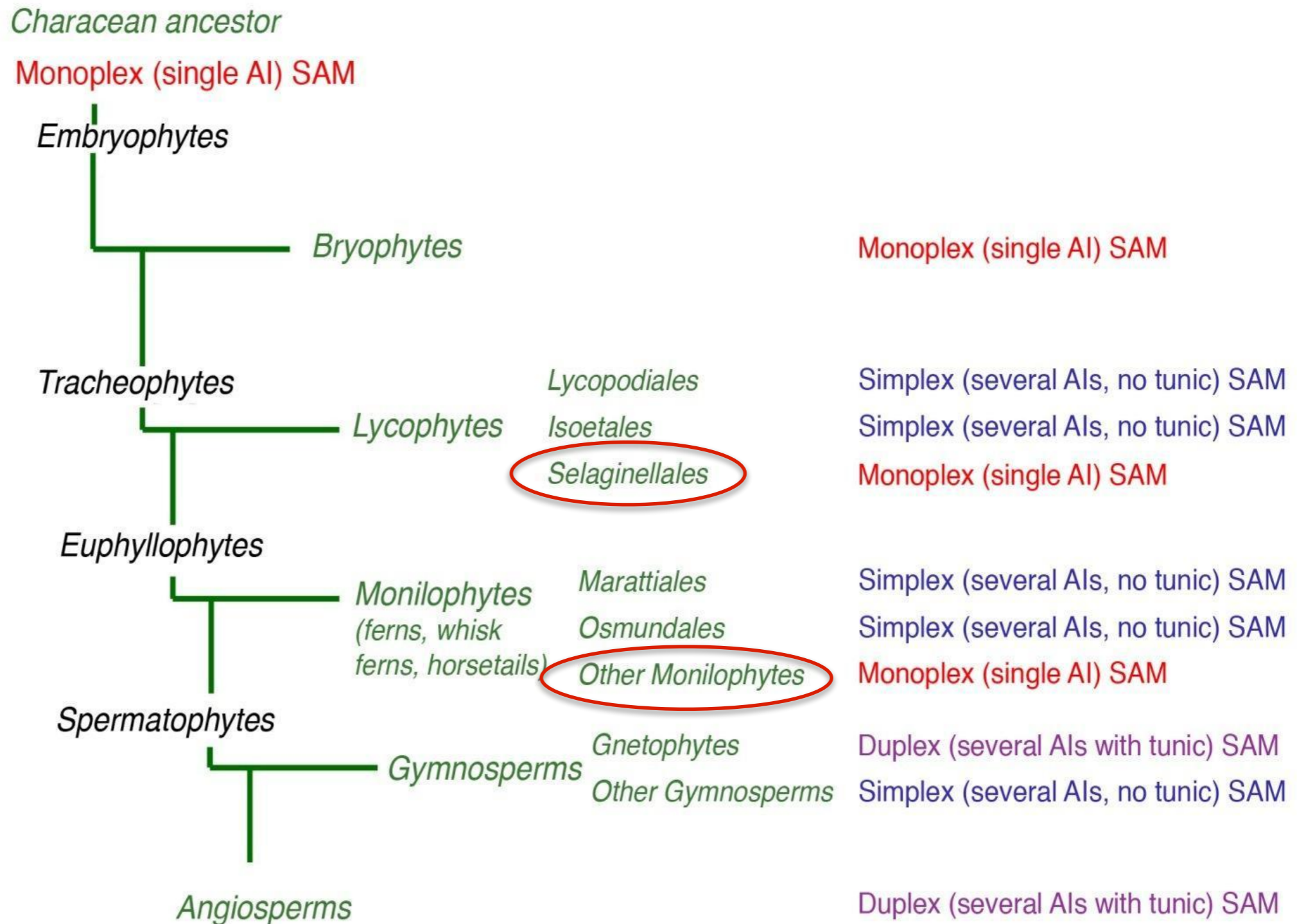




Если первые наземные растения имели симплексную АМП, моноплексные АМП Selaginellaceae и Monilophytes - примеры независимого возникновения, связанного с утратой способности формировать вторичные плазмодесмы.



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





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

*Characean ancestor*

Monoplex (single AI) SAM

*Embryophytes*

*Bryophytes*

Monoplex (single AI) SAM

*Tracheophytes*

*Lycopodiales*

Simplex (several AIs, no tunic) SAM

*Lycophytes*

*Isoetales*

Simplex (several AIs, no tunic) SAM

*Selaginellales*

Monoplex (single AI) SAM

*Euphyllphytes*

*Monilophytes*

*Marattiales*

Simplex (several AIs, no tunic) SAM

(ferns, whisk  
ferns, horsetails)

*Osmundales*

Simplex (several AIs, no tunic) SAM

*Other Monilophytes*

Monoplex (single AI) SAM

*Spermatophytes*

*Gymnosperms*

*Gnetophytes*

Duplex (several AIs with tunic) SAM

*Other Gymnosperms*

Simplex (several AIs, no tunic) SAM

*Angiosperms*

Duplex (several AIs with tunic) SAM



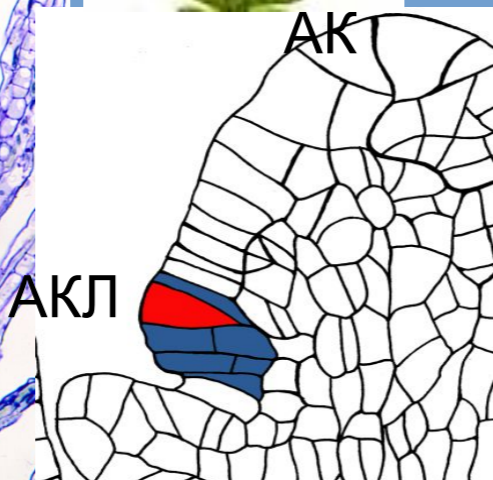


# Клеточные аспекты заложения листа коррелируют с типом АМП, но не с морфологической природой листа

**моноплексная АМП**



*Lycophytes*

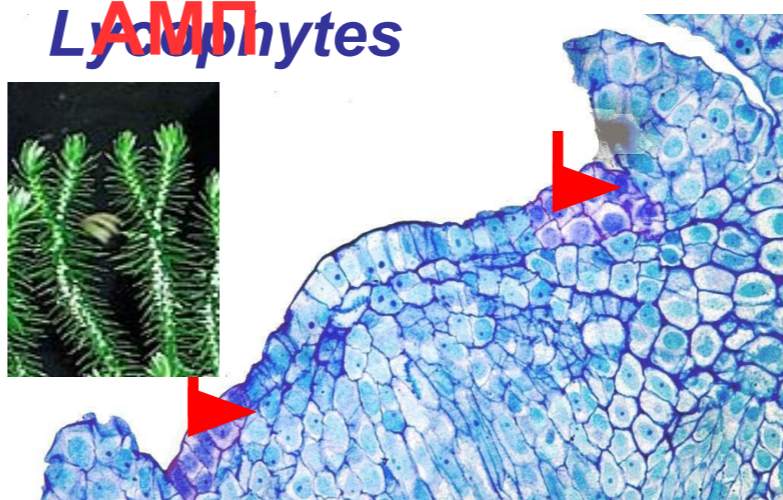


*Selaginella kraussiana*

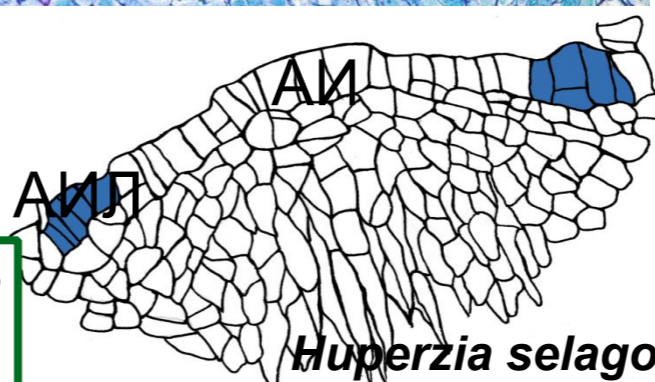
*Monilophytes*

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

**симплексная АМП**

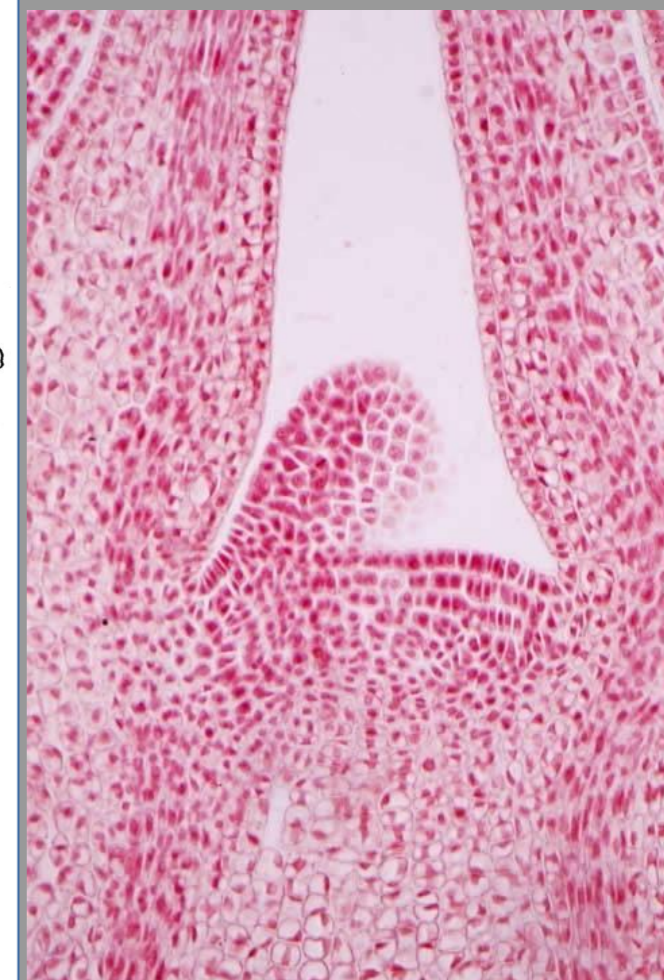


*Lycophytes*

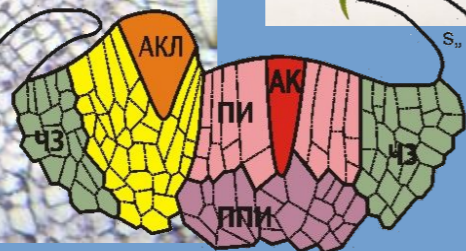


*Lycopodium*  
*Huperzia selago*  
*Gymnosperms*

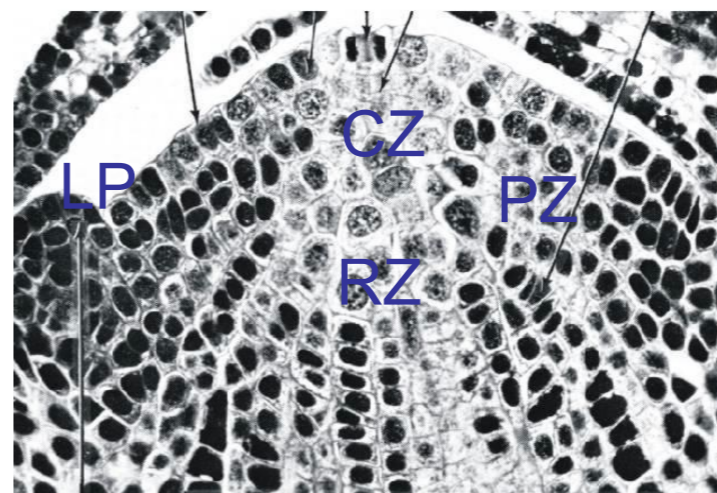
**дуплексная АМП**



*Syringa vulgaris*



*Phegopteris connectilis*



Апекс побега *Pinus* (Gifford, Foster, 1989)

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



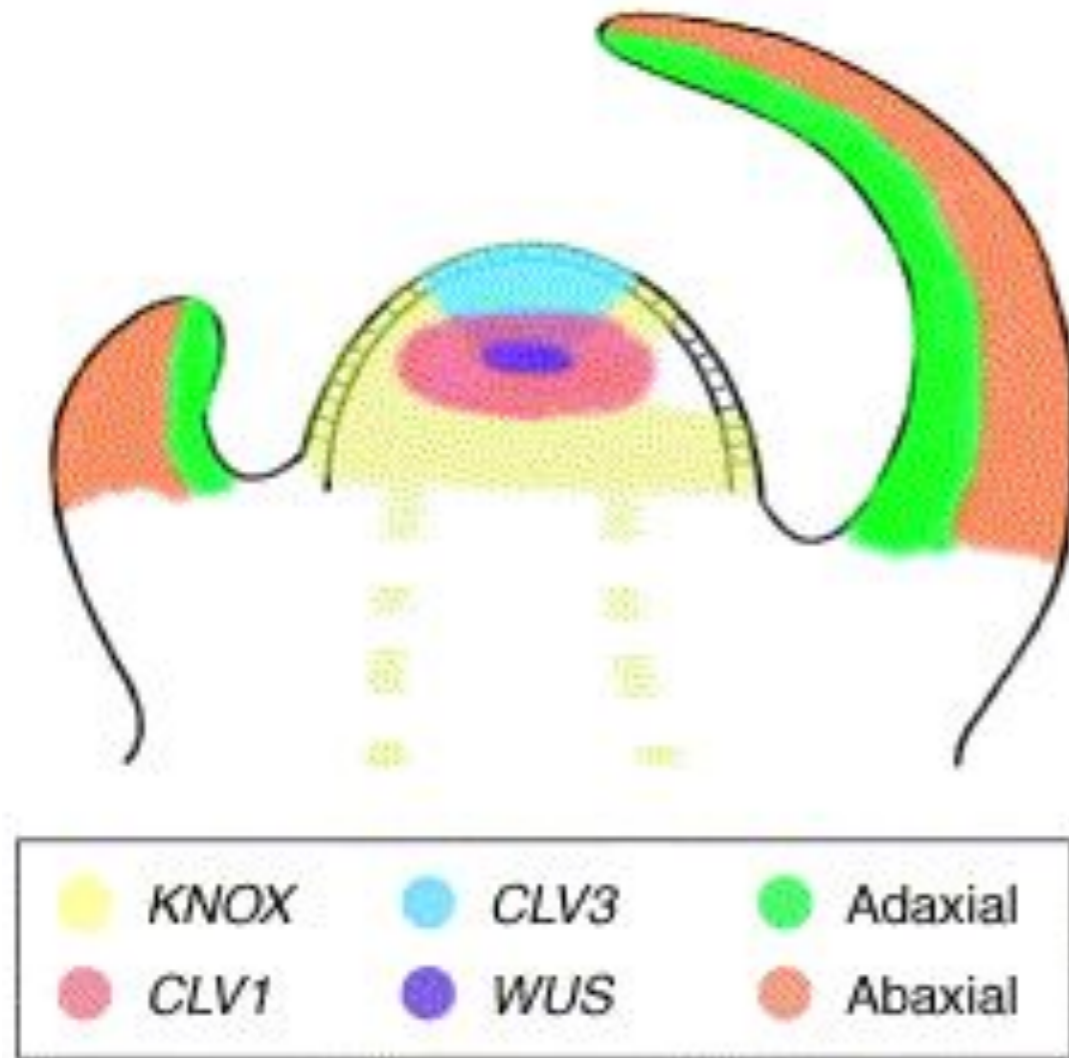
**Оценить эволюционный уровень  
разных структурных типов АМП  
невозможно вне сравнения механизмов  
регуляции**



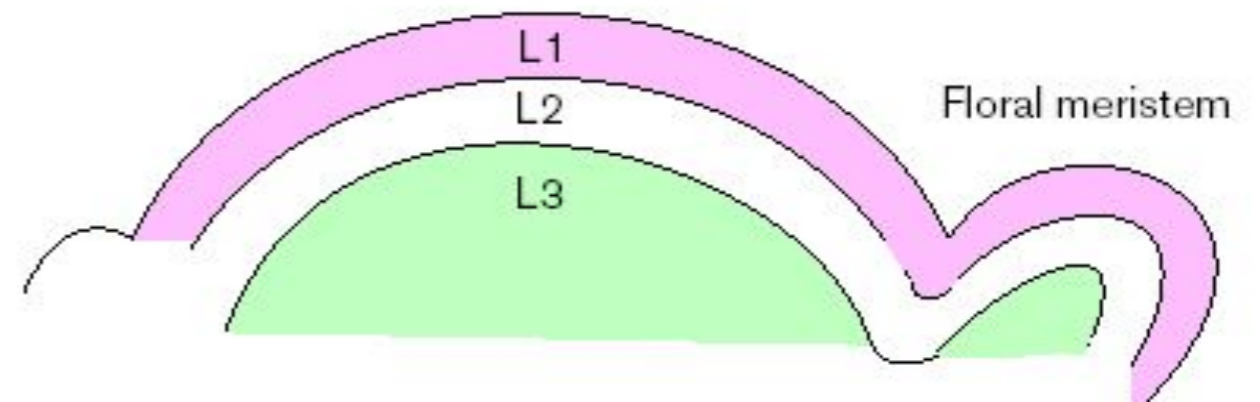
Данные генетики развития дали качественно новое понимание организации апикальной меристемы цветковых растений

(1) подтвердили подразделение АМП на центральную и периферическую зоны;

(2) выявили функциональную неоднородность центральной зоны.



Kessler, Sinha, 2004



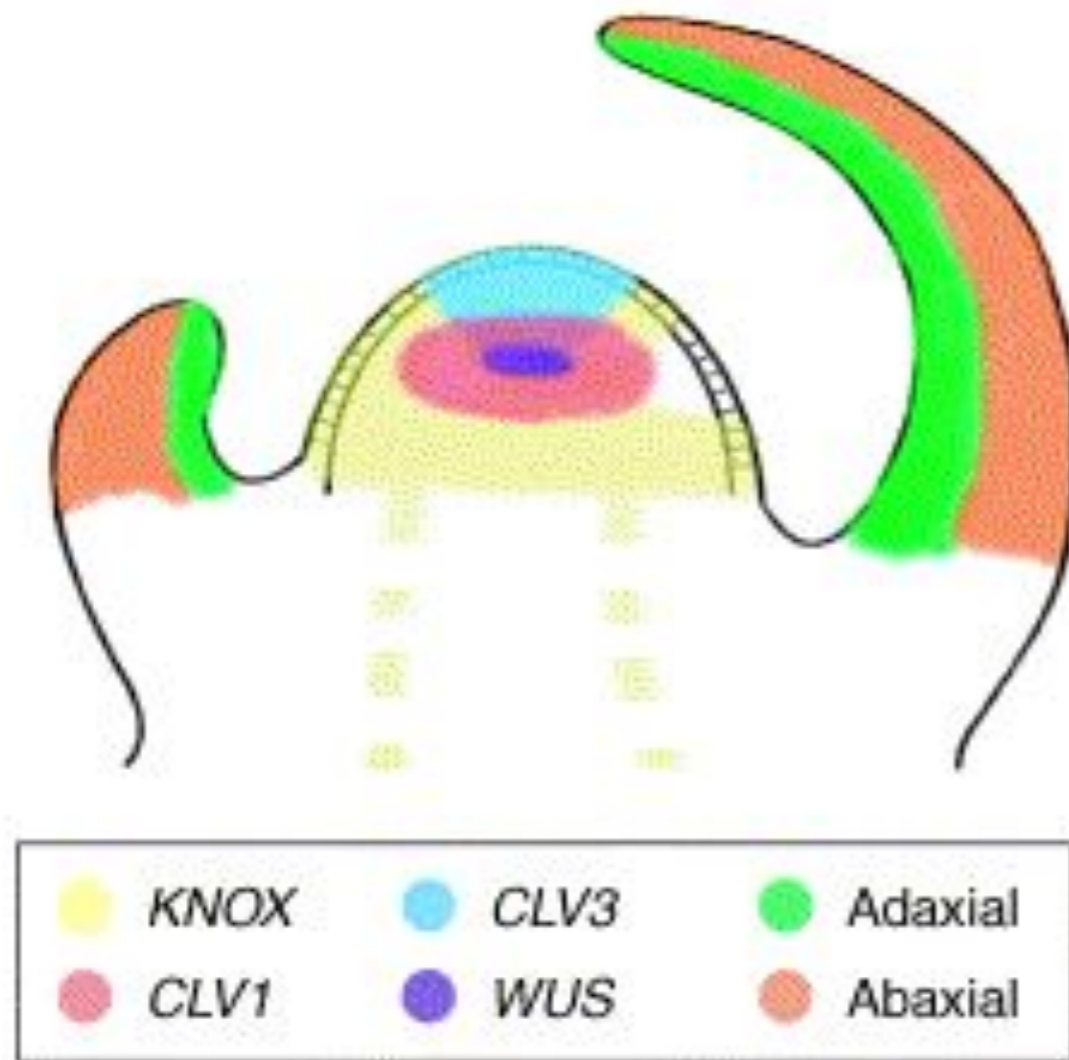
- Legend for Fletcher and Meyerowitz Current Opinion in Plant Biology 2000:
- Pink box: *ATML1* (Lu et al, 1996; Sessions et al., 1999; Abe et al, 2003), *PDF1* (Abe et al, 1999, 2001, 2003), *SCR* (Wysocka-Diller et al, 2000), *Xcl1* (Kessler et al, 2002) and *AUX1* (Reinhardt et al, 2003)
  - Green box: *PIN1* (Benkova et al, 2003; Reinhardt et al, 2003; Friml et al; 2004; Kaplinsky and Barton, 2004), *LOG4*
  - Light green box: *NTH1*, *NTH15*, *ADC*

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

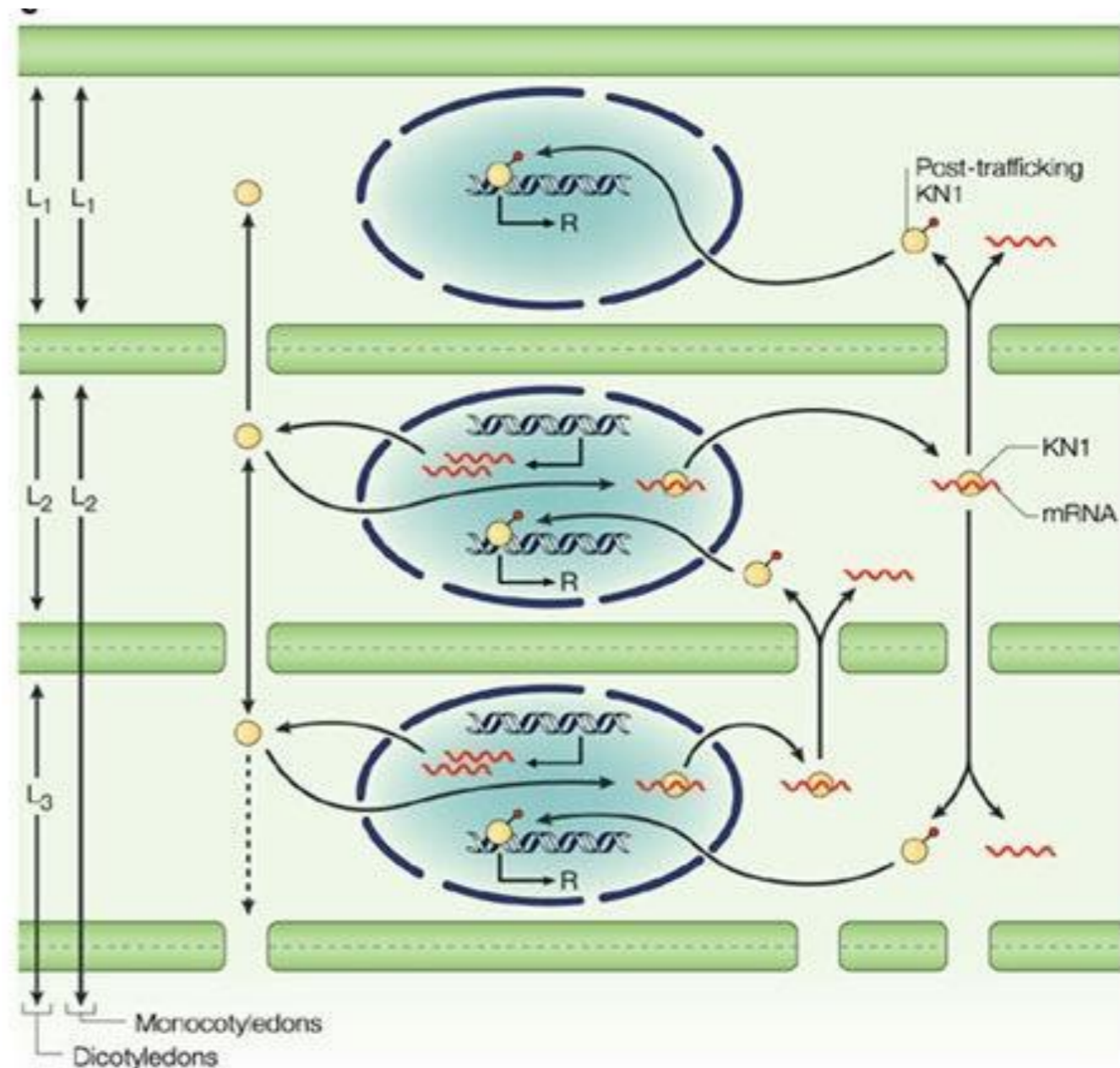
Экспрессия ряда генов играющих важную роль в органогенезе приурочена к наружному слою тунки, указывая на ее особые свойства



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.

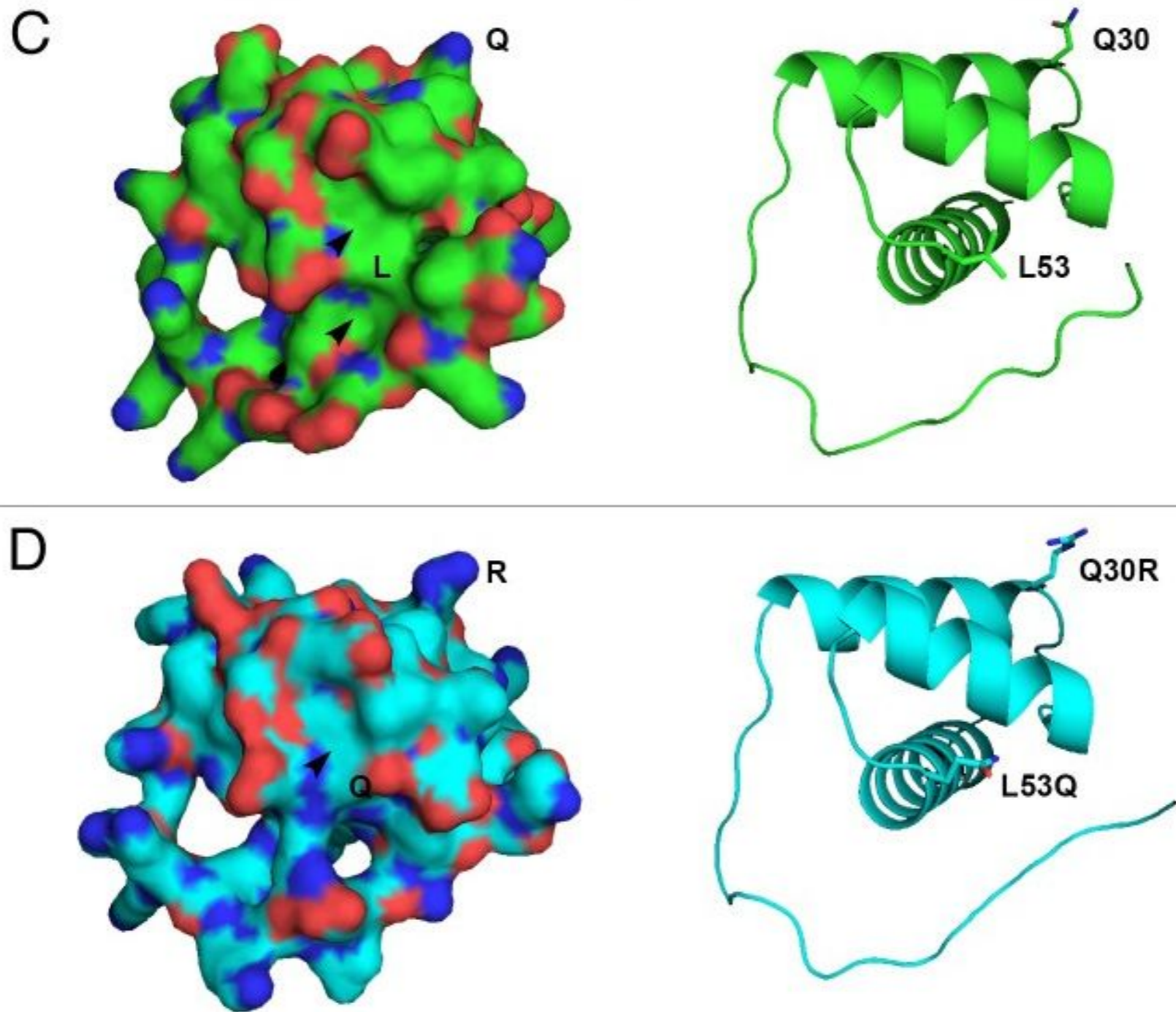


Kessler, Sinha, 2004





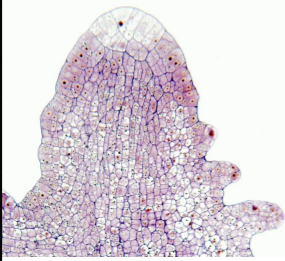
Для цветковых экспериментально показано, что ключевую роль в этом процессе играют располагающиеся в гомеодомене положительно заряженная аминокислота на границе альфа-1-домена (R30) и гидрофобный остаток в начале альфа-3-домена (L53).



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



# 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).



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.

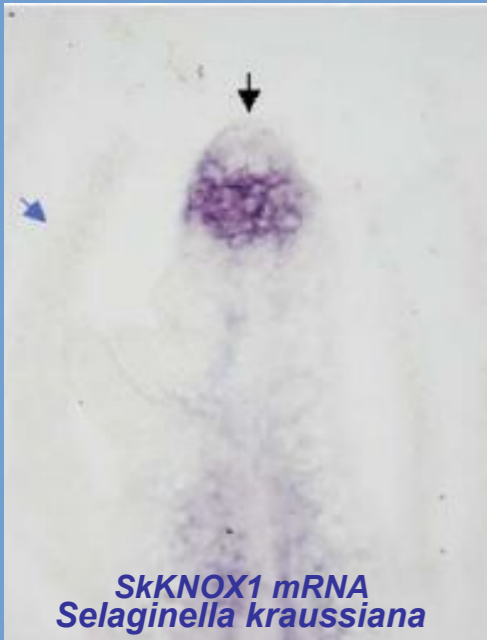
Лишь некоторые из них стали объектами углубленных исследований.



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**

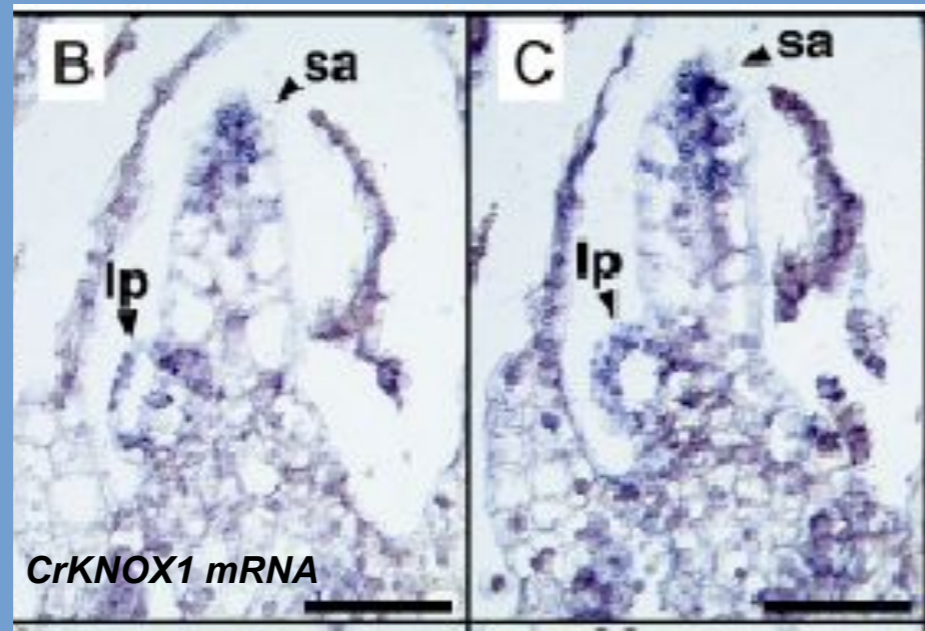
*Lycophytes*



*SkKNOX1 mRNA*  
*Selaginella kraussiana*

(Harrison et al, 2005)

*Monilophytes*



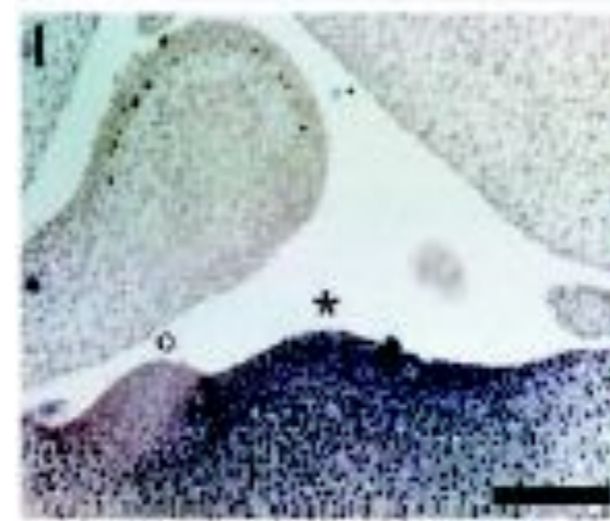
*CrKNOX1 mRNA*

*Ceratopteris richardii*

**симплексная АМП**

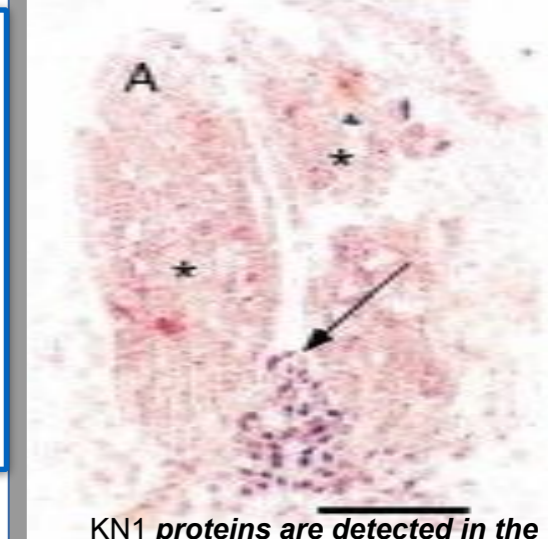
В транскриптоме *Huperzia selago* были выявлены 5 гомологов белков *KNOX*: 3 гомолога *KNOX* II класса и 2 гомолога *KNOX* I класса. Филогенетический анализ показал независимую дупликацию *KNOX* генов I класса у равноспоровых и разноспоровых плаунов.

*Gymnosperms*



*Zamia floridans*  
(from Bharathan et al, 2002)

**дуплексная АМП**



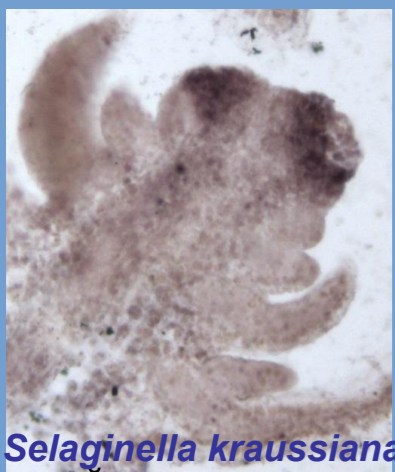
*KN1 proteins are detected in the SAM, but not leaves of Welwitschia mirabilis* (Pham and Sinha, 2003)

*Angiosperms*

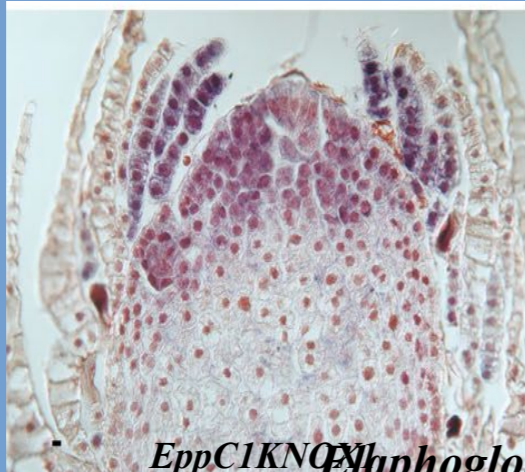


*Zea mays*  
*KNOTTED1 mRNA*

From: Jackson et al, 1994



*Selaginella kraussiana*  
Евкайкина и др.,  
неопубликованные  
данные



*EppC1KNOX1 mRNA*  
*Euphogglossum peltatum*

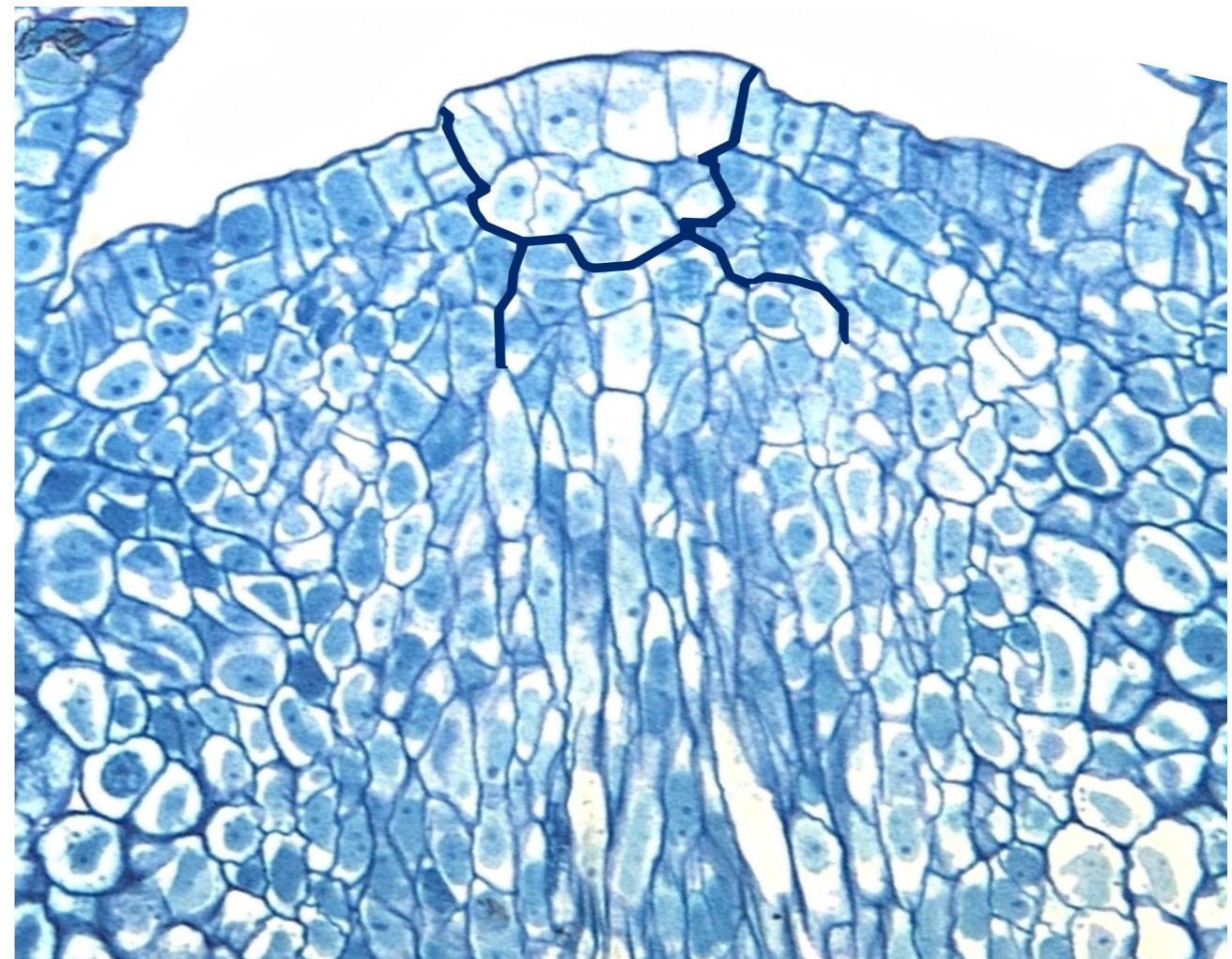
(Sano et al., 2005, Ambrose, Vasco, 2016)

У голосеменных при заложении листа в АМП симплексного и дуплексного типов происходит подавление транскрипции *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 плаунообразных.

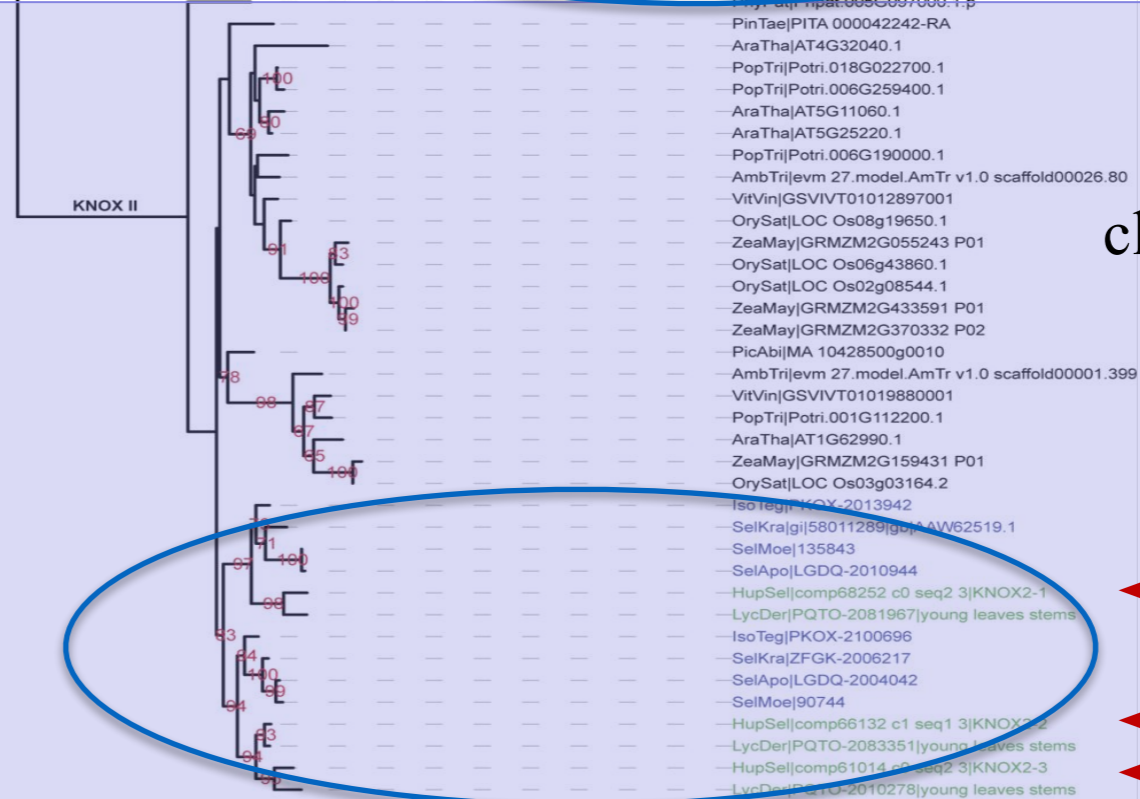
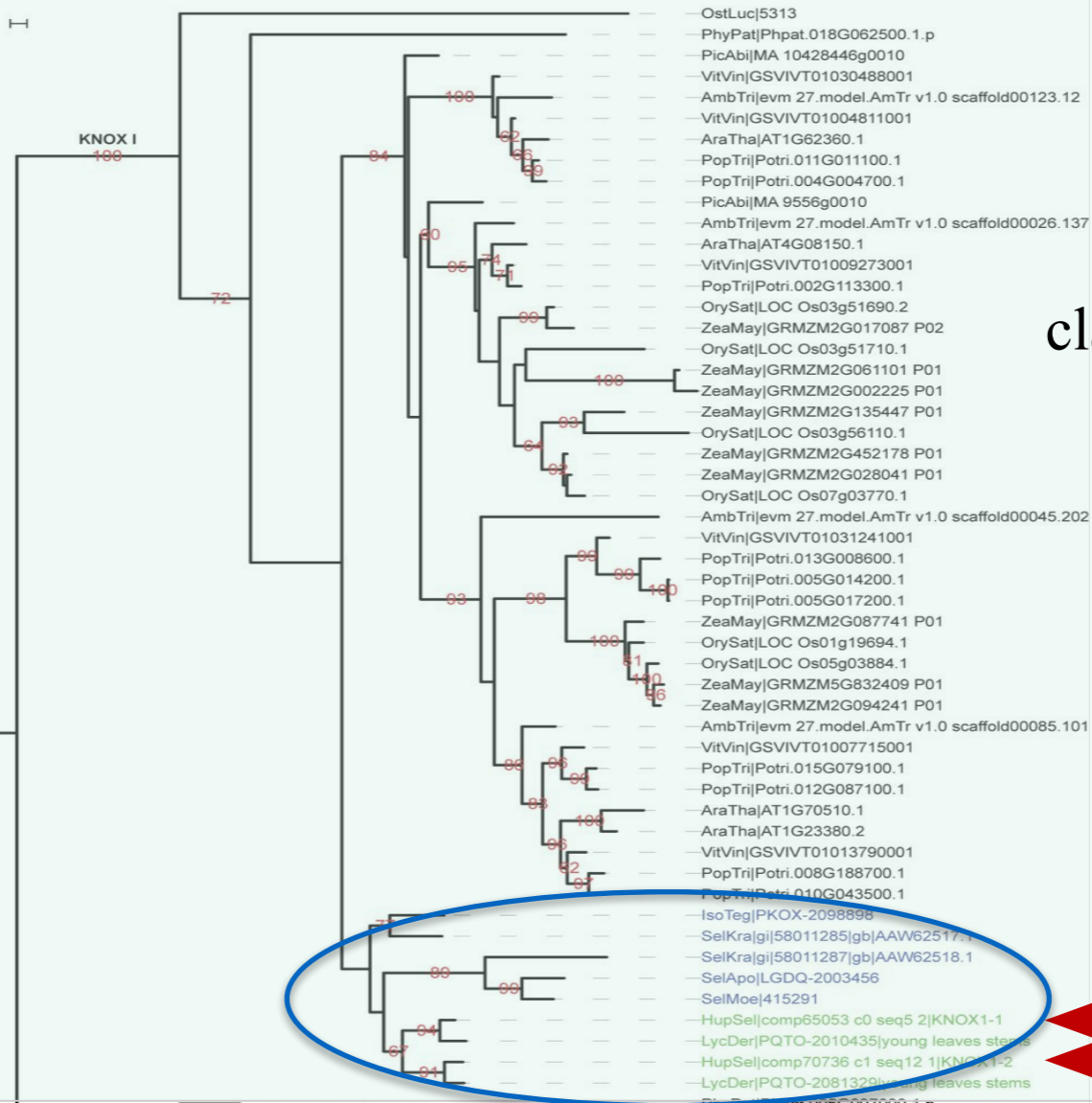
Нами был секвенирован транскриптом верхушек побегов равноспорового плауна *Huperzia selago* (Lycopodiales) и предпринят поиск гомологов ключевых для функционирования АМГ генов.





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

Tree scale: 0.1

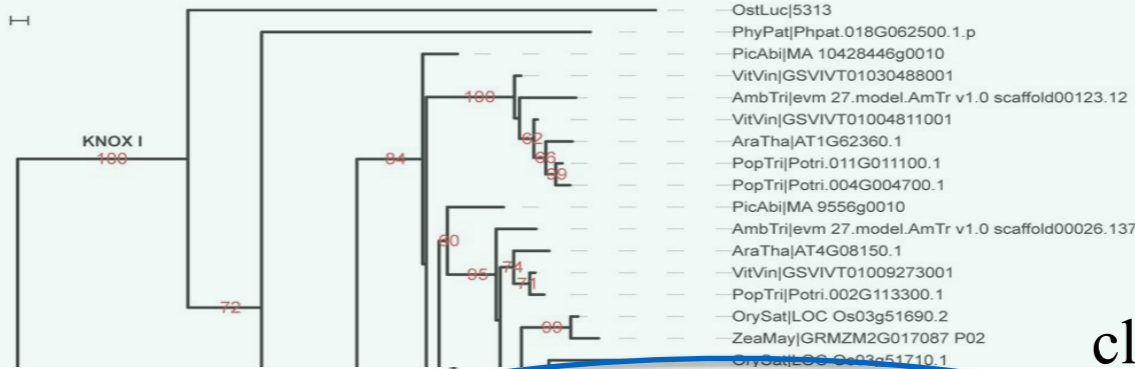




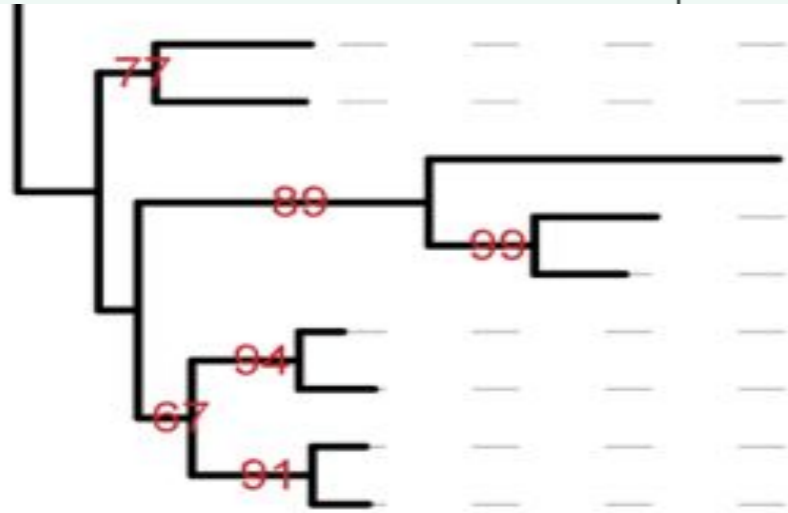
# Филогенетический анализ

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

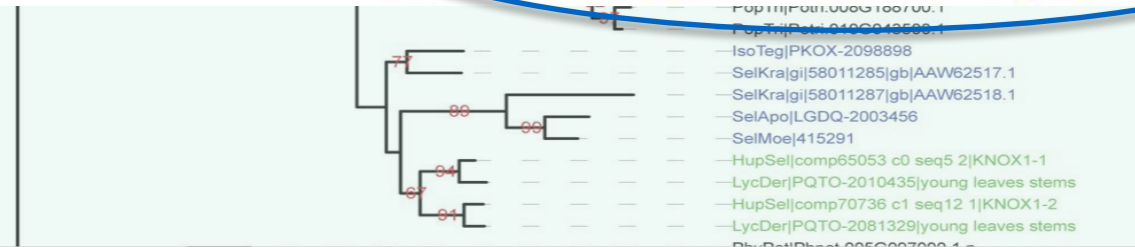
tree scale: 0.1



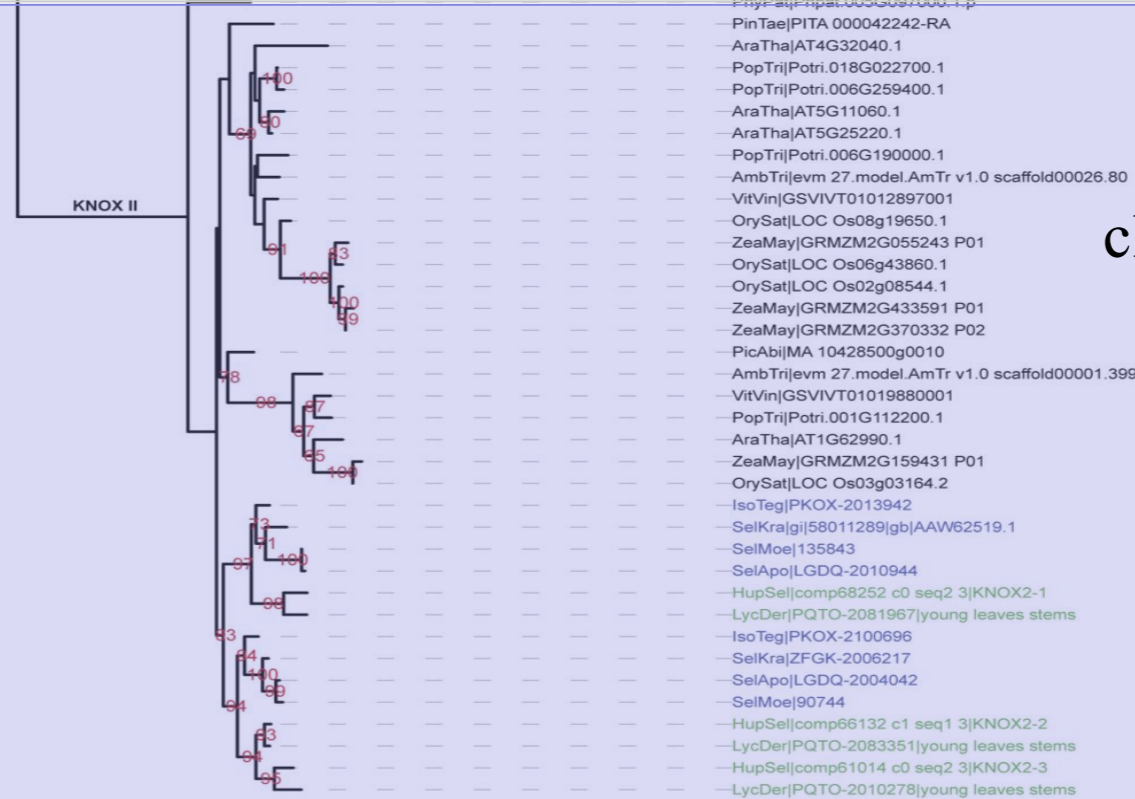
class I KNOX proteins



- IsoTeg|PKOX-2098898
- SelKra|gi|58011285|gb|AAW62517.1
- SelKra|gi|58011287|gb|AAW62518.1
- SelApo|LGDQ-2003456
- SelMoe|415291
- HupSel|comp65053 c0 seq5 2|KNOX1-1
- LycDer|PQTO-2010435|young leaves stems
- HupSel|comp70736 c1 seq12 1|KNOX1-2
- LycDer|PQTO-2081329|young leaves stems



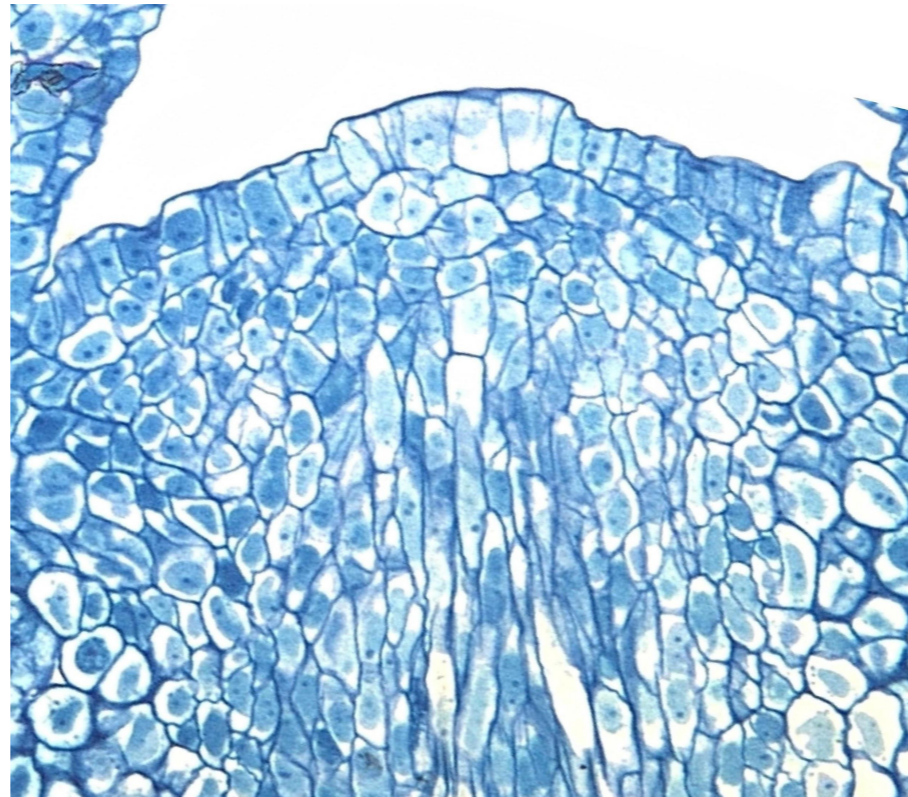
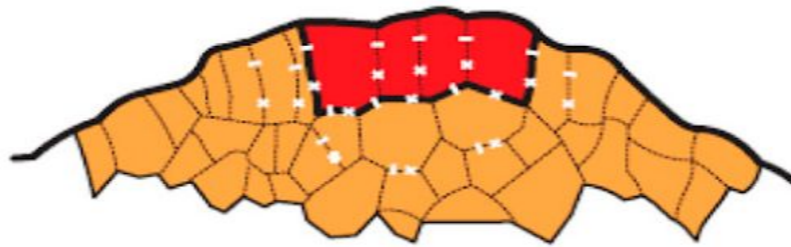
class II KNOX proteins





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***

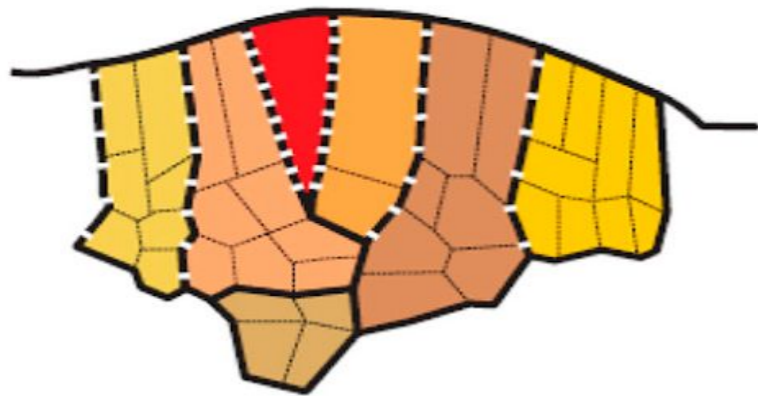


Апекс побега *Huperzia selago*

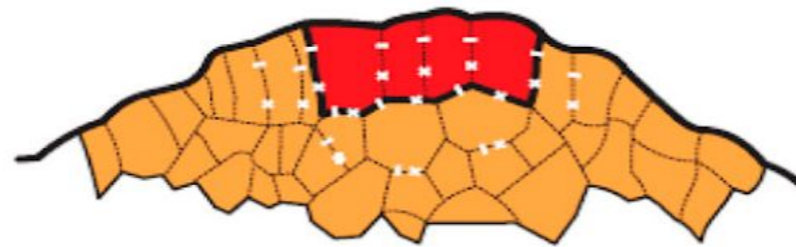


Однако ни в транскриптоме *Huperzia selago*, ни у других плаунообразных как с моноплексной, так и с симплексной АМП в структуре белков ***KNOX*** I класса не было выявлено доменов, ассоциированных у цветковых с не клеточноавтономностью.

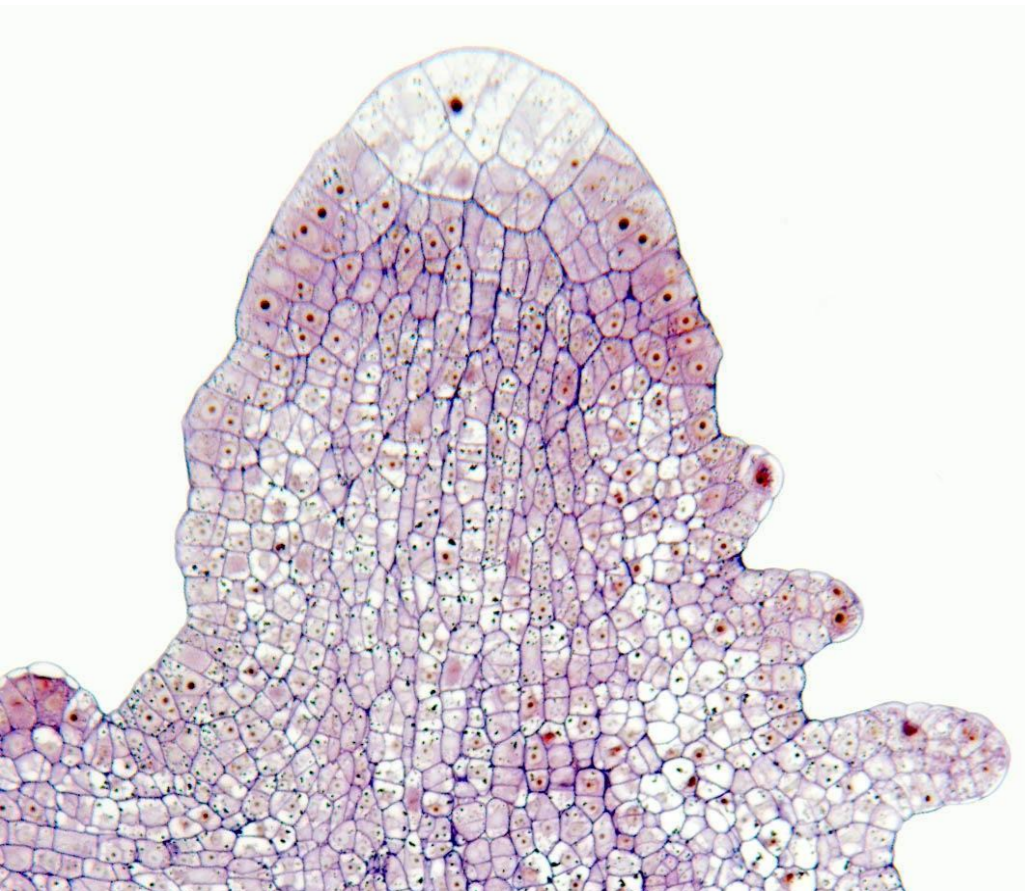
**моноплексный тип**



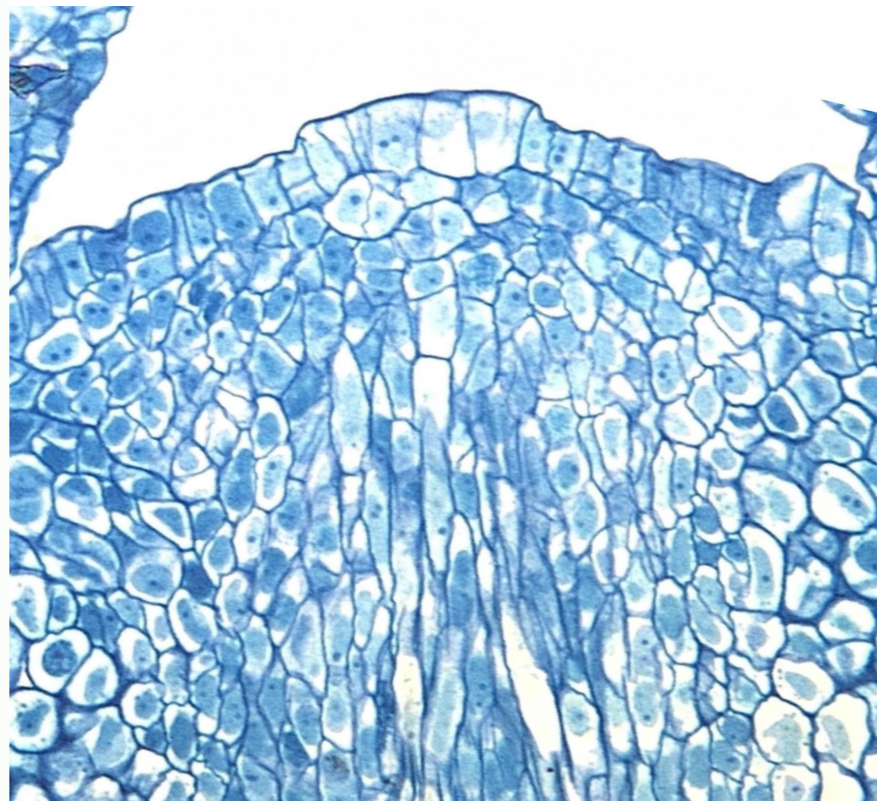
**симплексный тип**



Вторичные плазмодесмы плаунов могли не поддерживать селективный транспорт сигнальных молекул.



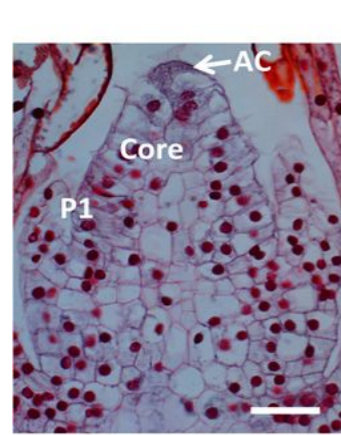
Апекс побега *Selaginella kraussiana*



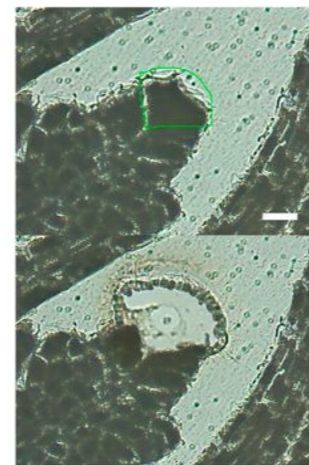
Апекс побега *Huperzia selago*



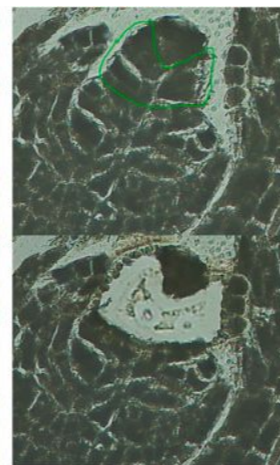
СЕКВЕНИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ ТРАНСКРИПТОМОВ КЛЕТОК РАЗНЫХ ЗОН МОНОПЛЕКСНОЙ АМП У ПЛАУНОВ И ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫХ: (AC, PZ (=CORE) ) В СРАВНЕНИИ С ДУПЛЕКСНОЙ АМП КУКУРУЗЫ ПОДТВЕРДИЛО МНОГОКЛЕТОЧНОСТЬ МОНОПЛЕКСНОЙ АМП - ГОМОЛОГИ МЕРИСТЕМСПЕЦИФИЧНЫХ ГЕНОВ ЭКСПРЕССИРОВАЛИСЬ НЕ ТОЛЬКО В АК, НО И В ПЗ (=CORE).



Equisetum



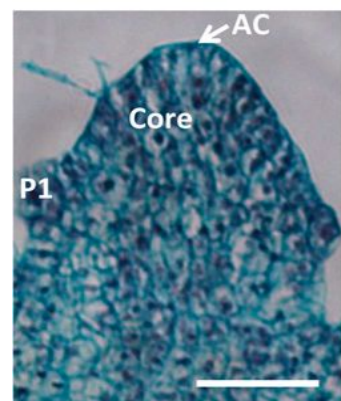
AC capture



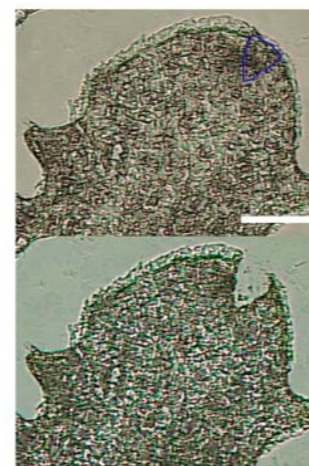
Core capture



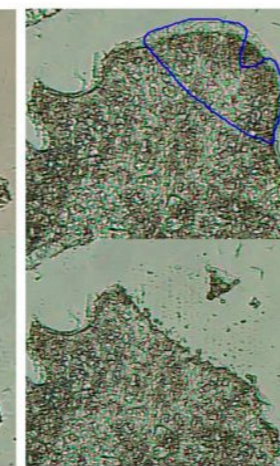
P1 capture



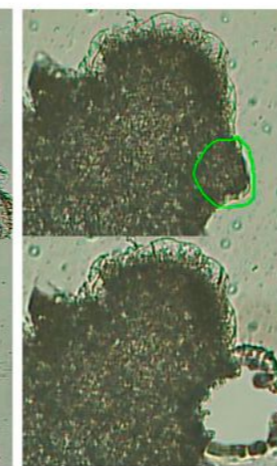
Selaginella



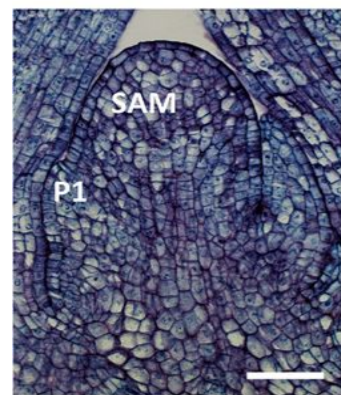
AC capture



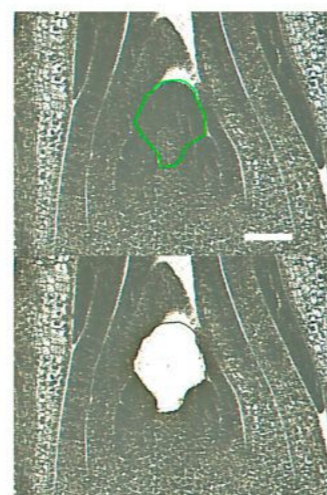
Core capture



P1 capture



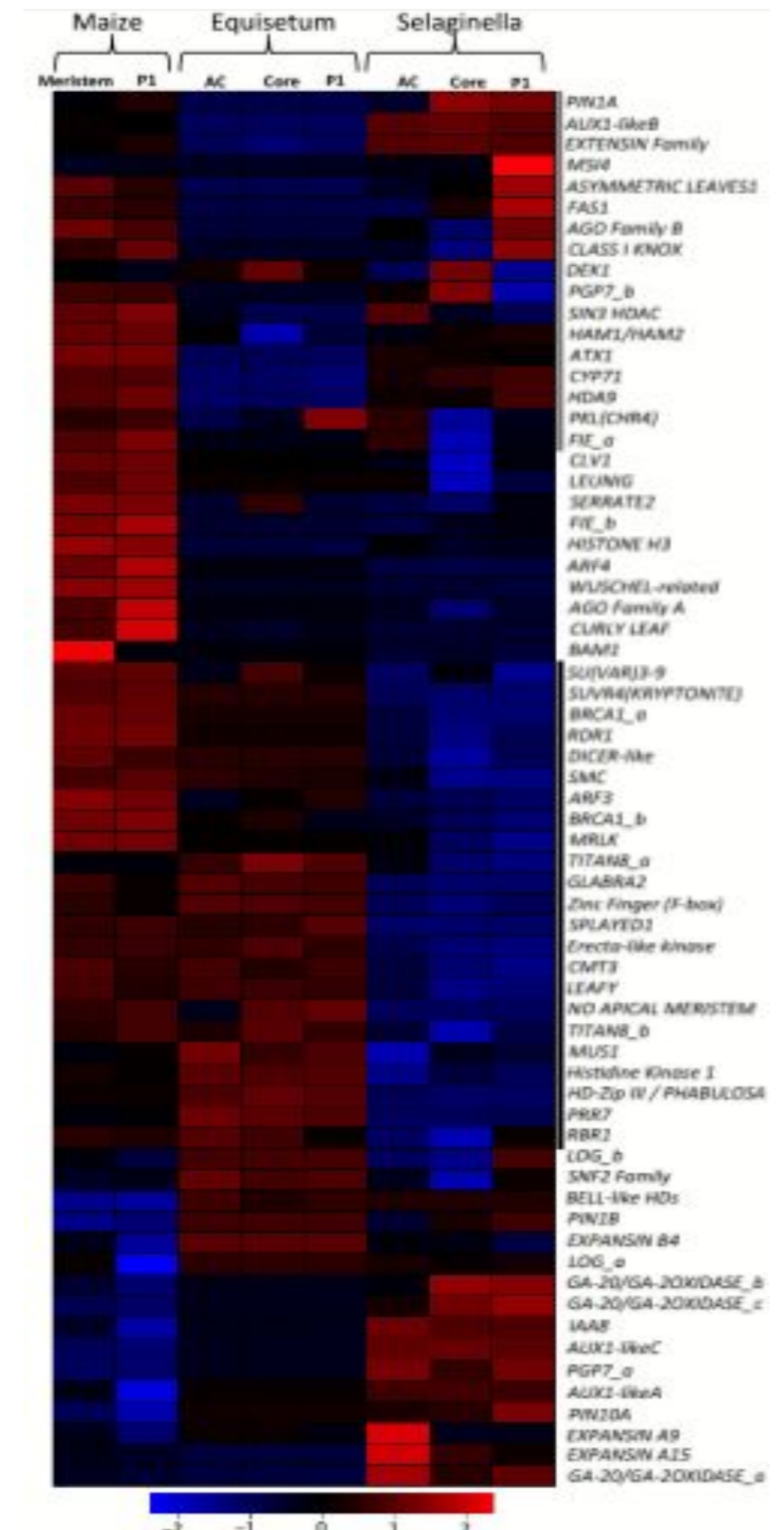
Maize



Meristem capture

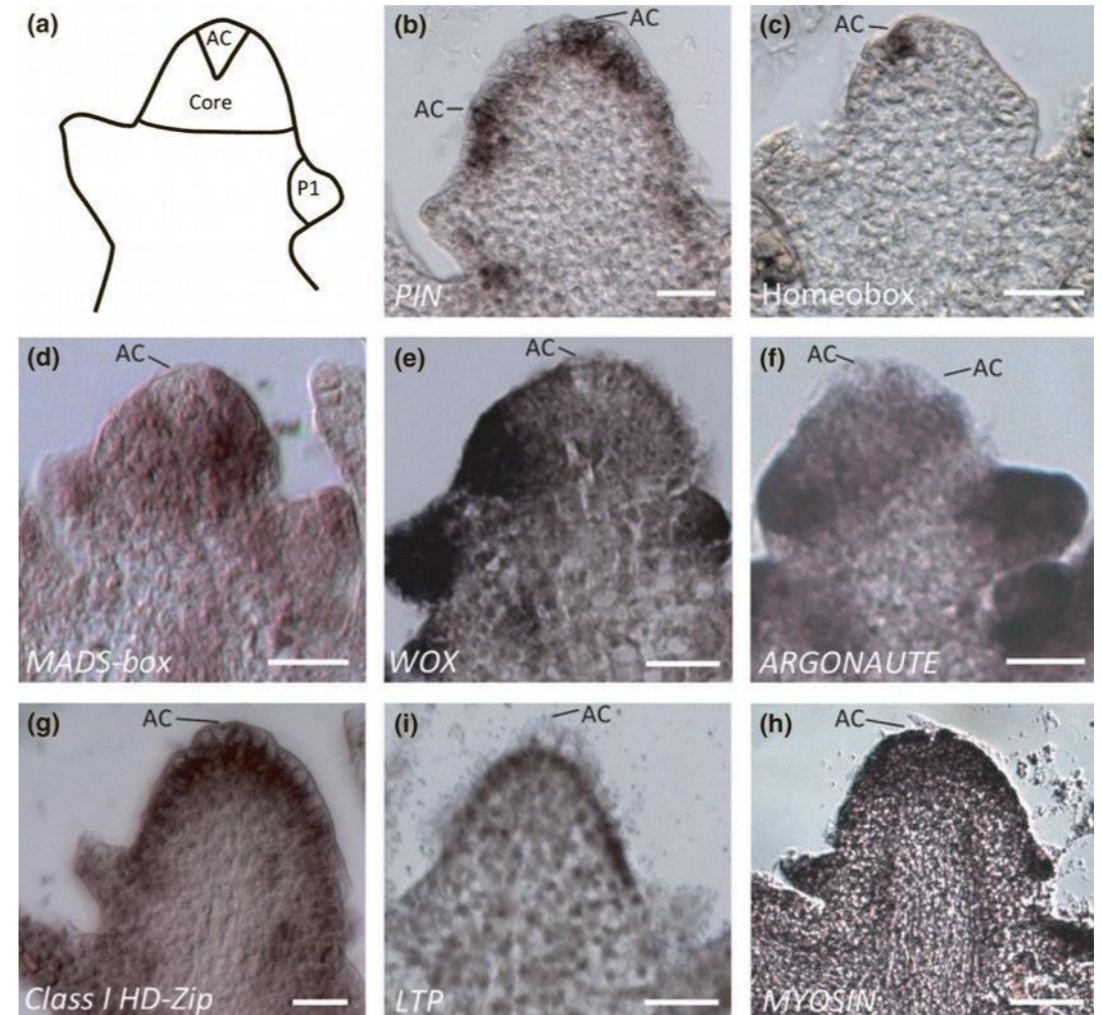


P1 capture



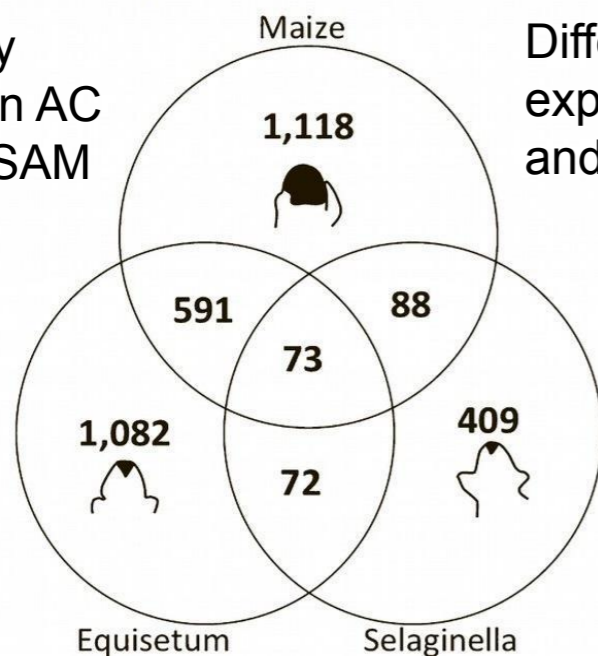


**АК И ПЗ ПРЕДСТАВЛЯЮТ СОБОЙ РАЗЛИЧАЮЩИЕСЯ ТРАНСКРИПЦИОННЫЕ ДОМЕНЫ. ПЗ МОНОПЛЕКСНОЙ АМП ТРАНСКРИПЦИОННО СХОДЕН С ПЗ ДУПЛЕКСНОЙ АМП.**

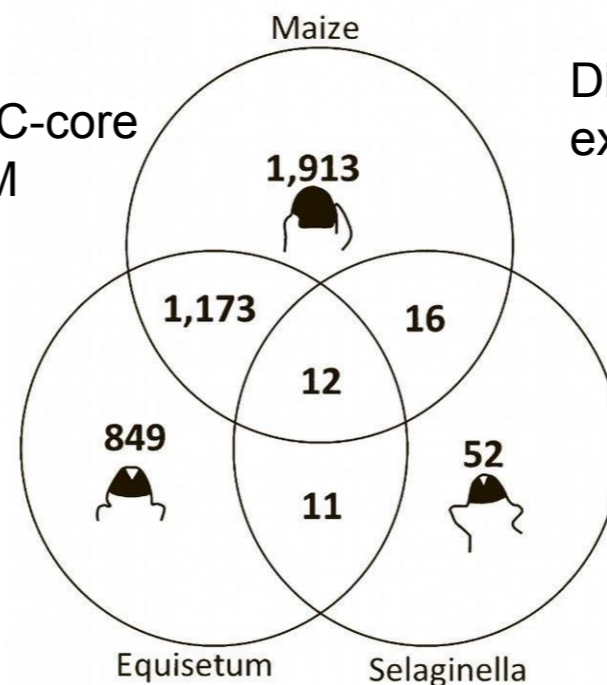


Моноплексные АМП плауна *Selaginella* (lycophyte) и “монилофита” *Equisetum* менее сходны между собой, чем каждая из них с АМП кукурузы. Аргумент в пользу точки зрения о независимом возникновении моноплексной АМП у плаунов и папоротников.

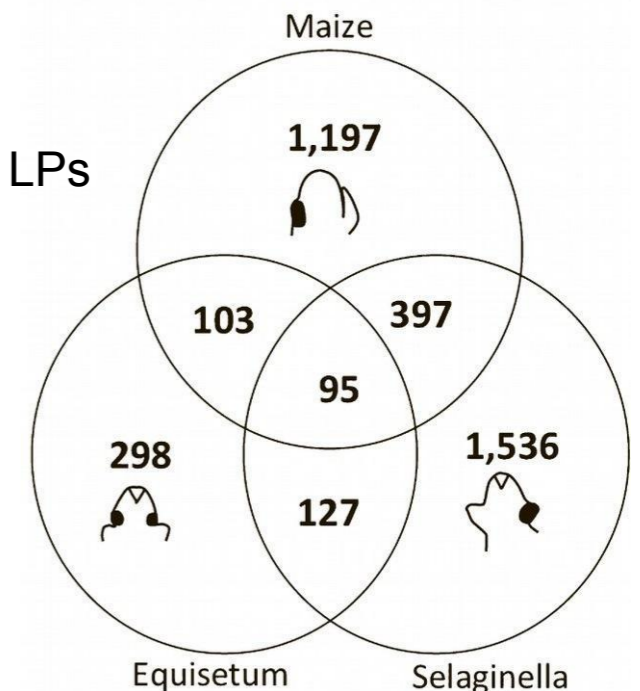
Differentially expressed in AC and maize SAM



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**

**Monilophytes**

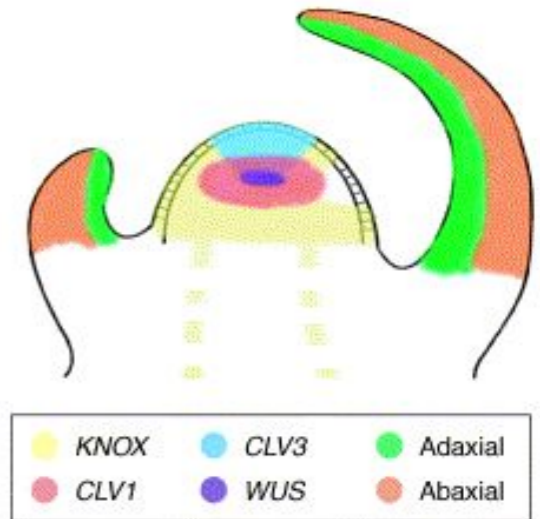
No sequenced genomes and no data

*simplex SAM*

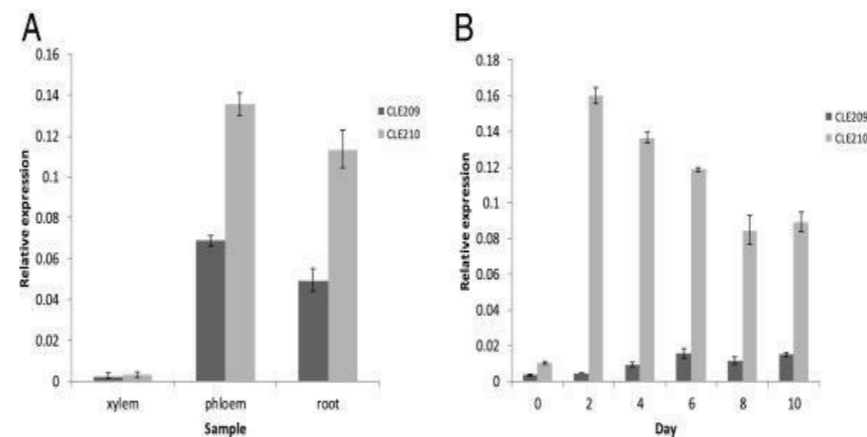
Lycophytes?

*duplex SAM*

**Angiosperms**



**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

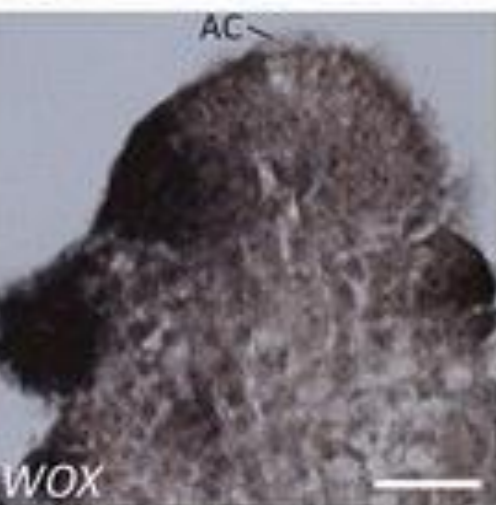
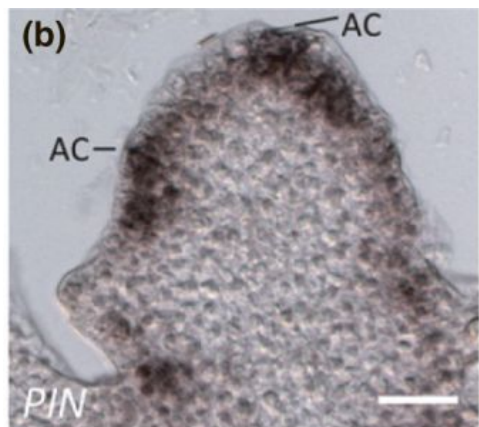
in *S. moellendorffii* genome 6 Cle homologs with unknown function (Floyd, Bowman, 2007). CLAVATA2 homolog is expressed in the AI and its derivatives in *S. moellendorffii* (Frank et al, 2015).



# ГОМОЛОГИ WUSCHEL-LIKE HOMEОBOX (WOX) ГЕНОВ

monoplex SAM

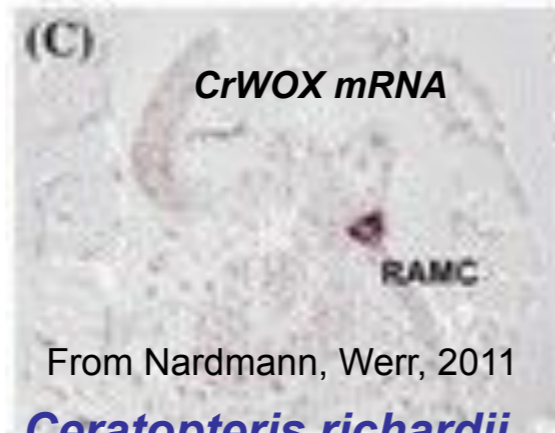
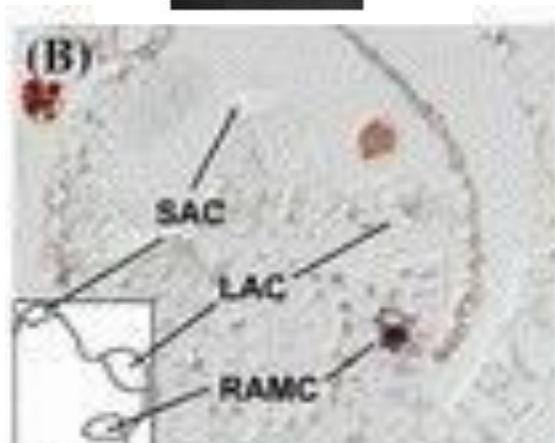
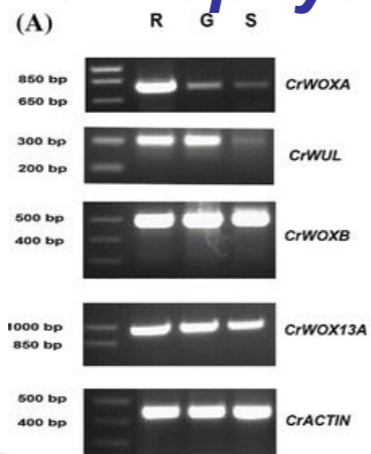
*Lycophytes*



*Selaginella kraussiana*

From Frank et al, 2015

*Monilophytes*



*Ceratopteris richardii*

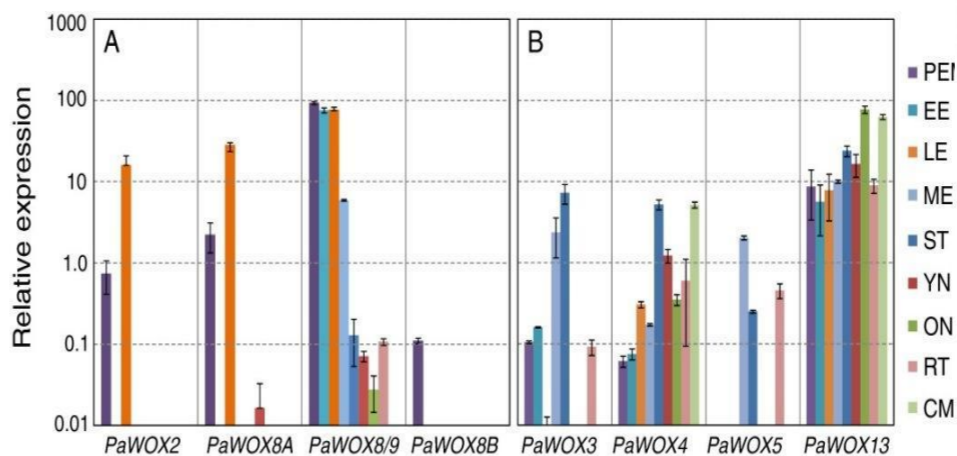
From Nardmann, Werr, 2011

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

simplex SAM

*Lycophytes?*

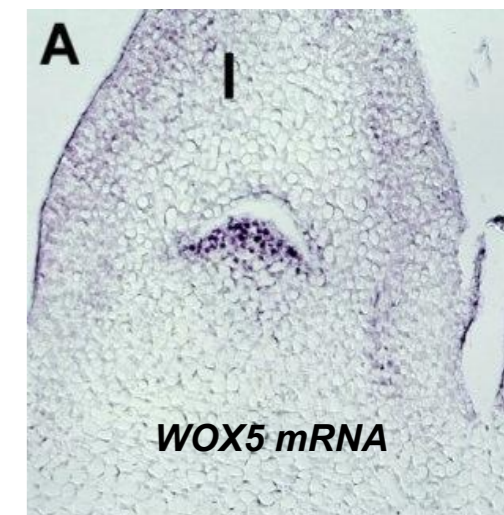
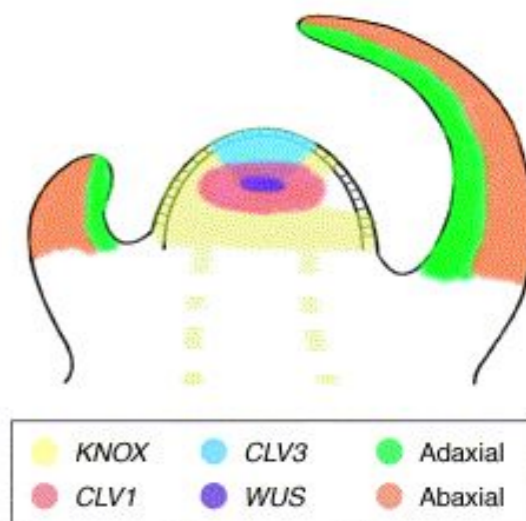
*Gymnosperms*



Quantitative real-time PCR of *P. abies* WOX gene (*PaWOX2*, *PaWOX8/9*, *PaWOX8A* and *PaWOX8B*, *PaWOX3*, *PaWOX4*, *PaWOX5* and *PaWOX13*) expression in different tissues. From Hedman et al, 2013.

duplex SAM

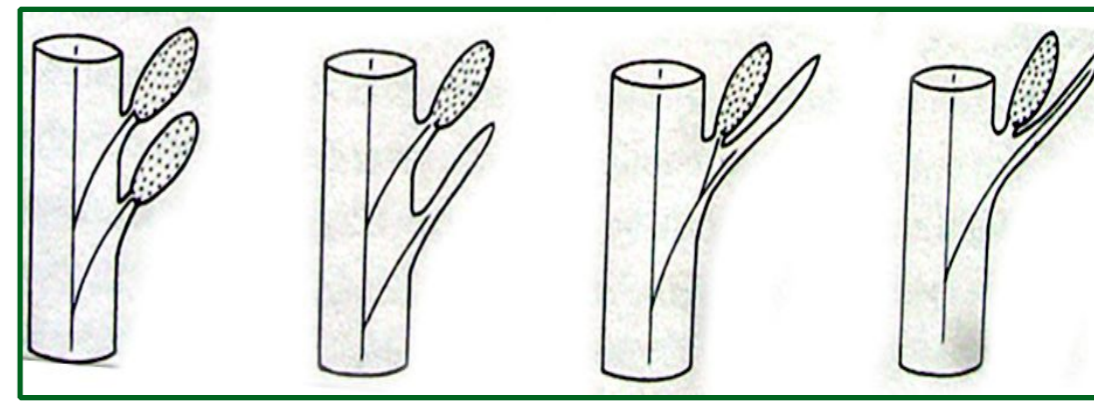
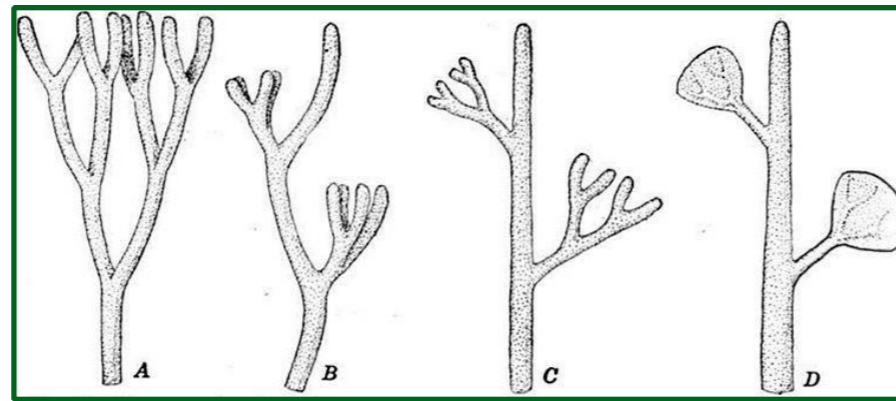
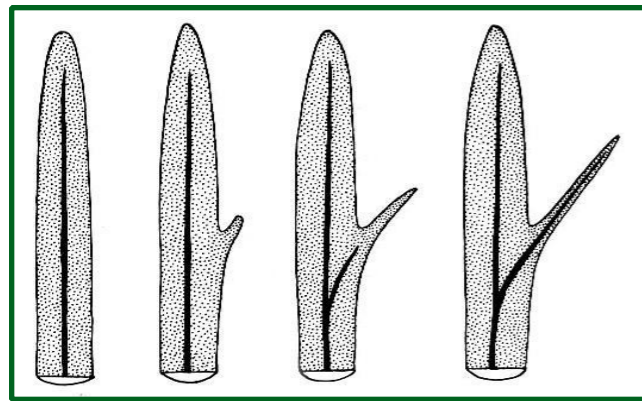
*Angiosperms*



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



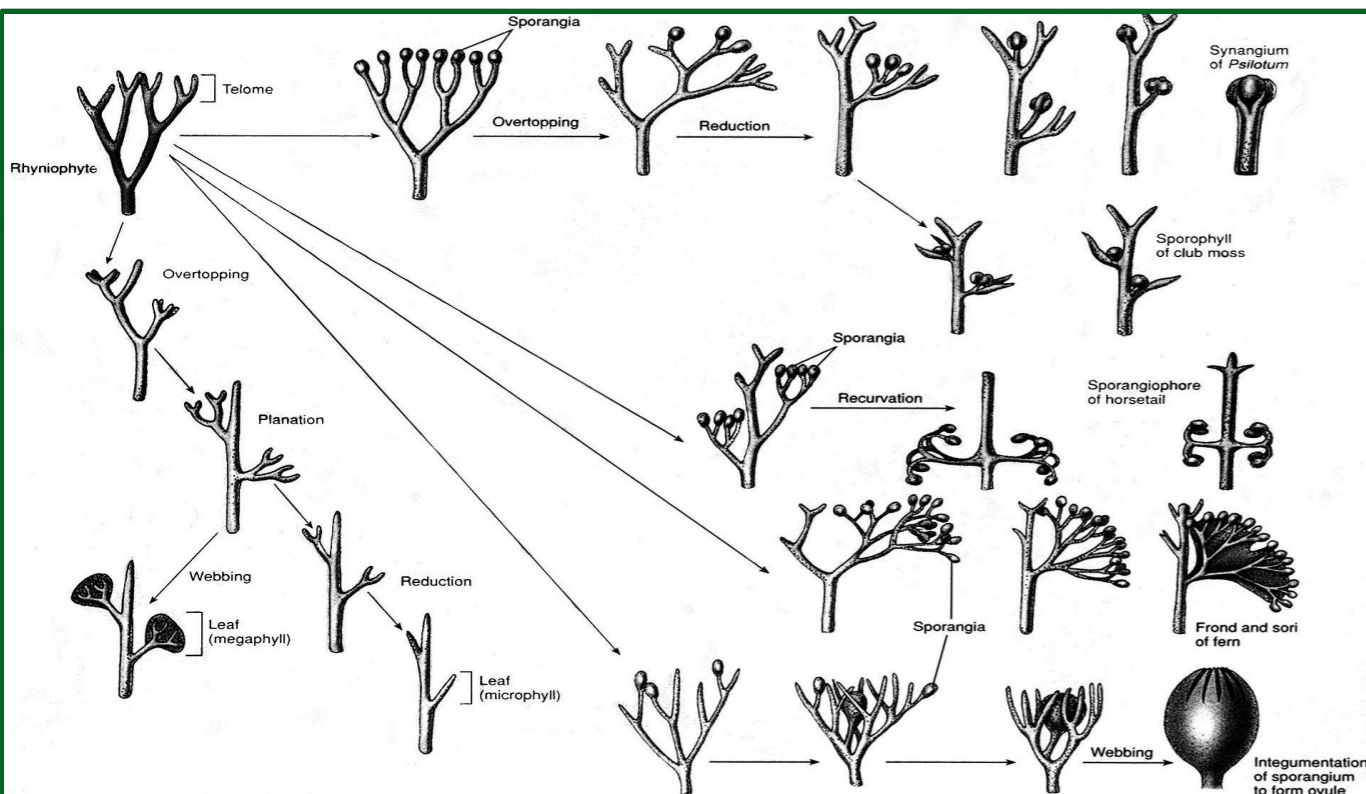
# Нет общепринятого мнения относительно происхождения и эволюционных гомологий листьев у высших растений



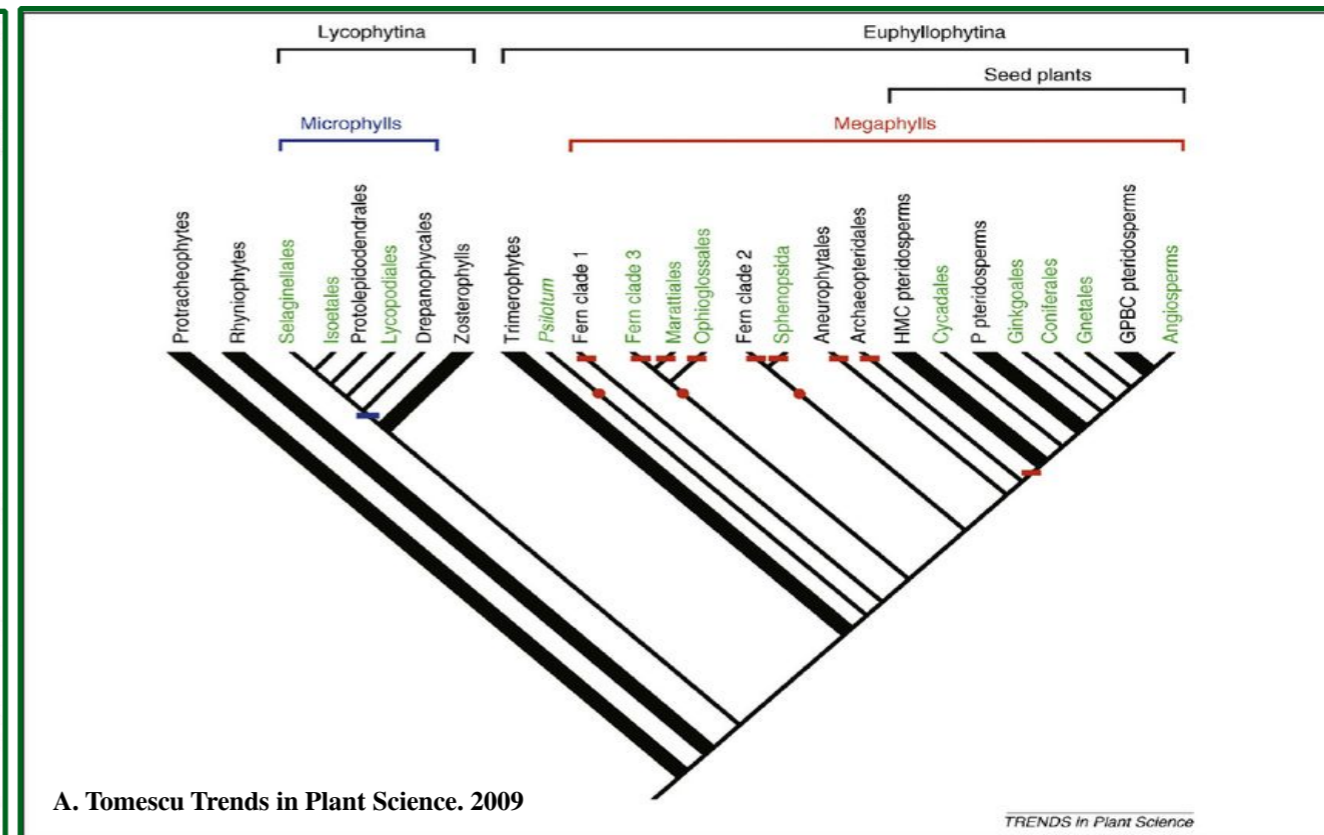
Kenrick, Crane, 1997

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.



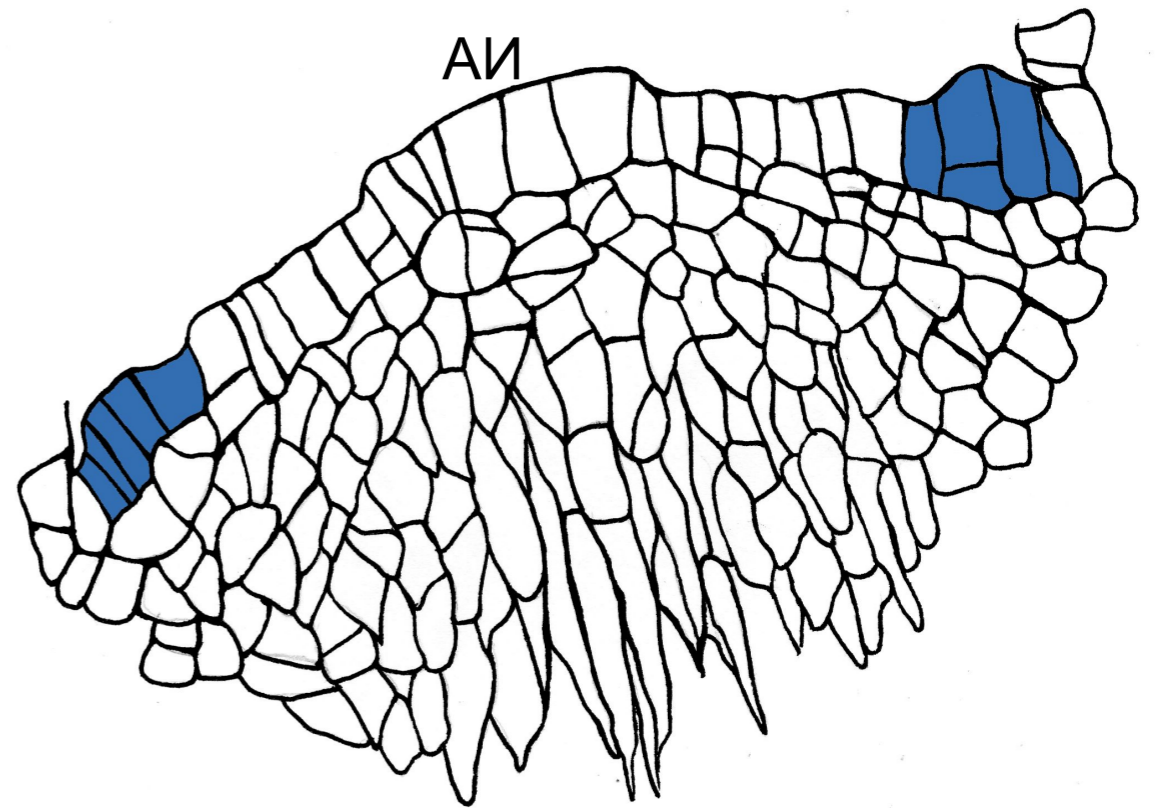
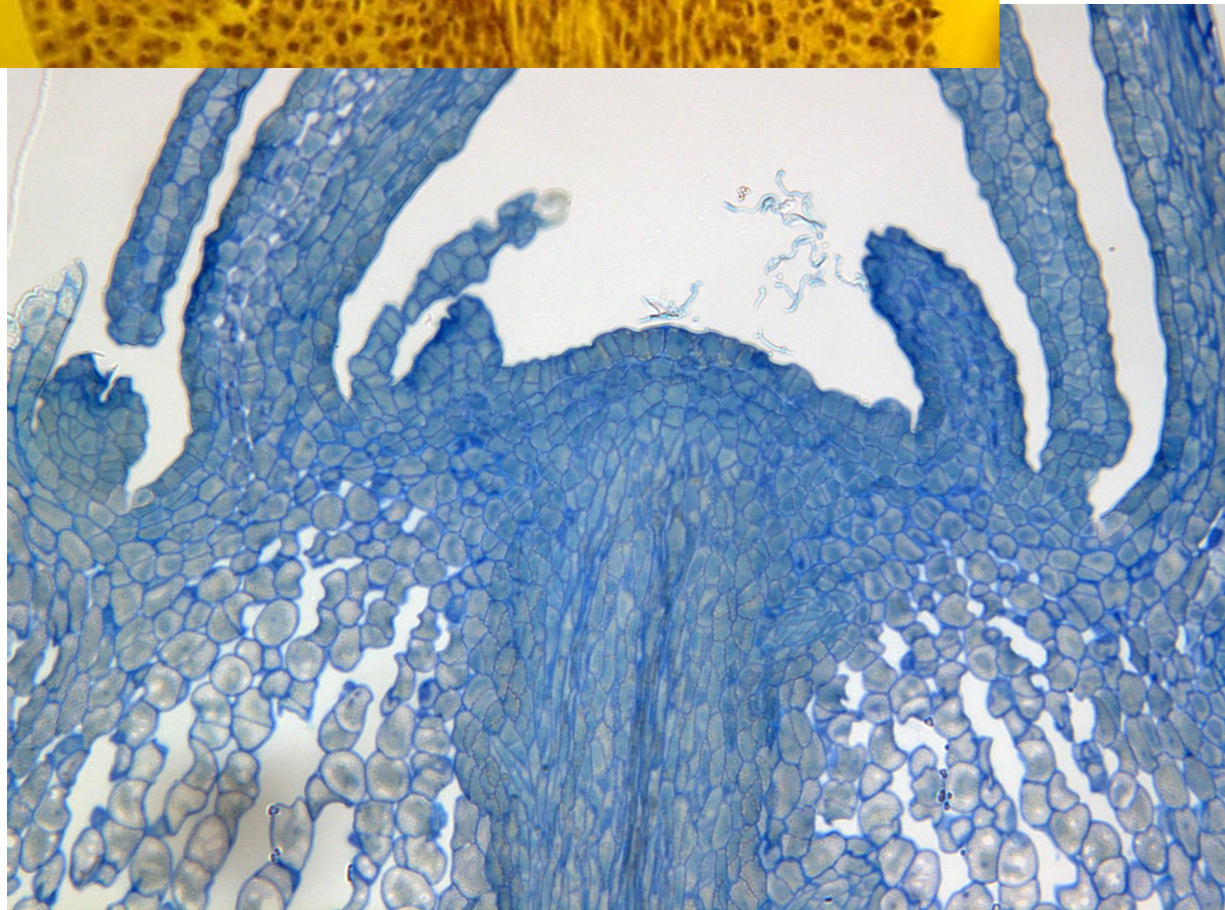
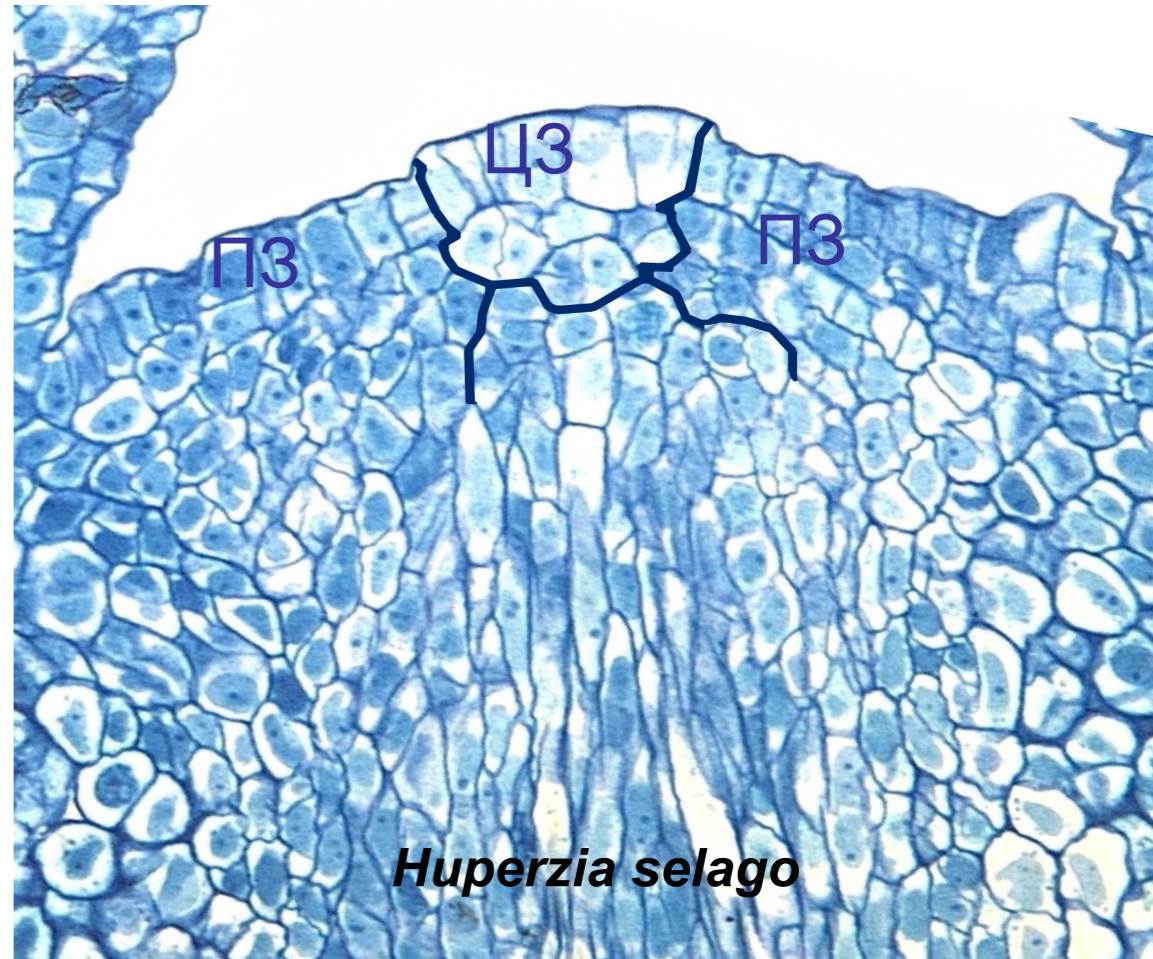
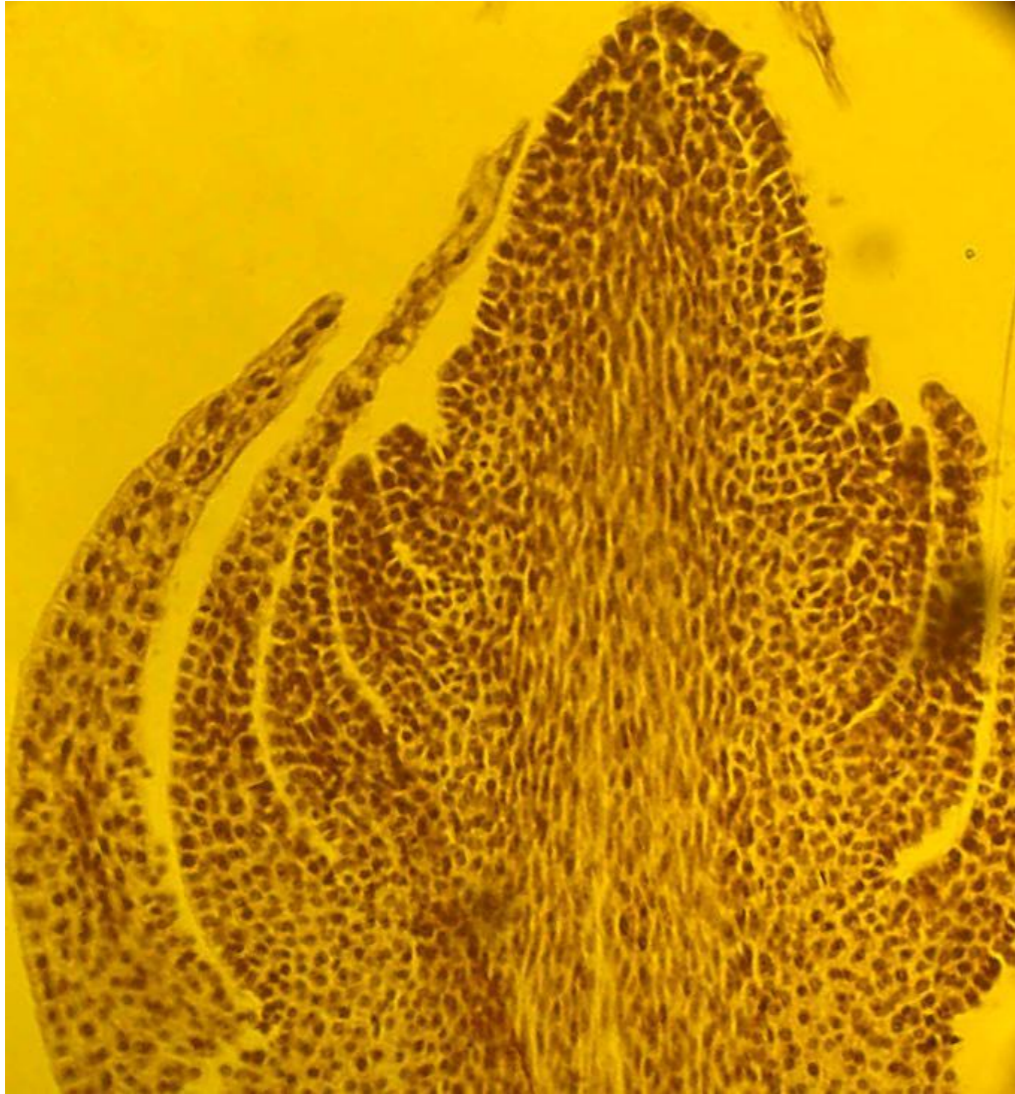
A. Tomescu Trends in Plant Science. 2009

TRENDS in Plant Science

Листья всех растений имеют единое происхождение.

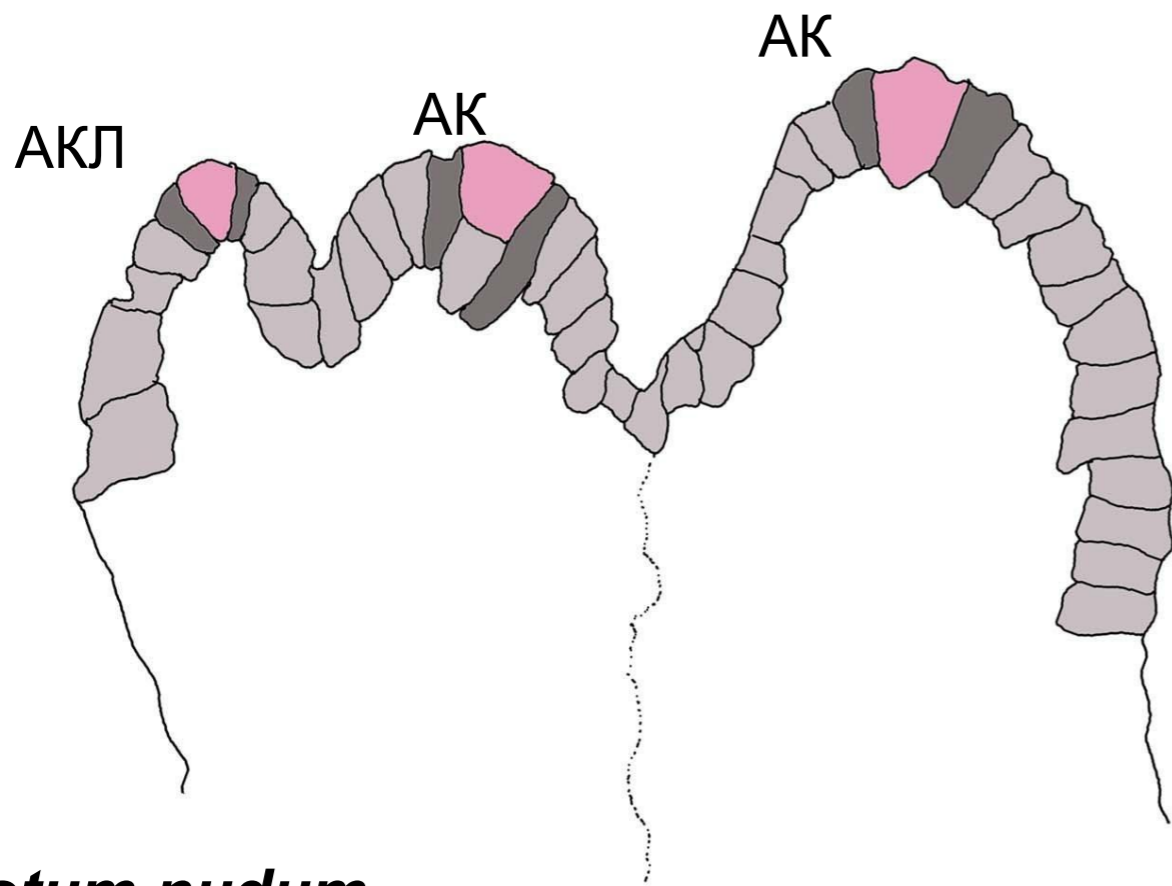
Листья в разных таксонах растений возникали независимо и многократно различными способами.



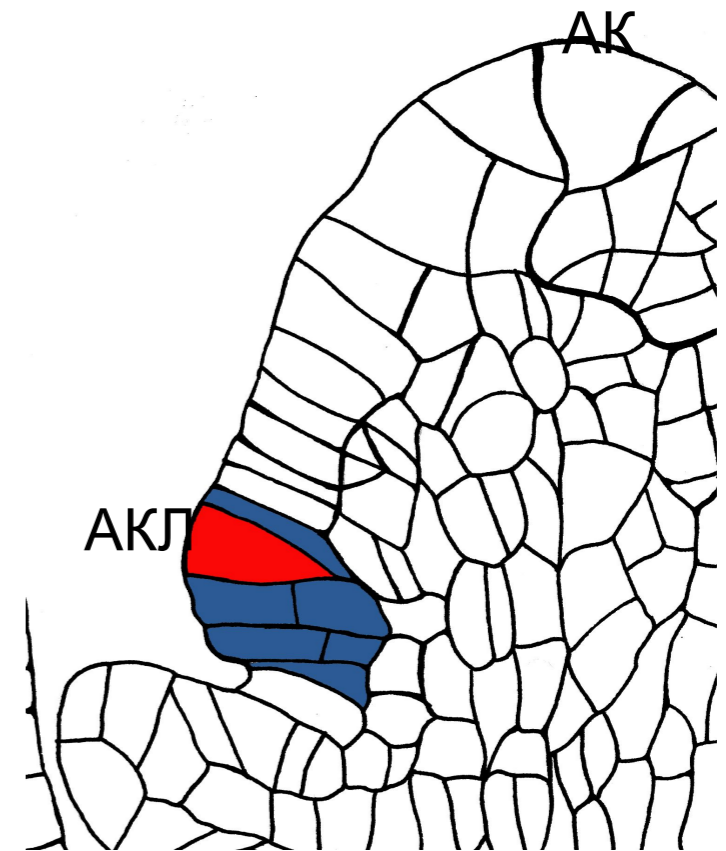




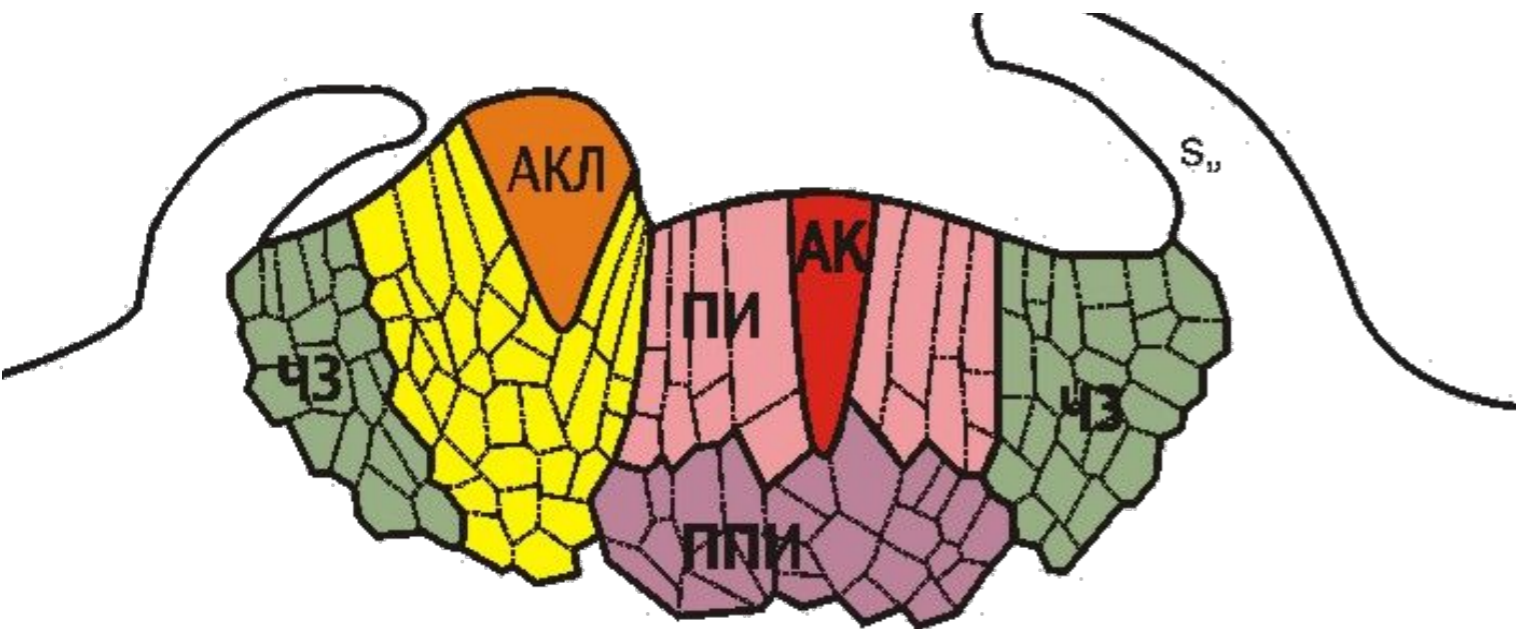
Вопреки классической точке зрения о принципиально разном способе закладке микро- и макрофилльных листьев, они закладываются сходным образом.



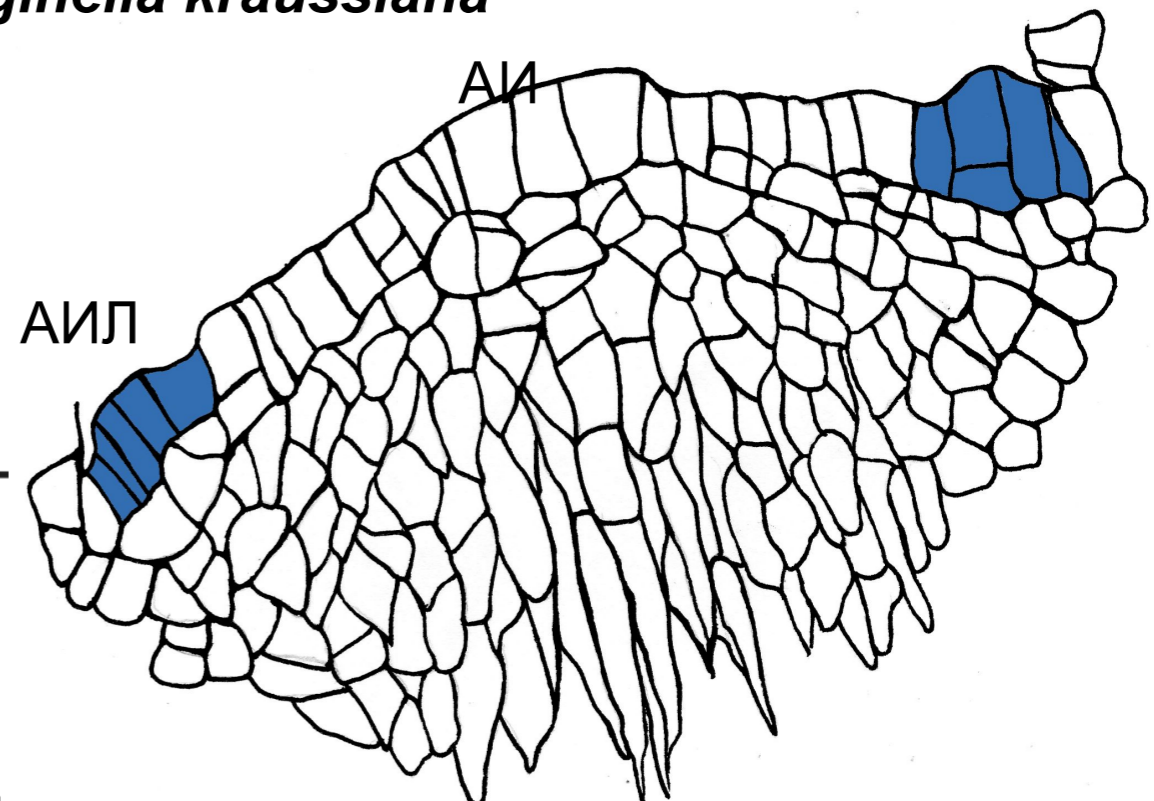
*Psilotum nudum*



*Selaginella kraussiana*



*Phegopteris connectilis*



*Huperzia selago*



# Теломные листья вызывают образование листовых лакун



Гаплостела Риниевые

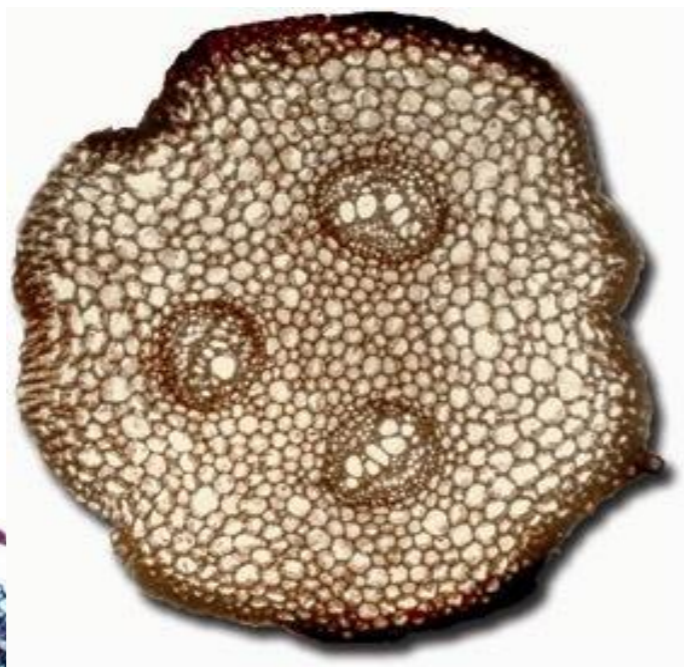


Актиностела Псилотовые, плауны



Плектостела Плауны

Эвстела Голосеменные,  
Двудольные

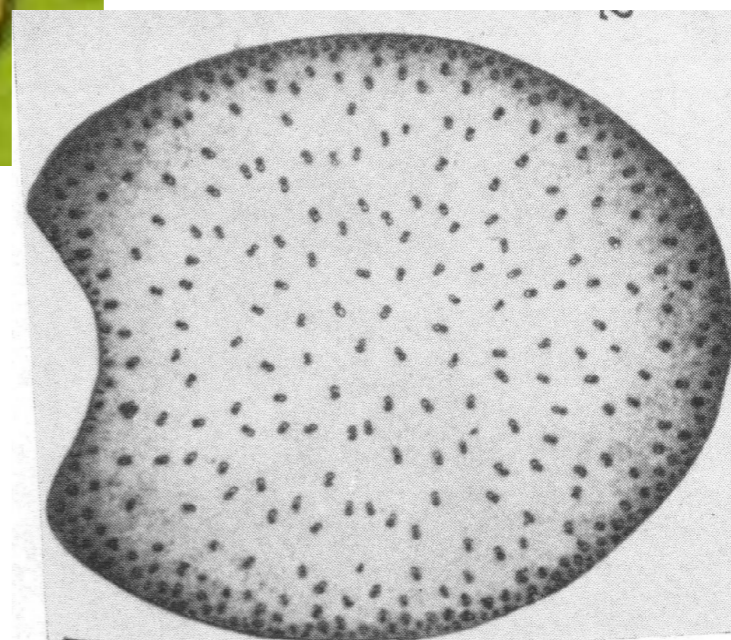


Диктиостела  
Папоротники

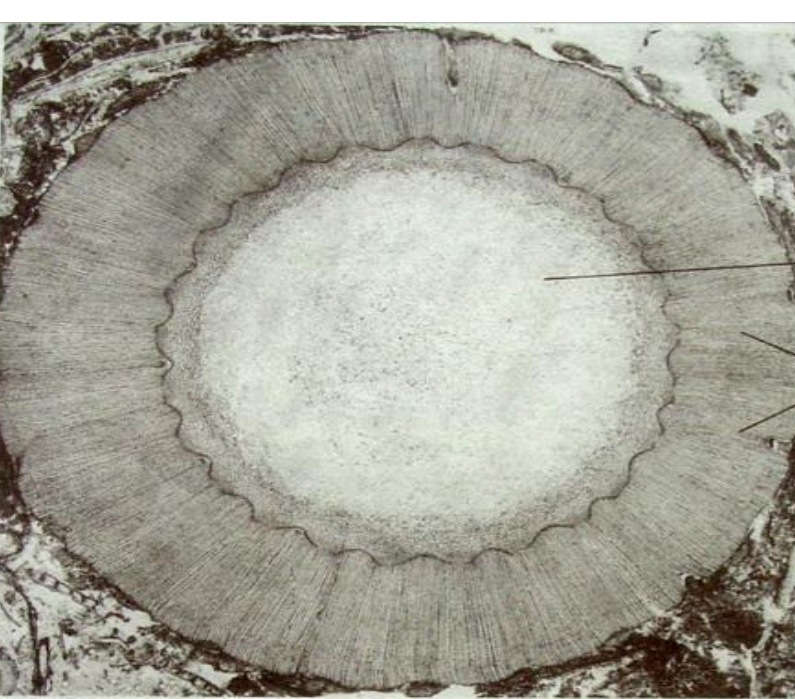


Артростела  
Хвощи

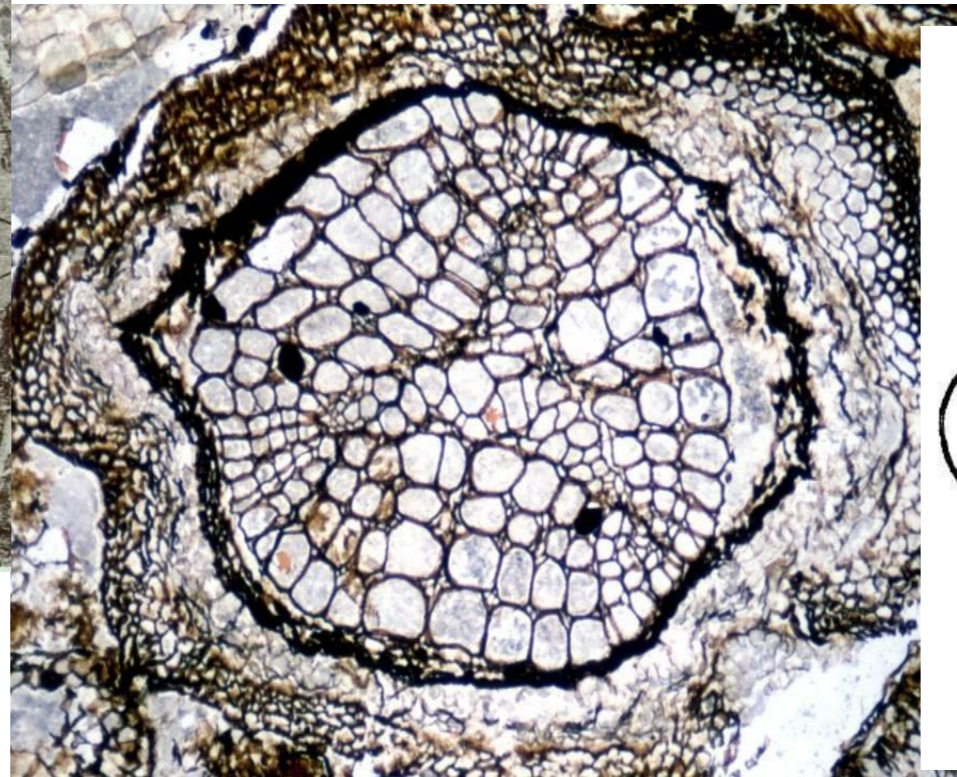
Атактостела  
Однодольные



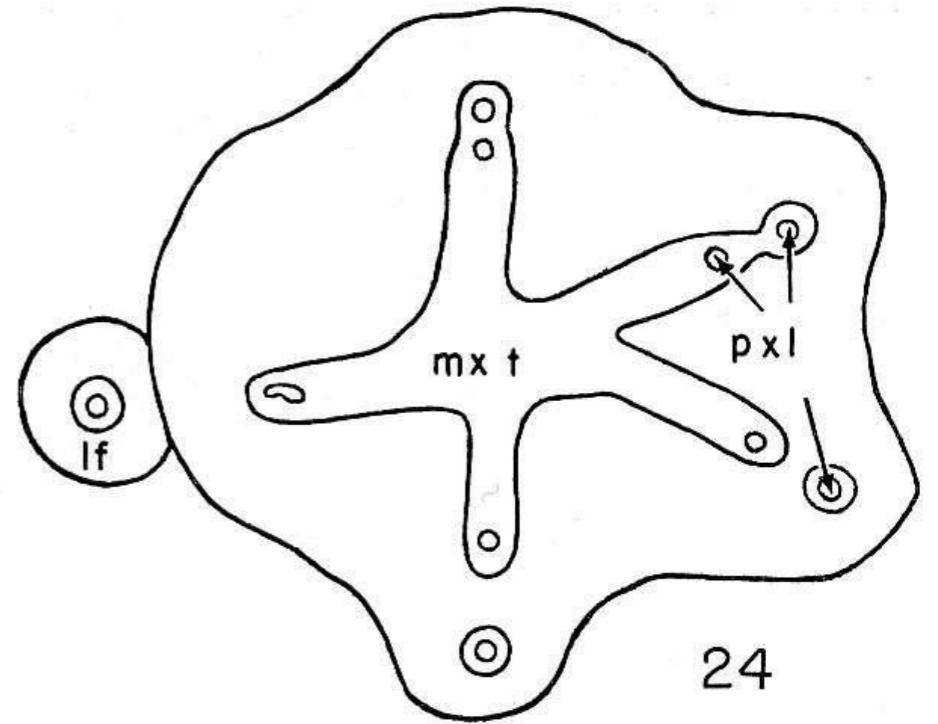




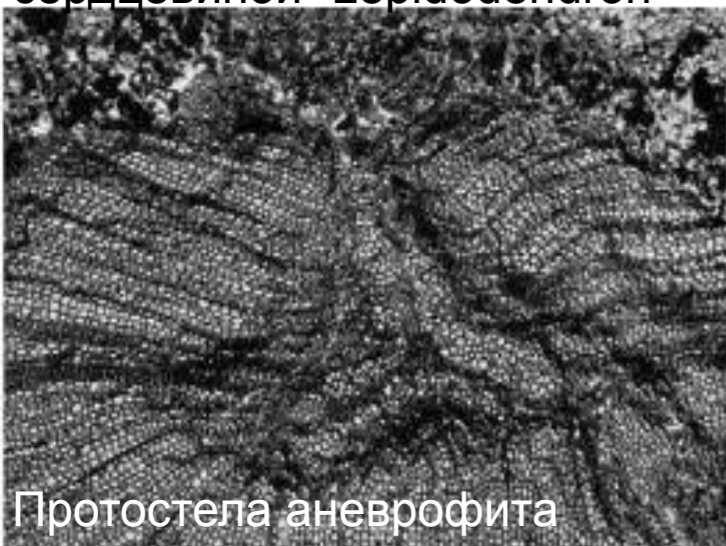
Актиностела со "смешанной сердцевиной" *Lepidodendron*



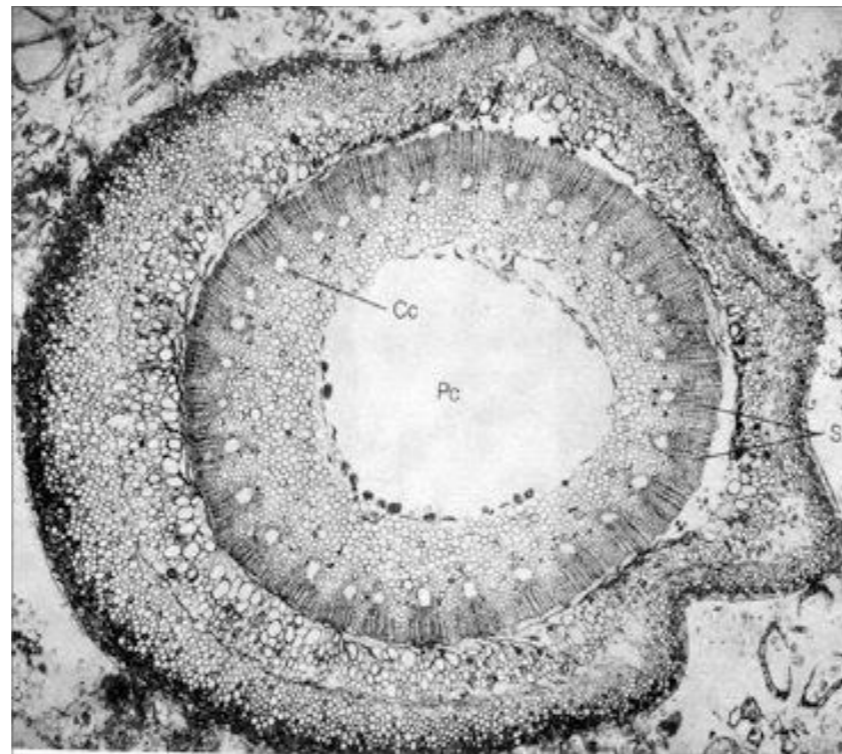
Актиностела *Sphenophyllum*



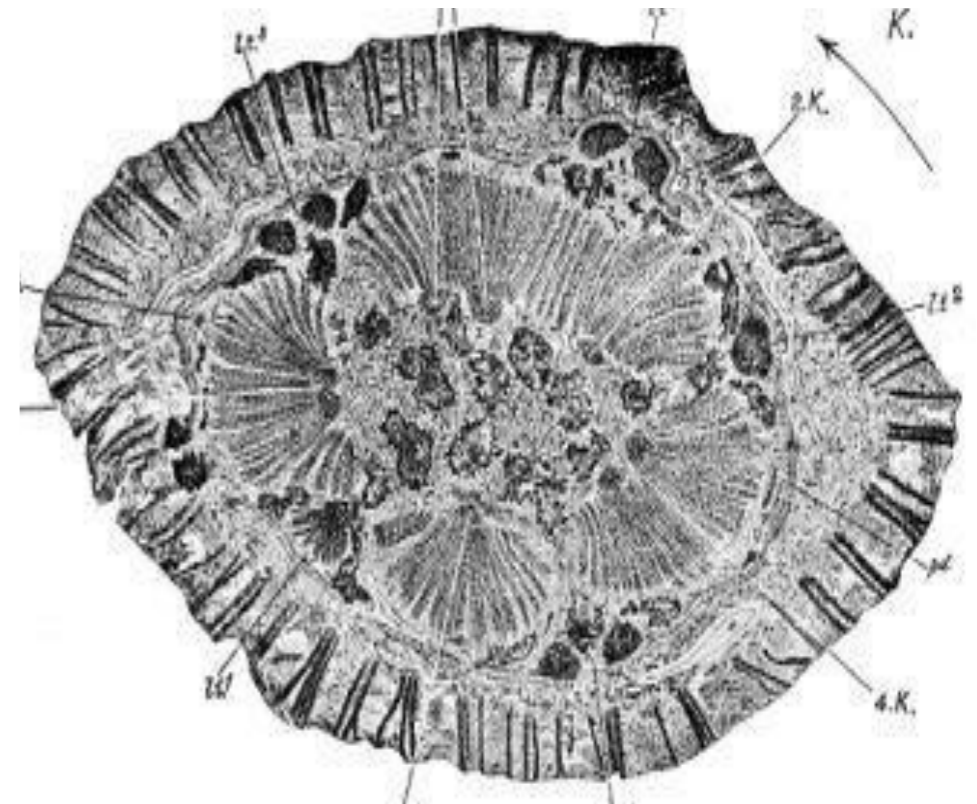
Протостела *Ibyka*



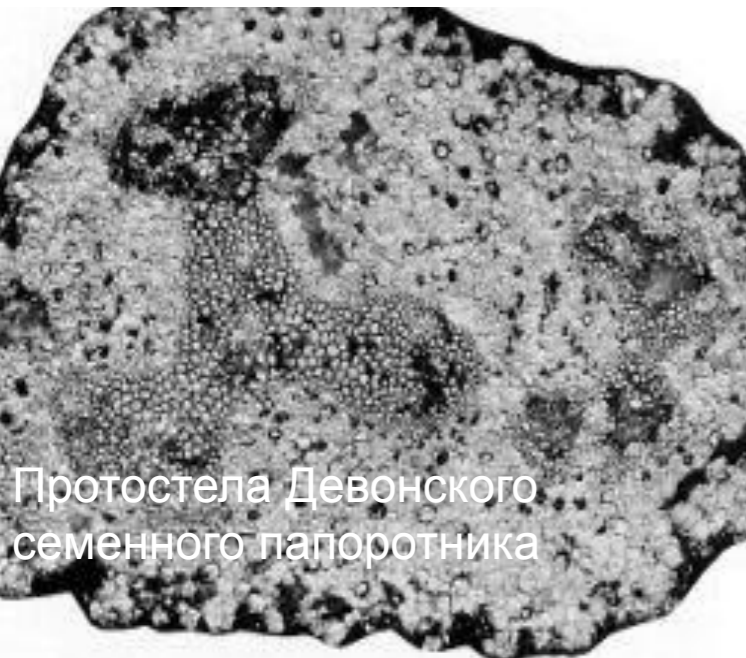
Протостела аневрофита



Эвстела каламита



Эвстела каменноугольного семенного папоротника



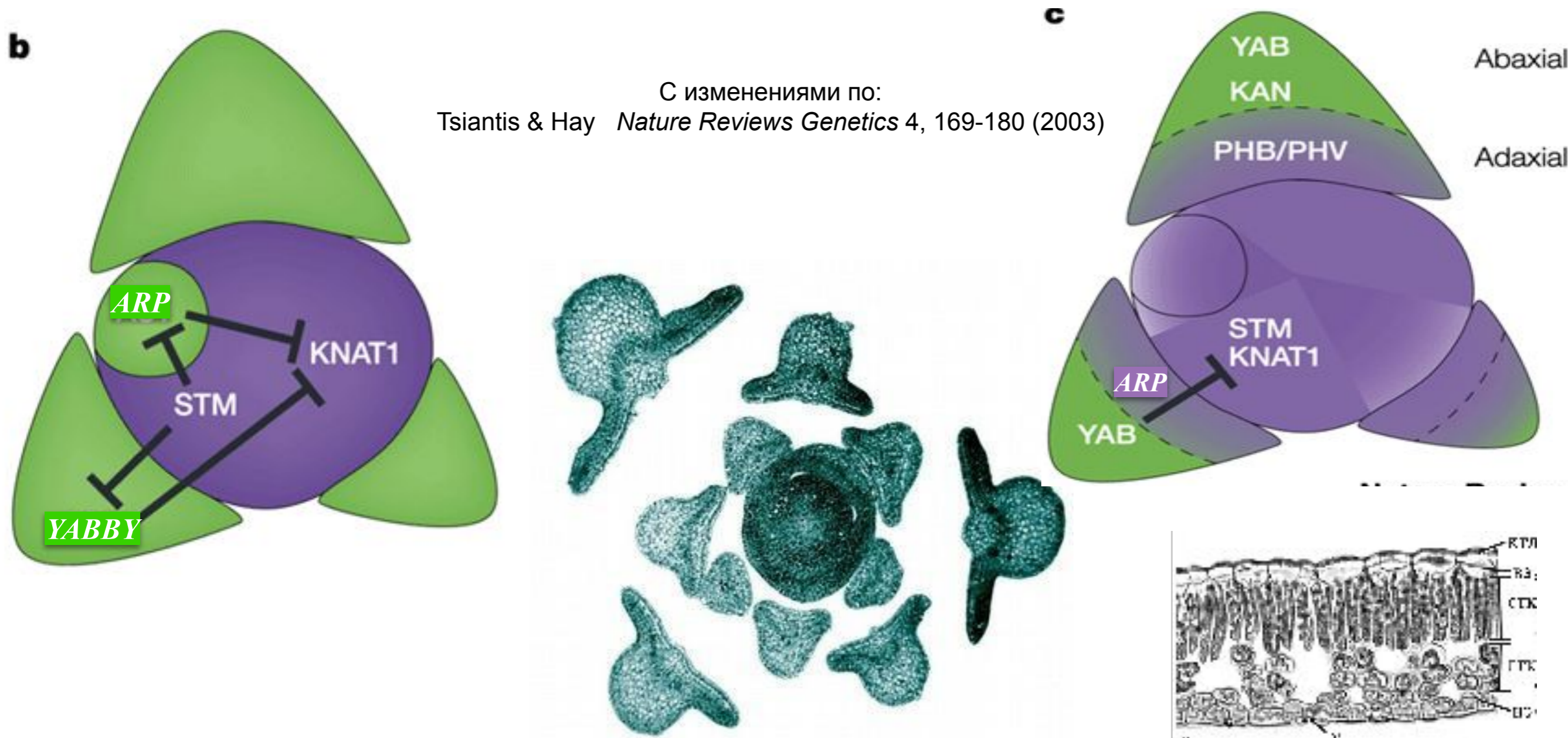
Протостела Девонского семенного папоротника



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





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*

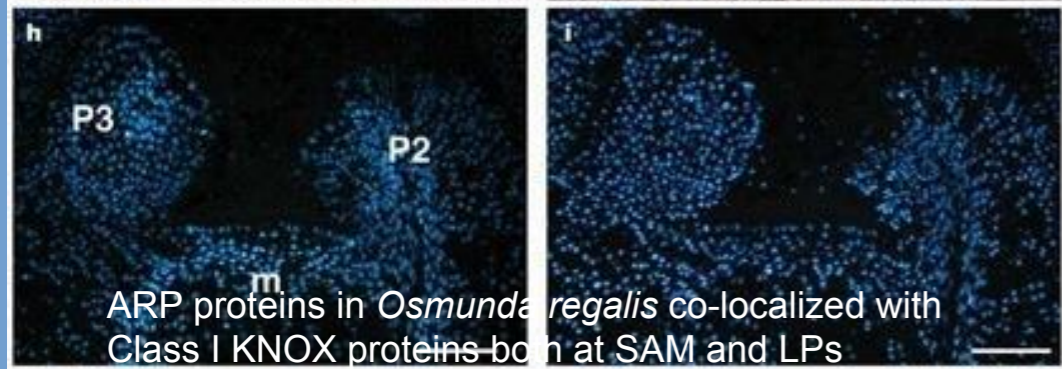
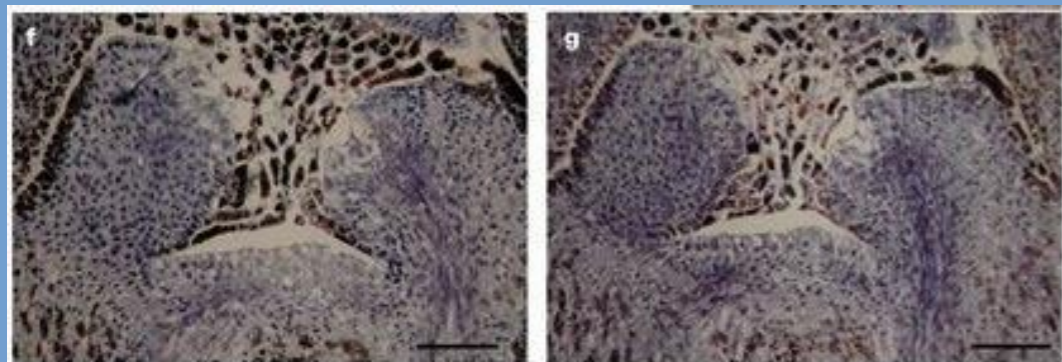


*SkKNOX1*

*SkARP1*

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

**Monilophytes**



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

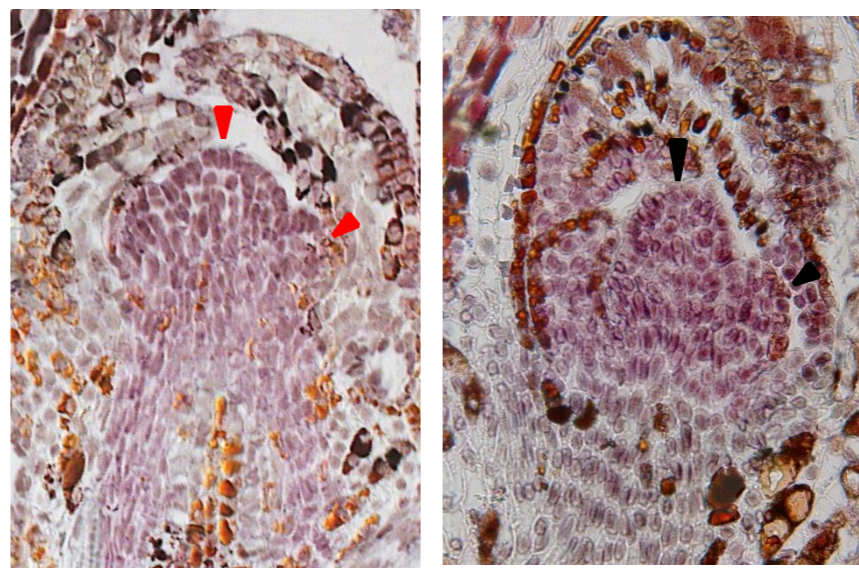
(from Harrison et al, 2005)

**симплексная АМП**

**АМП**  
*scophytes*

В транскриптоме *Huperzia* не выявлено гомологов ТФ *ARP*

**Gymnosperms**



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

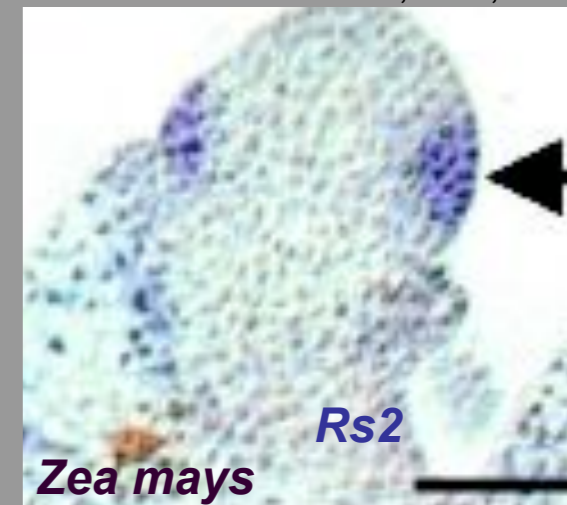
Данные о участии ТФ *ARP* в инициации листа голосеменных с симплексной АМП противоречивы: в геноме *Picea abies* (Nystedt et al, 2013) не выявлено гомологов *ARP*.

**дуплексная АМП**  
*Angiosperms*



*Zea mays*

From Jackson, et al, 1994



*Zea mays*

*Rs2*

From Timmermans et al, 1999



Экспрессия гомологов *HD-Zip III* у голосеменных с симплексной АМП и моилофитов 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.

**Lycophytes**

monoplex SAM

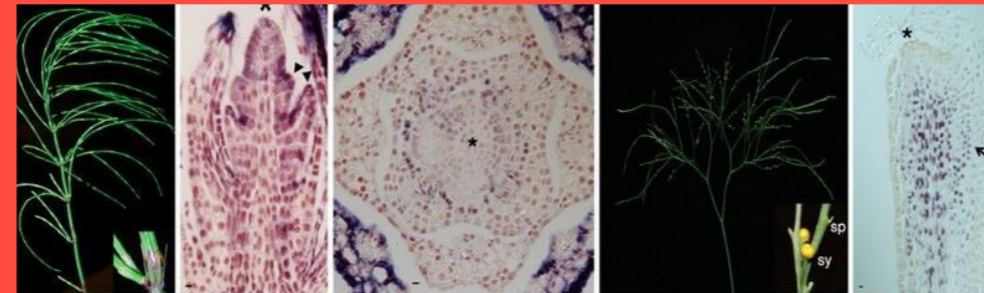
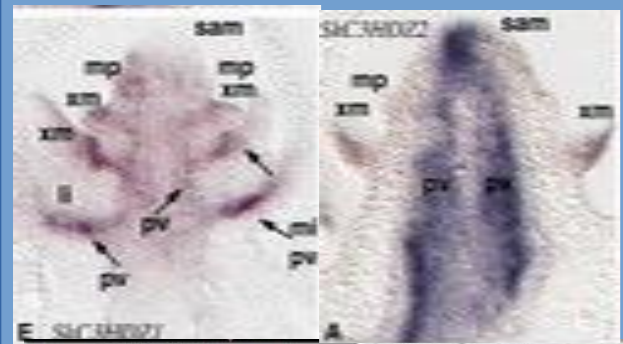
**Monilophytes**

simplex SAM

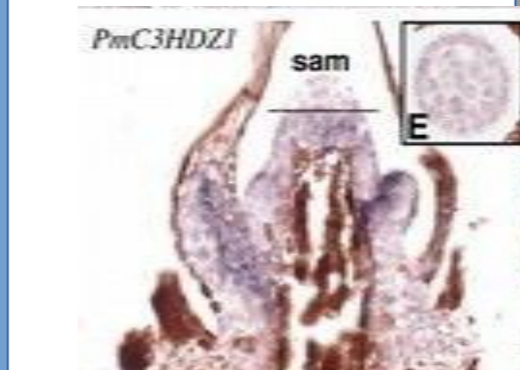
**Lycophytes?**

duplex SAM

**Angiosperms**



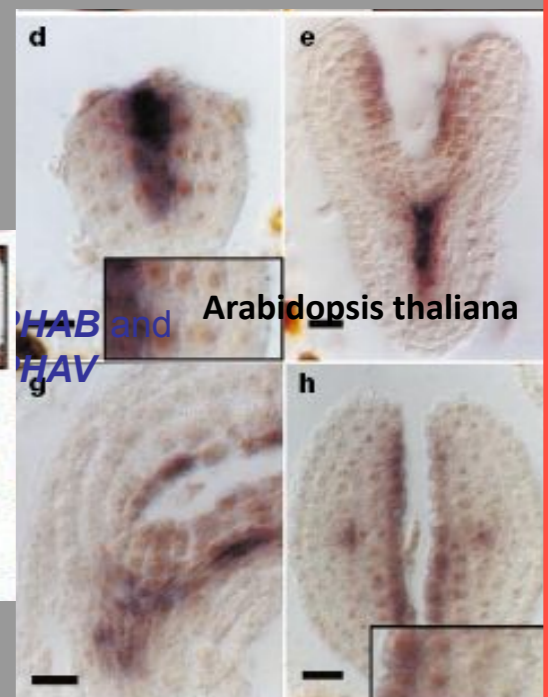
**Gymnosperms**



**Pseudotsuga menziensis**

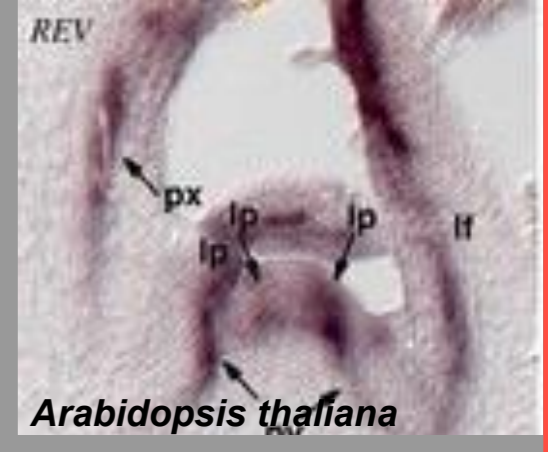


**Ginkgo biloba**



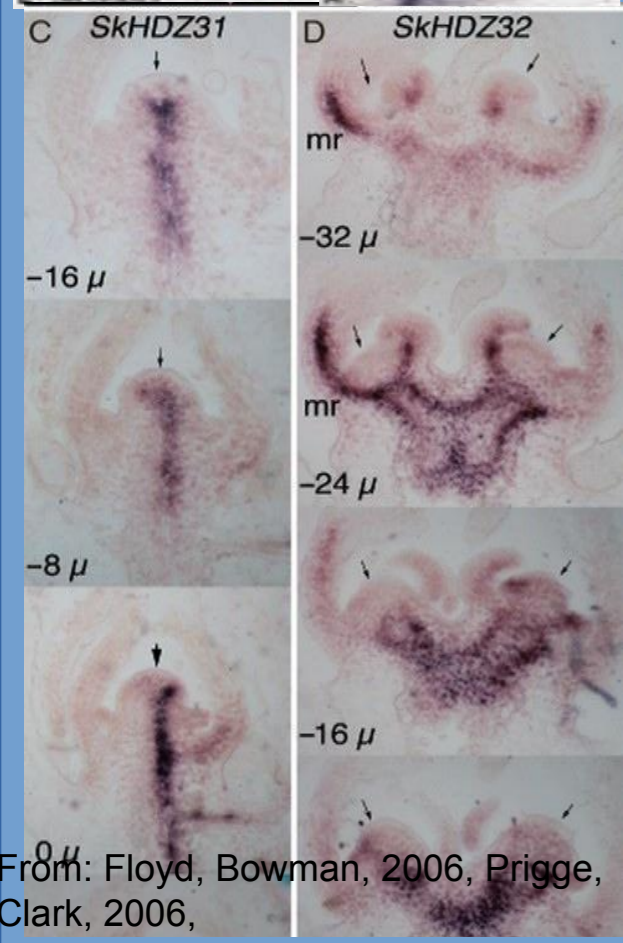
**Arabidopsis thaliana**

From: McConnell et al, 2001

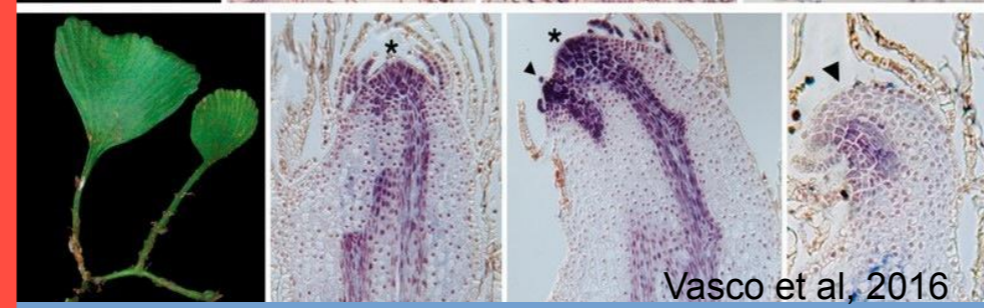
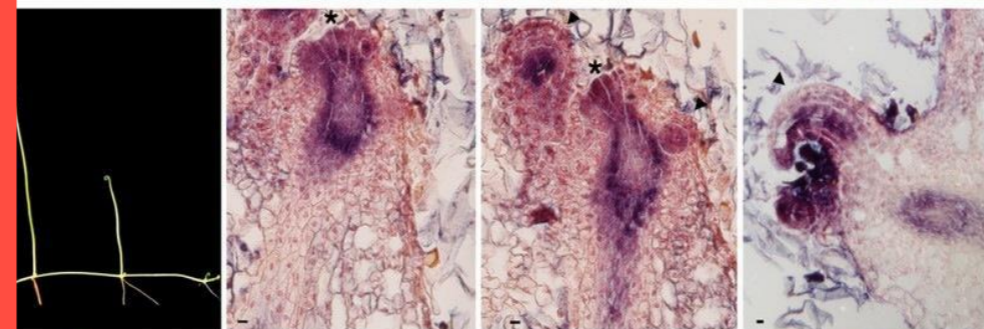
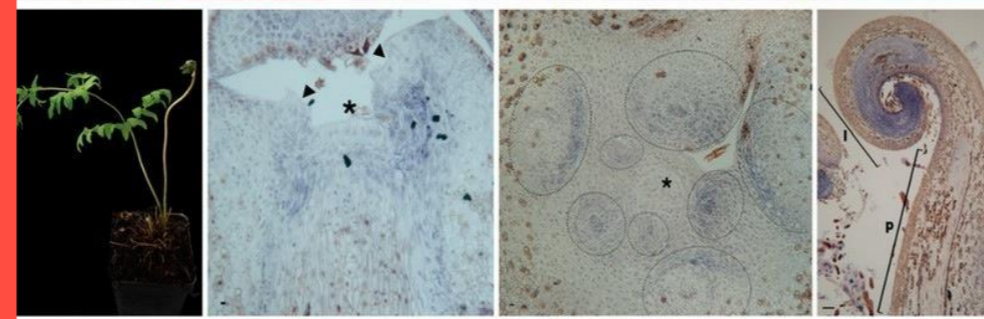


**Arabidopsis thaliana**

From Floyd, Bowman, 2006



**Selaginella kraussiana**



Vasco et al, 2016

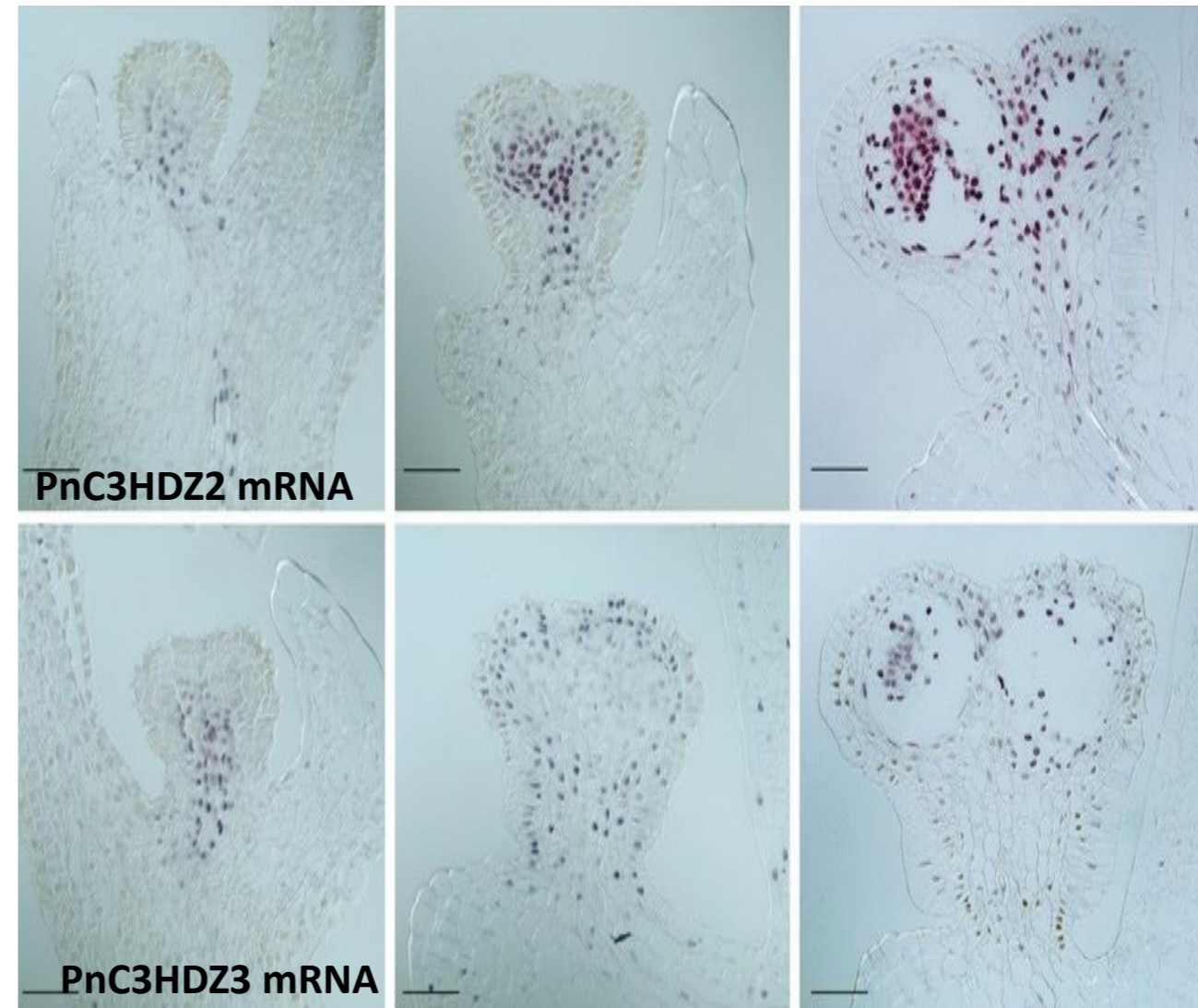
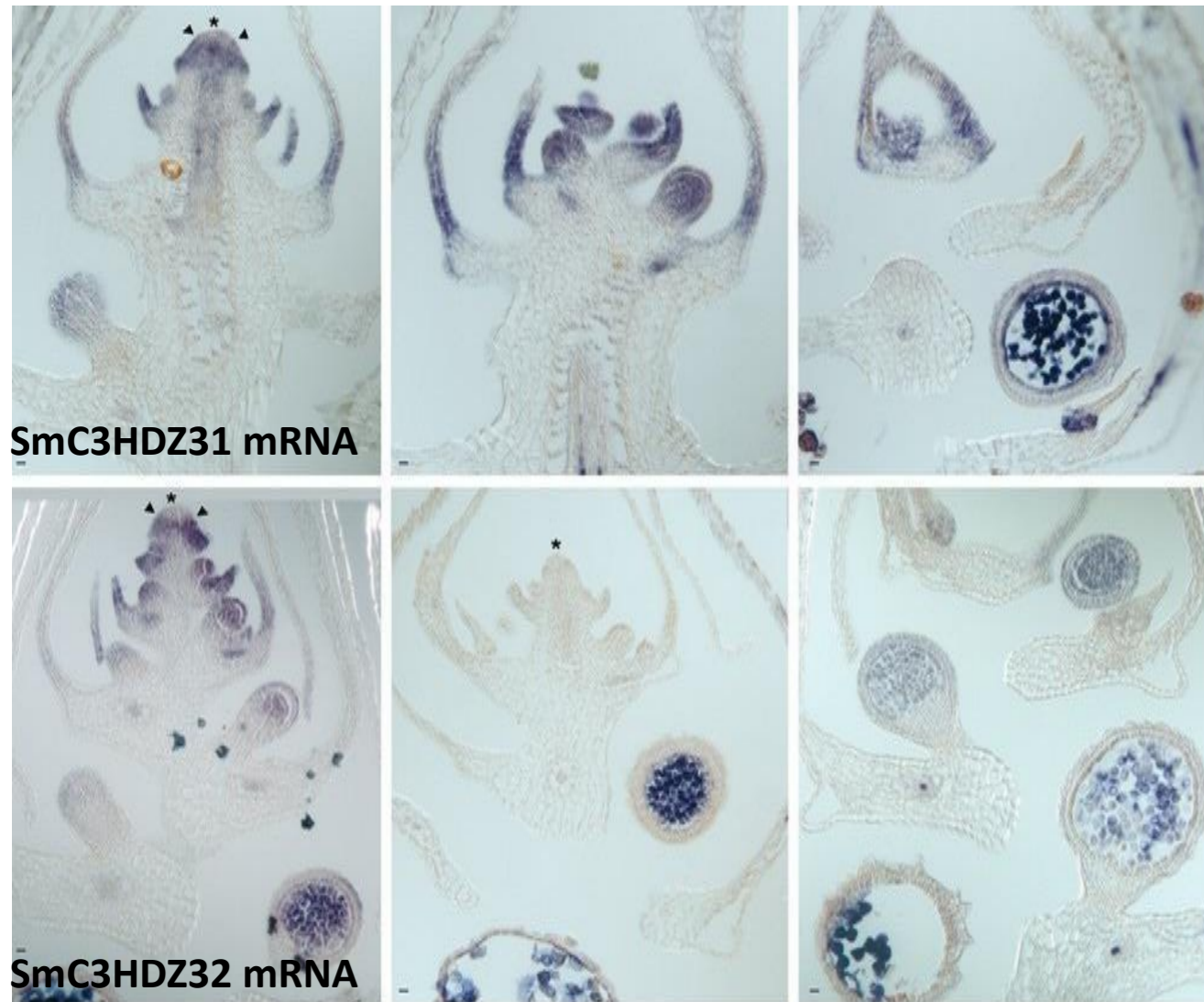
From: Floyd, Bowman, 2006, Prigge, Clark, 2006,



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

## *Lycophytes*

## *Monilophytes*



*Selaginella moellendorffii*

*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 moelendorffii* сформировалась точка зрения о том, что они являются уникальными для семенных растений (Floyd, Bowman, 2006).

**СИМПЛЕКСНАЯ АМП**  
*Lycophytes*



From Evkaikina et al, 2017

**Gymnosperms**

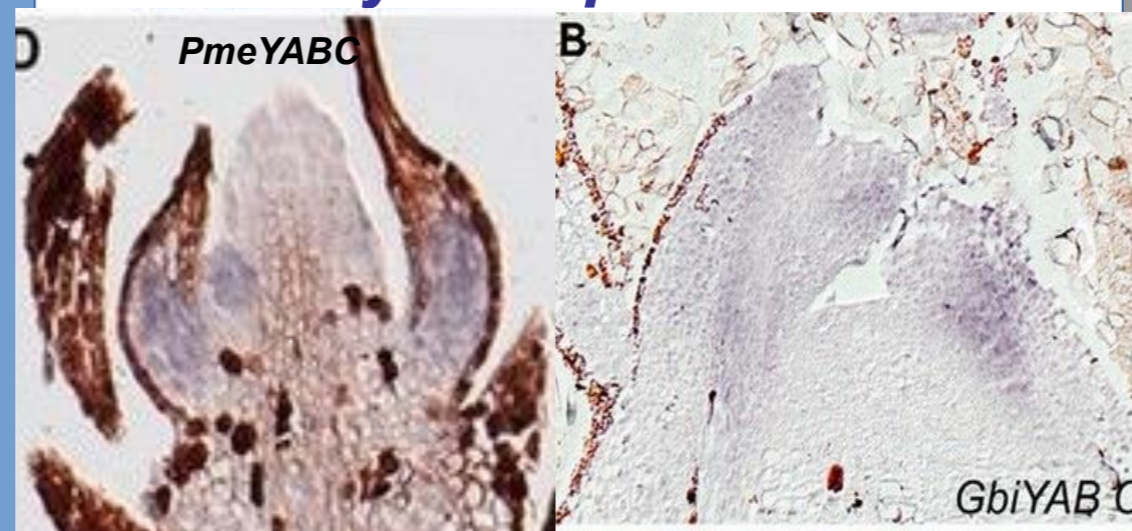
**ДУПЛЕКСНАЯ АМП**  
*Gymnosperms*



**Angiosperms**



From Siegfried et al, 1999



*Pseudotsuga menziesii*

*Ginkgo biloba*

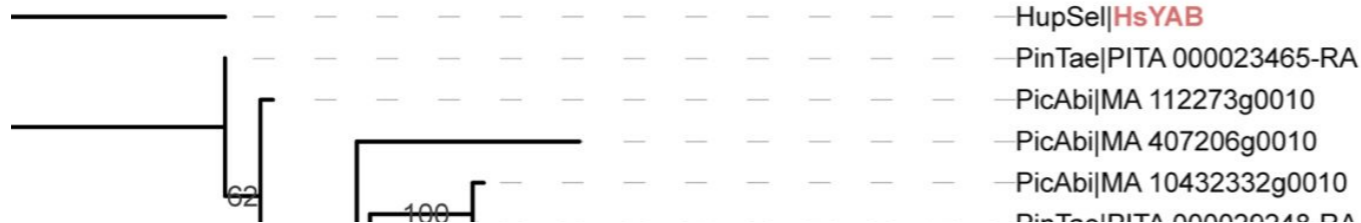
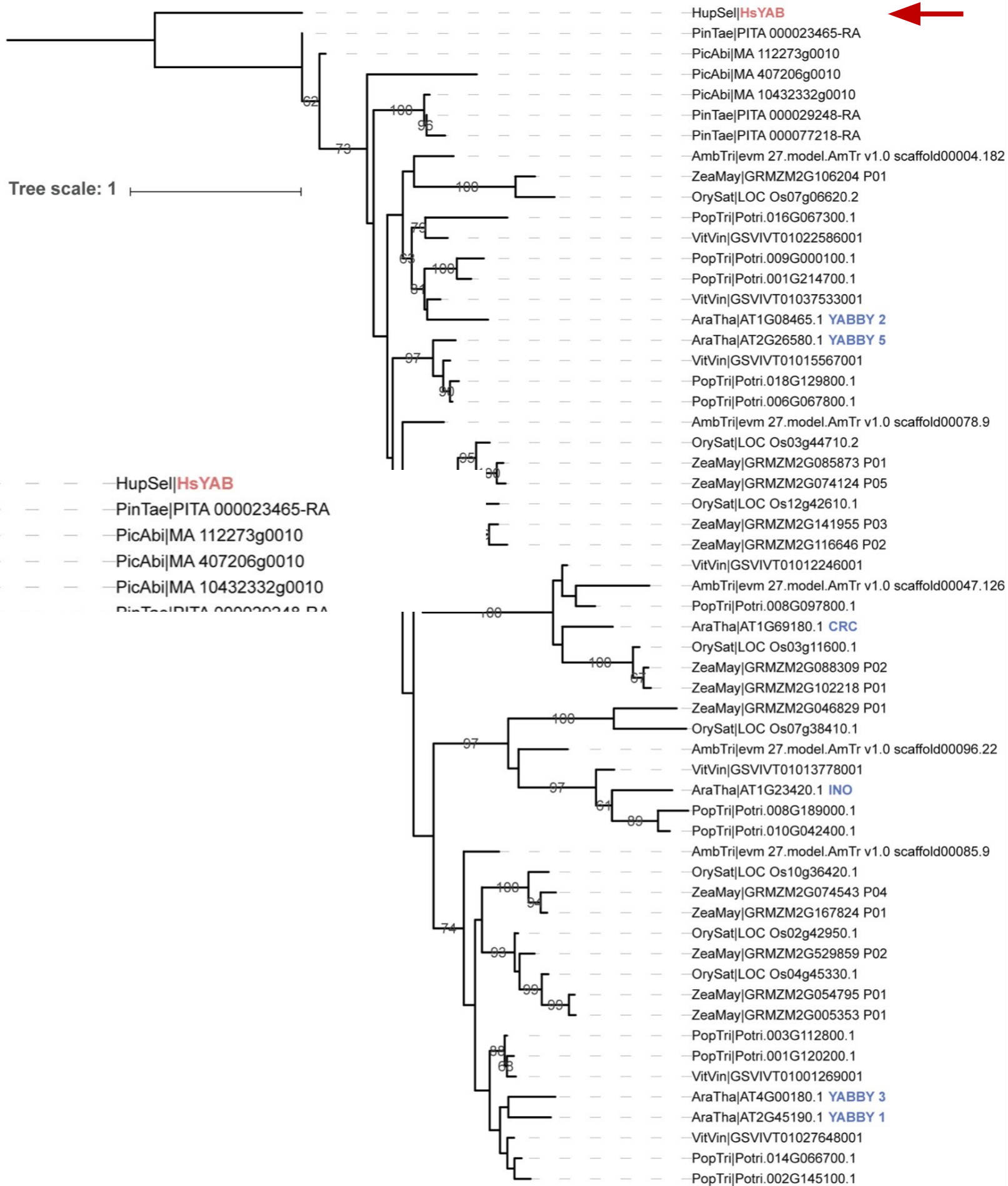
From Finet et al, 2016



# 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)**



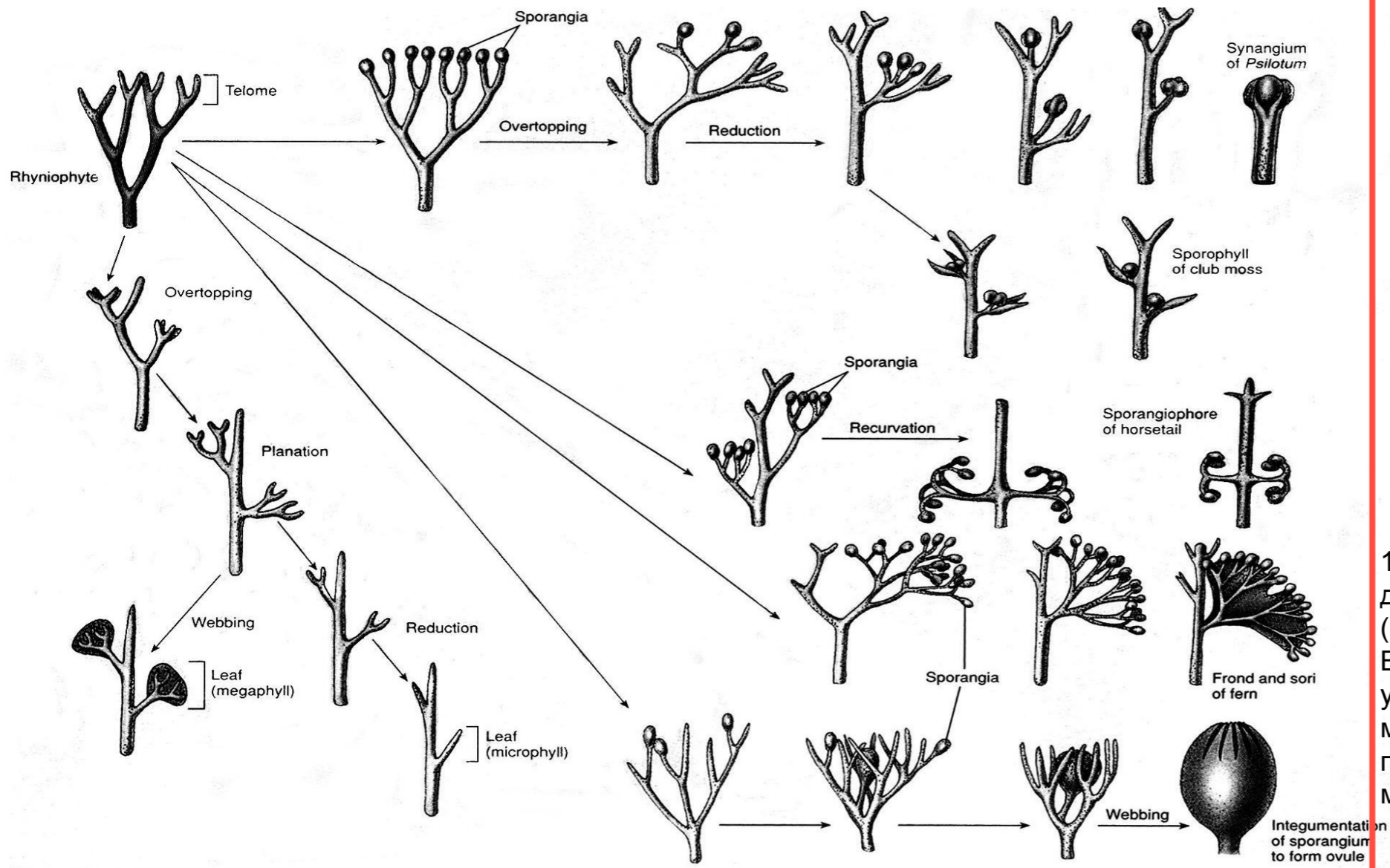


**Имеющиеся на настоящий момент  
молекулярно-генетические данные  
показали, что функциональная регуляция  
АМП в разных таксонах имеет  
специфические особенности.**

**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



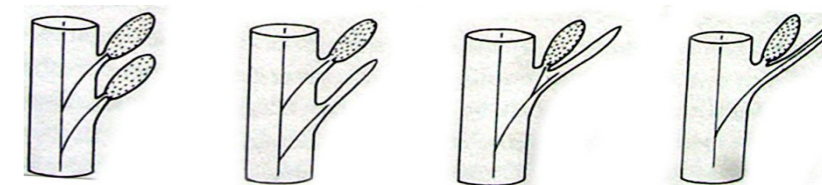
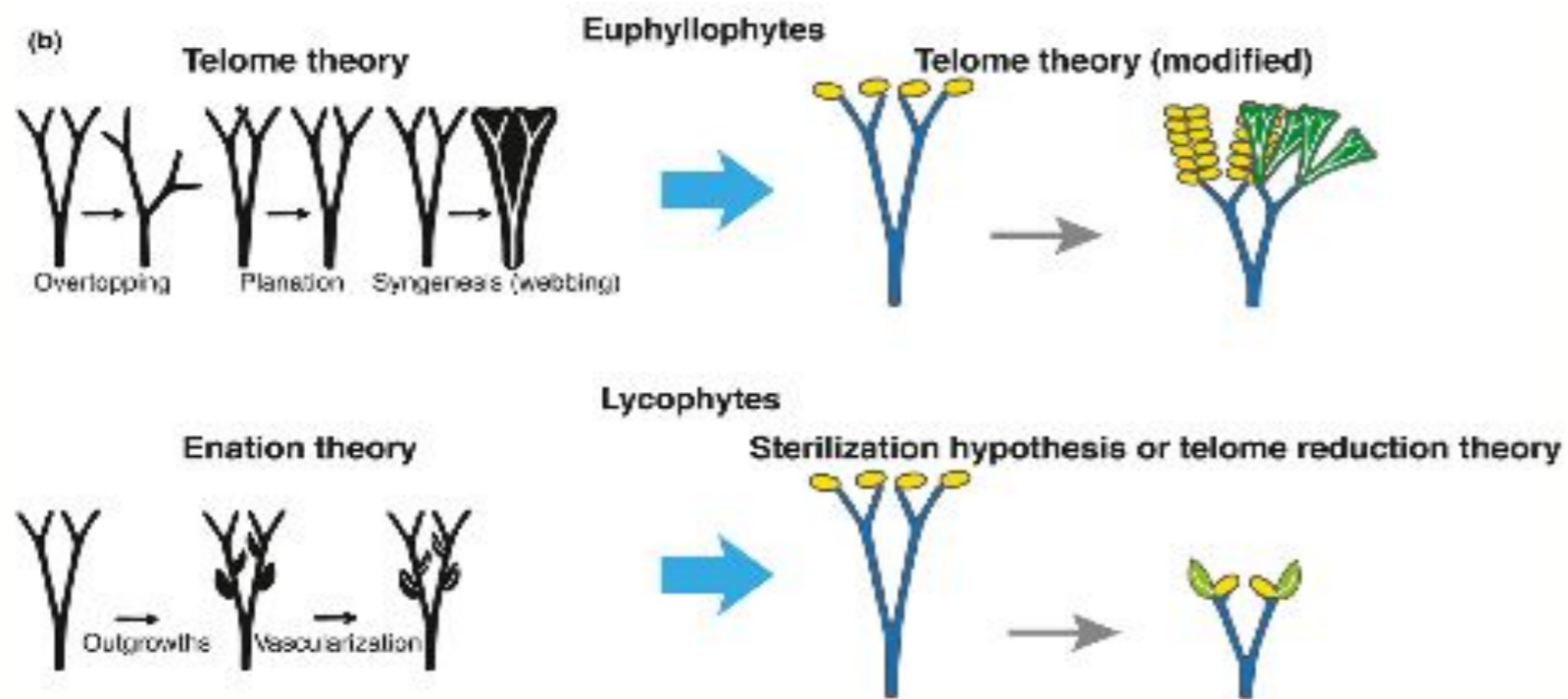
From: Northington, D.K. and E.L. Schneider. 1996. The Botanical World. 2nd Ed., Wm. C. Brown Publishers.

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 *PHANTASTIC* (*PH*)/*ROUGH SHEATH2*, которые начали экспрессироваться все раньше

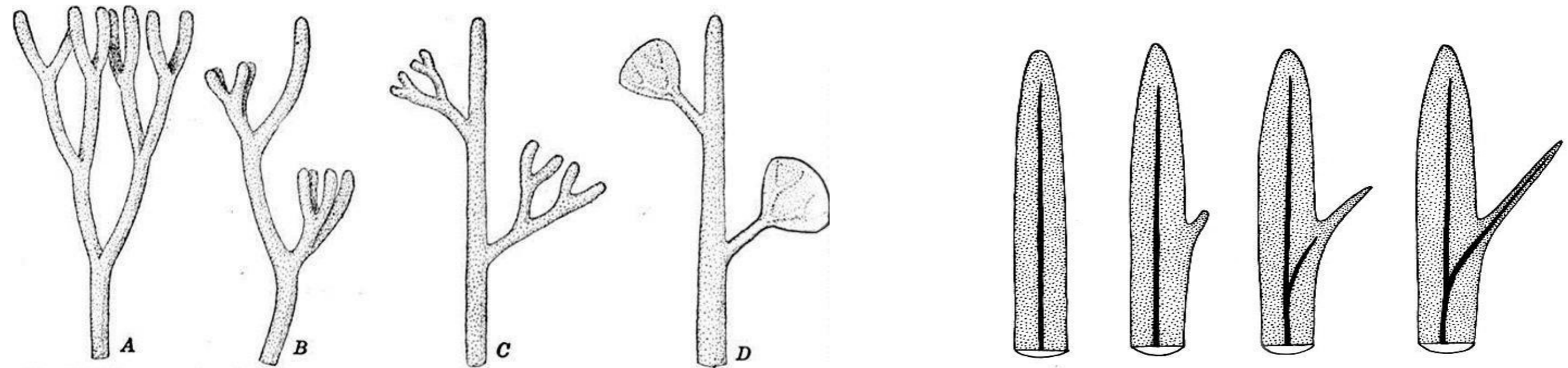


экспрессия гомологов *HD-Zip III* в зачатках листьев и спорангиев плаунов и Monilophytes рассматривается как подтверждение гипотезы происхождения листьев плаунов и папоротников в результате модификации программы заложения спорангиев





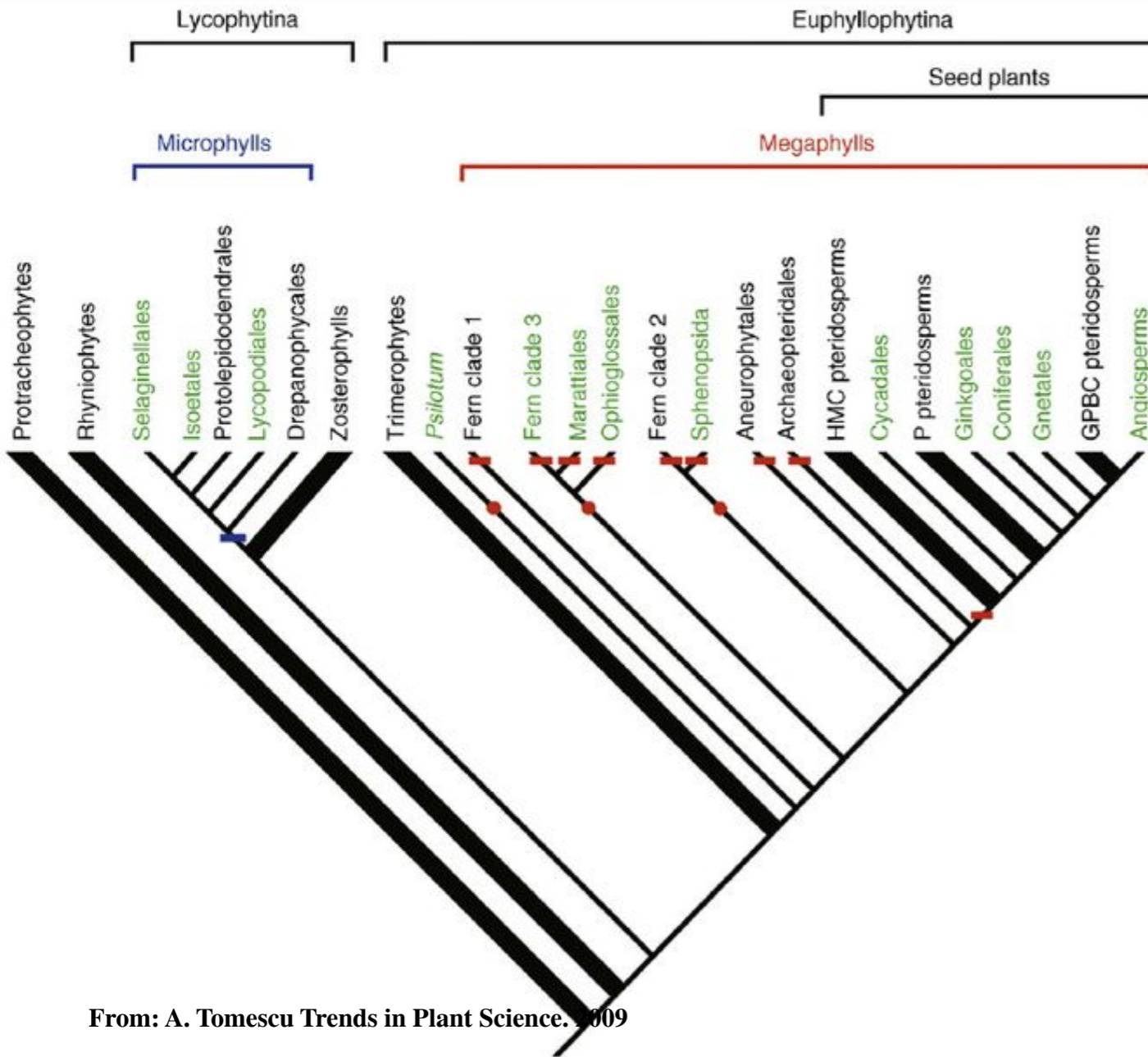
# аргументы в пользу независимого возникновения микрофилльных и теломных листьев:



- *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

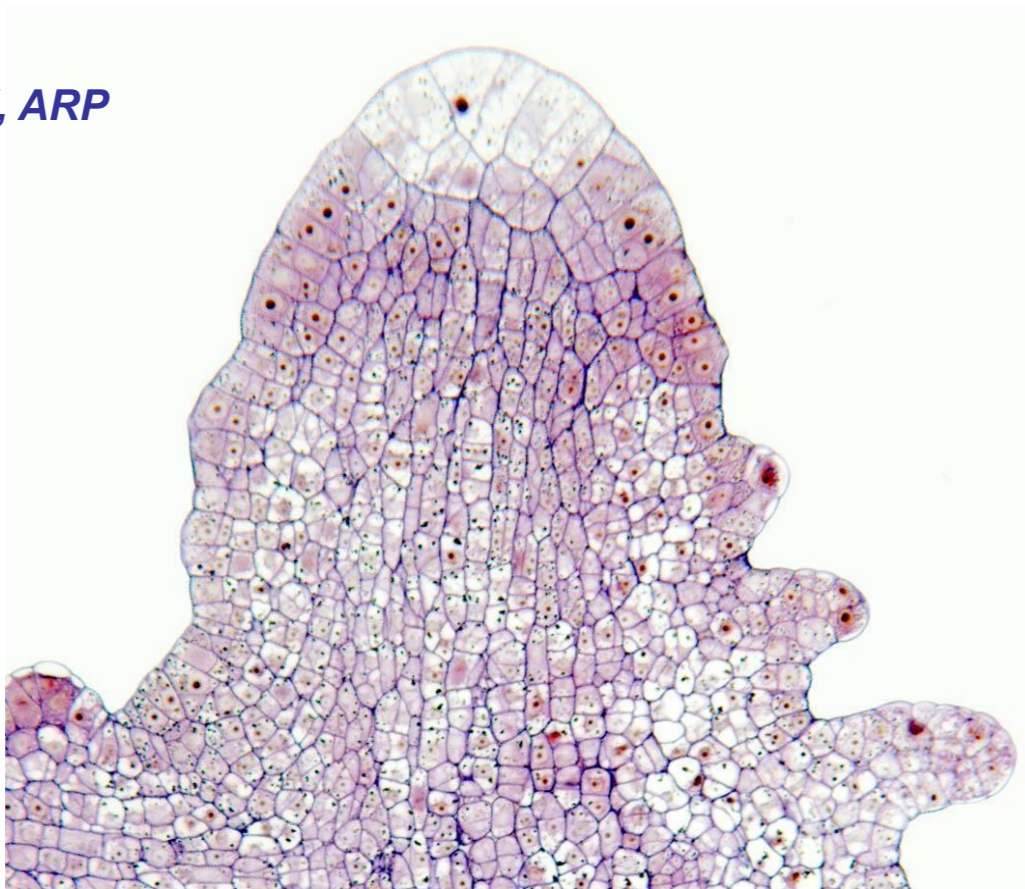
TRENDS in Plant Science





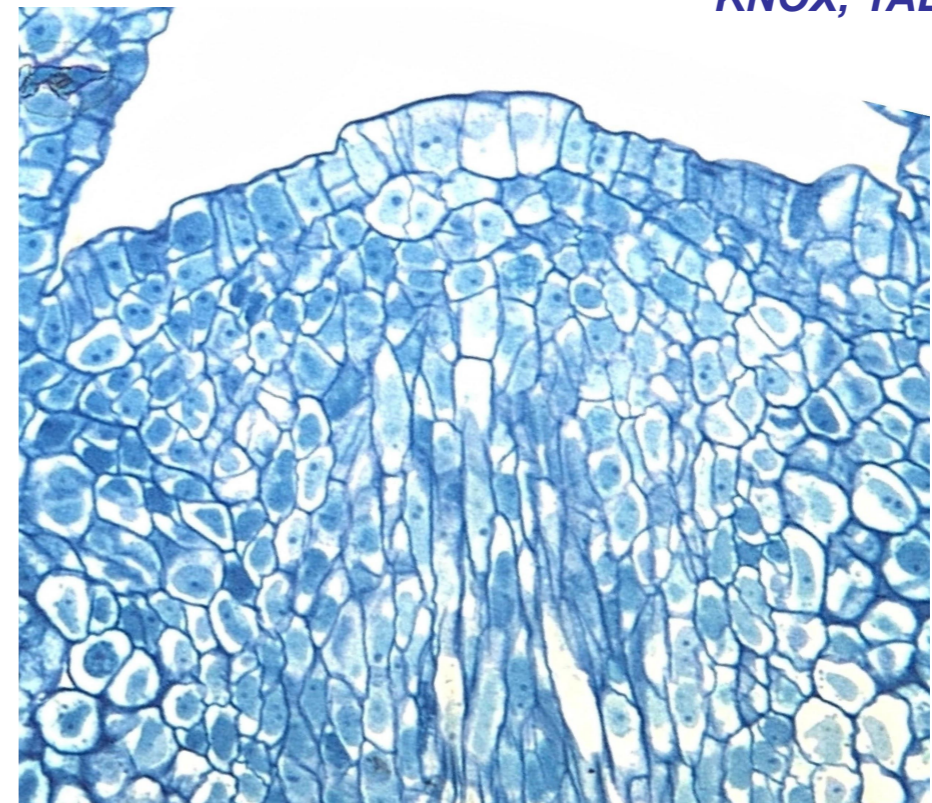
- Наличие в транскриптоме *Huperzia* гомологов ТФ *YABBY*, а у *Selaginella* *ARP*, позволяет предположить что у их общего предка плаунов гомологи обоих этих генов могли быть задействованы в органогенезе. В ходе специализации АМП симплексного типа были утрачены ТФ *ARP*, а в моноплексной АМП - *YABBY*.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

**KNOX, ARP**

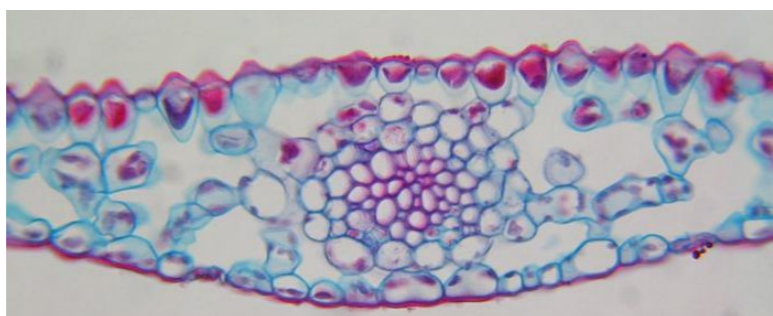


Апекс побега *Selaginella kraussiana*

**KNOX, YABBY**



Апекс побега *Huperzia selago*

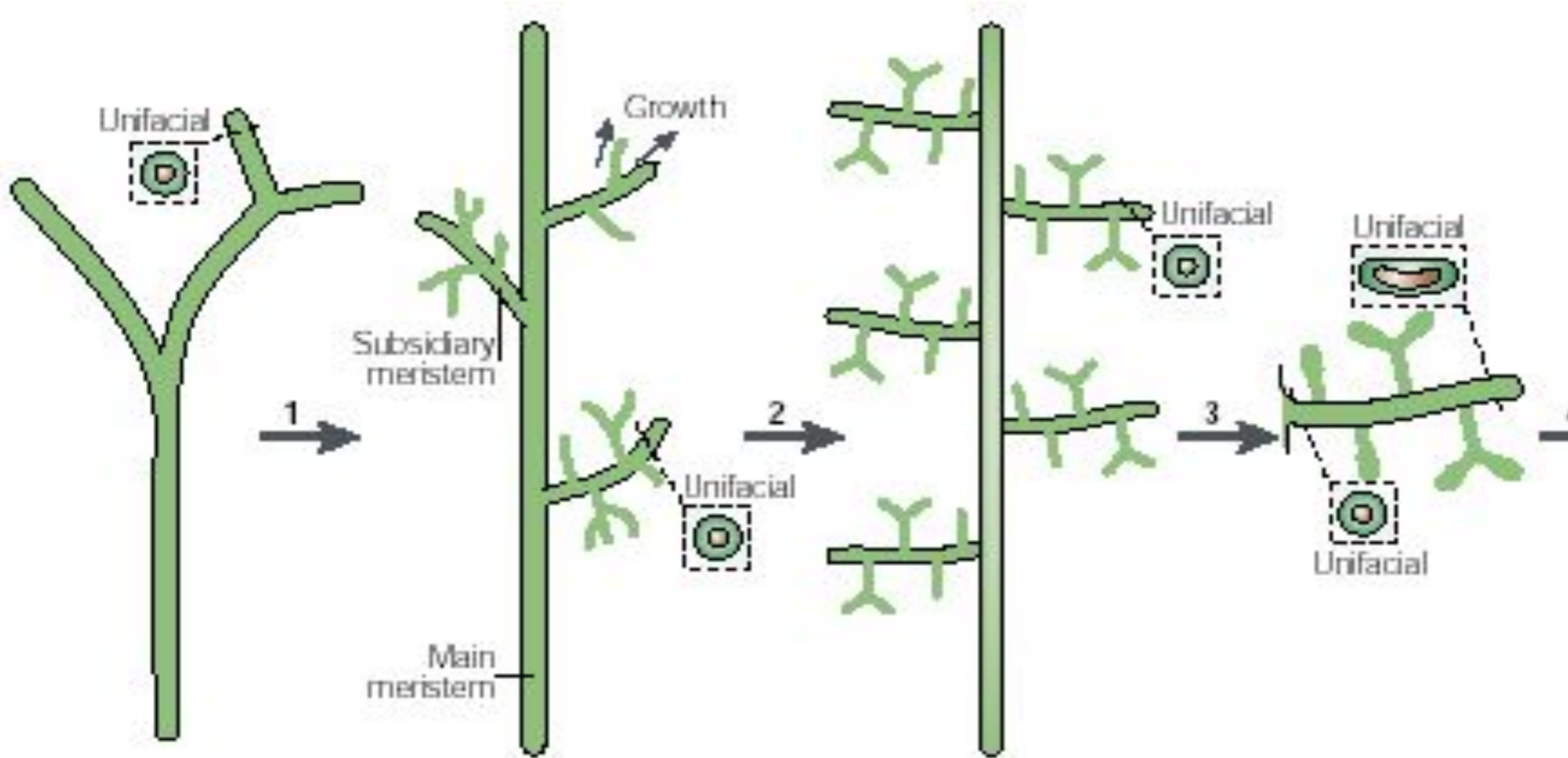


Поперечный срез листа *Huperzis selago*



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





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

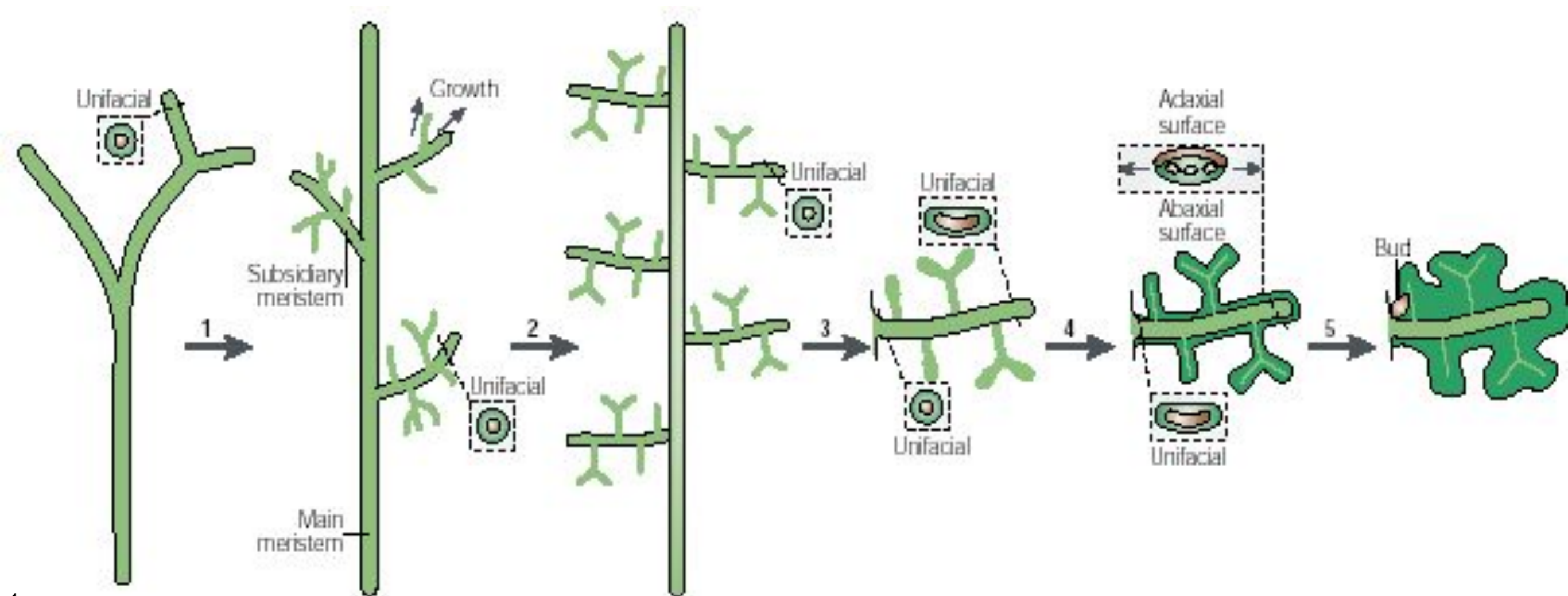
2, дифференцировка на побеги с ограниченным и неограниченным ростом. Возможно произошло путем подавления KNOX гомологами *PHANTASTICA (PH)/ROUGH SHEATH2*, которые начали экспрессироваться все раньше

3, возникновение дорсовентральности (некоторые ископаемые внешне радиально симметричны, 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 взаимодействия 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)/ROUGH SHEATH2*, которые начали экспрессироваться все раньше

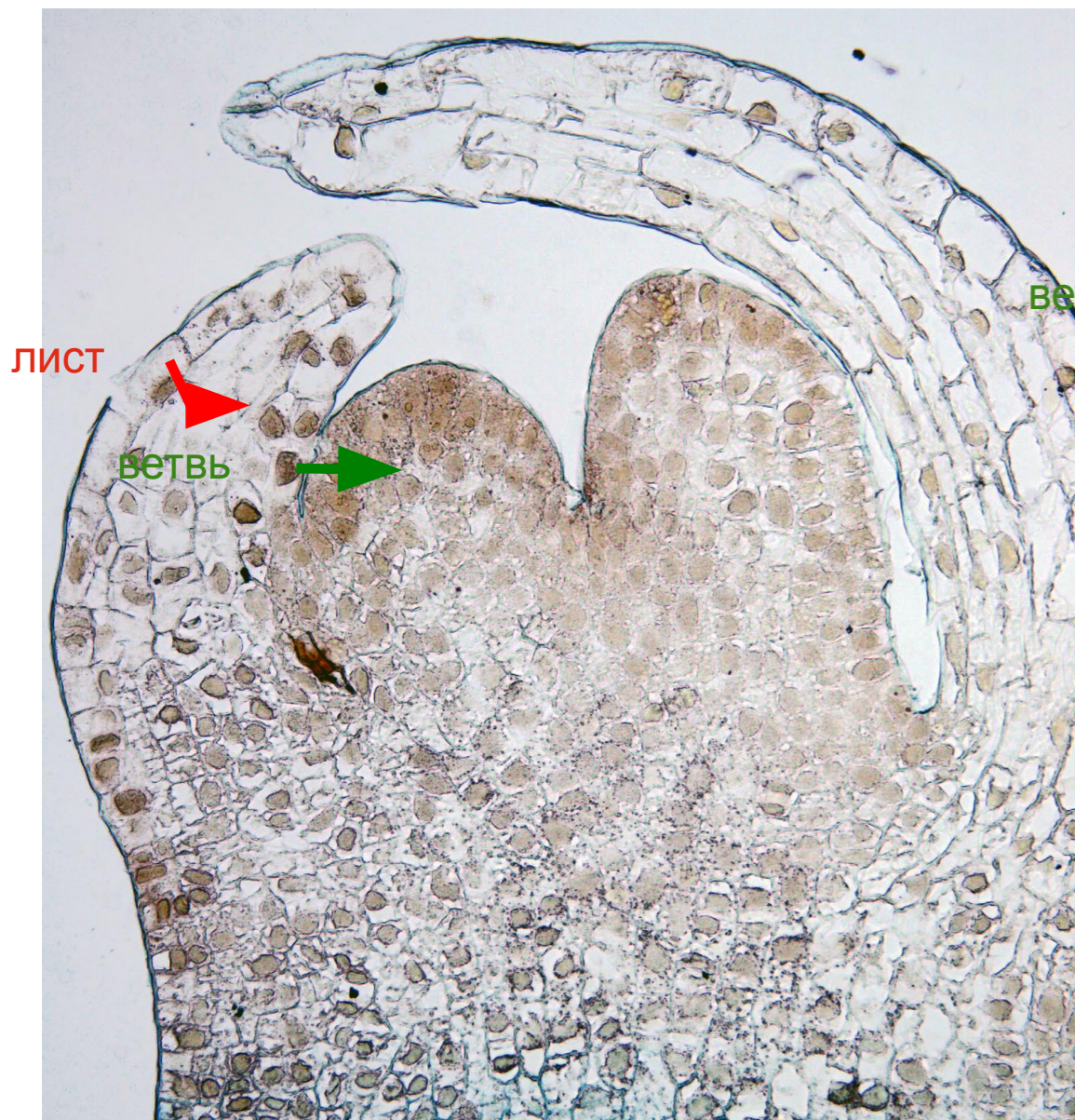
3, возникновение дорсовентральности (некоторые ископаемые внешне радиальносимметричны, а внутри дорсовентральны). Эта программа реализуется путем поляризации доменов экспрессии генов "абаксиальности" и "адаксиальности" (*PHB*, *YABBY* и др);

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

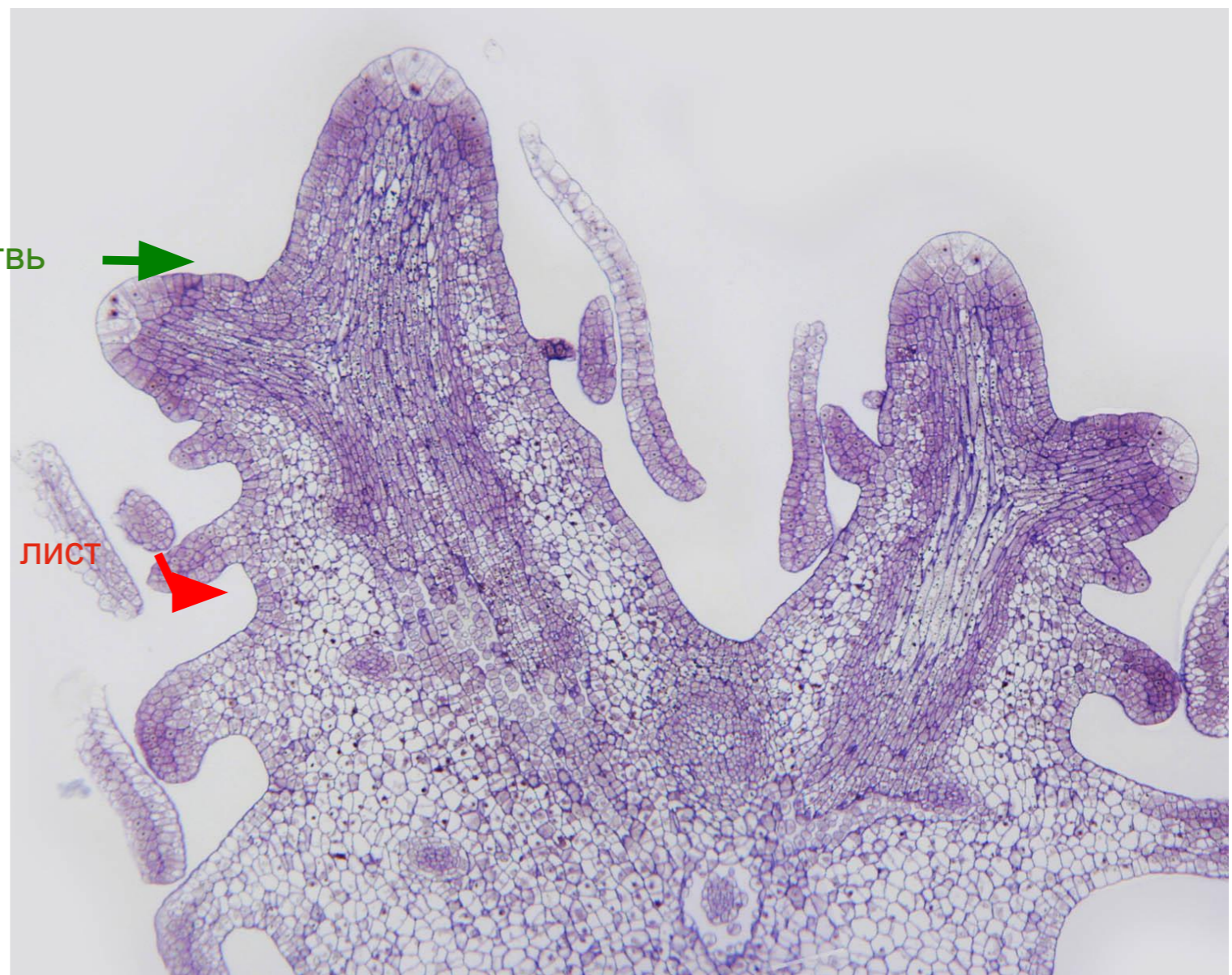
5, возникновение пазушной почки на адаксиальной стороне листа предположительно благодаря взаимодействию "генов адаксиальности" (напр homeodomain-zip gene *REVOLUTA*) и меристемспецифичности.



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



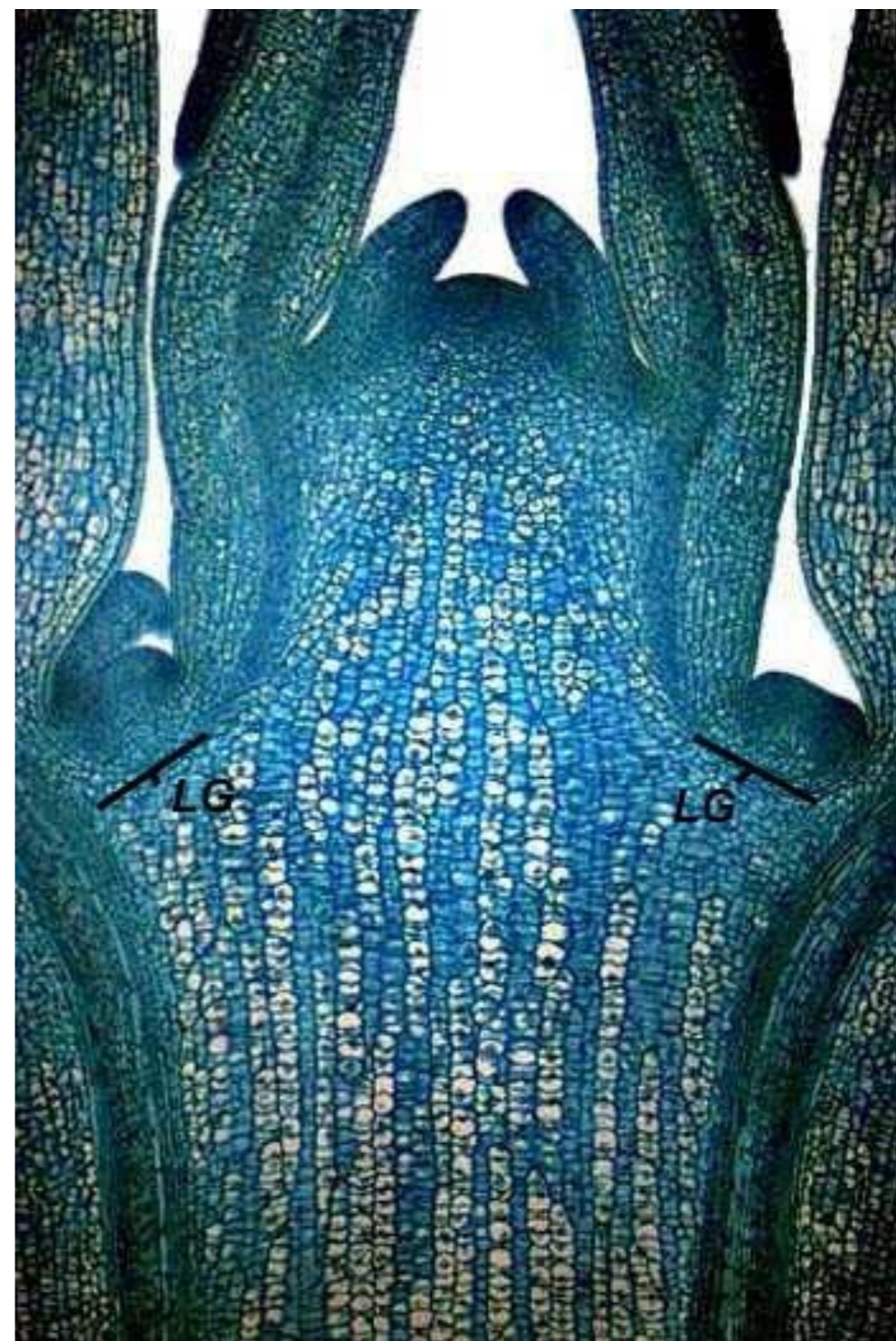
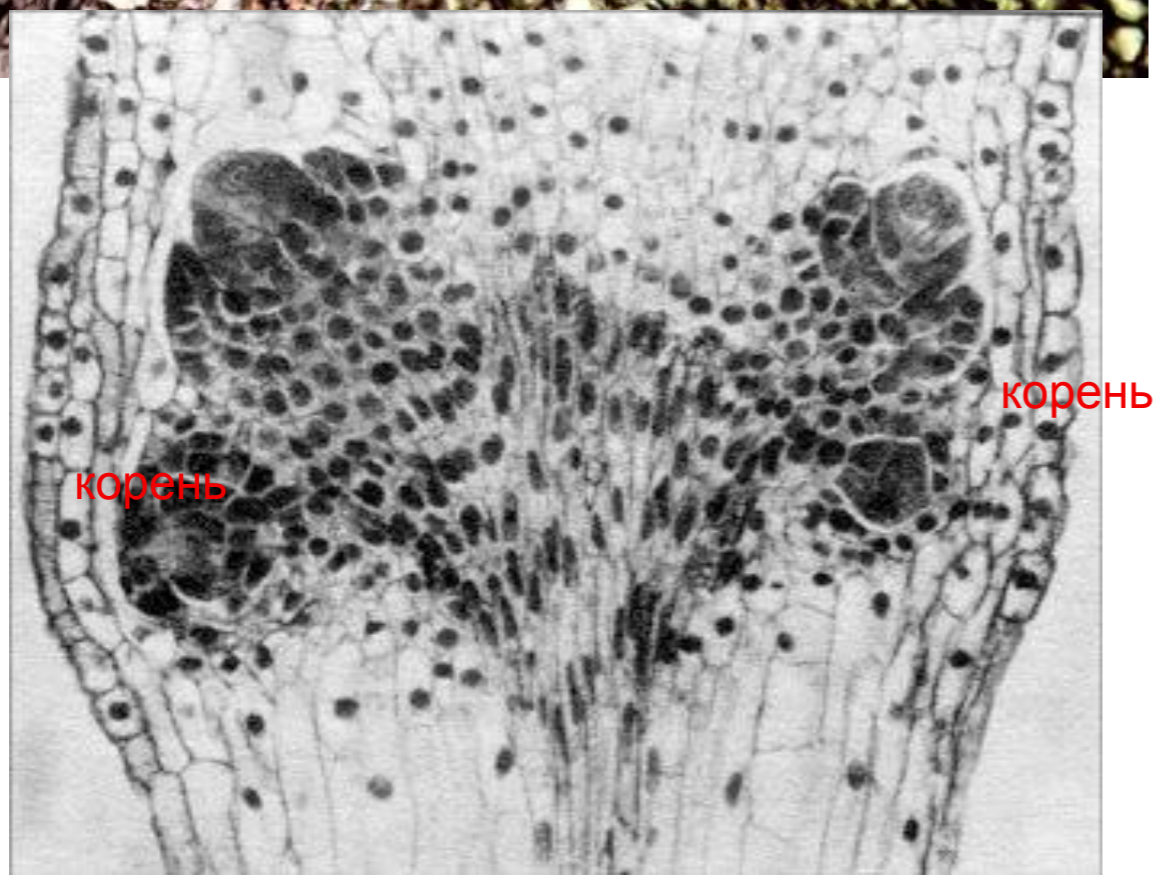
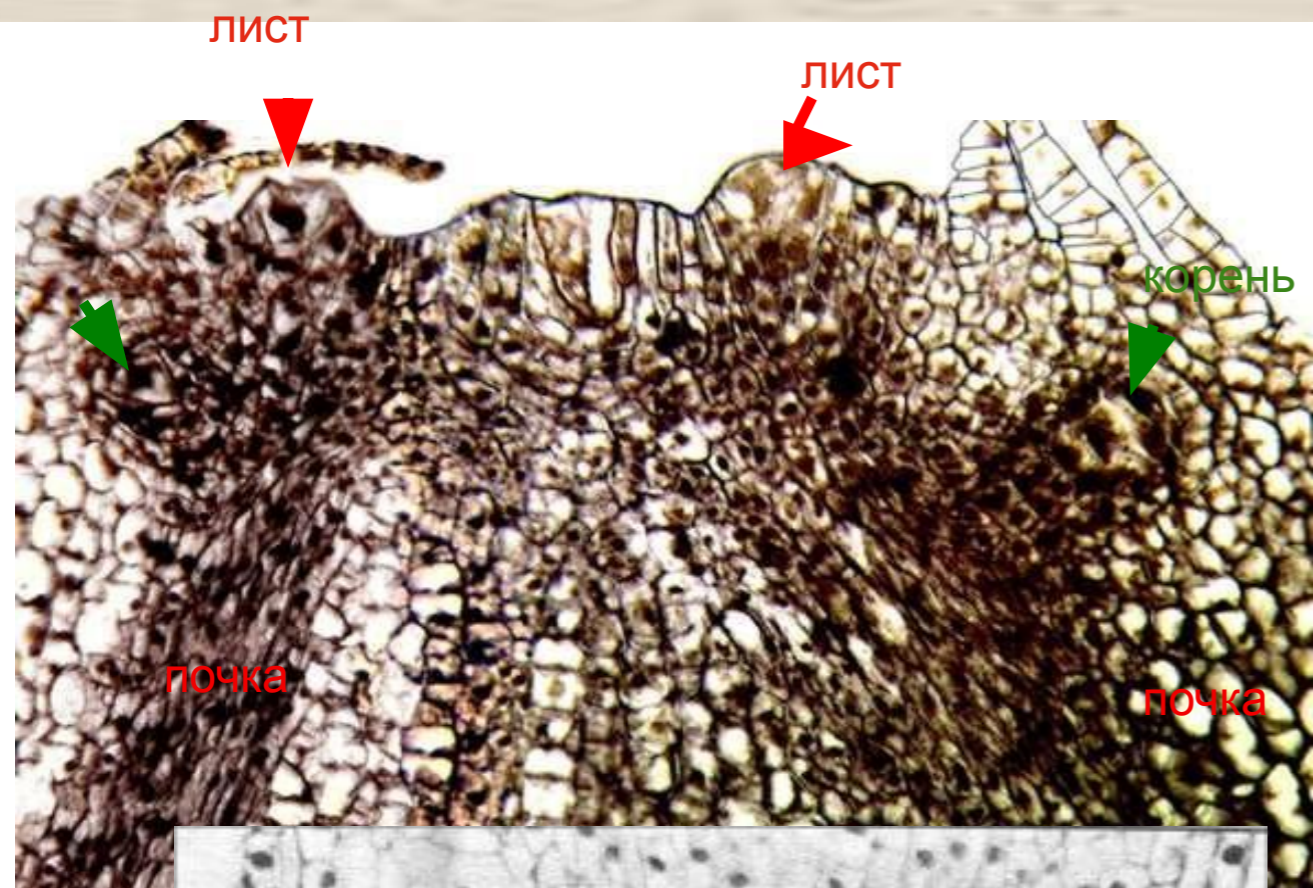
*Psilotum nudum*



*Selaginella kraussiana*

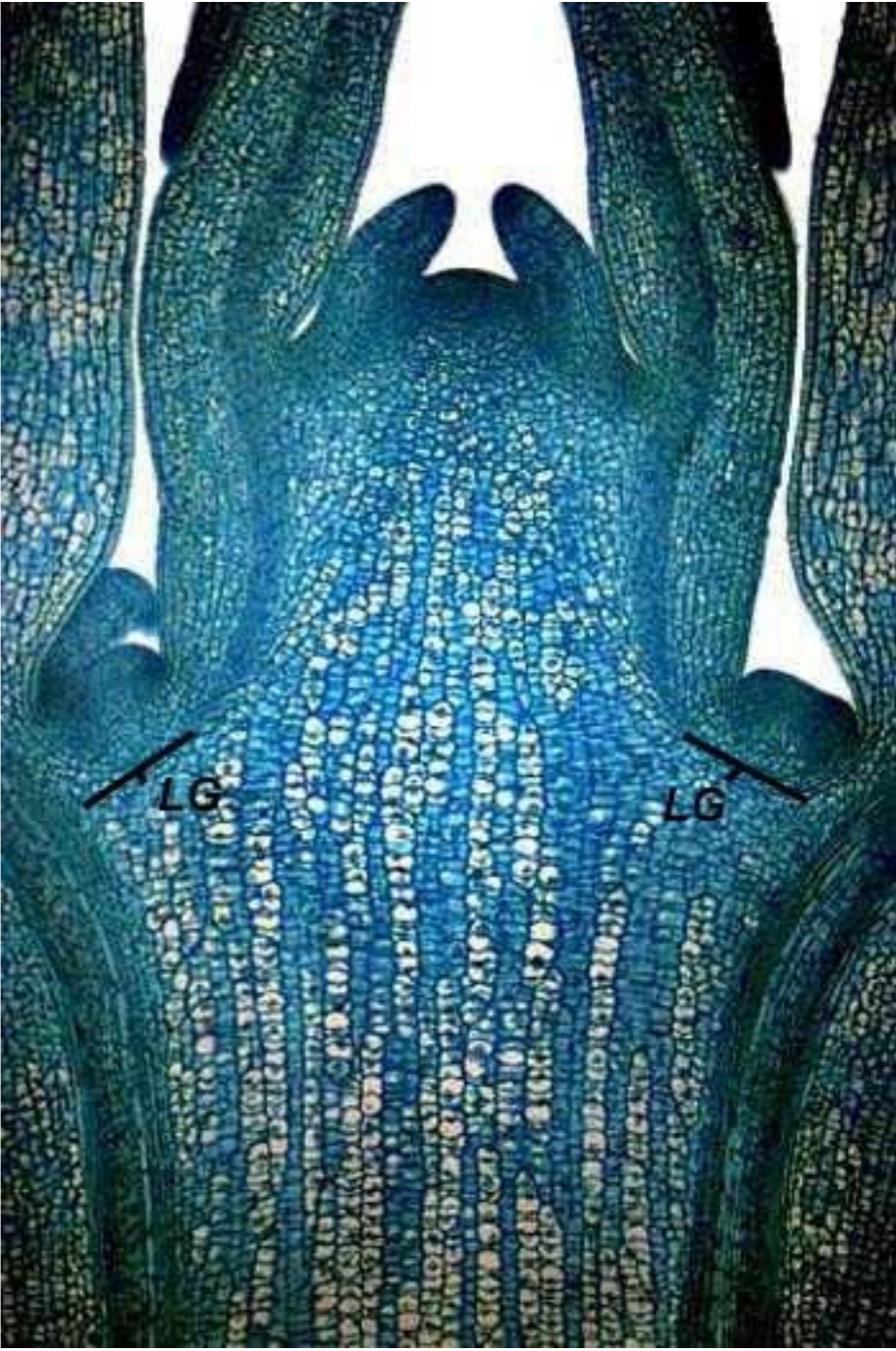
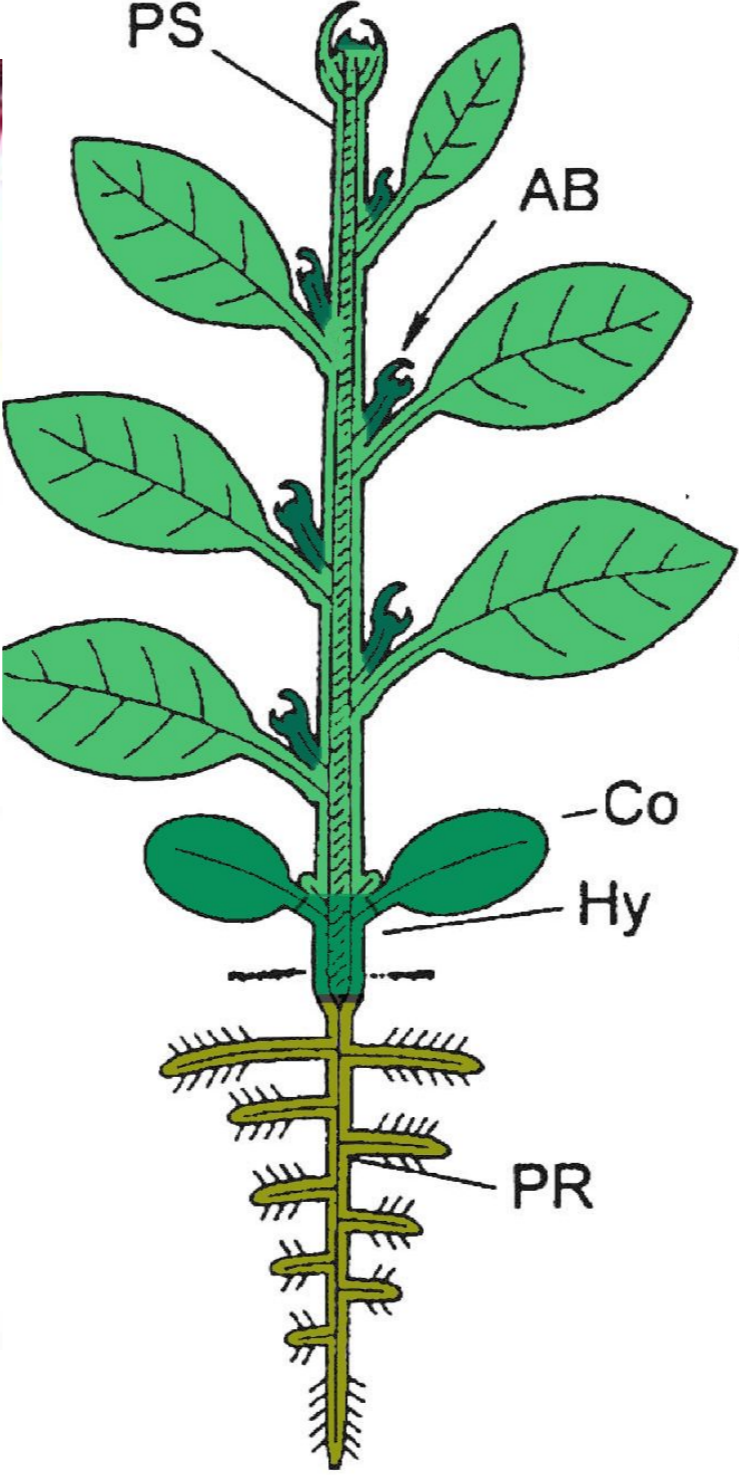


# КОРРЕЛЯЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ ЛИСТА С МЕТАМЕРИЕЙ СПОРОФИТА



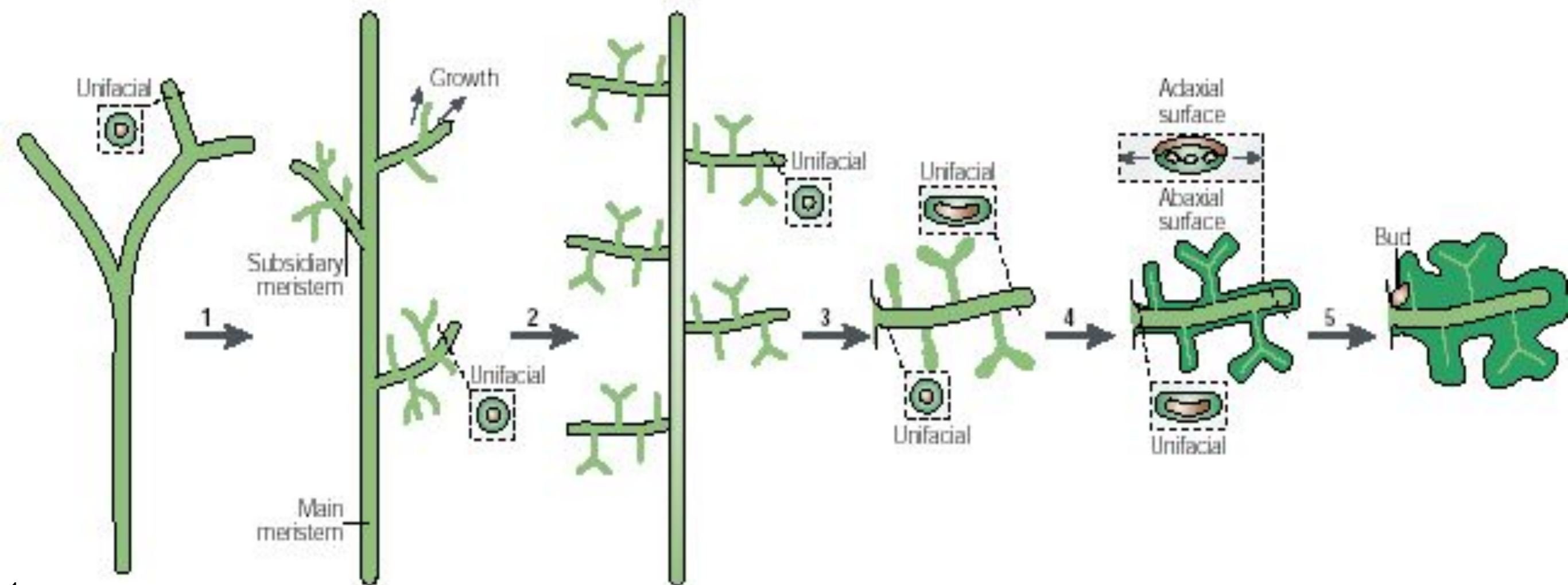


Биполярный рост и “геммаксилярная” метамерия скоррелированы с развитием зародыша внутри семени





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)/ROUGH SHEATH2*, которые начали экспрессироваться все раньше

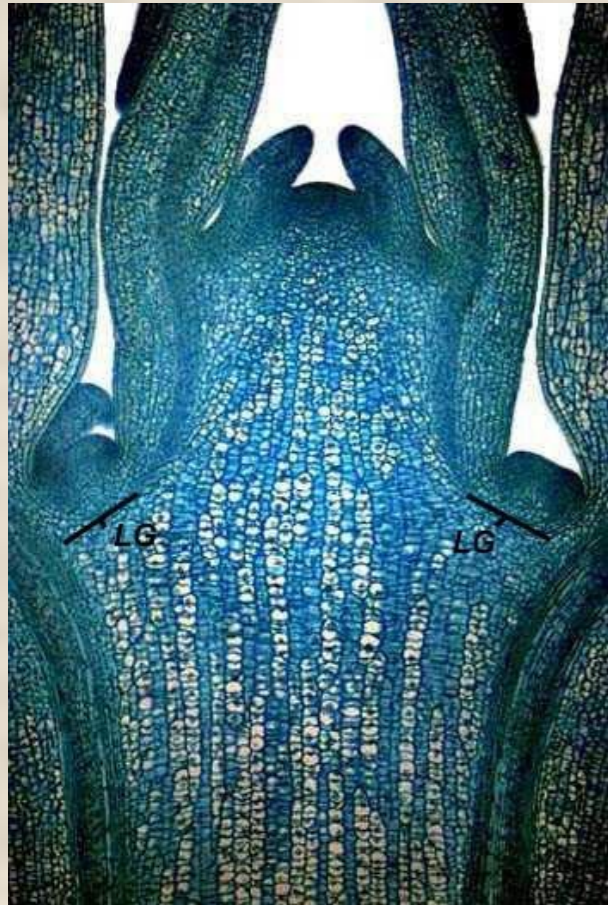
3, возникновение дорсовентральности (некоторые ископаемые внешне радиальносимметричны, а внутри дорсовентральны). Эта программа реализуется путем поляризации доменов экспрессии генов "абаксиальности" и "адаксиальности" (*PHB*, *YABBY* и др);

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

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

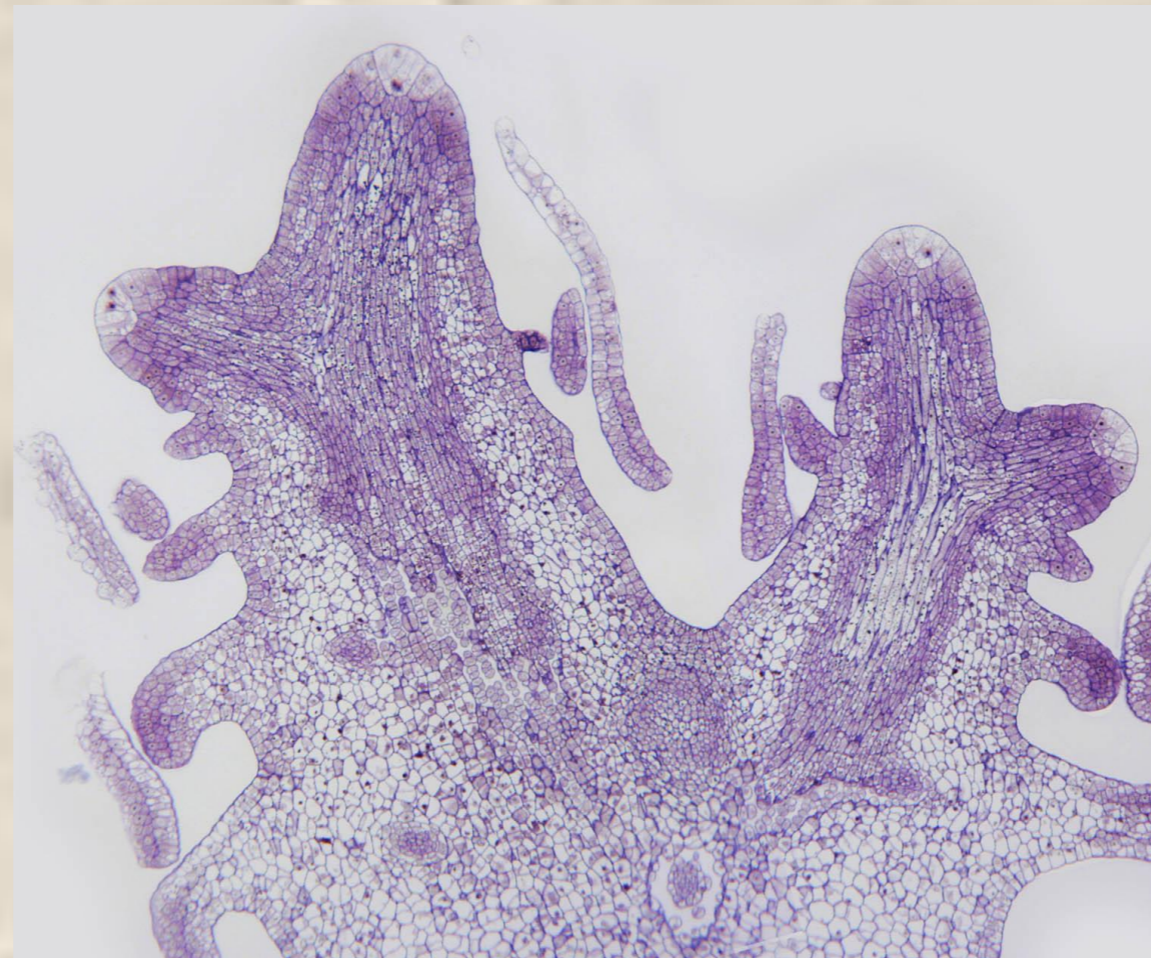


ОРГАНОГЕНЕЗ Наименьшая повторяющаяся структурная единица, образующаяся из АМП, - элементарный метамер - различен в разных группах растений



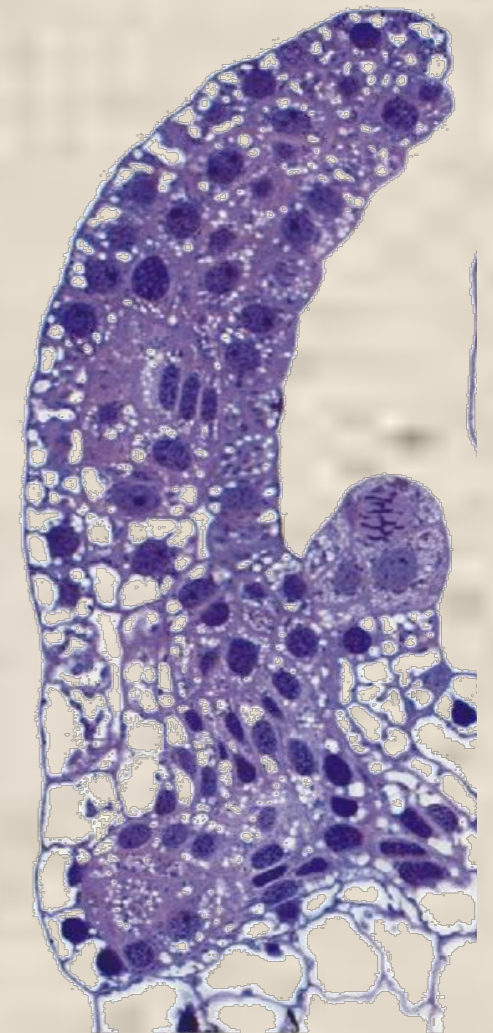
***Syringa vulgaris***

Элементарный метамер семенных растений - лист и пазушная почка



***Selaginella kraussiana***

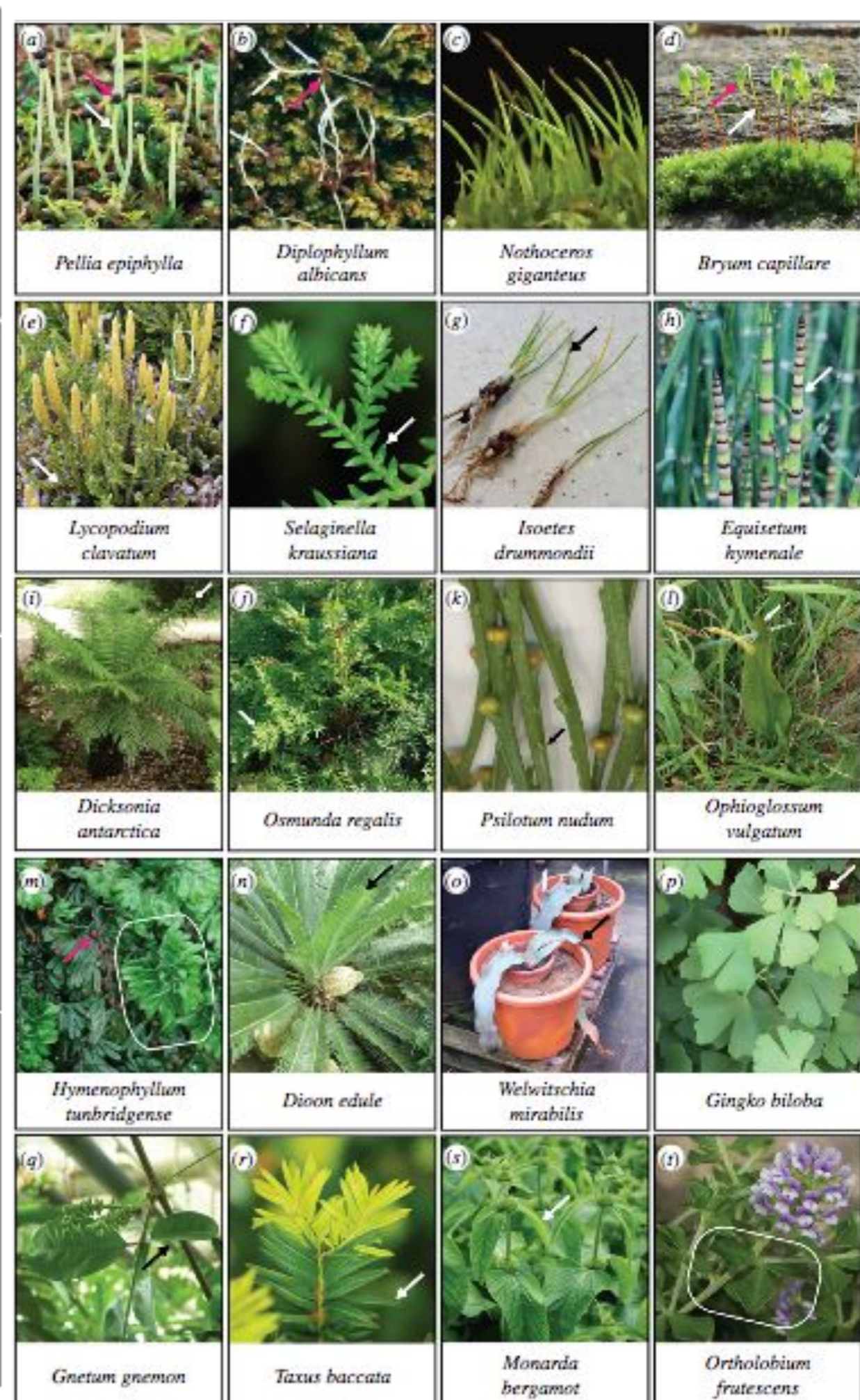
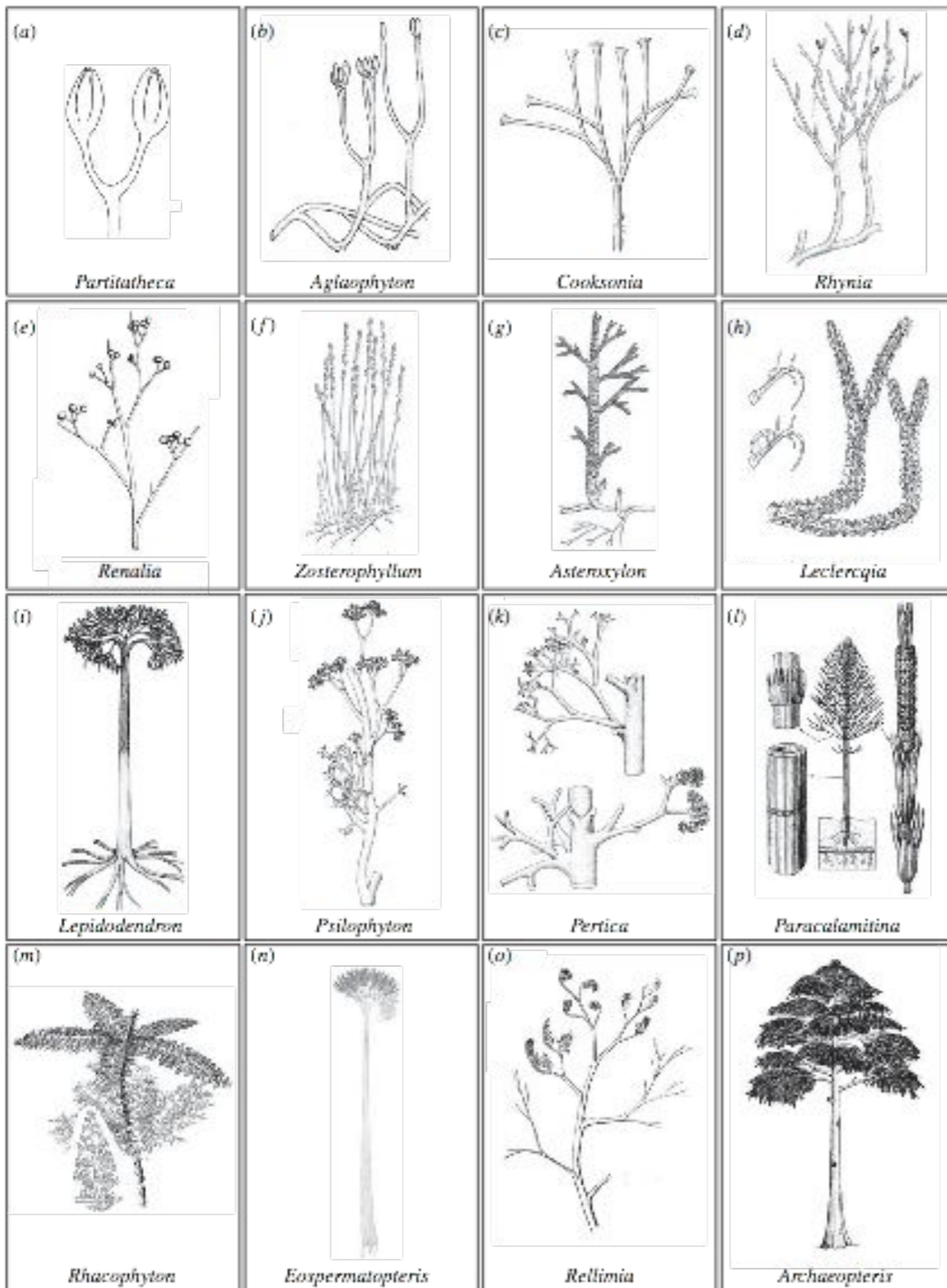
АМП плаунов и, вероятно, псилотовых образует только “микрофилльные” листья, регулярно дихотомически делится



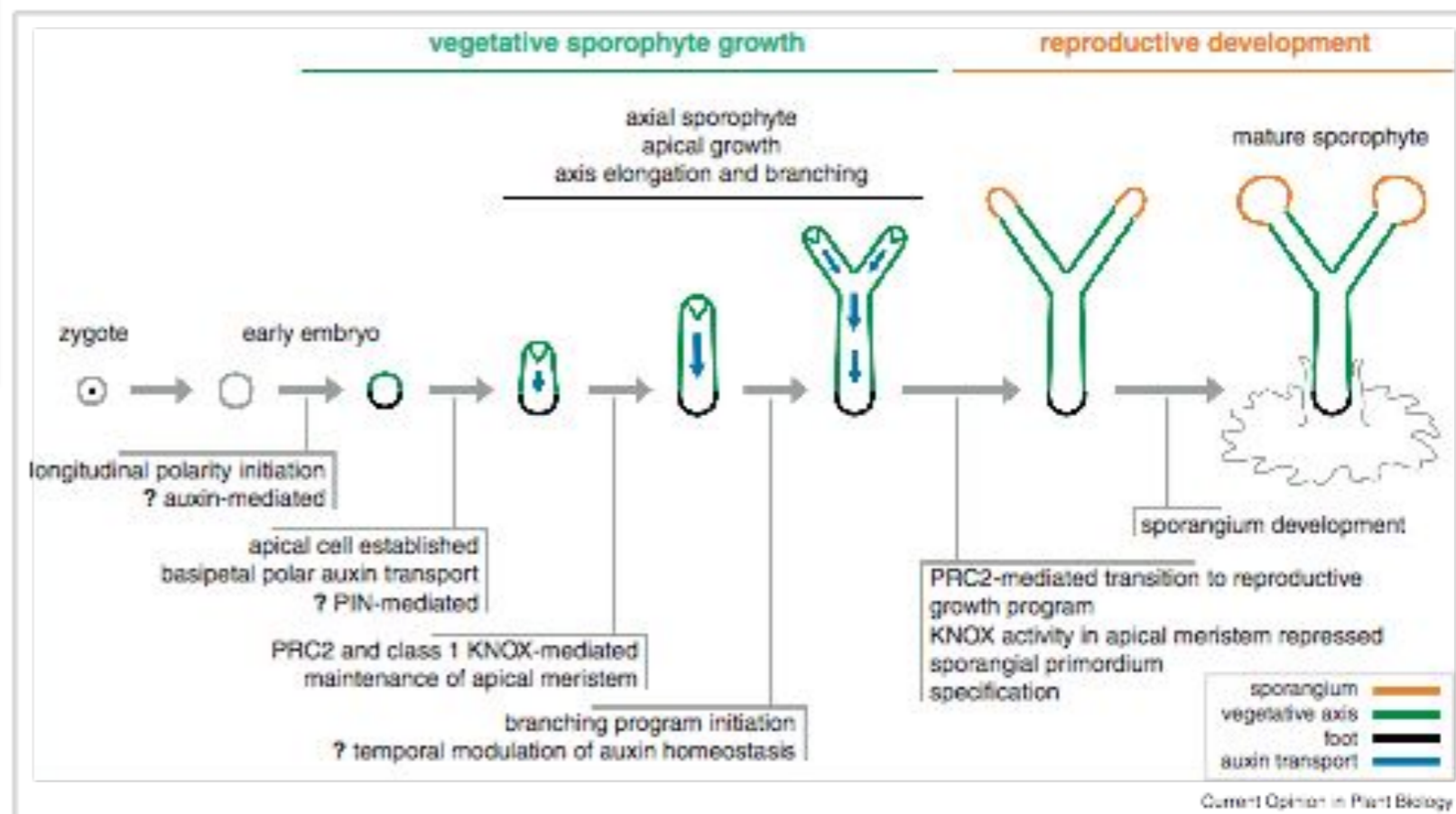
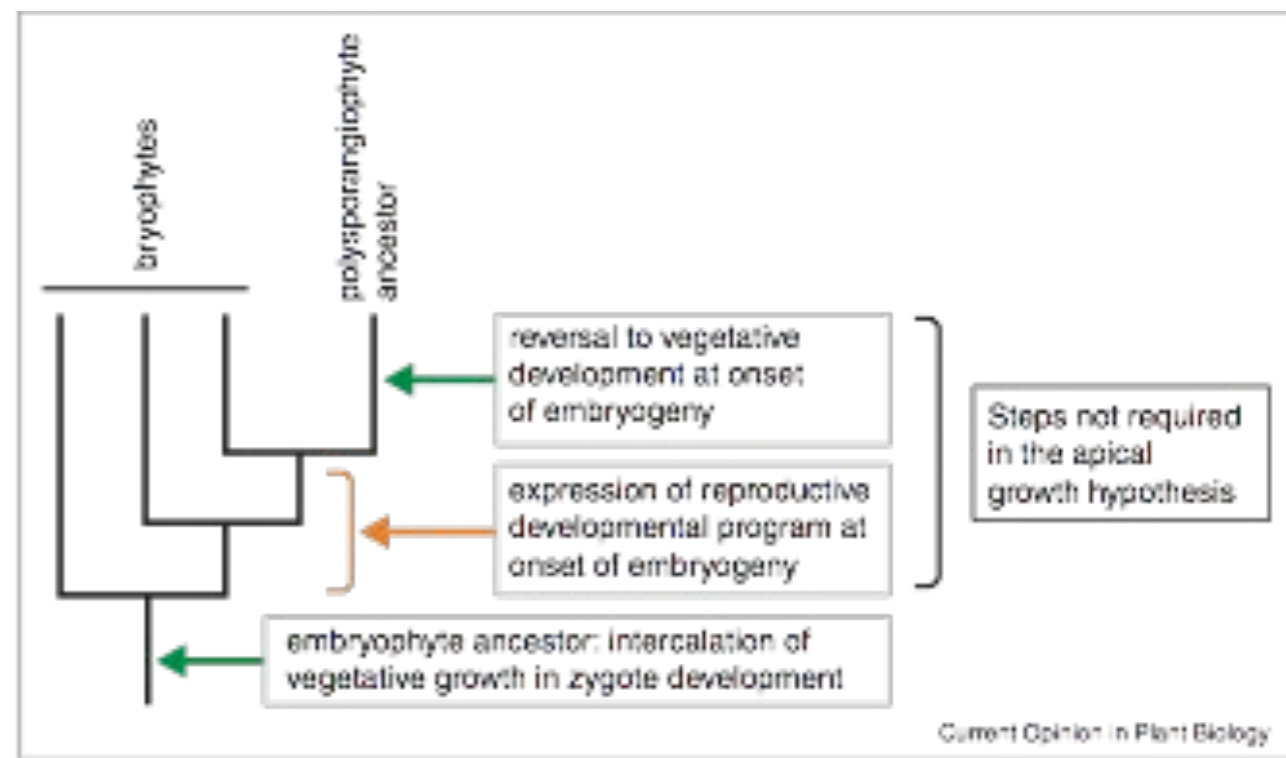
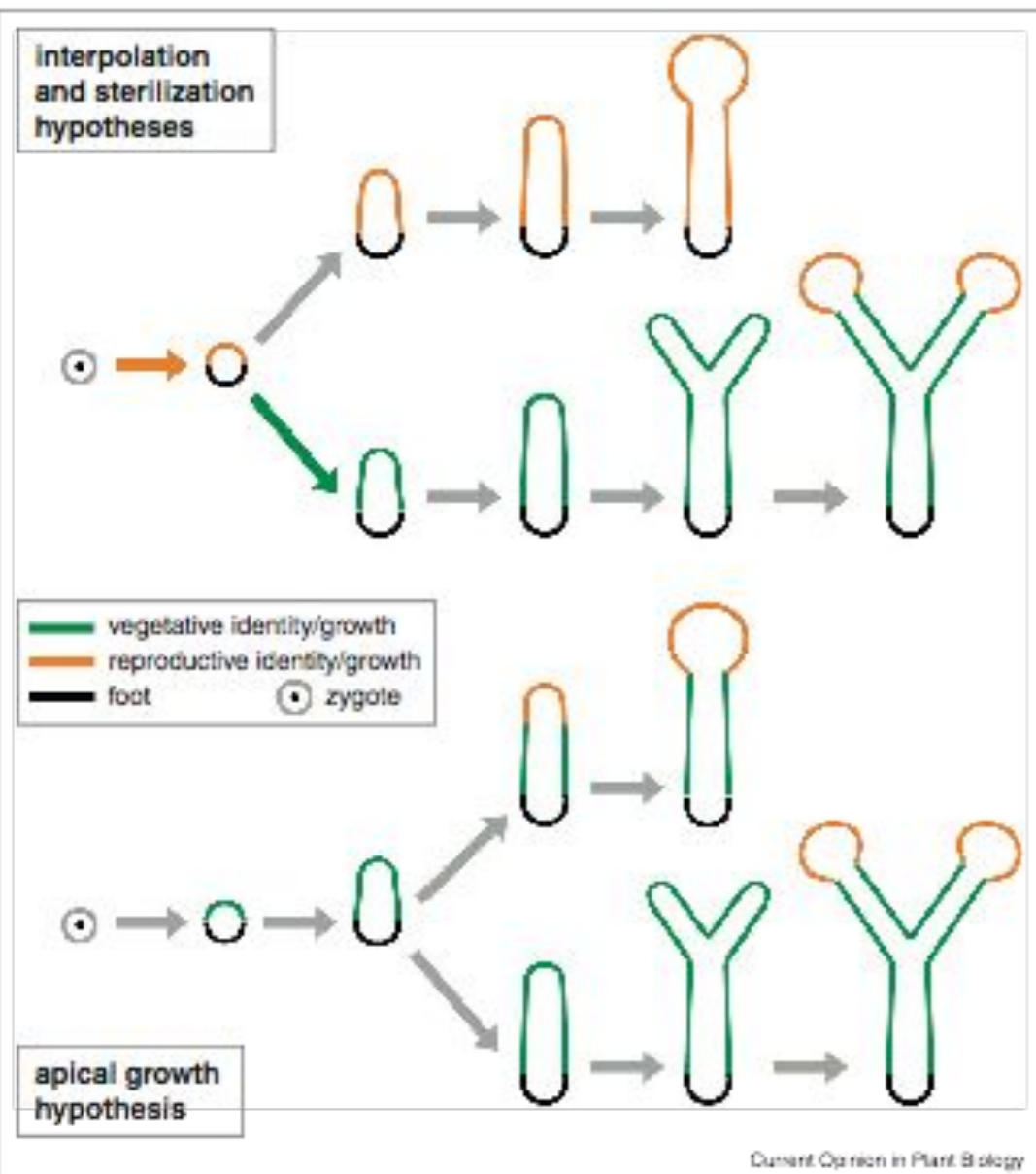
***Ceratopteris richardii***

Элементарный метамер папоротников - лист и корень

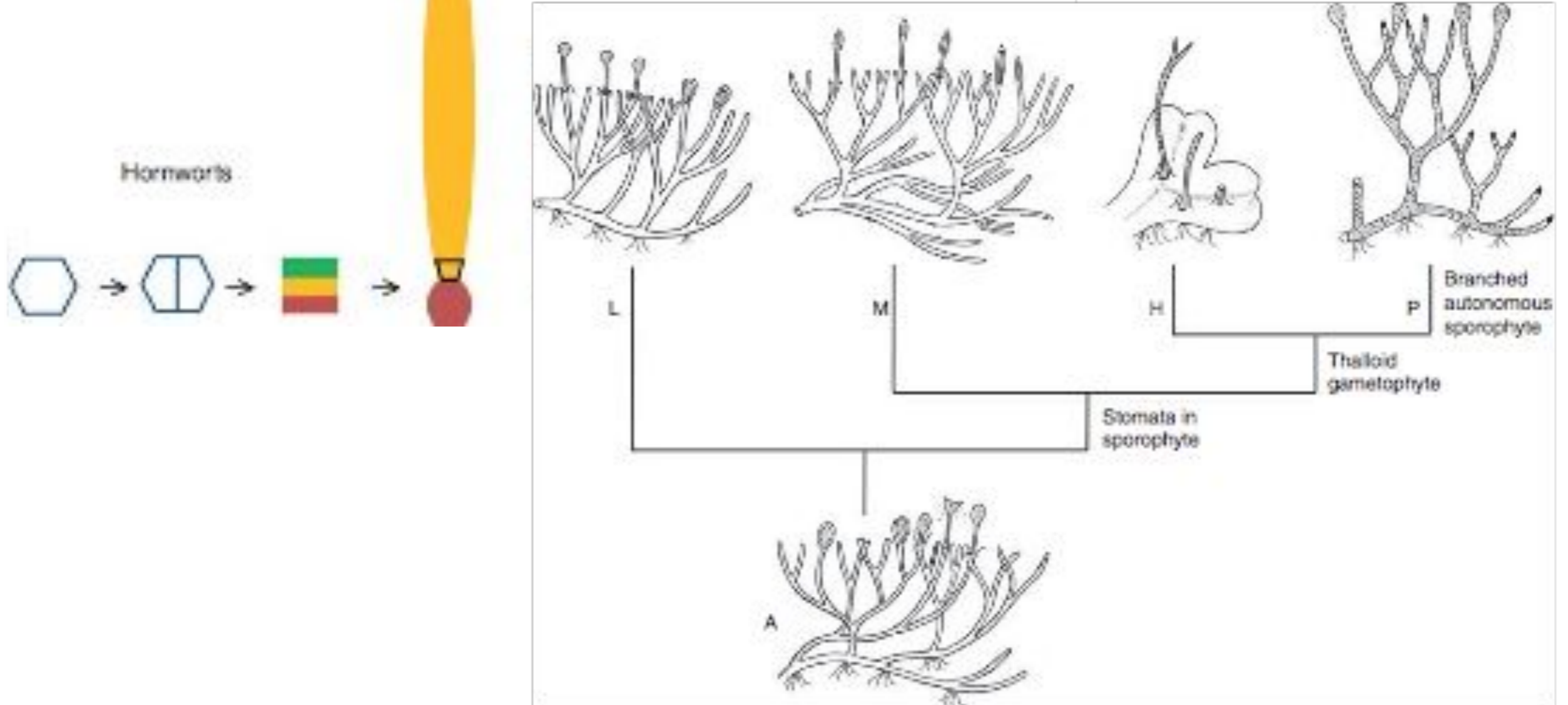
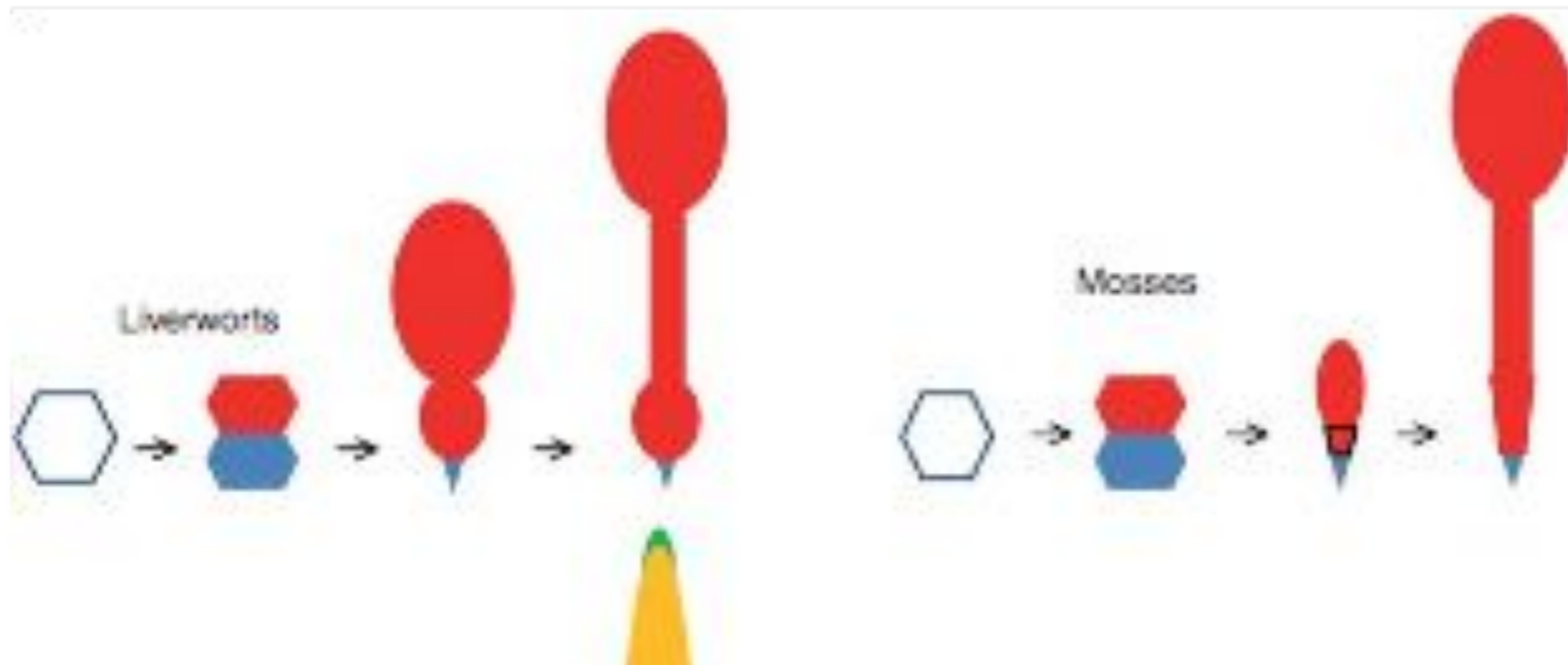




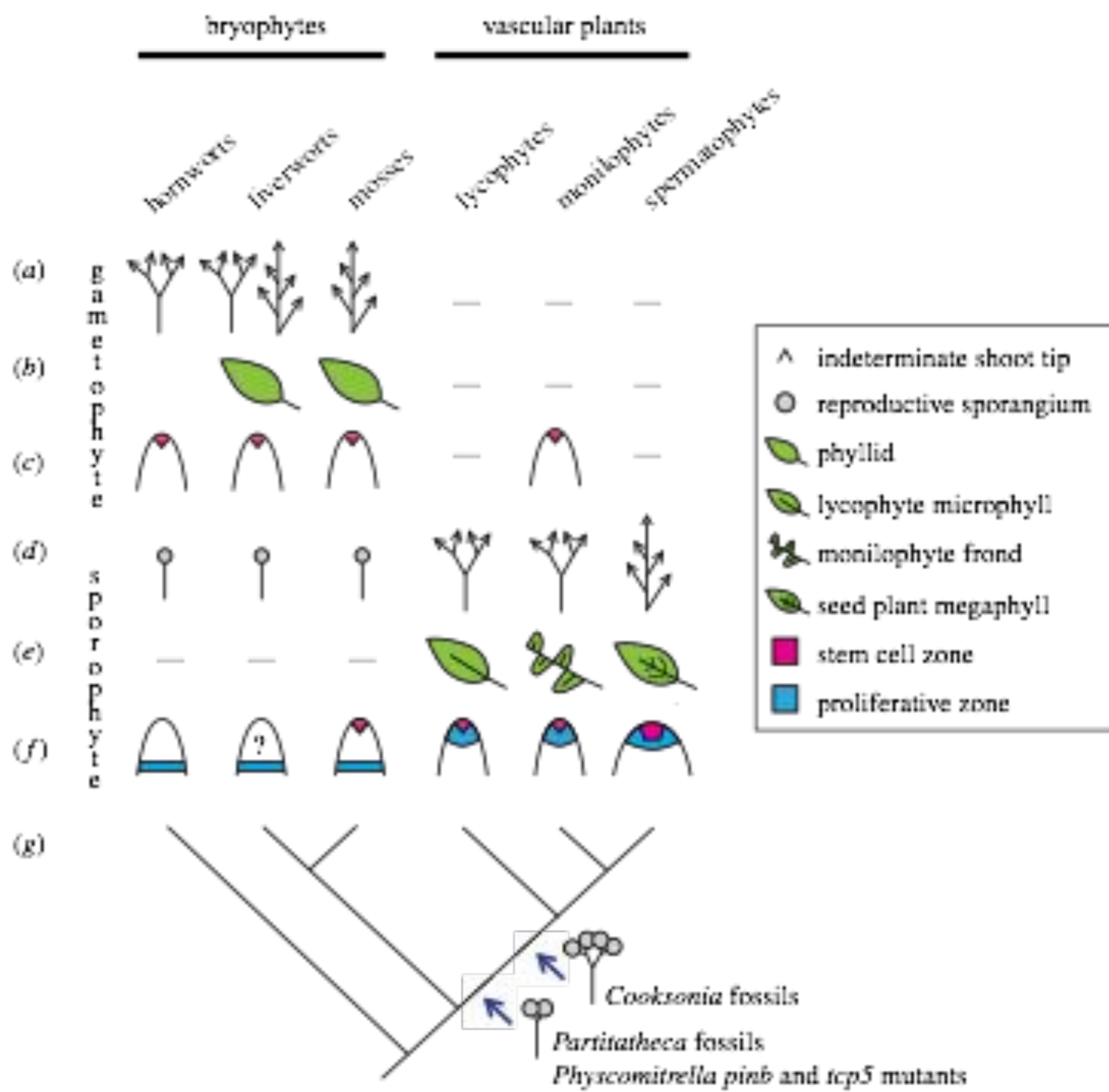












- indeterminate shoot tip
- reproductive sporangium
- phyllid
- lycophyte microphyll
- monilophyte frond
- seed plant megaphyll
- stem cell zone
- proliferative zone



