
ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ АПИКАЛЬНОГО РОСТА У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

© 2025 г. М. А. Романова^{1, *}, В. В. Домашкина^{1, 2},
А. И. Максимова², О. В. Войцеховская²

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: m.romanova@spbu.ru

Поступила в редакцию 11.11.2024 г.

Получена после доработки 17.11.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

В контексте вопроса об эволюции апикального роста растений структура апикальных меристем гаметофитов и спорофитов сопоставлена с данными об их молекулярно-генетической регуляции. Наличие нескольких апикальных инициалей и вторичных плазмодесм в апикальных меристемах гаметофитов Anthocerotophyta и Marchantiophyta и спорофитов Lycopodiales и Isoetales (Lycopodiopsida) позволяет предположить, что постцитокинетическое формирование плазмодесм и симплексная меристема возникли у общего предка всех высших растений. У гаметофитов Bryophyta и спорофитов Selaginellales и Polypodiopsida, вероятно, произошла реверсия к моноплексному водорослевому типу, связанная с утратой механизма формирования вторичных плазмодесм. Факторы транскрипции C1KNOX специфичны для спорофитов; предположительно, исходно они регулировали диффузную пролиферацию клеток, затем интеркалярную меристему, а смещение их экспрессии на апикальный полюс зародыша сыграло ключевую роль в возникновении апикальной меристемы. Исходной функцией белков WOX была регуляция органогенеза, а роль организующего центра апикальной меристемы возникла только в WUS/WOX5-кладе суперклады T3WOX. CLE/CLAVATA-модуль появился у общего предка высших растений и, регулируя плоскость делений апикальных инициалей, сыграл ключевую роль в преобразовании пластинчатых слоевищ в трехмерные побеги. Гомологи регуляторов органогенеза (ARP, C3HDZ, YABBY и KANADI) у несемennых растений не антагонистичны регуляторам апикальной меристемы, указывая, что программа возникновения листьев могла появиться в результате модификации программы дихотомии побегов. Предположительно, функциональная специфика рассмотренных регуляторов в разных таксонах растений обусловлена различиями в распределении и регуляторной роли ауксина.

Ключевые слова: апикальная меристема, гаметофит, спорофит, плазмодесмы, транскрипционные факторы

DOI: 10.31857/S0006813625010022, **EDN:** EMSVVB

Ключевая особенность развития растений — способность не просто увеличиваться в размерах, но и образовывать новые органы в течение всей жизни. Эта особенность называется открытым ростом и обеспечивается апикальными меристемами — популяциями делящихся клеток, расположенных на верхушках растущих частей растений. Вероятно, открытый рост был унаследован высшими растениями от их водорослевых предков, Charophyta

(рис. 1), поскольку на верхушках нитчатых талломов у представителей родов *Chara* или *Zygnema* или по всей окружности дисковидных талломов *Coleochaete* имеются апикальные инициали (АИ), деления которых обеспечивают рост их гаметофитов (Harrison, 2017a; Fouracre, Harrison, 2022; Nemec-Venza et al., 2022). В соответствии с современной точкой зрения (Harris et al., 2022) первыми наземными растениями являются мохообразные (Anthocerotophyta,

Marchantiophyta и Bryophyta), у которых, так же как и у Charophyta, в жизненном цикле доминирует гаметофит. На основании монофилии мохообразных (рис. 1; Wickett et al., 2014; Morris et al., 2018; Puttick et al., 2018; de Sousa et al., 2019), была выдвинута гипотеза о том, что открытый рост их гаметофитов возник на основе уже существовавших у водорослевых предков механизмов регуляции делений апикальных инициалей. Однако о том, как возник открытый рост спорофитов: в результате модификации меристем гаметофитов (Albert, 1999) или в результате *de novo* возникновения у них апикальных меристем (Kato, Akiyama, 2005; Tomescu et al., 2014), нет общепринятой точки зрения. Преимущественно гипотезы о гомологии/анalogии открытого роста спорофитов и гаметофитов высших растений основаны на сравнении регуляции у гаметофитов мохообразных и спорофитов цветковых, поскольку только для этих двух групп возможно применение методов “обратной генетики” и, соответственно, сравнительный анализ функций регуляторов меристем в этих группах. Однако сравнения функционирования апикальных меристем разных стадий жизненного цикла у двух столь филогенетически отдаленных групп недостаточно для аргументированного решения данного вопроса. Более того, существующие сравнительные обобщения и гипотезы касаются лишь отдельных аспектов гормональной или молекулярно-генетической регуляции (Yip et al., 2016; Harrison, 2017a; Szövényi et al., 2019; Fouracre, Harrison, 2022; Nemec-Venza et al., 2022).

В то же время накоплены обширные анатомические и физиологические данные о строении и функционировании апикальных меристем плауновидных (Lycopodiopsida), папоротниковидных (Polypodiopsida) и голосеменных растений (см. рис. 1; Wardlaw, 1963; Bierhorst, 1971; Gifford, Foster, 1989). Появляются также косвенные сведения об их функционировании, которые основаны на наличии/отсутствии у этих растений гомологов регуляторов апикальных меристем цветковых, реконструкции их филогении (Floyd et al., 2006, 2014; Finet et al., 2016; Vasco, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023), а также визуализации их экспрессии методом *in situ* РНК–РНК-гибридизации (Harrison et al., 2005; Sano et al., 2005; Floyd, Bowman, 2006; Vasco et al.,

2016; Evkaikina et al., 2017; Zumajo-Cardona et al., 2019). Перспективность комплексного анализа анатомических, физиологических и молекулярно-генетических данных была продемонстрирована на примере цветковых, у которых он позволил уточнить организацию апикальной меристемы побега и объяснить, почему именно такая структура необходима для ее функционирования.

Поэтому мы поставили перед собой цель сопоставить имеющиеся анатомические данные о строении апикальных меристем гаметофитов и спорофитов представителей всех таксонов (кроме неимеющих меристем гаметофитов разнospоровых растений; см. рис. 1) с данными об их молекулярно-генетической регуляции в контексте вопроса о возникновении и эволюции открытого роста. Для того чтобы проследить вероятные эволюционные изменения в строении и функции меристем, начнем с анализа наиболее сложно устроенной и детально изученной апикальной меристемы побега цветковых. Будут упомянуты только те регуляторы, которые будут обсуждаться в эволюционном контексте. Подробно регуляция в апикальной меристеме побега цветковых рассмотрена в недавних обзорах (Shi, Vernoux 2019; Manuela, Xu, 2020; Kuznetsova et al., 2023).

АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА ПОБЕГА ЦВЕТКОВЫХ: СТРУКТУРА И РЕГУЛЯЦИЯ

Апикальная меристема побега цветковых состоит из нескольких десятков клеток, которые различаются размерами, формой, ультраструктурными характеристиками, характером делений и подразделяется на несколько зон, каждая из которых имеет специфичную роль в морфогенезе. Взгляды на то, какие из характеристик клеток имеют первостепенное значение для функционирования меристемы, различаются.

Некоторые авторы придают ключевую роль цитологическим различиям и подразделяют апикальную меристему на центральную зону (ЦЗ), состоящую из более крупных, вакуолизированных и реже делящихся клеток, и периферическую зону (ПЗ), сложенную более мелкими, менее вакуолизированными и чаще делящимися клетками (рис. 2А; Gifford, Foster, 1989;

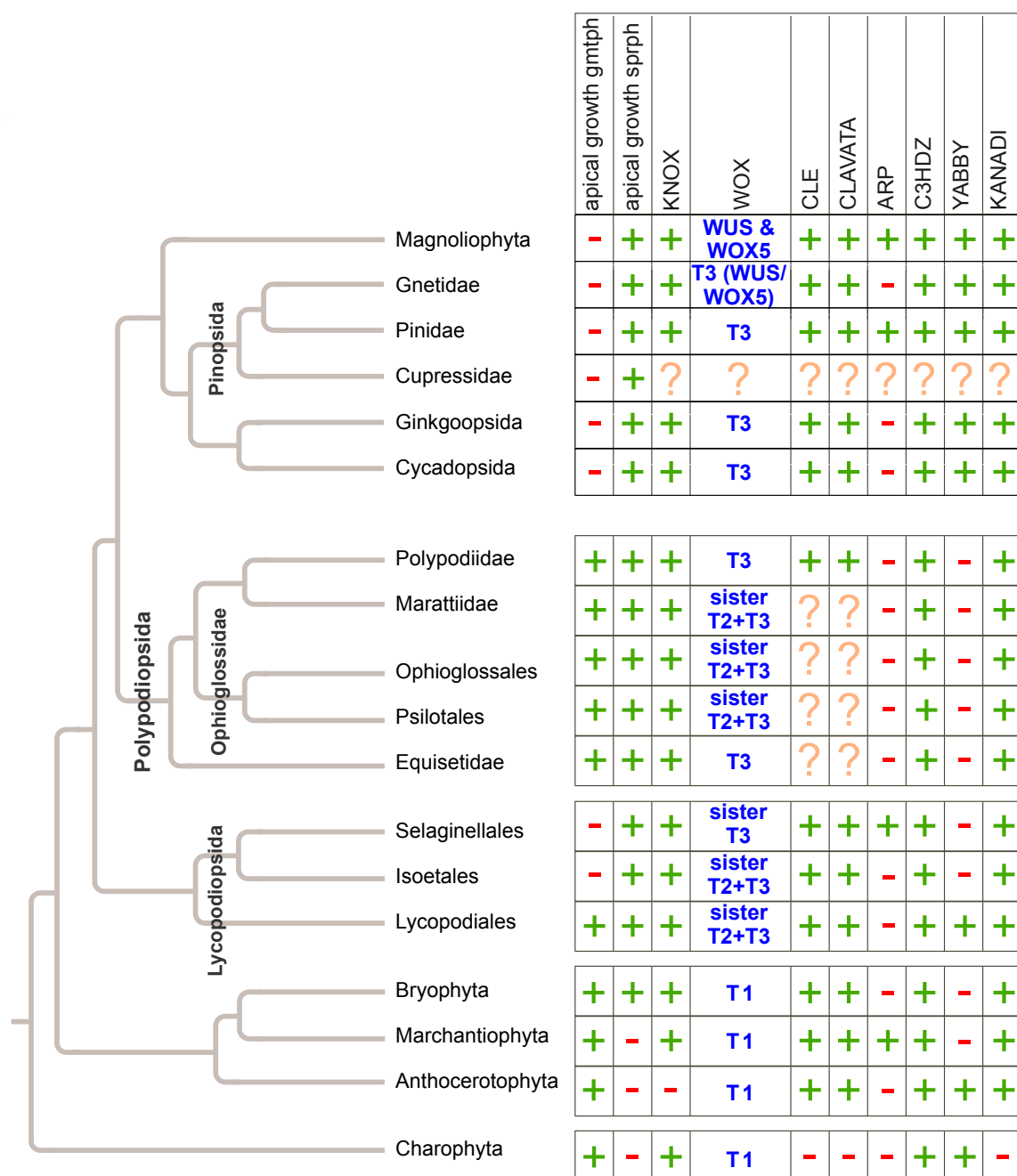


Рис. 1. Филогения высших растений и их структурные и регуляторные особенности.

Положение таксонов на филогении основано: на Charophyta — Harrison and Morris (2018); мохообразные — Harris et al. (2022); папоротниковидные — PPG I (2016); голосеменные — Yang et al. (2022). Условные обозначения: “+” — наличие, “-” — отсутствие, “?” — отсутствие данных, gmtph — гаметофит, sprph — спорофит. Для генов, кодирующих ТФ WOX, указана принадлежность к суперкладам или кладам, которые наиболее близки к “организатору” апикальной меристемы цветковых WUS. В каждом таксоне кроме мохообразных есть и представители более отдаленных от WUS суперклад.

Fig. 1. Phylogenetic tree for higher plants and their structural and regulatory innovations. Placement of taxa is based on: Charophyta — Harrison, Morris (2018); bryophytes — Harris et al. (2022); pteridophytes — PPG I (2016); gymnosperms — Yang et al. (2022). Legend: “+” — presence, “-” — absence, “?” — no data, gmtph — gametophyte, sprph — sporophyte. For genes encoding WOX TFs, the affiliation to superclades or clades that are closest to the “organizer” of the apical meristem of flowering plants WUS is indicated. In each taxon, except for bryophytes, there are also representatives of the superclades more distant from WUS.

Steeves, Sussex, 1989). Картирование экспрессии ключевых регуляторов подтвердило ее подразделение на эти зоны, а также выявило неоднородность в пределах ЦЗ. Клетки двух—трех наружных слоев ЦЗ маркируются экспрессией гена *CLAVATA3*, кодирующего малый сигнальный белок, а подлежащие им клетки ЦЗ — экспрессией гена *WUSCHEL* (*WUS*), кодирующего гомеодомен-содержащий транскрипционный фактор (ТФ). Оба эти регулятора перемещаются между клетками ЦЗ: *CLAVATA3* базипетально по апопласту (Miwa et al., 2009), а *WUS* — акропетально по симпласту (Yadav et al., 2011; Daum et al., 2014) и регулируют экспрессию друг друга. *CLAVATA3* совместно с рецепторами *CLAVATA1/CLAVATA2* ограничивает экспрессию *WUS* небольшой группой подповерхностных клеток, которые называются “организующим центром” (см. рис. 2А). *WUS*, напротив, поддерживает транскрипцию *CLAVATA3* в клетках, которые считаются апикальными инициалами (АИ). Взаимодействие *CLAVATA* и *WUS* обеспечивает постоянство объема ЦЗ, которое является необходимым условием функционирования апикальной меристемы (Brand et al., 2000; Schoof et al., 2000; Nimchuk et al., 2011). Выявлено, что более активные деления клеток ПЗ регулируются близким *CLAVATA3* сигнальным белком *CLE40* и его рецептором *BAM* (близким гомологом *CLAVATA1*) (Hirakawa, 2022). Ключевыми регуляторами поддержания клеток как ЦЗ, так и ПЗ в недифференцированном состоянии являются гомеодомен-содержащие ТФ *KNOX I* класса (*CIKNOX*) (Jackson et al., 1994; Maksimova et al., 2021).

Другие авторы считают, что важной особенностью апикальной меристемы побега цветковых является присутствие туники — одного или нескольких слоев клеток, которые делятся исключительно антиклинально (Schmidt, 1924, цит. по: Esau, 1969¹) и обеспечивают рост поверхности апекса побега при увеличении его объема в результате разнонаправленных делений подлежащих клеток, называемых корпусом. Поскольку каждый из слоев туники и корпус имеют свои инициалы, меристема цветковых часто называется дуплексной (Newman, 1965).

Оказалось, что туника — не только структурная, но и регуляторная особенность апикальной меристемы цветковых: на антиклинальных стенках клеток ее наружного слоя локализованы белки-переносчики ауксина *PIN1*, т. е. через этот слой осуществляется его полярный транспорт (см. рис. 2; Reinhardt et al., 2003). К этому же слою туники приурочена экспрессия одного из генов биосинтеза цитокинина *LOG4* (Chickarmane et al., 2012). Таким образом, наружный слой туники играет важную роль в регуляции концентрации этих фитогормонов в апикальной меристеме. В свою очередь, от их концентрации зависит экспрессия ключевых регуляторов апикальной меристемы *CIKNOX* и *WUS*: она стимулируется цитокинином и подавляется ауксином (Kuznetsova et al., 2023). ТФ *CIKNOX* и *WUS* регулируют уровень этих фитогормонов по механизму петли с положительной обратной связью (Jasinski et al., 2005; Zhang et al., 2017; Snipes et al., 2018; Swentowsky, 2024).

В рамках еще одного подхода выделение зон в апикальной меристеме основано на их функции в морфогенезе побега. Редко делящиеся клетки ЦЗ называют меристемой ожидания, поскольку они “ожидают” сигнала для перехода к активным делениям при наступлении генеративного периода онтогенеза, а окружающие их активно делящиеся клетки — инициальным кольцом, поскольку они способны “переключить” программу меристематичности на программу органогенеза (Buvat, 1952, цит. по: Tooke, Battey, 2003). Установлено, что ключевой регулятор переключения этих программ — повышение концентрации ауксина в группе клеток инициального кольца. В клетках ПЗ, в которых возрастает концентрация ауксина, подавляется экспрессия *CIKNOX* (см. рис. 2А; Jackson et al., 1994; Long et al., 1996; Reinhardt et al., 2003; Tsuda et al., 2011) и запускается экспрессия антагонистичных ему генов, регулирующих развитие листьев (см. рис. 2): *ARP* (Waites et al., 1998; Timmermans et al., 1999; Tsiantis et al., 1999; Byrne et al., 2000; Guo et al., 2008), *YABBY* (Bowman, Smyth, 1999; Sawa et al., 1999; Siegfried et al., 1999) и *KANADI* (Eshed et al., 2004). Экспрессия этих генов в других клетках апикальной меристемы заблокирована ТФ *WUS*, но при повышении концентрации ауксина экспрессия последнего прекращается, снимая блокировку (Yadav et al., 2011). ТФ *HD-ZIP III* класса (*C3HDZ*) также

¹ [Esau] Эсау К. 1969. Анатомия растений / пер. с англ. А. Е. Васильева и др.; под ред. и с предисл. Л. В. Кудряшова. М. 564 с.

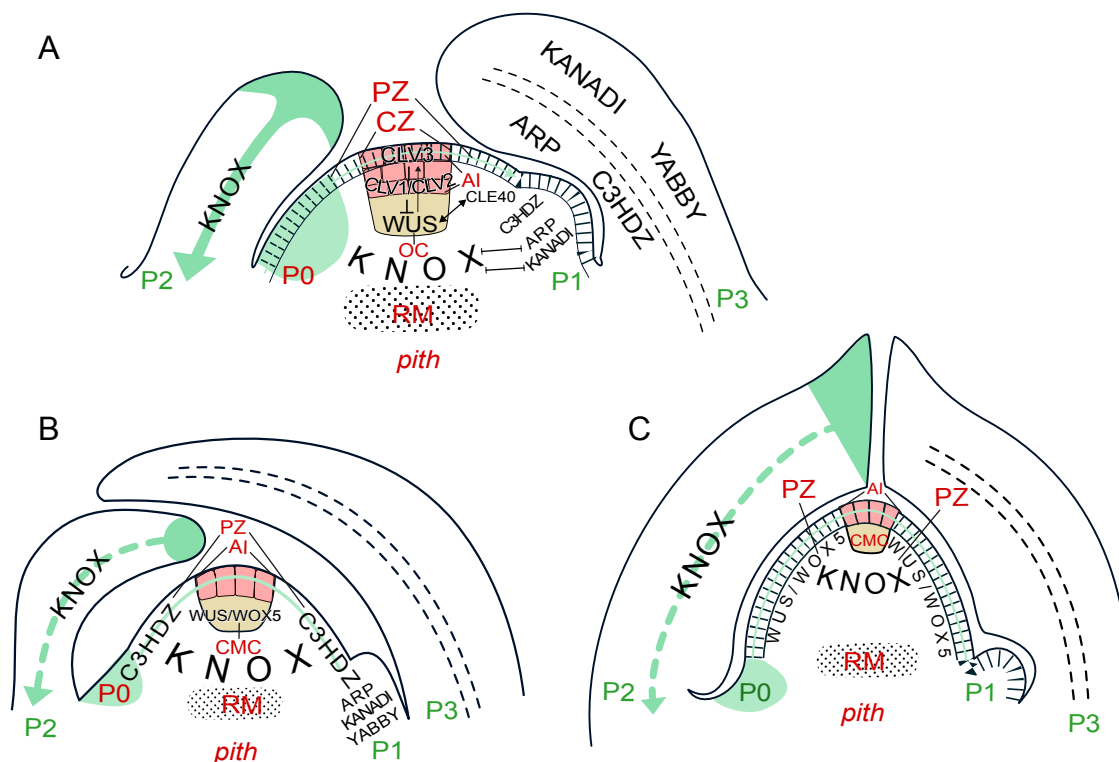


Рис. 2. Структура и регуляция в апикальной меристеме семенных растений.

Схемы продольных срезов апикальной меристемы спорофитов Magnoliidae (A); Gnetidae (B), Pinidae (C). Выделение зон основано на следующих публикациях: Эсау (1969), Steeves, Sussex (1989), Gifford, Foster (1989), Tsukaya (2021). Картирование экспрессии генов и распределения ауксина основано на следующих публикациях: цветковые — Nakata et al. (2012), Nardmann, Werr (2013), Shi, Vernoux (2019); голосеменные — Nardmann et al. (2009), Nardmann and Werr (2013), Finet et al. (2016), Wan et al. (2018), Bueno et al. (2021).

AI / AIs — апикальная инициаль или инициали; OC — организующий центр; CMC — зона центральных материнских клеток; CZ — центральная зона; PZ — периферическая зона; P0—P3, последовательные стадии развития листовых примордиев и листьев; RM — стержневая меристема; *pith* — сердцевина. Предполагаемые взаимодействия между регуляторами апикальной меристемы: стрелки указывают на положительную регуляцию, а отрезки — на отрицательную. Апикальная инициаль или инициали апикальной меристемы и листьев обозначены разными оттенками розового, организующий центр и зона центральных материнских клеток — светло-коричневым, наружный слой туники — прямоугольниками, клетки стержневой меристемы — точками, обозначены места синтеза и базипетального транспорта ауксина — зеленым. Сплошные стрелки означают, что сведения о месте синтеза и транспортных путях ауксина основаны на их визуализации, а пунктирные линии — то, что они основаны на косвенных данных. Остальные обозначения как на рис. 1.

Fig. 2. Structure and regulation in the apical meristem of seed plants.

Schematics of longitudinal sections of the apical meristem of sporophytes of Magnoliidae (A); Gnetidae (B), Pinidae (C). The allocation of zones is based on: Esau (1969), Steeves, Sussex (1989), Gifford, Foster (1989), Tsukaya (2021). Mapping of gene expression and auxin distribution is based on: angiosperms — Nakata et al. (2012), Nardmann, Werr (2013), Shi, Vernoux (2019); gymnosperms — Nardmann et al. (2009), Nardmann, Werr (2013), Finet et al. (2016), Wan et al. (2018), Bueno et al. (2021).

AI / AIs — apical initial or initials; OC — organizing center; CMC — central mother cell zone; CZ — central zone; PZ — peripheral zone; P0—P3 — successive stages of development of leaf primordia and leaves; RM — rib meristem. Putative interactions between apical meristem regulators: arrows indicate positive regulation, bars indicate negative regulation. The apical initial or initials of the apical meristem and leaves are shown in different shades of pink, the organizing center and the central mother cell zone are in light brown, the outer tunica layer is shown as rectangles, the cells of the rib meristem are shown as dots, and the sites of auxin synthesis and basipetal transport are shown in green. Solid arrows indicate that information about the synthesis site and transport pathways of auxin is based on their visualization, and dotted lines indicate that they are based on indirect data. For the other captions and symbols see Fig. 1.

экспрессируются в клетках с высокой концентрацией ауксина, но сочетают регуляцию органогенеза с регуляцией апикальной меристемы, поэтому маркируют как образующиеся листья, так и поверхностный слой туники (McConnell et al., 2001; Emery et al., 2003; Hay et al., 2004).

Еще одна особенность апикальной меристемы побега цветковых — обособленность каждого из слоев туники от соседнего, а также от корпуса (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014). Контакты между этими слоями происходят благодаря формированию между ними пост-цитокинетических (или вторичных) плазмодесм (Ding et al., 1992; Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007). Тот факт, что ключевые регуляторы апикальной меристемы побега — ТФ *SKNOX* и *WUS* — перемещаются между ее слоями, т. е. именно через вторичные плазмодесмы (Kim et al., 2003; Heinlein, Epel, 2004; Evkaikina et al., 2014), позволяет предположить, что такие плазмодесмы являются не только структурной, но и функциональной особенностью апикальной меристемы цветковых.

Хотя зональность апикальной меристемы корня отличается от таковой у побега и представлена “гистогенами” — инициалами разных гистологических зон (Hanstein, 1869, цит по: Эсау, 1969), регуляция обеих меристем имеет ряд сходных черт. Так, выявлено, что покоящийся центр аналогичен организующему центру апикальной меристемы побега, поскольку необходим для функционирования инициалей (Sarkar et al., 2007). Его клетки экспрессируют *WOX5* — гомолог “организатора” апикальной меристемы побега *WUS*, а ограничение домена его экспрессии клетками покоящегося центра регулируется малым сигнальным белком *CLE40* опосредованно рецептором *CLAVATA1* (Pi et al., 2015; Schlegel et al., 2021). Однако сходный для меристем побега и корня регуляторный модуль *WOX/CLE/CLAVATA* характеризуется разной зависимостью от концентрации ауксина. Апикальная меристема побега нормально функционирует при низкой концентрации ауксина, а для меристемы корня, в частности для экспрессии *WOX5*, необходима его высокая концентрация (Ding, Friml, 2010; Richards et al., 2015).

Таким образом, молекулярно-генетические данные подтвердили подразделение апикальной меристемы побега цветковых растений на ЦЗ и ПЗ и установили молекулярно-генетические различия, определяющие разный пролиферативный потенциал их клеток; выявили подразделение структурно однородной ЦЗ на АИ и организующий центр; продемонстрировали, что туника является путем полярного транспорта ауксина и играет важную роль в регуляции меристемы и органогенеза; указали на возможную специфику транспорта регуляторных белков через вторичные плазмодесмы. Охарактеризованы взаимное влияние фитогормонов и ТФ в регуляции переключения между программами недифференцированного состояния клеток и органогенеза. Выявлены сходство в регуляции апикальных меристем побега и корня модулем *WOX/CLE/CLAVATA*, а также различия в распределении и роли ауксина в этих меристемах (Ding, Friml, 2010; Coudert et al., 2019).

АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА ПОБЕГА ГОЛОСЕМЕННЫХ

Структура

Апикальная меристема побега голосеменных также многоклеточна. В зависимости от особенностей деления клеток поверхностного слоя ее можно подразделить на два типа: с наличием однослойной туники из антиклинально делящихся клеток (дуплексный) у гнетовых (Gnetidae) и без нее (симплексный тип) у остальных голосеменных (Cycadopsida, Ginkgoopsida, Pinidae, Cupressidae) (см. рис. 1; рис. 2В, С; Newman, 1965; Gifford, Foster, 1989). Как в меристемах с туникой, так и в меристемах без нее несколько клеток в центре поверхностного слоя, которые считаются АИ, отличаются от остальных большим размером, более длинными антиклинальными стенками и наибольшей вакуолизацией (Foster, 1938; Gifford, Foster, 1989). Как симплексную, так и дуплексную меристему можно подразделить на ЦЗ и ПЗ, различающиеся, как и у цветковых, по размеру клеток и вакуолизации (Foster, 1938, 1939, 1943; Gifford, Foster, 1989). В отличие от ЦЗ последних, которая неоднородна транскрипционно, но однородна структурно, ЦЗ голосеменных структурно гетерогенна (см. рис. 2В, С). В симплексной

апикальной меристеме ЦЗ подразделяются на АИ и их внутренние изодиаметрические производные, которые составляют зону центральных материнских клеток (Gifford, Foster, 1989). Эти зоны выделяются и в дуплексной меристеме Gnetidae, хотя у них клетки последней зоны не являются производными АИ (Gifford, Foster, 1989). Местоположение зоны центральных материнских клеток совпадает с таковым организующего центра в апикальной меристеме цветковых. Анти- и периклинальные деления АИ и центральных материнских клеток сопровождаются постепенным уменьшением размеров и вакуолизации их производных, поэтому вокруг и снизу от ЦЗ располагаются более мелкие и активно делящиеся клетки ПЗ и три последовательных мерофита стержневой зоны соответственно (Foster, 1938, 1939). Клетки последней постепенно дифференцируются в сердцевину, а их деления участвуют в удлинении побега (см. рис. 2В, С). Между клетками как симплексных (у видов родов *Ginkgo*, *Cycas* и *Pinus*), так и дуплексных (у *Gnetum gnemon* и видов *Ephedra*) апикальных меристем присутствуют и первичные, и вторичные плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007). Таким образом, вторичные плазмодесмы формируются в обоих типах апикальных меристем голосеменных.

Регуляция

Поскольку для голосеменных пока не разработаны методы “обратной генетики”, все гипотезы о предполагаемой регуляции их апикальных меристем основаны на наличии или отсутствии у них гомологов ее регуляторов с известной для цветковых функцией и визуализации их экспрессии. По этой причине филогения выявленных гомологов будет рассмотрена подробнее, чем у цветковых.

У многих голосеменных выявлены гомологи генов *CIKNOX* (см. рис. 1; Bueno et al., 2020; Romanova et al., 2023²). Сходно с цветковыми, экспрессия *CIKNOX* маркирует как ЦЗ, так и ПЗ в симплексной (см. рис. 2В; Sundås-Larsson et al., 1998; Bharathan et al., 2002; Hjortswang et al., 2002;

Larsson et al., 2012; Bueno et al., 2020) и дуплексной (см. рис. 2С; Pham, Sinha, 2003) апикальных меристемах. Эти факты свидетельствуют о том, что роль ТФ *CIKNOX* в поддержании недифференцированного состояния клеток меристемы вероятно сходна у голосеменных и цветковых. Отличительная особенность голосеменных в том, что гомологи *CIKNOX* экспрессируются в апикальной меристеме не только побега, но и корня, тогда как у цветковых их экспрессия не характерна для последней из-за высокой концентрации в ней ауксина (Hjortswang et al., 2002; Larsson et al., 2012). Противоречивы сведения об экспрессии *CIKNOX* во время инициации листьев хвойных: она, как и у цветковых, прекращается в клетках будущих листовых примордиев у *Picea abies* (Larsson et al., 2012), но продолжается у *Pinus pinaster* и *Picea glauca* (Bueno et al., 2020).

Филогения белков *WOX* (WUSHEL-like homeobox) указывает, что у общего предка голосеменных и цветковых произошла дупликация одного из белков *WUS/WOX* суперклады (также называемой ТЗ суперкладой), которая привела к появлению клады *WUS/WOX5*, куда относятся регуляторы апикальных меристем побега и корня цветковых (Wu et al., 2019). У саговниковых (Romanova et al., 2023), гинкговых (Nardmann, Werr, 2013) гнетовых (Nardmann et al., 2009; Nardmann, Werr, 2013; Bueno et al., 2021) и ряда хвойных (Alvarez et al., 2018; Bueno et al., 2021) имеется по одному или два гомолога из клады *WUS/WOX5*. У *Gnetum gnemon*, *Ginkgo biloba* и ряда хвойных в кладе *WUS/WOX5* есть дополнительные гены (*WOXX* и *WOXY*), которые впоследствии были утрачены у цветковых (Nardmann, Werr, 2013; Wan et al., 2018). Все гомологи из клады *WUS/WOX5* экспрессируются у голосеменных в апикальных меристемах как побега, так и корня, т. е., несмотря на появление белков *WUS* и *WOX5* у голосеменных, их функциональная специализация на регуляторы меристем побега и корня, вероятно, возникла только у цветковых (Hedman et al., 2013). Гомолог *WUS/WOX5* экспрессируется в ПЗ дуплексной апикальной меристемы *Gnetum gnemon* (см. рис. 2В), а не в зоне центральных материнских клеток, которая позиционно соответствует организующему центру цветковых, экспрессирующему *WUS* (Nardmann et al., 2009). Таким образом, несмотря на подразделение ЦЗ апикальной

² [Romanova et al.] Романова М. А., Домашкина В. В., Бортникова Н. А. 2023. Структурные и регуляторные аспекты морфогенеза *Equisetum sylvaticum* и *Equisetum fluviatile* в связи с гомологией листьев хвощовых и других папоротниковидных. — Бот. журн. 108(9): 785–820. <https://doi.org/10.31857/S0006813623090065>

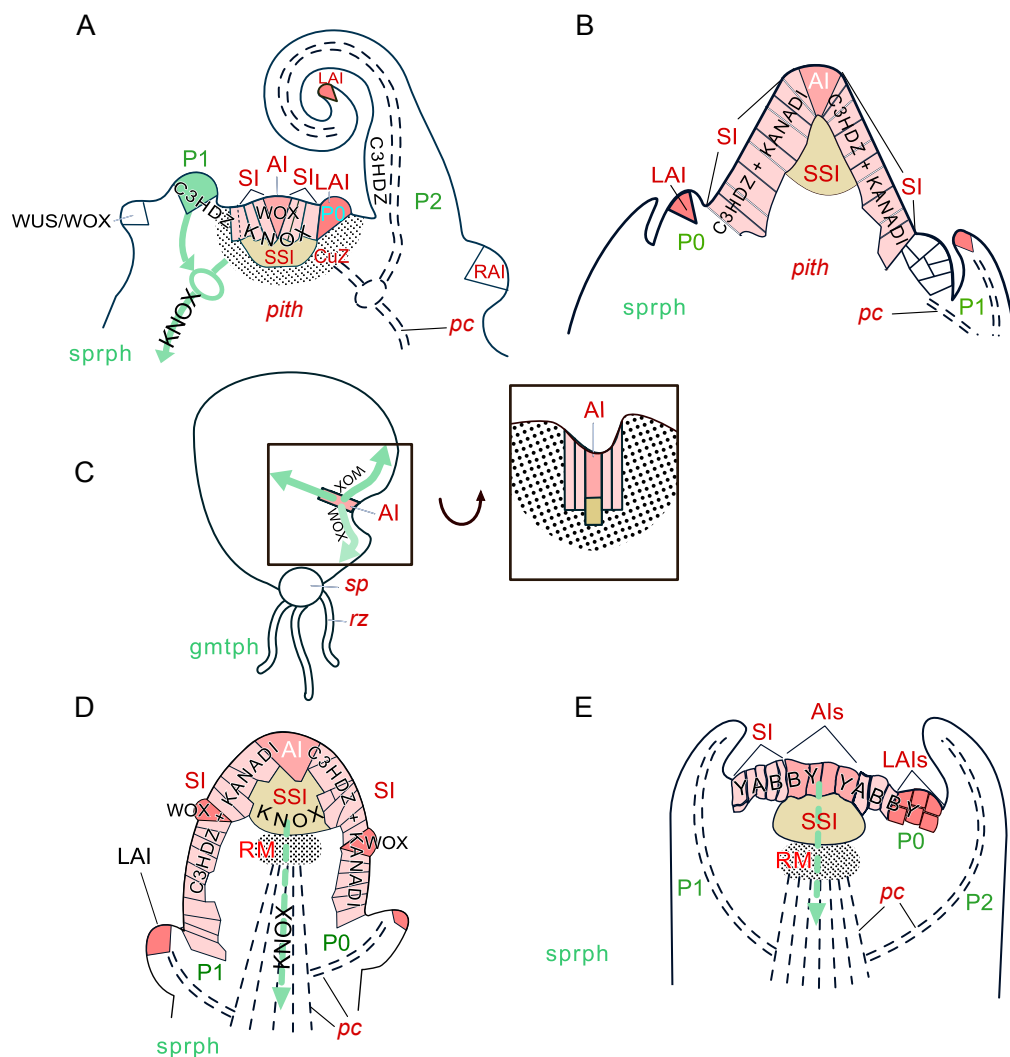


Рис. 3. Структура и регуляция в апикальной меристеме несеменных растений.

Схемы продольных срезов апикальной меристемы спорофитов папоротниковидных: Polypodiopsida (A), Equisetopsida (B), схема гаметофита Polypodiopsida и его апикальной меристемы (C), схемы апикальной меристемы спорофитов плауновидных: Selaginellales (D), Lycopodiales (E). Выделение зон основано на: Stevenson (1976), Paolillo (1963), Романова с соавт. (2010), Evkaikina et al. (2017), Romanova et al. (2022). Картирование экспрессии генов и распределения ауксина основано на следующих публикациях: папоротниковидные — Bharathan et al. (2002), Harrison et al. (2005), Sano et al. (2005), Nardmann, Werr (2012), Ambrose, Vasco (2016), Vasco et al. (2016), Zumajo-Cardona et al. (2019), Vasco, Ambrose (2020); плауновидные — Evkaikina et al. (2017), Spencer et al. (2021), Vasco et al. (2016). LAI / LAIs — апикальная инициаль / инициали листа; SI — поверхностные инициали; SSI — подповерхностные инициали; CuZ — чашевидная зона; RAI — апикальная инициаль корня; *sp* — спора; *rz* — ризоид. SI обозначены бледно-розовым цветом, SSI — светло-коричневым; точками обозначены клетки стержневой меристемы и паренхимных валиков по краям АИ гаметофита. Остальные обозначения как на рис. 1, 2.

Fig. 3. Structure and regulation in the apical meristem of non-seed plants.

Schematics of longitudinal sections of the apical meristem of fern sporophytes: Polypodiopsida (A), Equisetopsida (B); schematic of the Polypodiopsida gametophyte and its apical meristem (C); schematics of the apical meristem of lycopod sporophytes: Selaginellales (D), Lycopodiales (E). The allocation of zones is based on: Stevenson (1976), Paolillo (1963), Romanova et al. (2010), Evkaikina et al. (2017), Romanova et al. (2022). Mapping of gene expression and auxin distribution is based on: ferns — Bharathan et al. (2002), Harrison et al. (2005), Sano et al. (2005), Nardmann, Werr (2012), Ambrose, Vasco (2016), Vasco et al. (2016), Zumajo-Cardona et al. (2019), Vasco, Ambrose (2020); lycopod sporophytes — Evkaikina et al. (2017), Spencer et al. (2021), Vasco et al. (2016). LAI / LAIs — leaf apical initial / initials; SI — surface initials; SSI — subsurface initials; CuZ — cup-zone; RAI — root apical initial; *sp* — spore; *rz* — rhizoid. SI are marked in pale pink, SSI are in light brown; dots indicate cells of the rib meristem and parenchymatous ridges around the AI in gametophyte. For the other captions and symbols see Figs. 1, 2.

меристемы Gnetidae на АИ и зону центральных материнских клеток, последняя, вероятно, не приобрела функцию организующего центра (Hirakawa, 2022), т. е. отличается от таковой у цветковых (Nardmann et al., 2009). В то же время экспрессия гомологов *WUS/WOX5* в зоне центральных материнских клеток симплексно-апикальной меристемы хвойных (рис. 3А) (Hedman et al., 2013; Nardmann, Werr, 2013; Alvarez et al., 2018) позволяет предположить ее функциональное сходство с организующим центром цветковых (Bueno et al., 2021).

У видов рода *Picea* и у *Ginkgo biloba* обнаружены гомологи малых сигнальных белков CLAVATA3 и их рецепторов CLAVATA1, которые у цветковых совместно с WUS регулируют размер апикальной меристемы (см. рис. 1; Whitewoods et al., 2018; Hirakawa, 2022; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024); однако данные об их экспрессии и/или функции пока отсутствуют.

Гомологи трех из четырех ключевых регуляторов развития листьев (C3HDZ, KANADI и YABBY) имеются как у Gnetidae с дуплексной апикальной меристемой, так и у Ginkgoopsida, Cycadopsida и Pinidae с симплексной апикальной меристемой (см. рис. 1; Floyd et al., 2006; Prigge, Clark, 2006; Finet et al., 2016; Du et al., 2020; Romanova et al., 2023). Единственный гомолог четвертого “листового регулятора”, ARP (см. рис. 1) обнаружен только у двух видов хвойных (*Abies holophylla* и *Picea smithiana*; Du et al., 2020). Экспрессия гомологов C3HDZ у хвойных, в отличие от цветковых, маркирует не только зачатки листьев, но все клетки ПЗ (см. рис. 2В) (Floyd et al., 2006; Du et al., 2020). Однако экспрессия гомологов остальных “листовых регуляторов”: YABBY (см. рис. 2В; Finet et al., 2016), KANADI (см. рис. 2В; Zumajo-Cardona et al., 2021) и ARP (см. рис. 2В; Du et al., 2020) сходна с таковой у цветковых: исключена из апикальной меристемы и маркирует клетки будущих листовых зачатков и развивающихся листьев. Это позволяет предположить, что эти регуляторы выполняют схожие функции у всех семенных растений.

Из-за методологических ограничений роль ауксина в функционировании апикальной меристемы голосеменных можно оценить лишь косвенно. Экспрессия генов, кодирующих его белки-переносчики PIN в наружном

слое апикальной меристемы побега и прокамбии (см. рис. 2В) *Picea abies* сходна с таковой у цветковых (Palovaara et al., 2010), а нарушение полярного транспорта этого фитогормона приводит к сходным нарушениям полярности зародыша у модельных представителей обеих групп (Larsson et al., 2007). Эти факты указывают на сходную роль ауксина в регуляции всех семенных растений. С другой стороны, экспрессия у голосеменных гомологов *CIKNOX* (Hjortswang et al., 2002; Larsson et al., 2012) и *WUS/WOX5* (Alvarez et al., 2018; Bueno et al., 2021) в апикальных меристемах как побега, так и корня может свидетельствовать о сходном гормональном фоне в обеих меристемах, в отличие от такового у цветковых.

Таким образом, в апикальной меристеме побега голосеменных как симплексного, так и дуплексного типов можно выделить ПЗ и ЦЗ; последняя подразделяется на АИ и подлежащие им центральные материнские клетки. Для обоих структурных типов характерно наличие вторичных плазмодесм. Полярный транспорт ауксина приурочен к наружному слою клеток Pinidae, несмотря на отсутствие у них туники. Эти факты указывают, что два структурных типа апикальной меристемы голосеменных близки функционально; вероятнее всего туника у Gnetidae, одного из подклассов голосеменных, возникла независимо от туники цветковых, а ее наличие/отсутствие является у голосеменных таксономическим признаком. Единственным различием двух структурных типов апикальных меристем голосеменных является экспрессия гомологов *WUS/WOX5*: в ПЗ дуплексной меристемы и зоне центральных материнских клеток симплексной меристемы. Специфическая особенность голосеменных — вероятное регуляторное сходство апикальных меристем их побега и корня.

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ ПАПОРОТНИКОВИДНЫХ

Апикальная меристема спорофитов

Структура

Структурная особенность апикальной меристемы Polypodiopsida (см. рис. 1), называемой моноплексной (Newman, 1965) — наличие одной тетраэдрической АИ в поверхностном слое.

Несмотря на существенные морфологические различия Equisetidae, Ophioglossidae (Psilotales и Ophioglossales) и Polypodiidae, их апикальные меристемы устроены сходно. АИ делится косоантимально и образует призматические производные, называемые мерофитами (Bierhorst, 1971). В каждом из них происходят неравные периклиальные деления с образованием призматических внешних производных (совокупность которых называется зоной поверхностных инициалей, ПИ) и изодиаметрических внутренних (называемых подповерхностными инициалами, ППИ) (см. рис. 3А, В) (Stevenson, 1976; Romanova, Borisovskaya, 2004³; Romanova et al., 2022⁴, 2023). АИ и ближайшие к ней ПИ и ППИ у Psilotales и Polypodiidae отличаются от клеток ЦЗ семенных растений более высокой вакуолизацией, которая заметно снижается по мере смещения этих клеток к периферии апекса (Naumenko, Romanova, 2008⁵; Romanova et al., 2022, 2023). Особенностью Polypodiidae является “укорочение” ПИ с каждым периклиальным делением (Romanova et al., 2010⁶, 2022). В результате вокруг ПИ и под ППИ располагаются относительно мелкие слабо вакуолизованные клетки, сходные с периферической зоной и стержневой зоной (соответственно) семенных растений, называемые чашевидной зоной за ее форму (см. рис. 3А; Stevenson, 1976). У Equisetidae ПИ не претерпевают “укорачивающих” периклиальных делений, поскольку каждые три последовательных мерофита образуют мутовку листьев вблизи АИ (Golub, Wetmore, 1948a, b; Tomescu et al., 2017; Romanova et al., 2023), а у Psilotales отсутствие таких делений связано

с вакуолизацией производных АИ и потерей ими меристематических свойств (Naumenko, Romanova, 2008). Поскольку каждый образующийся мерофит смещает предыдущие к периферии апекса, клетки в составе каждой из зон постоянно сменяют друг друга.

В стенках АИ и ее ближайших производных у всех папоротниковидных присутствуют многочисленные неразветвленные плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Naumenko, Romanova, 2008; Evkaikina et al., 2014; Romanova et al., 2022, 2023). По мере смещения клеток к периферии плотность плазмодесм снижается, что вероятно отражает растяжение стенок бывших мерофитов и указывает на то, что постцитокинетически плазмодесмы не формируются (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Naumenko, Romanova, 2008; Evkaikina et al., 2014; Romanova et al., 2022, 2023).

Таким образом, апикальная меристема Polypodiopsida многоклеточна и имеет зональное строение. АИ и ее ближайшие производные напоминают ЦЗ в меристеме семенных растений. Как и у голосеменных, ЦЗ папоротниковидных неоднородна: подразделена на ПИ и ППИ. Несмотря на сходство клеток чашевидной зоны Polypodiidae с таковыми ПЗ семенных растений, в ней образуются листья (Romanova, Borisovskaya, 2004; Romanova et al., 2010). Исключительную роль в их образовании у всех папоротниковидных играют ПИ, в результате косоантимальных делений которых в поверхностном слое возникают линзовидные АИ листьев (см. рис. 3А, В; Bierhorst, 1971; Hou, Hill, 2002; Romanova, Jernstedt, 2005; Vasco et al., 2013). Для ряда Polypodiidae (Romanova, Borisovskaya, 2004; Harrison et al., 2005; Romanova et al., 2010; Gola, 2014) и *Psilotum nudum* (Naumenko, Romanova, 2008) характерно дихотомическое ветвление, при котором из ПИ возникают новые тетраэдрические АИ. В апикальной меристеме Polypodiidae, кроме листьев и ветвей, образуются корни. Апикальные инициалы корней возникают из клеток чашевидной зоны, которая, таким образом, тоже органогенна (Hou, Hill, 2002; Romanova, Borisovskaya, 2004).

Регуляция

Гипотезы о регуляции апикальной меристемы папоротниковидных, как и для голосеменных, основаны на биоинформатических данных и результатах визуализации экспрессии

³ [Romanova, Borisovskaya] Романова М.А., Борисовская Г.М. 2004. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход. — Бот. журн. 89(5): 705–717.

⁴ [Romanova et al.] Романова М.А., Яковлева О.В., Максимова (Евкайкина) А.И., Иванова А.Н., Домашкина В.В. 2022. Строение апикальных меристем побегов и особенности ультраструктуры их клеток у плауновидных и папоротниковидных. — Бот. журн. 107(9): 885–905. <https://doi.org/10.31857/S0006813622090095>

⁵ [Naumenko, Romanova] Науменко А.Н., Романова М.А. 2008. Апикальный морфогенез *Psilotum nudum* (Psilotaceae) и *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae). — Вестник СПбГУ. 3(2): 15–27.

⁶ [Romanova et al.] Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И. 2010. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеманных растений. — Вестник СПбГУ. 3(3): 29–41.

гомологов меристемспецифичных и “листовых” генов, а также пионерного применения методов “обратной генетики” для *Ceratopteris richardii* (Youngstrom et al., 2019).

Гомологи генов *ClKNOX* — маркеров недифференцированных клеток, выявлены у всех Polypodiopsida (см. рис. 1; Bharathan et al., 2002; Harrison et al., 2005; Sano et al., 2005; Ambrose, Vasco, 2016; Vasco, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023); их экспрессия изучена только у Polypodiidae. У *C. richardii* и *Elaphoglossum lloense* гомологи *ClKNOX* экспрессируются только в чашевидной зоне (Sano et al., 2005; Ambrose, Vasco, 2016), а у *E. peltatum* (Vasco, Ambrose, 2020), *Osmunda regalis* и *Anogramma chaeophylla* — во всех клетках апикальной меристемы (Bharathan et al., 2002; Harrison et al., 2005). Эти данные (см. рис. 3А) подтверждают многоклеточность моноплексной меристемы папоротниковидных, а также указывают на вероятное сходство функции ТФ *ClKNOX* с таковой у цветковых.

У всех Polypodiopsida есть гомологи ТФ *WOX* из клады T2 + T3*WOX*, сестринской по отношению к суперкладам T3 (или *WUS/WOX*) и T2 (которая есть только у семенных растений) (Nardmann, Werr, 2013; Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023). У Polypodiidae и Equisetidae дополнительно есть гомологи из суперклады *WUS/WOX* (включающей кладу *WUS/WOX5* регуляторов апикальных меристем семенных растений) (см. рис. 1; Nardmann, Werr, 2013; Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023). Однако, несмотря на филогенетическую близость к регуляторам апикальных меристем, гомолог *WUS/WOX* у *C. richardii* экспрессируется не в апикальной меристеме побега, а в апикальных инициалах корней, где он ко-экспрессируется с *ClKNOX* (см. рис. 3А; Nardmann, Werr, 2012; Youngstrom et al., 2019). В то же время гомолог *WOX* из сестринской по отношению к *WUS/WOX* клады экспрессируется в апикальной меристеме *C. richardii* (Wu et al., 2019), а снижение уровня его экспрессии приводит к образованию спорофитов с меньшим количеством листьев, т. е. подавляет органогенез в апикальной меристеме (Youngstrom et al., 2019; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). На основании этих данных можно предположить, что гены *WUS/WOX* (или T3) суперклады у Polypodiidae приобрели функцию регуляции (совместно с *ClKNOX*) некоторых

типов меристематических клеток, но не апикальной меристемы побега (Nardmann, Werr, 2012), тогда как контроль последней осуществлялся ТФ из сестринской клады.

Гомологи малых сигнальных белков CLE, которые совместно с ТФ *WUS* поддерживают постоянный объем апикальной меристемы побега цветковых и их рецепторов *CLAVATA*, обнаружены у *Diplazium wichurae* (Whitewoods et al., 2018) и *Salvinia cucullata* (Hirakawa, 2022) (см. рис. 1), но в отсутствие сведений об их экспрессии судить об их функции невозможно.

У папоротниковидных имеются, по мнению разных авторов, два или три из четырех известных для цветковых регуляторов развития листьев (см. рис. 1). Гомологи “фактора адаксиальности” *C3HDZ* и “фактора абаксиальности” *KANADI* присутствуют у всех Polypodiopsida (Aso et al., 1999; Floyd et al., 2006; Frank et al., 2015; Plackett et al., 2015; Vasco et al., 2016; Zumajo-Cardona et al., 2019; Zumajo-Cardona, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023). Данные о наличии “фактора адаксиальности” *ARP* противоречивы. Белок *ARP* был обнаружен у папоротника *Osmunda regalis* с использованием антител, полученных против этого белка кукурузы (Harrison et al., 2005), однако его гомологи отсутствуют в геномах *Azolla filiculoides*, *Salvinia cucullata*, *Ceratopteris richardii* и *Equisetum diffusum* (Hernández-Hernández et al., 2021; Romanova et al., 2023). Гомологи другого “фактора абаксиальности” — *YABBY* отсутствуют у всех Polypodiopsida (см. рис. 1; Floyd, Bowman, 2007; Romanova et al., 2021, 2023). Гомологи *C3HDZ* транскрибируются и в апикальной меристеме, и в зачатках листьев ряда Polypodiidae (см. рис. 3А; Vasco et al., 2016) и Equisetidae (см. рис. 3В; Frank et al., 2015), что сходно с их экспрессией у семенных растений. Исключениями являются *O. regalis* с экспрессией *C3HDZ* только в листьях и *P. nudum* с экспрессией только в спорангиях (Vasco et al., 2016). Однако локализация белка *ARP* не только в зачатках листьев, но и в апикальной меристеме *O. regalis* (Harrison et al., 2005) отлична от таковой цветковых, у которых данные ТФ антагонистичны *ClKNOX*, и поэтому никогда не ко-экспрессируются с последним в апикальной меристеме. Экспрессия гомологов *KANADI* у Equisetidae (Zumajo-Cardona et al., 2019) также маркирует и листья, и апикальную меристему,

т. е. отличается от цветковых, у которых они экспрессируются только в листовых зачатках. Обобщение фрагментарных данных об экспрессии “листовых регуляторов” указывает, что их функция у Polypodiopsida по крайней мере частично отличается от таковой у цветковых — ни один из “листовых регуляторов” папоротниковидных не антагонистичен меристемспецифичным генам. Возможно, как и у голосеменных растений, специфика экспрессии связана с различиями в гормональном фоне.

Действительно, анатомические и экспериментальные данные указывают на вероятную специфику распределения ауксина в верхушке побега и его влияния на дифференцировку клеток у Polypodiidae по сравнению с цветковыми. У последних прокамбий дифференцируется в листьях в результате “канализации” базипетального ауксинового потока (Mazur et al., 2020), а при удалении листовых зачатков стеблевая часть состоит только из паренхимы. На примере *Matteuccia struthiopteris* показано, что при удалении зачатков листьев из апикальной меристемы дифференцируется цилиндр прокамбия, окружающий сердцевину (Wardlaw, 1956; Steeves, Sussex, 1989; Ma, Steeves, 1992; Vasco et al., 2013). Изучение гистогенеза многих видов Polypodiidae подтвердило, что сердцевина и прокамбий формируются из апикальной меристемы автономно, тогда как заложение листа вызывает паренхиматизацию клеток в основании листа — образование листовой лакуны (см. рис. 3А; Wardlaw, 1956, 1963; Steeves, Sussex, 1989). На основании этих данных можно предположить, что ауксин у них синтезируется как в листьях, так и в апикальной меристеме; затем транспортируется базипетально, вызывая дифференцировку прокамбия в листьях и стеблевой части соответственно. Предполагается, что в зоне объединения этих транспортных путей концентрация ауксина превышает необходимую для дифференцировки прокамбия и вызывает паренхиматизацию листовой лакуны (Ma, Steeves, 1992). Папоротниковидные отличаются от цветковых также различным влиянием ауксина на апикальную меристему корня. У последних его высокая концентрация является необходимым условием ее возникновения в эмбриогенезе и последующего функционирования (Friml et al., 2003), в то время как

повышение концентрации этого фитогормона у *Azolla filiculoides*, напротив, подавляет образование и рост корней (de Vries et al., 2016). Стоит упомянуть, что образование и рост корней папоротников усиливаются при повышении концентрации цитокинина, тогда как у цветковых этот фитогормон подавляет экспрессию регуляторов апикальной меристемы корня (Кугера, Smalle, 2022). Возможно, это отличие в гормональной регуляции связано с тем, что корни папоротников формируются из апикальной меристемы побега (Нон, Hill, 2002; Romanova, Jernstedt, 2005), а их возникновение регулируется ТФ WUS/WOX, которые у цветковых функционируют при высокой концентрации цитокинина.

Апикальный рост гаметофитов

Структура

Линзовидная АИ присутствует только на ранних этапах развития гаметофитов Equisetidae; последующее развитие лопастей характеризуется диффузным, а не апикальным ростом; радиальносимметричный гаметофит *Psilotum nudum* характеризуется апикальным ростом в результате делений группы сходных изодиаметрических клеток и отсутствием морфологически обособленных АИ (Bower, 1935). Данные о молекулярно-генетической регуляции развития гаметофитов у представителей обеих групп отсутствуют.

Развитие гаметофитов большинства Polypodiidae начинается с нитевидной стадии, сходной с протонемой мхов, с полусферической терминальной АИ (Bower, 1935). Изменение направления делений с поперечного на косо-антиклинальное приводит к изменению формы АИ на клиновидную, а формы гаметофита на пластинчатую (Tilney et al., 1990; Wada, 2008; Imaichi, 2013; Bartz, Gola, 2018). У некоторых видов (например, *Ceratopteris richardii*) эта АИ, называемая “первичной”, вскоре перестает делиться, а из одной из краевых клеток возникает “вторичная” АИ (Banks, 1999; см. рис. 3С). АИ гаметофита Polypodiidae отличается от АИ спорофита своей формой и способом делений: клиновидная, делящаяся параллельно двум граням у первого и тетраэдрическая, делящаяся параллельно трем граням у второго (Imaichi, 2013; Bartz, Gola, 2018; Wu et al., 2023). Активные деления производных АИ формируют вокруг

нее паренхимные валики; в результате она оказывается на дне выемки, апикальной у видов с “первичной” и боковой у видов с “вторичной” АИ (см. рис. 3С; Banks, 1999; Bartz, Gola, 2018).

На примере *Onoclea sensibilis* выявлено, что между АИ и ее производными у гаметофитов, как и у спорофитов, формируются только первичные плазмодесмы, а их плотность уменьшается по мере удаления от нее клеток (Tilney et al., 1990). Вероятно, отсутствие механизма формирования вторичных плазмодесм у обеих стадий жизненного цикла обусловило поддержание моноплексного структурного типа апикальных меристем и спорофитов, и гаметофитов.

Регуляция

В гаметофите *Ceratopteris richardii* удалось оценить градиентное распределение ауксина, визуализировав экспрессию одного из генов, кодирующих синтез данного фитогормона (*CrTAA2*). Было выявлено, что наиболее высоким уровнем ауксина характеризуются клетки, расположенные в базальной части гаметофита, а также — в области боковой выемки с “вторичной” АИ (см. рис. 3С); было экспериментально продемонстрировано, что формирование последней ауксинзависимо (Withers et al., 2023). Продemonстрировано, что ауксин транспортируется из АИ в окружающие клетки, обеспечивая в них более высокую концентрацию (Withers et al., 2023). Экспрессия гомолога *WOX* из клады сестринской *WUS/WOX* (*T2 + T3WOX*) маркирует не только апикальную меристему спорофита (Youngstrom et al., 2019), но и клетки гаметофита, среди которых возникнет “вторичная” АИ (Withers et al., 2023). В образовавшейся АИ снижается уровень экспрессии генов биосинтеза ауксина и *WOX*, но остается высоким в окружающих ее клетках, активная пролиферация которых приводит к формированию валиков и выемки (Yip et al., 2016). При экспериментальном подавлении экспрессии *WOX* размеры гаметофитов уменьшаются, указывая на его роль в регуляции апикальных меристем как спорофитов, так и гаметофитов. К генам, экспрессия которых у *C. richardii* приурочена не только к спорофиту, но и к гаметофиту, также относятся “лиственный регулятор” *C3HDZ* (Floyd et al., 2006) и гомолог *WOX* из *WUS/WOX* суперклады (Youngstrom et al., 2019), однако локализация их экспрессии в гаметофите пока неизвестна.

Сравнение меристем спорофитов и гаметофитов папоротниковидных показывает, что тип апикальной меристемы у гаплоидного и диплоидного поколений может различаться (например, у Equisetidae и Psilotales); способ делений АИ определяет морфологию: трехмерная у спорофитов с тетраэдрической и пластинчатая однослойная у гаметофитов с клиновидной АИ. Моноплексный тип апикальных меристем и наличие только первичных плазмодесм у гаметофитов и спорофитов Polypodiidae свидетельствуют в пользу корреляции между этими признаками, однако наличие двух различных типов апикальных меристем у спорофитов и гаметофитов Equisetidae и Psilotales ставит корреляцию под сомнение. По крайней мере у Polypodiidae ауксин регулирует возникновение и поддержание апикальной меристемы и гаметофита, и спорофита.

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ ПЛАУНОВИДНЫХ

Апикальная меристема спорофитов

Структура

Апикальные меристемы спорофитов Lycopodiopsida различаются по числу, форме и способу делений АИ. У видов рода *Selaginella* (Selaginellales, см. рис. 1; рис. 3D), как у Polypodiopsida, она относится к моноплексному типу с тетраэдрической АИ в поверхностном слое (Dengler, 1983; Harrison et al., 2007; Harrison, Langdale, 2010; Romanova et al., 2010, 2022). У остальных плауновидных (Lycopodiales и Isoetales; см. рис. 1; рис. 3Е) в поверхностном слое апикальной меристемы имеется несколько призматических АИ, и она относится к симплексному типу, как у большинства голосеменных (Paolillo, 1963; Jones, Drinnan, 2009; Gola, Jernstedt, 2011). По ультраструктурным характеристикам АИ в моноплексной и симплексной меристемах плауновидных сходны между собой, но отличаются от АИ в моноплексной меристеме папоротниковидных меньшей вакуолизацией (Romanova et al., 2022).

Косоантиклинальный тип делений АИ и неравные периклинальные деления в мерофитах моноплексной меристемы Selaginellales сходны с таковыми у папоротниковидных (Romanova et al., 2010, 2022), а анти- и периклинальные деления АИ в симплексной меристеме

Lycopodiales и Isoetales — с таковыми в симплексной меристеме голосеменных (Stevenson, 1976; Sterling, 1984; Gola, Jernstedt, 2011). Общая черта апикальных меристем всех плауновидных и папоротниковидных — наличие призматических клеток с удлинёнными антиклинальными стенками в поверхностном слое — ПИ (Dengler, 1983; Gola, Jernstedt, 2011; Romanova et al., 2022). В обоих структурных типах меристем Lycopodiopsida выделяется также зона ППИ, состоящая из подповерхностных изодиметрических клеток, характеризующихся разнонаправленными делениями (см. рис. 3D, E). Производные ППИ плауновидных отличаются от таковых у папоротниковидных функционально: они активно делятся периклинально, напоминая стержневую зону семенных растений, затем удлиняются и дифференцируются в центральный тяж прокамбия (см. рис. 3D, E; Stevenson, 1976; Romanova et al., 2022). Чашевидная зона, характерная для Polypodiidae, у плауновидных отсутствует (Romanova et al., 2022). Симпластическая структура коррелирует со структурным типом апикальной меристемы: только первичные плазмодесмы в моноплексной, первичные и вторичные плазмодесмы — в симплексной (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Romanova et al., 2022). На этих фактах основана гипотеза о том, что у плауновидных с симплексной меристемой независимо от голосеменных и покрытосеменных возник механизм постцитокинетического формирования плазмодесм (Imaichi, Hiratsuka, 2007).

ПИ играют исключительную роль в органогенезе плауновидных, как и у папоротниковидных, но способ образования листьев в моноплексной и симплексной меристемах различается (Romanova et al., 2010). В моноплексной меристеме Selaginellales косоантуклиальные деления ПИ формируют линзовидные АИ листьев, а в симплексной меристеме у Lycopodiales и Isoetales листья образуются путем скоординированных анти- и периклиальных делений нескольких ПИ; число АИ образующегося листа коррелирует с числом АИ в меристеме (рис. 3D, E; Romanova et al., 2010, 2022). В меристемах обоих типов АИ регулярно сменяются во время дихотомии. Как у Polypodiidae, новые АИ возникают из ПИ, число которых увеличивается перед ветвлением (Harrison et al., 2007; Harrison, Langdale, 2010;

Romanova et al., 2010; Gola, Jernstedt, 2011; Gola, 2014).

Регуляция

Гомологи маркеров недифференцированных клеток *CLKNOX* обнаружены у нескольких видов *Selaginella* (Harrison et al., 2005), *Huperzia selago* (Evkaikina et al., 2017) и *Isoetes lacustris* (Maksimova et al., 2021) (см. рис. 1). Они экспрессируются в апикальных меристемах Selaginellales с более слабым уровнем экспрессии в АИ и ее ближайших производных и более сильным — в периферических ПИ и в клетках, сходных со стержневой зоной (см. рис. 3D; Harrison et al., 2005; Kawai et al., 2010; Frank et al., 2015). Это указывает на сходную роль *CLKNOX* у спорофитов плауновидных, папоротниковидных и семенных, а также подтверждает многоклеточность моноплексной апикальной меристемы спорофитов несеменных растений.

Гомологи *WOX* из клады, сестринской суперкладе WUS/*WOX* (или T3*WOX*) семенных растений, найдены у *Selaginella moellendorffii* и *Isoetes tegetiformans* (Wu et al., 2019; Youngstrom et al., 2022), тогда как у *Diphasiastrum complanatum* присутствуют только более древние гомологи, сестринские суперкладам T2 + T3*WOX* (Romanova et al., 2023; см. рис. 1). Сопоставление этих данных с филогенией высших растений (см. рис. 1) указывает, что белки, сестринские суперкладе WUS/*WOX*, возникли у общего предка плауновидных, но впоследствии были утрачены у Lycopodiales (Romanova et al., 2023). На основании этого можно предположить, что моноплексная апикальная меристема Selaginellales и симплексная Isoetales потенциально могут регулироваться гомологами *WOX* более близкими к таковым у семенных растений, чем у Lycopodiales. В то же время для Selaginellales выявлено, что экспрессия гомологов *WOX* из обеих клад (сестринской WUS/*WOX* и сестринской T2 + T3*WOX*) сходна. Она маркирует АИ листовых зачатков и молодые листья, указывая на сходство их функции (см. рис. 3D; Frank et al., 2015; Youngstrom et al., 2022). Эти данные, а также экспрессия гомологов WUS/*WOX* в АИ корней Polypodiidae подтверждают, что изначальной функцией ТФ *WOX* у спорофитов высших растений, вероятно, была регуляция органогенеза (Frank et al., 2015; Youngstrom et al., 2022; Romanova et al., 2023).

Гомологи сигнальных белков CLE и их рецепторов CLAVATA найдены у *Selaginella moellendorffii* (Whitewoods et al., 2018; см. рис. 1), однако сведения об их экспрессии отсутствуют.

Плауновидные с моноплексными и симплексными меристемами, при общем сходстве, частично различаются по набору регуляторов органогенеза (см. рис. 1). Все Lycopodiopsida обладают гомологами одного из “факторов адаксиальности” листьев цветковых — *C3HDZ* (Floyd et al., 2014; Vasco et al., 2016; Romanova et al., 2023) и одного из “факторов абаксиальности” — *KANADI* (Zumajo-Cardona, Ambrose, 2020; Romanova et al., 2023). Selaginellales дополнительно имеют гомолог “фактора адаксиальности” *ARP* (Harrison et al., 2005; Hernandez-Hernandez et al., 2021), а Lycopodiales (*H. selago*) — “фактора абаксиальности” *YABBY* (Evkaikina et al., 2017). Показано, что у *S. moellendorffii* и *S. kraussiana* гомологи *C3HDZ* маркируют не только листовые примордии, но и апикальную меристему, как у семенных растений и папоротниковидных (см. рис. 3D; Floyd, Bowman, 2006; Prigge, Clark, 2006; Vasco et al., 2016). Таким же паттерном экспрессии характеризуются гомологи *ARP* у *S. kraussiana* (см. рис. 3D; Harrison et al., 2005), гомологи *KANADI* у *S. moellendorffii* (см. рис. 3D; Zumajo-Cardona et al., 2019) и гомологи *YABBY* у *H. selago* (см. рис. 3E; Evkaikina et al., 2017). Экспрессия всех “листовых регуляторов” как в зачатках листьев, так и в апикальной меристеме и их ко-экспрессия в последней с *CIKNOX* сходна с таковой у папоротниковидных и позволяет предположить, что в обеих группах программы регуляции недифференцированного состояния клеток и органогенеза не были антагонистичными в отличие от цветковых.

Оценить распределение ауксина в верхушке побега плауновидных можно только по косвенным признакам, которые указывают на ряд особенностей по сравнению с цветковыми (см. рис. 3D, E). Если у цветковых высокая концентрация ауксина необходима для образования листьев, но подавляет экспрессию всех регуляторов апикальной меристемы, ингибирование базипетального транспорта ауксина у *S. kraussiana*, приводящее к его накоплению в апексе побега, не влияет на органогенез, но приводит к остановке роста побега (Sanders, Langdale, 2013). Гомологи *ARP*, *C3HDZ*

и *KANADI*, которые у цветковых экспрессируются только при высокой концентрации ауксина, маркируют у *S. moellendorffii* и *S. kraussiana* не только листья, но и апикальную меристему (Harrison et al., 2005; Floyd, Bowman, 2006; Prigge, Clark, 2006; Zumajo-Cardona et al., 2019). Эти факты указывают на то, что апикальная меристема плауновидных характеризуется высоким уровнем данного фитогормона и, вероятно, регулируется им.

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ ГАМЕТОФИТОВ

Гаметофиты равноспоровых плаунов в начале своего онтогенеза характеризуются непродолжительным верхушечным ростом, но не имеют специализированных апикальных меристем, поскольку на верхушке гаметофита образуются гаметангии. Развитие гаметофита происходит преимущественно благодаря деятельности интеркалярной меристемы (Bower, 1935; Bruce, 1979).

АПИКАЛЬНЫЙ РОСТ МОХООБРАЗНЫХ

Меристемы гаметофитов

Структура

Гаметофиты доминируют в жизненном цикле мохообразных; они развиваются из апикальных меристем, но имеют таксоноспецифичные особенности.

Дорсовентральные гаметофиты антоцеротовых (Anthocerotophyta) и печеночников (Marchantiophyta) напоминают гаметофиты Polypodiidae (рис. 4А, В), но отличаются от последних толщиной в несколько клеток (Bower, 1935; Bierhorst, 1971). Разная толщина гаметофитов определяется различием в способе деления АИ, которые в обеих группах имеют клиновидную форму: у антоцеротовых и печеночников они делятся параллельно четырём граням (Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023), а у Polypodiidae — двум (Imaichi, 2013; Bartz, Gola, 2018). Обычно в апикальной меристеме Anthocerotophyta и Marchantiophyta функционирует две—четыре расположенные рядом АИ (Kohchi et al., 2021); их деления параллельно каждой из граней образуют мерофиты призматической формы. Производные “дорсальных мерофитов” формируют верхнюю

часть гаметофита, а производные “вентральных мерофитов” — его нижнюю часть. Производные “латеральных мерофитов” активно делятся, образуя выступы фотосинтетической ткани по бокам от АИ, которые интерпретируют как прототип боковых органов (Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023). В результате АИ и их непосредственные производные располагаются в выемке, как у гаметофитов Polypodiidae (Wu et al., 2023). Подразделение апикальной меристемы гаметофитов *Anthoceros agrestis* и *Marchantia polymorpha* на более крупные АИ и окружающие их более мелкие производные напоминает зональность апикальных меристем спорофитов плауновидных, папоротниковидных и семенных. Однако в отличие от спорофитов, зональность гаметофитов формируется только в одной, медиолатеральной плоскости. Гаметофиты антоцеротовых (Frangedakis et al., 2023) и печеночников (Kohchi et al., 2021), в отличие от гаметофитов Polypodiidae, ветвятся дихотомически. Перед дихотомией увеличивается число АИ, после чего две новые АИ формируют новые “апикальные выемки” (см. рис. 4А, В; Bower, 1935). Гаметангии (у антоцеротовых; Frangedakis et al., 2023) и гаметангиофоры (у печеночников; Kohchi et al., 2021) образуются вблизи АИ и располагаются вблизи мест разветвления гаметофита (см. рис. 4А, В), указывая, что их образование предшествует ветвлению. Особенность антоцеротовых состоит в том, что их АИ возникают из краевых клеток по всей поверхности гаметофита; каждая из них формирует свою выемку и способна к повторной дихотомии. В результате их гаметофиты характеризуются разнонаправленным ростом (см. рис. 4А). У печеночников новые АИ возникают только на одном полюсе гаметофита, поэтому его рост однонаправлен (см. рис. 4В).

Гаметофиты мхов (Bryophyta) проходят несколько онтогенетических стадий, закономерно сменяя способ делений АИ и, как следствие, морфологию. Онтогенез *Physcomitrium patens* начинается со стадии нитевидной ветвящейся протонемы, дифференцированной на хлоронему с поперечно делящейся АИ (рис. 4С; Kofuji, Hasebe, 2014; Harrison et al., 2009), и каулонему с АИ, делящейся косоантуклинально (Harrison et al., 2009; Fouracre, Harrison 2022; Nemec-Venza et al., 2022). На каулонеме образуются тетраэдрические АИ, формирующие

радиальносимметричные гаметофоры, которые морфологически схожи с побегами спорофитов высших растений (Kofuji, Hasebe, 2014; Nemec-Venza et al., 2022). АИ гаметофора делится параллельно трем граням и образует призматические мерофиты, как в моноплексных меристемах спорофитов плауновидных и папоротниковидных. Однако, в отличие от многоклеточных меристем последних, а также от меристем гаметофитов антоцеротовых и печеночников, апикальная меристема гаметофора мхов состоит из единственной АИ, поскольку в каждом из мерофитов сразу же образуется линзовидная АИ листа (см. рис. 4Д; Kofuji, Hasebe 2014; Yip et al., 2016; Hata, Kyozuka 2021). Рост гаметофоров происходит не в результате делений АИ, а благодаря пролиферации клеток интеркалярной меристемы, и для них не свойственна дихотомия (Kofuji, Hasebe 2014; Hata, Kyozuka, 2021).

Хотя мохообразные обладают меристемой с тераэдрическими или клиновидными АИ, которую у спорофитов растений связывают с отсутствием механизма формирования постцитокинетических плазмодесм, последние были обнаружены в апексах гаметофитов ряда представителей Marchantiophyta и Anthocerotophyta, а также в базальной меристеме спорофита *Anthoceros agrestis* (Wegner, Ehlers, 2024). Наличие вторичных плазмодесм в меристеме гаметофитов антоцеротовых, печеночников, а также *Chara corallina* (Cook et al., 1997; Franceschi et al., 1994), при отсутствии у спорофитов Selaginellales, указывает, что они могли возникнуть у гаметофитов раньше, чем у спорофитов (Donoghue et al., 2021). Некоторые авторы (Fouracre, Harrison, 2022; Frangedakis et al., 2023) считают, что эти факты аргументируют точку зрения о независимом возникновении апикального роста у гаметофитов и спорофитов высших растений.

Таким образом, многие аспекты функционирования апикальной меристемы: дихотомия со сменой АИ у Anthocerotophyta и Marchantiophyta, образование листьев путем возникновения АИ у Bryophyta напоминает функционирование моноплексной апикальной меристемы спорофитов Selaginellales и Polypodiopsida. Однако имеющиеся данные свидетельствуют о том, что регуляция

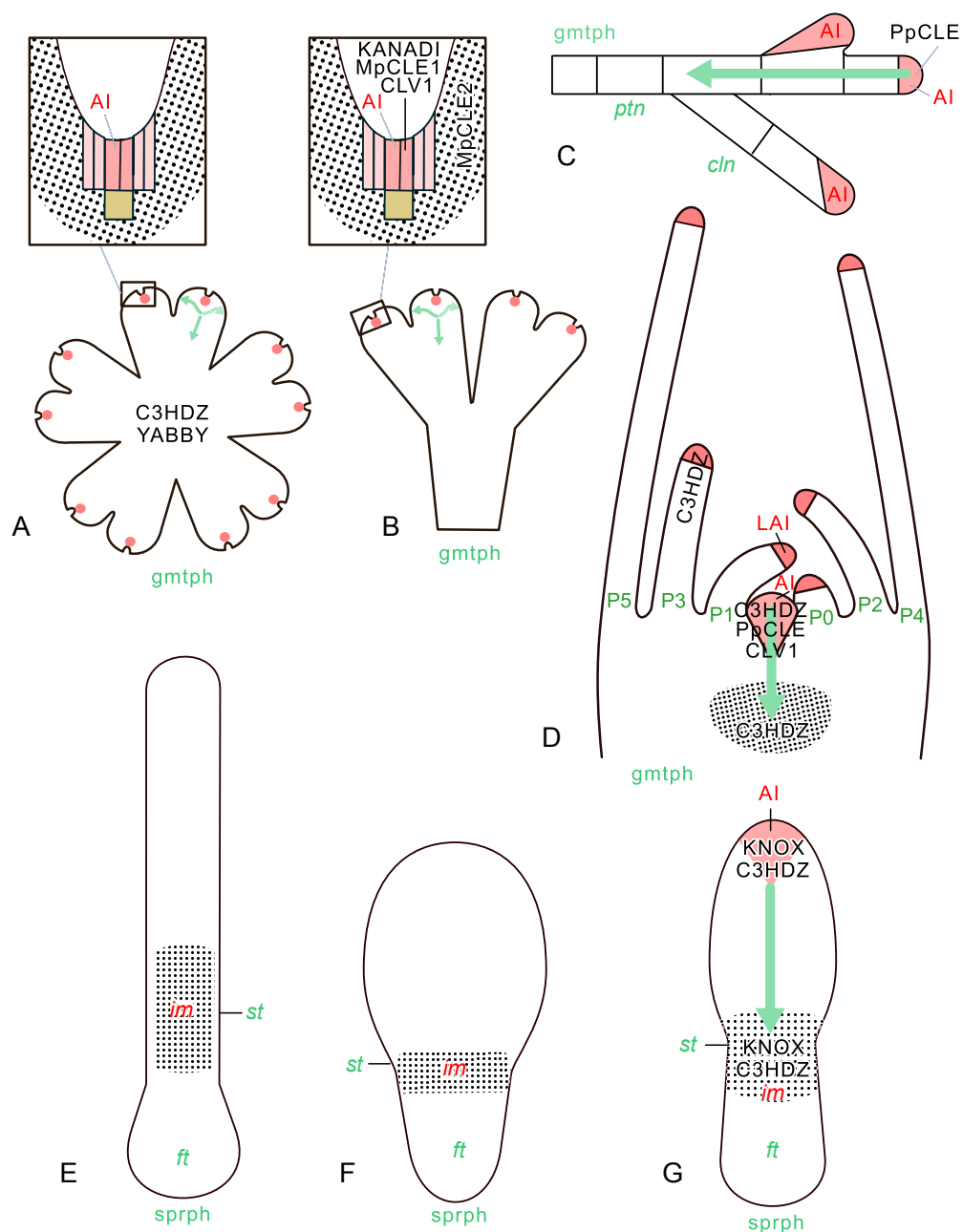


Рис. 4. Структура и регуляция меристем мохообразных.

Схемы гаметофитов и продольных срезов апикальных меристем Anthocerotophyta (A), Marchantiophyta (B); Bryophyta: протонема (C); гаметофор (D) и схемы спорофитов Anthocerotophyta (E), Marchantiophyta (F); Bryophyta (G). Картирование экспрессии генов и распределения ауксина основано на следующих публикациях: Sakakibara et al. (2014); Yip et al. (2016); Youngstrom et al. (2019); Dierschke et al. (2021), Kohchi et al. (2021), Fouracre, Harrison (2022); Nemec-Venza et al. (2022); Frangedakis et al. (2023). *ptn* — протонема, *cln* — каулонема, *st* — ножка, *ft* — стопа, *im* — интеркалярная меристема. Остальные обозначения как на рис. 1–3.

Fig. 4. Structure and regulation of bryophyte meristems.

Schematics of gametophytes and longitudinal sections of the apical meristems in Anthocerotophyta (A), Marchantiophyta (B); Bryophyta: protonema (C); gametophores (D) and schematics of sporophytes of Anthocerotophyta (E), Marchantiophyta (F), Bryophyta (G). Mapping of gene expression and auxin distribution is based on: Sakakibara et al. (2014), Yip et al. (2016), Youngstrom et al. (2019), Dierschke et al. (2021), Kochi et al. (2021), Fouracre, Harrison (2022), Nemec-Venza et al. (2022), Frangedakis et al. (2023). *ptn* — protonema, *cln* — caulonema, *st* — seta, *ft* — foot, *im* — intercalary meristem. For the other captions and symbols see Figs. 1–3.

апикальной меристемы гаметофитов мохообразных существенно отличается от таковой у спорофитов.

Регуляция

Важная регуляторная особенность мохообразных состоит в том, что гомологи *CIKNOX* — генов, кодирующих регуляторы недифференцированного состояния меристематических клеток спорофитов, вероятно, не участвуют в регуляции меристем гаметофитов. Так, гомологов *CIKNOX* нет в геноме *Anthoceros agrestis* (см. рис. 1; Li et al., 2020), потеря их функции не влияет на развитие гаметофита у *Physcomitrium patens* (Sakakibara et al., 2008), они не экспрессируются в гаметофите *Marchantia polymorpha* (Bowman et al., 2017; Dierschke et al., 2021).

Гомологи другого ключевого регулятора апикальных меристем — ТФ *WOX*, выявленные у *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* и *Bryophyta* (см. рис. 1) относятся к суперкладе *TIWOX*, наименее родственной *WUS/WOX* (Nardmann, Werr, 2012; Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023). Гены, кодирующие ТФ *TIWOX*, экспрессируются в гаметофитах всех мохообразных и детально изучены у печеночников и мхов (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Гаметофиты *M. polymorpha* с потерей функции *TIWOX* характеризуются уменьшенными размерами, предположительно, вследствие нарушений функционирования АИ (Hirakawa et al., 2020; Hirakawa, 2022) и пролиферацией клеток за пределами апикальной меристемы (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Хотя у *P. patens* наиболее сильная экспрессия *TIWOX* приурочена к АИ (см. рис. 4D; Sakakibara et al., 2014), потеря его функции не вызывает нарушений в развитии гаметофоров, что ставит под сомнение роль данных ТФ в регуляции их развития (Nardmann, Werr, 2012; Sakakibara et al., 2014; Youngstrom et al., 2019; Fouracre, Harrison, 2022).

Наличие у всех мохообразных гомологов сигнальных белков *CLE*, их рецепторов и корепрецепторов (*CLAVATA1* и др.) при их отсутствии у *Charophyta* (см. рис. 1; Whitewoods et al., 2018; Hirakawa, 2022) свидетельствует о том, что регуляторный модуль, состоящий по крайней мере из одного белка *CLE* и одного рецептора *CLAVATA*, возник у общего предка высших растений. Функциональный анализ данного модуля показал его специфику у печеночников

и мхов. Так, у *M. polymorpha* гомолог гена, кодирующего сигнальный белок *CLAVATA3* (*MpCLE2*), маркирует активно делящиеся клетки, окружающие АИ (см. рис. 4B), а ген, кодирующий его рецептор, гомолог *CLAVATA1* — сами АИ. Обработка гаметофитов белками *MpCLE2* увеличивает число АИ и приводит к многократной дихотомии, а потеря его функции — к сокращению числа АИ и подавляет ветвление, т. е. играет роль, противоположную *CLAVATA3* цветковых, который экспрессируется в АИ и ограничивает размер организующего центра (Hirakawa, 2022). Другой сигнальный белок (*MpCLE1*) — близкий гомолог *CLE40* (который у цветковых стимулирует пролиферацию клеток ПЗ), напротив, подавляет деления АИ и дихотомию *M. polymorpha* (Hirakawa et al., 2019; Coudert et al., 2019). Эти факты указывают на то, что данные сигнальные белки совместно со своими рецепторами регулируют число АИ *Marchantiophyta*, но гомологи одних и тех же белков *CLE* играют противоположные роли в регуляции меристем спорофитов цветковых и гаметофитов печеночников. Другая особенность последних состоит в том, что сигнальный белок *CLE2* у них не взаимодействует с ТФ *TIWOX*, что отличает его от единого регуляторного модуля *CLAVATA3/WUS* цветковых (Hirakawa, 2022). У *P. patens* гены, кодирующие сигнальные белки *CLE*, экспрессируются в протонеме и в гаметофорах (см. рис. 4C, D), а гены, кодирующие их рецепторы *CLAVATA1*, ко-экспрессируются с ними только в последних (Whitewoods, 2021; Nemec-Venza et al., 2022). Выявлено, что потеря функции *CLAVATA1* приводит у *P. patens* к образованию многочисленных дополнительных АИ в основании гаметофора, указывая на то, что данный ТФ вероятно ограничивает число АИ сходно со своим гомологом у цветковых (Cammarata et al., 2023). Поскольку сходный фенотип наблюдается при обработке цитокинином (Cammarata et al., 2023), предполагают, что модуль *CLE/CLAVATA1* у мхов регулирует уровень данного фитогормона (Fouracre, Harrison, 2022). Обработка *P. patens* белками *CLE* приводит к уменьшению размеров гаметофора и числа листьев, указывая на их роль в ограничении делений не только АИ, но и интеркалярной меристемы (Whitewoods et al., 2018). Функциональное сходство белков *CLE* мхов и цветковых подтверждается экспериментами,

в которых гомологи из *P. patens* восстанавливали потерю функции *CLAVATA3 Arabidopsis thaliana* (Whitewoods et al., 2018; Whitewoods, 2021; Nemec-Venza et al., 2022). Все эти данные указывают, что, несмотря на таксоноспецифичные особенности, регуляция апикальных меристем модулем CLE/CLAVATA консервативна у спорофитов и гаметофитов высших растений.

Гомологи одного “фактора адаксиальности” *C3HDZ* и одного “фактора абаксиальности” *KANADI* выявлены во всех группах мохообразных (Yip et al., 2016; Romani et al., 2018; Li et al., 2020; Romanova et al., 2023). Гомологи другого “фактора адаксиальности” *ARP* есть только у *M. polymorpha* (Briginshaw et al., 2022), а гомологи “фактора адаксиальности” *YABBY* только у *A. agrestis* (Li et al., 2020) (см. рис. 1). Наличие у всех мохообразных гомологов регуляторов развития адаксиального и абаксиального доменов листа позволяет предположить, что предпосылки для возникновения органогенеза в апикальной меристеме возникли уже у гаметофитов. Тот факт, что *M. polymorpha* дополнительно имеет гомолог *ARP*, а *A. agrestis* — гомолог *YABBY*, указывает на то, что регуляция апикального роста дорсовентральных гаметофитов Anthocerotophyta и Marchantiophyta с многоклеточной апикальной меристемой могла быть сложнее, чем радиальносимметричных гаметофитов Bryophyta с одноклеточной апикальной меристемой. На основании того, что гомологи *C3HDZ* обнаружены в гаметофите *Chara* и экспрессируются как в гаметофите, так и в спорофите антоцеротовых и мхов, предполагают, что в отличие от *CKNOX*, эти ТФ изначально функционировали в гаплоидной фазе жизненного цикла (Yip et al., 2016). У *P. patens* гомологи *C3HDZ* экспрессируются в АИ гаметофитов и листьев, а также в интеркалярной меристеме (см. рис. 4D), а потеря их функции ведет к снижению активности последней и уменьшению размеров гаметофитов, но не оказывает влияния на образование и развитие листьев (Yip et al., 2016). На этих данных основана гипотеза, что у гаметофитов ТФ *C3HDZ*, вероятно, регулируют деления клеток интеркалярной, но не апикальной меристемы (Yip et al., 2016). Гомологи *KANADI* (*MrKAN*) изучены только у *M. polymorpha*, у которой экспрессируется в АИ и их производных (см. рис. 4B). Их конститутивная экспрессия приводит к редукции размеров

гаметофитов и их разветвленности, а потеря их функции — к большей разветвленности (Briginshaw et al., 2022). Выявлено, что гомолог *KANADI M. polymorpha* способен компенсировать дефекты у мутантов *A. thaliana* по этому гену. Эти данные указывают на функциональное сходство ТФ *KANADI* в обеих группах: подавление меристематичности и недифференцированного состояния клеток (Briginshaw et al., 2022).

Экспериментально установлено, что ауксин влияет на развитие гаметофитов мохообразных. Добавление синтетического ауксина (2,4-Дихлорфеноксиуксусной кислоты) к культурам клеток гаметофитов антоцеротовых стимулирует их деление и рост (Gunadi et al., 2022). Обработка гаметофитов *M. polymorpha* синтетическим ауксином и ингибитором его транспорта (нафтилфаламиновой кислотой) показала, что у печеночников ауксин синтезируется в апикальной меристеме (Suzuki et al., 2021). Его накопление в АИ при обработке блокаторами базипетального транспорта ингибирует их деление и приводит к уменьшению размеров и разветвленности гаметофитов (Suzuki et al., 2021, 2023). Кроме того, выявлено, что синтез ауксина у Marchantiophyta регулируется ТФ *KANADI*: у мутантов с потерей его функции повышается экспрессия одного из генов синтеза этого фитогормона, *MrTAA* (Eklund et al., 2015). На этих данных основано предположение, что ТФ *KANADI* блокирует деления АИ, подавляя синтез ауксина и активируя экспрессию *CLE1* (Hirakawa et al., 2019). У *P. patens*, как и у *M. polymorpha*, ауксин синтезируется в АИ (см. рис. 4C, D) и осуществляет апикальное доминирование. Нарушение базипетального транспорта ауксина у мхов также приводит к его накоплению в АИ, что, в свою очередь, подавляет ее деления, как и у печеночников. При этом ослабевает апикальное доминирование и развиваются многочисленные почки в основании гаметофора, как при потере функции *CLAVATA1*, что косвенно указывает на ауксин-зависимость последнего у Bryophyta (Harrison, 2017b; Coudert et al., 2019; Suzuki et al., 2021).

Меристемы спорофитов

Структура

Развитие спорофитов Anthocerotophyta, Marchantiophyta и Bryophyta различается. Спорофит антоцеротовых не имеет апикальной

меристемы, а развивается из относительно длительно функционирующей базальной меристемы. Однако некоторые исследователи полагают, что своими местоположением и характером делений клеток она напоминает апикальную меристему корня, а другие считают ее интеркалярной меристемой, поскольку базально по отношению к ней располагается многоклеточная стопа (гаустория) (см. рис. 4Е; Frangedakis et al., 2023). Спорофит печеночников также не имеет апикальной меристемы; на ранних стадиях эмбриогенеза печеночников пролиферативная зона, образующая ножку, локализована над стопой (см. рис. 4F), т. е. сходна по положению с меристемой антоцеротовых (Kohchi et al., 2021; Dierschke et al., 2021). На ранних стадиях онтогенеза спорофита мхов на его апикальном полюсе обособляется тетраэдрическая АИ, которая функционирует кратковременно, и основную роль в развитии спорофита играет интеркалярная меристема (см. рис. 4G; Fouracre, Harrison, 2022). Таким образом, интеркалярная или сходная с ней по положению меристема свойственна всем мохообразным, тогда как апикальная меристема уникальна для Bryophyta.

Регуляция

Считают, что исходной функцией ТФ, кодируемых генами *CIKNOX* (совместно с ТФ *BELL*) являлось возникновение диплоидной фазы жизненного цикла у водорослевых предков высших растений (Bowman et al., 2016). Экспрессия генов *CIKNOX* необходима также для начала делений зиготы *M. polymorpha* (Dierschke et al., 2021; Hisanaga et al., 2021; Coudert et al., 2019). Гомологи *CIKNOX* экспрессируются в АИ спорофита и ее ближайших производных у *P. patens* (см. рис. 4G); экспериментально показано, что они необходимы и достаточны для возникновения и функционирования ее интеркалярной меристемы (Sakakibara et al., 2008). Хотя гомологи *CIKNOX* отсутствуют в геноме *A. agrestis*, антоцеротовые имеют ген из класса *C2KNOX*, который преимущественно экспрессируется в спорофите и, вероятно, компенсирует функцию отсутствующего *CIKNOX* (Frangedakis et al., 2023).

Установлено, что гомологи ТФ *WOX* из суперклады Т1 (наименее родственной регулятору меристем цветковых *WUS*) у *P. patens*

необходимы для регуляции деления клеток зародыша и возникновения АИ спорофита (Sakakibara et al., 2014). Сравнение их функции с таковой у гаметофитов показывает, что данные ТФ могли регулировать пролиферацию клеток на обеих стадиях жизненного цикла Bryophyta, но приобрели способность осуществлять регуляцию АИ только у спорофитов (Sakakibara et al., 2014). Экспрессия генов, кодирующих ТФ *T1WOX*, обнаружена также в спорофите *A. agrestis*, но их функция пока неизвестна (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024).

Некоторые гомологи “листовых регуляторов” также экспрессируются в спорофитах мохообразных. Так, транскрипция гомологов *C3HDZ* сначала маркирует АИ, а после прекращения ее функционирования — интеркалярную меристему спорофита *P. patens* (см. рис. 4G; Yip et al., 2016). Полагают, что способность ТФ *C3HDZ* регулировать функционирование этих меристем у спорофитов Bryophyta появилась в результате модификации программы регуляции интеркалярной меристемы их гаметофитов (Yip et al., 2016). Единственный известный для мохообразных гомолог *YABBY*, который выявлен у антоцеротовых, экспрессируется в спорофите, однако его функция пока неизвестна (Li et al., 2020).

Установлено, что ауксин играет важную роль в регуляции меристем не только гаметофитов, но и спорофитов мохообразных. Так, обработка синтетическим ауксином ингибирует рост спорофитов *Anthoceros laevis* (Suzuki et al., 2021), вероятно, подавляя деление клеток его базальной (интеркалярной по другой интерпретации) меристемы. У спорофита Bryophyta ауксин, напротив, стимулирует деления АИ, поскольку потеря функции его белков-переносчиков PIN, приводящая к накоплению данного фитогормона в АИ, индуцирует ее более длительное функционирование (Harrison, 2017b; Harrison, Morris, 2018).

В совокупности эти данные свидетельствуют о том, что спорофиты мохообразных обладают набором известных для цветковых регуляторов апикального роста. Тот факт, что при нарушении базипетального транспорта ауксина спорофиты *P. patens* характеризуются более длительным апикальным ростом и даже дихотомией, предполагает, что у них уже имелись

регуляторные предпосылки для возникновения открытого роста.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вероятные тенденции в эволюции открытого роста: структурные аспекты

В соответствии с современной филогенией Anthocerotophyta — древнейшая группа, сестринская по отношению к остальным высшим растениям (см. рис. 1; Harris et al., 2022). Тот факт, что каждая из многочисленных меристем их гаметофитов состоит из нескольких АИ и их производных, между которыми формируются вторичные плазмодесмы, позволяет предположить, что многоклеточная меристема и механизм формирования пост-цитокинетических плазмодесм возникли у общего предка всех высших растений (Frangedakis et al., 2023; Wegner, Ehlers, 2024). Гаметофиты Marchantiophyta и Bryophyta — сестринских между собой групп (см. рис. 1) обладают разными по строению и функции апикальными меристемами. У первых она сходна с таковой Anthocerotophyta по зональности, симпластической организации и отсутствию органогенеза (Kohchi et al., 2021), а у вторых состоит из единственной АИ, не имеет вторичных плазмодесм, но способна образовывать органы (Ligrone, Duckett, 1998; Fouracre, Harrison, 2022). Эти различия указывают на то, что у гаметофитов число АИ определяется способностью формировать пост-цитокинетические плазмодесмы: многоклеточные апикальные меристемы антоцеротовых и печеночников не способны к органогенезу, а одноклеточные у мхов — способны.

Меристему спорофитов Anthocerotophyta, которая не имеет зонального строения и располагается над стопой, некоторые считают интеркалярной (Wegner, Ehlers, 2024). Спорофиты Marchantiophyta также характеризуются кратковременно функционирующей интеркалярной меристемой и отсутствием апикальной меристемы (Kohchi et al., 2021). Кратковременно функционирующую АИ, не способную к органогенезу, имеют только спорофиты Bryophyta, основную роль в их развитии играет интеркалярная меристема (Nemes-Venza et al., 2022). Эти факты позволяют предположить, что исходной для спорофитов наземных растений

была многоклеточная интеркалярная меристема, а АИ мхов могла возникнуть в результате модификации программ, регулирующих апикальную меристему гаметофитов.

У спорофитов Rhyniophyta s.l. (Kidston, Lang, 1920), плауновидных из порядков Lycopodiales и Isoetales так же, как у гаметофитов Anthocerotophyta и Marchantiophyta в апикальной меристеме одновременно функционирует несколько АИ (Gifford, Foster, 1989); у плауновидных из этих порядков формируются вторичные плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Romanova et al., 2022). Эти факты позволяют предположить, что апикальная меристема с несколькими АИ могла быть исходной как для гаметофитов, так и для спорофитов высших растений. Наличие единственной АИ и отсутствие вторичных плазмодесм у видов рода *Selaginella* и большинства Polypodiopsida свидетельствует о том, что реверсия к моноплексному водорослевому типу в связи с вероятной утратой механизма формирования вторичных плазмодесм у гаметофитов и спорофитов могла происходить независимо и неоднократно (Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Evkaikina et al., 2014, 2017). Дополнительным аргументом в пользу этой точки зрения служит то, что транскриптомные моноплексные апикальные меристемы спорофитов Selaginellales и Equisetidae менее сходны между собой, чем каждая из них с транскриптомом меристемы цветковых (на примере *Zea mays*) (Frank et al., 2015).

Независимо от числа АИ меристемы спорофитов и гаметофитов всех высших растений (за исключением Bryophyta) многоклеточны и обладают сходной зональностью (Friedman et al., 2004). Их можно подразделить на более крупные клетки в центре и более мелкие, окружающие и подстилающие их клетки (которые по местоположению можно назвать ЦЗ и ПЗ соответственно) (Gifford, Foster, 1989; Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023). У спорофитов плауновидных, папоротниковидных и голосеменных ЦЗ можно подразделить на одну или несколько АИ, ближайшие к ним призматические ПИ в поверхностном слое и их относительно крупные подповерхностные производные (называемые у первых ППИ, а у последних центральными материнскими клетками). Апикальная меристема цветковых

имеет две отличительные особенности. Первая — отсутствие морфологических различий между АИ и подлежащими им клетками (организующего центра), которые вместе составляют ЦЗ. Вторая — наличие одного или нескольких наружных слоев антиклинально делящихся клеток, которые устанавливают симпластические контакты с подлежащими слоями, формируя пост-цитокинетические плазмодесмы (Imaichi, Hiratsuka, 2007). Установлено, что наружный слой туники является не просто таксономической, а функциональной особенностью апикальной меристемы побега цветковых, поскольку является путем полярного транспорта ауксина, и, в отличие от остальных клеток апикальной меристемы побега, характеризуется высокой концентрацией этого фитогормона (Reinhardt et al., 2003). Хотя клетки, подстилающие ЦЗ (или ППИ у несекундных растений), дифференцируются в разные ткани: центральный тяж прокамбия у *Lycopodiopsida* и *Psilotales* и в сердцевину у *Equisetidae*, *Polypodiidae*, голосекундных и цветковых (Gifford, Foster, 1989), на начальном этапе дифференцировки у всех этих растений они активно делятся, поэтому могут считаться стержневой зоной. Активная пролиферация клеток на некотором удалении от АИ сходна с таковой в интеркалярной меристеме спорофитов всех мохообразных и гаметофитов *Bryophyta* и *Lycopodiales* (Bower, 1935; Winther, Friedman, 2008). Можно предположить, что не только апикальная, но интеркалярная меристема гаметофитов были унаследованы и модифицированы спорофитами; последняя — в стержневую зону.

В то же время ни фаза жизненного цикла, ни структурный тип апикальной меристемы не определяют специфику органогенеза. Так, дихотомия со сменой АИ характерна для спорофитов *Selaginellales*, *Psilotales* и некоторых *Polypodiidae* с единственной АИ, а также гаметофитов *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* и спорофитов *Lycopodiales* с несколькими АИ (Naumenko, Romanova, 2008; Gola, Jernstedt, 2011; Romanova et al., 2010; Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023). Это позволяет предположить, что программа дихотомии спорофитов могла быть унаследована от таковой гаметофитов. Клетки поверхностного слоя (ПИ) играют исключительную роль в образовании листьев у гаметофитов *Bryophyta* с моноплексной

меристемой и спорофитов *Lycopodiopsida* с моноплексной и симплексной меристемами (Harrison et al., 2007; Harrison, Langdale, 2010; Romanova et al., 2022). Отличие семенных растений состоит в том, что их листья образуются в ПЗ, а их инициация начинается не в поверхностном, а в подповерхностных слоях (Esau, 1969; Skupchenko, Ladanova, 1984⁷). Несмотря на то что апикальная меристема *Polypodiopsida* имеет зону, сходную с ПЗ семенных растений, их листья так же, как у других несекундных растений образуются из клеток поверхностного слоя. Из зоны, сходной с ПЗ у гаметофитов *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta*, *Bryophyta* и *Polypodiidae* образуются дорсовентральные валики (Bartz, Gola, 2018; Kohchi et al., 2021; Frangedakis et al., 2023), а у спорофитов *Polypodiidae* — корни (Romanova, Borisovskaya, 2004). Таким образом, эта зона участвует в морфогенезе, как гаметофитов, так и спорофитов, но не так, как у семенных растений.

Вероятные тенденции в эволюции открытого роста: молекулярно-генетические аспекты

На основании того, что гомологи KNOX регулируют экспрессию “зиготических генов” зеленой водоросли *Chlamydomonas* sp. (Bowman et al., 2016; Szövényi et al., 2019), не экспрессируются в гаметофите печеночника *Marchantia polymorpha* (Bowman et al., 2017; Dierschke et al., 2021) и не влияют на развитие гаметофита мха *Physcomitrium patens*, но регулируют развитие его спорофита (Sakakibara et al., 2014) предполагается, что они сыграли ключевую роль в возникновении и последующем усложнении многоклеточного спорофита, поддерживая его клетки в недифференцированном состоянии. Возможно, исходно C1KNOX регулировали диффузную пролиферацию клеток и кратковременно функционирующую интеркалярную меристему, имеющуюся у спорофитов всех мохообразных (Fouracre, Harrison, 2022). Предполагают, что перемещение домена их экспрессии на апикальный полюс зародыша у *Bryophyta* сыграло ключевую роль в возникновении апикальных меристем спорофитов (Fouracre, Harrison, 2022; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Ключевая роль C1KNOX в регуляции апикального роста

⁷ [Skupchenko, Ladanova] Скупченко В.Б., Ладанова Н.В. 1984. Структура однолетней хвои в кроне *Picea obovata* (Pinaceae). — Бот. журн. 69(7): 899–904.

спорофитов высших растений подтверждается их экспрессией в меристемах плауновидных, папоротниковидных и семенных растений, а также отсутствие апикальной меристемы у мутантов цветковых (*Arabidopsis thaliana*) с потерей их функции (Long et al., 1996). Возможно, утрата гомологов C1KNOX у Anthocerotophyta (Coudert et al., 2019; Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024) обуславливает специфику развития их спорофита не из апикальной, а из базальной (или интеркалярной) меристемы.

Несмотря на то что выявленные у мохообразных гомологи ТФ WOX относятся к суперкладе T1, наиболее отдаленной от WUS/WOX5 клады суперклады T3, к которой относится ключевой “организатор” апикальной меристемы цветковых (Wu et al., 2019), потеря функции T1WOX нарушает функционирование АИ гаметофитов печеночников. Это позволяет предположить, что T1WOX мохообразных контролировали апикальную меристему гаметофитов, что сходно с ролью WUS у спорофитов цветковых. С другой стороны, экспрессия гомологов WOX, относящихся к сестринской по отношению WUS/WOX кладе в зачатках листьев плауна *Selaginella moellendorffii* и экспрессия гомологов, входящих в суперкладу T3 (или WUS/WOX) в АИ корней папоротника *Ceratopteris richardii* указывает на то, что исходной функцией ТФ WOX у спорофитов могла быть регуляция возникновения новых АИ при органогенезе (Frank et al., 2015; Youngstrom et al., 2019). Экспрессия ТФ из клады WUS/WOX5 в ПЗ гнетовых, а не в центральных материнских клетках, которые по положению соответствуют организующему центру цветковых, может свидетельствовать об их функциональной специфике по сравнению с WUS (Hirakawa, 2022).

Тот факт, что гомологи малых сигнальных белков CLE и их рецепторов CLAVATA отсутствуют у Charophyta, но имеются у мохообразных, плауновидных, папоротниковидных и семенных растений позволяет предположить, что данный регуляторный модуль возник у общего предка высших растений (см. рис. 1; Whitewoods et al., 2018; Hirakawa, 2022). Наличие двух гомологов CLE с противоположными функциями и комплементарными доменами экспрессии у гаметофитов *M. polymorpha* и спорофитов *A. thaliana* указывает на то, что подразделение

апикальных меристем на ЦЗ и ПЗ в обеих группах отражает не только структурное, но и регуляторное сходство (Hirakawa, 2022). Возникновение многочисленных дополнительных АИ у гаметофитов *P. patens* при потере функции единственного имеющегося у мхов гомолога CLE указывает на его функциональное сходство с CLAVATA3 в меристеме цветковых (Whitewoods et al., 2018). Можно предположить, что апикальная меристема *P. patens* состоит из единственной АИ вследствие того, что у нее, в отличие от печеночников и цветковых, отсутствуют гомологи CLE40, стимулирующие деление клеток. Различия в экспрессии CLE и CLAVATA в АИ протонемы и гаметофора *P. patens* и разные последствия потери их функции для этих онтогенетических стадий позволили предположить, что CLE/CLAVATA модуль играет ключевую роль в изменении направления делений АИ при переходе от нитевидной протонемы к радиальносимметричному гаметофору (Whitewoods et al., 2018; Hirakawa et al., 2019; Nemec-Venza et al., 2022). Компоненты CLE/CLAVATA модуля выявлены также у спорофитов мохообразных, плауновидных и папоротниковидных, и, хотя сведения о том, был ли он задействован в регуляции их меристем, пока отсутствуют, предполагается, что возникновение этого регуляторного модуля у общего предка высших растений сыграло ключевую роль в преобразовании пластинчатых слоевищ водорослевых предков растений в трехмерные спорофиты (Whitewoods et al., 2018). В то же время на примере *M. polymorpha* и *P. patens* экспериментально продемонстрировано, что взаимодействие CLE/CLAVATA модуля с ТФ WOX, которое у цветковых играет ключевую роль в регуляции числа АИ в апикальной меристеме, у мохообразных еще не возникло. Предполагают, что способность взаимодействовать с модулем CLE/CLAVATA приобрели только ТФ из WUS/WOX суперклады (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024), однако в какой группе это произошло: у цветковых, голосеменных или папоротниковидных, неизвестно в отсутствие сведений о функции этого модуля у последних двух групп.

Два из четырех ключевых ТФ, регулирующих органогенез цветковых, имеются у всех высших растений; каждый из двух других присутствует хотя бы в одном из таксонов мохообразных,

плауновидных, папоротниковидных и голо-семенных (см. рис. 1). Эти факты позволяют предположить, что все четыре регулятора органогенеза возникли у общего предка всех высших растений. Экспрессия гомологов *C3HDZ* в АИ и интеркалярной меристеме гаметофора *P. patens*, а также редукция размеров гаметофоров при отсутствии дефектов в развитии листьев у мутантов с потерей их функции указывают на его роль в регуляции обеих меристем, но не органогенеза (Yip et al., 2016). *C3HDZ* экспрессируются также в АИ и интеркалярной меристеме спорофита *P. patens*. На этих данных основано предположение, что *C3HDZ* функционировали в обеих фазах жизненного цикла у общего предка всех высших растений (Floyd et al., 2006). Экспрессия гомологов *C3HDZ* как в апикальных меристемах побегов, так и в листьях у плауновидных (Floyd et al., 2006), папоротниковидных (Vasco et al., 2016) и семенных растений (Floyd et al., 2006) позволяет предположить, что они приобрели функции регуляции апикальной меристемы и органогенеза у общего предка сосудистых растений. Гены, кодирующие “фактор адаксиальности” *ARP*, а также “факторы абаксиальности” *YABBY* и *KANADI* у цветковых антагонистичны меристемспецифичным генам и никогда не экспрессируются в апикальной меристеме (Guo et al., 2008; Bowman, Smyth, 1999; Eshed et al., 2004). Сходный паттерн их экспрессии у голосеменных позволяет предположить их функциональное сходство у спорофитов всех семенных растений (Finet et al., 2016; Du et al., 2020; Zumajo-Cardona et al., 2021), а способность *KANADI M. polymorpha* восстанавливать дефекты у мутанта *A. thaliana* с потерей функции гомологичного гена указывает на их функциональное сходство у разных стадий жизненного цикла в этих группах (Briginshaw et al., 2022). Однако у плауновидных (Harrison et al., 2005; Evkaikina et al., 2017) и папоротниковидных (Harrison et al., 2005; Vasco et al., 2016; Zumajo-Cardona et al., 2019; Zumajo-Cardona, Ambrose, 2020) экспрессия этих “листных регуляторов” маркирует не только зачатки листьев, но и апикальную меристему, указывая на то, что они не подавляют меристематичность клеток. Поскольку гаметофиты Marchantiophyta, спорофиты Lycopodiopsida и ряда Polypodiidae ветвятся дихотомически, предполагают, что “листные

регуляторы” изначально регулировали дихотомию, а позже эта программа была модифицирована для регуляции органогенеза (Harrison et al., 2005; Romanova et al., 2023).

Вероятные тенденции в эволюции открытого роста: гормональная регуляция

Фитогормон ауксин является одним из ключевых регуляторов морфогенеза, как гаметофитов, так и спорофитов, однако локализация его синтеза, градиентное распределение и действие на разные аспекты морфогенеза различаются у представителей разных групп высших растений.

Так, у гаметофитов печеночников и мхов ауксин синтезируется в АИ и стимулирует их деления, но нарушение его оттока и избыточное накопление, напротив, ингибирует апикальную меристему (Suzuki et al., 2021; 2023). Высокая концентрация ауксина также необходима для возникновения и дальнейшего функционирования АИ гаметофита Polypodiidae, а после ее возникновения происходит отток этого фитогормона в ее активно делящиеся производные (Withers et al., 2023). Таким образом, синтез и последующий базипетальный транспорт устанавливает оптимальную для функционирования АИ гаметофитов концентрацию этого фитогормона.

Ауксин синтезируется также в апикальной части спорофита мхов, но нарушение оттока, ведущее к его накоплению в АИ, в отличие от гаметофита, вызывает увеличение размеров первого и даже его ветвление (Harrison, Morris, 2018; Tomescu et al., 2014). Сходство мутантных спорофитов *Physcomitrium patens* с первыми наземными растениями спорофитной линии эволюции (например, *Cooksonia*) привело к предположению, что накопление ауксина в апикальной части зародыша стало одним из стимулов пролонгированного функционирования его АИ, возникновения новых АИ при дихотомии и привело к постепенному усложнению спорофита у общего предка высших растений (Harrison, Morris, 2018; Tomescu et al., 2014). В то же время подавление ауксином пролиферации клеток базальной меристемы спорофита антоцеротовых указывает на ее регуляторное отличие от апикальных меристем. У плауновидных блокировка полярного транспорта ауксина и его накопление в апикальной меристеме

ингибирует рост побегов, но не влияет на развитие листьев (Sanders, Langdale, 2013). Эти данные косвенно указывают на то, что ауксин у плауновидных, вероятно, синтезируется не в листьях, а в апикальной меристеме, а его последующий базипетальный транспорт обеспечивает оптимальную для ее функционирования концентрацию. Тот факт, что гомологи *ARP*, *C3H2*, *YABBY* и *KANADI*, которые у цветковых экспрессируются только при высокой концентрации ауксина, маркируют у спорофитов разных видов плауновидных и папоротниковидных не только листья, но и апикальную меристему побегов, также свидетельствует в пользу локализации синтеза ауксина в последней. Таким образом, роль ауксина в регуляции апикальной меристемы спорофитов *Lycopodiopsida* сходна с таковой в меристеме гаметофитов *Marchantiophyta* и *Bryophyta*, но отлична от регуляции меристемы спорофитов последних. Хотя экспериментально выявлено, что у спорофитов папоротниковидных ауксин, вероятно, синтезируется как в листьях, так и в апикальной меристеме, его роль в регуляции последней неизвестна (Wardlaw, 1956, 1963; Steeves, Sussex, 1989; Ma, Steeves, 1992). Необходимым условием функционирования апикальной меристемы цветковых, в отличие от мохообразных, плауновидных и папоротниковидных, является поддержание в ней низкой концентрации ауксина, которое достигается подавлением в апикальной меристеме генов, кодирующих все ключевые ферменты его биосинтеза и белки PIN, осуществляющие его полярный транспорт (Vernoux et al., 2010). Исключением является наружный слой туники, через который происходит транспорт этого фитогормона. Стоит заметить, что хотя в большинстве клеток апикальной меристемы побега цветковых *CLINOX* и ауксин антагонистичны, в наружном слое туники, а также в клетках прокамбия, через которые происходит базипетальный транспорт этого фитогормона, экспрессия *CLINOX* не подавляется (Reinhardt et al., 2003; Kuznetsova et al., 2023). Это сходно с экспрессией *CLINOX* в апикальных меристемах плауновидных и папоротниковидных, в которых, предположительно, происходит синтез ауксина. Эти данные позволяют предположить, что данный ТФ может играть роль в регуляции некоторых типов меристематических клеток и при

высокой концентрации ауксина. Потеря функции PIN, приводящая к нарушению полярного транспорта ауксина у цветковых, полностью подавляет органогенез, но не влияет на функционирование апикальной меристемы, указывая, что у них данный фитогормон утратил функцию ее регуляции (Reinhardt et al., 2003). Экспрессия гомологов PIN в наружном слое симплексной апикальной меристемы *Picea abies* (Palovaara et al., 2010) указывает на функциональное сходство этих клеток у голосеменных и цветковых, несмотря на различный способ деления, а общие с цветковыми закономерности органо- и гистогенеза — на сходную роль ауксина в регуляции этих процессов в обеих группах (Larsson et al., 2007). С другой стороны, экспрессия генов, маркирующих клетки с высокой концентрацией ауксина — *WOX5* (Nardmann et al., 2009) и *C3H2* (Floyd et al., 2006; Du et al., 2020) во всех клетках ПЗ апикальной меристемы у ряда голосеменных, может свидетельствовать о том, что высокий уровень данного фитогормона характерен для всей этой зоны, а не только для зачатков листьев. Обобщая эти факты можно предположить, что специфика экспрессии меристемспецифичных и “листных” регуляторов в апикальных меристемах у представителей разных таксонов растений обусловлена различием в распределении и роли ауксина в их апексах.

Известно, что у цветковых ТФ *CLINOX* поддерживают клетки апикальной меристемы в недифференцированном состоянии, стимулируя синтез цитокинина. Хотя спорофит *Bryophyta* представляет собой детерминированную структуру, его гомолог *CLINOX* также стимулирует синтез этого фитогормона, который, в свою очередь, стимулирует пролиферацию клеток интеркалярной (но не апикальной) меристемы (Arnoux-Courseaux, Coudert, 2024). Эти данные указывают на то, что *CLINOX*-цитокининовый модуль контролирует меристемы спорофитов как мхов, так и цветковых, на сходство в регуляции апикальных и интеркалярных меристем, а также служит основанием для гипотезы о том, что перемещение данного модуля в апикальное положение у спорофитов привело к возникновению у них открытого роста (Fouracre, Harrison, 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, стали ли программы регуляции меристем гаметофитов основой при возникновении открытого роста спорофитов или апикальные меристемы последних возникли *de novo*? Приведенные в настоящей статье данные аргументируют две гипотезы. В соответствии с одной из них апикальная меристема спорофитов возникла в результате смещения интеркалярной меристемы в апикальное положение (Mishler, Churchill, 1984). Согласно другой гипотезы она появилась благодаря добавлению регуляторного модуля недетерминированности уже возникшей у спорофитов мхов, но еще кратковременно функционирующей АИ (Albert, 1999). Фрагментарность данных не позволяет сделать однозначный выбор между этими гипотезами. В то же время наличие всех основных регуляторов меристем у гаметофитов мохообразных не подтверждает *de novo* возникновение апикальной меристемы у спорофитов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны старшему преподавателю кафедры ботаники СПбГУ Юрию Алексеевичу Иваненко за помощь с реконструкцией филогении растений, представленной на рис. 1, инженеру кафедры ботаники СПбГУ Петру Александровичу Романову за помощь в подготовке иллюстраций. Работа А. И. Максимовой и О. В. Войцеховской выполнялась при поддержке госзадания № 123022200048-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Albert V.A. 1999. Shoot apical meristems and floral patterning: an evolutionary perspective.— *Trends Plant Sci.* 4(3): 84–86.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac313>
- Alvarez J.M., Bueno N., Cañas R.A., Avila C., Cánovas F.M., Ordás R.J. 2018. Analysis of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX gene family in *Pinus pinaster*: new insights into the gene family evolution.— *Plant Physiol Biochem.* 123: 304–318.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.12.031>
- Ambrose B.A., Vasco A. 2016. Bringing the multicellular fern meristem into focus.— *New Phytol.* 210(3): 790–793.
<https://doi.org/10.1111/nph.13825>
- Arnoux-Courseaux M., Coudert Y. 2024. Re-examining meristems through the lens of evo-devo.— *Trends Plant Sci.* 29(4): 413–427.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants>
- Aso K., Kato M., Banks J.A., Hasebe M. 1999. Characterization of homeodomain-leucine zipper genes in the fern *Ceratopteris richardii* and the evolution of the homeodomain-leucine zipper gene family in vascular plants.— *Mol. Biol. Evol.* 16(4): 544–552.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026135>
- Banks J.A. 1999. Gametophyte development in ferns.— *Annu. Rev. Plant Biol.* 50: 163–186.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.163>
- Bartz M., Gola E.M. 2018. Meristem development and activity in gametophytes of the model fern, *Ceratopteris richardii*.— *Developmental biology.* 444(2): 107–115.
<https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2018.10.005>
- Bharathan G., Goliber T.E., Moore C., Kessler S., Pham T., Sinha N.R. 2002. Homologies in leaf form inferred from *KNOX* gene expression during development. *Science.*— 296(5574): 1858–1860.
<https://doi.org/10.1126/science.1070343>
- Bierhorst D.W. 1971. *Morphology of Vascular Plants.* New York. 560 p.
- Bower F.O. 1935. *Primitive land plants—also known as the Archegoniatae.* London. 658 p.
- Bowman J.L., Kohchi T., Yamato K.T., Jenkins J., Shu S., Ishizaki K. et al. 2017. Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell.* 171(2): 287–304.e15.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- Bowman J.L., Sakakibara K., Furumizu C., Dierschke T. 2016. Evolution in the cycles of life.— *Annu Rev Genet.* 50: 133–154.
<https://doi.org/10.1146/annurev-genet-120215-035227>
- Bowman J.L., Smyth D.R. 1999. *CRABS CLAW*, a gene that regulates carpel and nectary development in *Arabidopsis*, encodes a novel protein with zinc finger and helix-loop-helix domains.— *Development.* 126(11): 2387–2396.
<https://doi.org/10.1242/dev.126.11.2387>
- Brand U., Fletcher J.C., Hobe M., Meyerowitz E.M., Simon R. 2000. Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by *CLV3* activity.— *Science.* 289(5479): 617–619.
<https://doi.org/10.1126/science.289.5479.617>
- Briginshaw L.N., Flores-Sandoval E., Dierschke T., Alvarez J.P., Bowman J.L. 2022. *KANADI* promotes thallus differentiation and FR-induced gametangioophore formation in the liverwort *Marchantia*.— *New Phytol.* 234(4): 1377–1393.
<https://doi.org/10.1111/nph.18046>
- Bruce J.G. 1979. Gametophyte of *Lycopodium digitatum*.— *Amer. J. Bot.* 66(10): 1138–1150.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06333.x>
- Bueno N., Alvarez J.M., Ordás R.J. 2020. Characterization of the KNOTTED1-LIKE HOMEBOX (*KNOX*) gene family in *Pinus pinaster* Ait.— *Plant Sci.* 301: 110691.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110691>

- Bueno N., Cuesta C., Centeno M.L., Ordás R.J., Alvarez J.M. 2021. *In vitro* plant regeneration in conifers: the role of WOX and KNOX gene families.— *Genes*. 12(3): 438.
<https://doi.org/10.3390/genes12030438>
- Byrne M.E., Barley R., Curtis M., Arroyo J.M., Dunham M., Hudson A., Martienssen R.A. 2000. *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*.— *Nature*. 408(6815): 967–971.
<https://doi.org/10.1038/35050091>
- Cammarata J., Roeder A., Scanlon M.J. 2023. The ratio of auxin to cytokinin controls leaf development and meristem initiation in *Physcomitrium patens*.— *J. of Exp B.* 74(21): 6541–6550.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erad299>
- Chickarmane V.S., Gordon S.P., Tarr P.T., Heisler M.G., Meyerowitz E.M. 2012. Cytokinin signaling as a positional cue for patterning the apical-basal axis of the growing *Arabidopsis* shoot meristem.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 109(10): 4002–4007.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1200636109>
- Cook M.E., Graham L.E., Botha C., Lavin C.A. 1997. Comparative ultrastructure of plasmodesmata of *Chara* and selected bryophytes: toward an elucidation of the evolutionary origin of plant plasmodesmata.— *Amer. J. Bot.* 84(9): 1169–1178.
<https://doi.org/10.2307/2446040>
- Cooke T.D., Tilney M.S., Tilney L.G. 1996. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata.— In: *Membranes: specialized functions in plants*. Cambridge. P. 471–488.
- Coudert Y., Novák O., Harrison C.J. 2019. A KNOX–Cytokinin regulatory module predates the origin of indeterminate vascular plants.— *Curr. Biol.* 29(16): 2743–2750.e5.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.083>
- Daum G., Medzihradsky A., Suzaki T., Lohmann J.U. 2014. A mechanistic framework for non cell autonomous stem cell induction in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 111(40): 14619–14624.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1406446111>
- De Vries J., Fischer A.M., Roettger M., Rommel S., Schluepmann H., Bräutigam A., Carlsbecker A., Gould S.B. 2016. Cytokinin-induced promotion of root meristem size in the fern *Azolla* supports a shoot-like origin of euphyllophyte roots.— *New Phytol.* 209(2): 705–720.
<https://doi.org/10.1111/nph.13630>
- De Sousa e Melo F., de Sauvage F.J. 2019. Cellular plasticity in intestinal homeostasis and disease.— *Cell Stem Cell*. 24(1): 54–64.
<https://doi.org/10.1016/j.stem.2018.11.019>
- Dengler N.G. 1983. The developmental basis of anisophylly in *Selaginella martensii*. I. Initiation and morphology of growth. *Amer. J. Bot.* 70(2): 181–192.
<https://doi.org/10.2307/2443262>
- Dierschke T., Flores-Sandoval E., Rast-Somssich M.I., Althoff F., Zachgo S., Bowman J.L. 2021. Gamete expression of TALE class HD genes activates the diploid sporophyte program in *Marchantia polymorpha*.— *eLife*. 10: e57088.
<https://doi.org/10.7554/eLife.57088>
- Ding B., Haudenschild J.S., Hull R.J., Wolf S., Beachy R.N., Lucas W.J. 1992. Secondary plasmodesmata are specific sites of localization of the tobacco mosaic virus movement protein in transgenic tobacco plants.— *The Plant cell*. 4(8): 915–928.
<https://doi.org/10.1105/tpc.4.8.915>
- Ding Z., Friml J. 2010. Auxin regulates distal stem cell differentiation in *Arabidopsis* roots.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 107(26): 12046–12051.
<https://doi.org/10.1073/pnas.100067210>
- Donoghue P.C.J., Harrison C.J., Paps J., Schneider H. 2021. The evolutionary emergence of land plants.— *Curr Biol*. 31: R1281–R1298.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.038>
- Du H., Ran J., Feng Y., Wang X. 2020. The flattened and needlelike leaves of the pine family (Pinaceae) share a conserved genetic network for adaxial-abaxial polarity but have diverged for photosynthetic adaptation.— *BMC Evol Biol*. 20(1): 131.
<https://doi.org/10.1186/s12862-020-01694-5>
- Eklund D.M., Ishizaki K., Flores-Sandoval E., Kikuchi S., Takebayashi Y., ..., Bowman J.L. 2015. Auxin produced by the Indole-3-Pyruvic acid pathway regulates development and gemmae dormancy in the liverwort *Marchantia polymorpha*.— *The Plant cell*. 27(6): 1650–1669.
<https://doi.org/10.1105/tpc.15.00065>
- Emery J.F., Floyd S.K., Alvarez J., Eshed Y., Hawker N.P., Izhaki A., Baum S.F., Bowman J.L. 2003. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-ZIP and KANADI genes.— *Curr. Biol*. 13(20): 1768–1774.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2003.09.035>
- Esau K. 1969. *Plant anatomy*. Moscow. 564 p. (In Russ.).
- Eshed Y., Izhaki A., Baum S.F., Floyd S.K., Bowman J.L. 2004. Asymmetric leaf development and blade expansion in *Arabidopsis* are mediated by KANADI and YABBY activities.— *Development*. 131(12): 2997–3006.
<https://doi.org/10.1242/dev.01186>
- Evkaikina A.I., Romanova M.A., Voitsekhovskaja O.V. 2014. Evolutionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vascular plants: structural background and models to study.— *Front Plant Sci*. 5: 31.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00031>
- Evkaikina A.I., Berke L., Romanova M.A., Proux-Wéra E., Ivanova A.N., Rydin C., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2017. The *Huperzia selago* shoot tip transcriptome sheds new light on the evolution of leaves.— *Genome Biol. Evol.* 9(9): 2444–2460.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evx169>

- Finet C., Floyd S.K., Conway S.J., Zhong B., Scutt C.P., Bowman J.L. 2016. Evolution of the YABBY gene family in seed plants.— *Evol. Dev.* 18(2): 116–126.
<https://doi.org/10.1111/ede.12173>
- Floyd S.K., Bowman J.L. 2006. Distinct developmental mechanisms reflect the independent origins of leaves in vascular plants.— *Curr. Biol.* 16: 1911–1917.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.067>
- Floyd S.K., Bowman J.L. 2007. The ancestral developmental tool kit of land plants.— *Int. J. Plant Sci.* 168(1): 1–35.
<https://doi.org/10.1086/509079>
- Floyd S.K., Zalewski C.S., Bowman J.L. 2006. Evolution of class III homeodomain-leucine zipper genes in streptophytes.— *Genetics*. 173: 373–388.
<https://doi.org/10.1534/genetics.105.054239>
- Floyd S.K., Ryan J.G., Conway S.J., Brenner E., Burris K.P., Burris J.N., ... Stevenson D.W., Neal Stewart C.Jr., Wong G.K., Bowman J.L. 2014. Origin of a novel regulatory module by duplication and degeneration of an ancient plant transcription factor.— *Mol Phylogenet Evol.* 81: 159–173.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.017>
- Foster A.S. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*.— *Bull. Torr. Club.* 65(8): 531–556.
<https://doi.org/10.2307/2480793>
- Foster A.S. 1939. Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*.— *Am. J. Bot.* 26(6): 372–385.
<https://doi.org/10.2307/2436837>
- Foster A.S. 1943. Zonal structure and growth of the shoot apex in *Microcycas calocoma* (Miq.) A. DC.— *Amer. J. Bot.* 30(1): 56–73.
- Fouracre J.P., Harrison C.J. 2022. How was apical growth regulated in the ancestral land plant? Insights from the development of non-seed plants.— *Plant Physiol.* 190(1): 100–112.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac313>
- Franceschi V.R., Ding B., Lucas W.J. 1994. Mechanism of plasmodesmata formation in characean algae in relation to evolution of intercellular communication in higher plants.— *Planta*. 192: 347–358.
<https://doi.org/10.1007/BF00198570>
- Frangedakis E., Marron A.O., Waller M., Neubauer A., Tse S.W., Yue Y., Ruaud S., Waser L., Sakakibara K., Szövényi P. 2023. What can hornworts teach us? — *Front. Plant Sci.* 14: 1108027.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1108027>
- Frank M.H., Edwards M.B., Schultz E.R., McKain M.R., Fei Z., Sørensen I., Rose J.K., Scanlon M.J. 2015. Dissecting the molecular signatures of apical cell-type shoot meristems from two ancient land plant lineages.— *New Phytol.* 207(3): 893–904.
<https://doi.org/10.1111/nph.13407>
- Friedman W.E., Moore R.C., Purugganan M.D. 2004. The evolution of plant development.— *Amer. J. Bot.* 91: 1726–1741.
<https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1726>
- Friml J., Vieten A., Sauer M., Weijers D., Schwarz H., Hamann T., Offringa R., Jürgens G. 2003. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*. *Nature*. 426(6963): 147–53.
<https://doi.org/10.1038/nature02085>
PMID: 14614497.
- Gifford E.M., Foster A.S. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. New York. 626 p.
- Gola E. 2014. Dichotomous branching: the plant form and integrity upon the apical meristem bifurcation. *Front. Plant Sci.* 5.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00263>
- Gola E.M., Jernstedt J.A. 2011. Impermanency of initial cells in *Huperzia lucidula* (Huperziaceae) shoot apices.— *Int. J. Plant. Sci.* 172: 847–855.
<https://doi.org/10.1086/660878>
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948a. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. I. the shoot apex.— *Am. J. Bot.* 35: 755–767.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1948.tb08146.x>
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948b. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. II. the mature shoot.— *Am. J. Bot.* 35: 767–781.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1948.tb08147.x>
- Gunadi A., Li F.W., Van Eck J. 2022. Accelerating gametophytic growth in the model hornwort *Anthoceros agrestis*.— *Appl. Plant Sci.* 10(2): e11460.
<https://doi.org/10.1002/aps3.11460>
- Guo M., Thomas J., Collins G., Timmermans M.C.P. 2008. Direct repression of *KNOX* loci by the *ASYMMETRIC LEAVES1* complex of *Arabidopsis*.— *The Plant Cell*. 20: 48–58.
<https://doi.org/10.1105/tpc.107.056127>
- Harris B.J., Clark J.W., Schrepf D., Szöllösi G.J., Donoghue P., Hetherington A.M., Williams T.A. 2022. Divergent evolutionary trajectories of bryophytes and tracheophytes from a complex common ancestor of land plants.— *Nat. Ecol. Evol.* 6: 1634–1643.
<https://doi.org/10.1038/s41559-022-01885-x>
- Harrison C.J. 2017a. Development and genetics in the evolution of land plant body plans.— *Phil. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 372:20150490.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0490>
- Harrison C.J. 2017b. Auxin transport in the evolution of branching forms.— *New Phytol.* 215: 545–551.
<https://doi.org/10.1111/nph.14333>
- Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. 2005. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution.— *Nature*. 434(7032): 509–514.
<https://doi.org/10.1038/nature03410>
- Harrison C.J., Langdale J.A. 2010. The developmental pattern of shoot apices in *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun.— *Int. J. Plant Sci.* 171(6): 690–692.
<https://doi.org/10.1086/653134>

- Harrison C.J., Morris J.L. 2018. The origin and early evolution of vascular plant shoots and leaves.— *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 373(1739): 20160496. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0496>
- Harrison C.J., Rezvani M., Langdale J.A. 2007. Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. *Development* 134, 881–889. <https://doi.org/10.1242/dev.001008>
- Harrison C.J., Roeder A., Meyerowitz E.M., Langdale J.A. 2009. Local cues and asymmetric cell divisions underpin body plan transitions in the moss *Physcomitrella patens*. *Curr. Biol.* 19: 461–471. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.02.050>
- Hata Y., Kyoizuka J. 2021. Fundamental mechanisms of the stem cell regulation in land plants: lesson from shoot apical cells in bryophytes.— *Plant Mol. Biol.* 107(4–5): 213–225. <https://doi.org/10.1007/s11103-021-01126-y>
- Hay A., Barkoulas M., Tsiantis M. 2004. PINning down the connections: transcription factors and hormones in leaf morphogenesis.— *Curr Opin Plant Biol.* 7(5): 575–581. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.07.007>
- Hedman H., Zhu T., von Arnold S., Sohlberg J. 2013. Analysis of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX gene family in the conifer *Picea abies* reveals extensive conservation as well as dynamic patterns.— *BMC Plant Biol.* 13: 89. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-89>
- Heinlein M., Epel B.L. 2004. Macromolecular transport and signaling through plasmodesmata.— *Int. Rev. Cytol.* 235: 93–164. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(04\)35003-5](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(04)35003-5)
- Hernández-Hernández B., Tapia-López R., Ambrose B.A., Vasco A. 2021. *R2R3-MYB* gene evolution in plants, incorporating ferns into the story.— *Int. J. Plant Sci.* 182: 1–8. <https://doi.org/10.1086/710579>
- Hirakawa Y. 2022. Evolution of meristem zonation by *CLE* gene duplication in land plants.— *Nature Plants.* 8(7): 735–740. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01199-7>
- Hirakawa Y., Uchida N., Yamaguchi Y.L., Tabata R., Ishida S., Ishizaki K., Nishihama R., Kohchi T., Sawa S., Bowman J.L. 2019. Control of proliferation in the haploid meristem by CLE peptide signaling in *Marchantia polymorpha*.— *PLoS Genet.* 15: e1007997. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007997>
- Hirakawa Y., Fujimoto T., Ishida S., Uchida N., Sawa S., Kiyosue T., Ishizaki K., Nishihama R., Kohchi T., Bowman J.L. 2020. Induction of multichotomous branching by CLAVATA peptide in *Marchantia polymorpha*. *Current biology: CB.* 30(19): 3833–3840. e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.016>
- Hisanaga T., Fujimoto S., Cui Y., Sato K., Sano R., Yamaoka S., Kohchi T., Berger F., Nakajima K. 2021. Deep evolutionary origin of gamete-directed zygote activation by KNOX/BELL transcription factors in green plants.— *Elife.* 10: e57090. <https://doi.org/10.7554/eLife.57090>
- Hjortswang H.I., Sundås-Larsson A., Bharathan G., Bozhkov P.V., Arnold S., Vahala T. 2002. *KNOTTED1*-like homeobox genes of a gymnosperm, Norway spruce, expressed during somatic embryogenesis.— *Plant Physiol. Biochem.* 40: 837–843. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(02\)01445-6](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(02)01445-6)
- Hou G., Hill J.P. 2002. Heteroblastic root development in *Ceratopteris richardii* (Parkeriaceae).— *Int. J. Plant Sci.* 163: 341–351. <https://doi.org/10.1086/339156>
- Imaichi R. 2013. A new classification of the gametophyte development of homosporous ferns, focusing on meristem behaviour.— *Fern Gaz.* 19 (5): 141–156.
- Imaichi R., Hiratsuka R. 2007. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network.— *Am.J. Bot.* 94: 1911–1921. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1911>
- Jackson D., Veit B., Hake S. 1994. Expression of maize *KNOTTED1* related homeobox genes in the shoot apical meristem predicts patterns of morphogenesis in the vegetative shoot.— *Development.* 120(2): 405–413. <https://doi.org/10.1242/dev.120.2.405>
- Jasinski S., Piazza P., Craft J., Hay A., Woolley L., Rieu I., Phillips A., Hedden P., Tsiantis M. 2005. KNOX action in *Arabidopsis* is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities.— *Current biology: CB.* 15(17): 1560–1565. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.07.023>
- Jones C.S., Drinnan A.N. 2009. The developmental pattern of shoot apices in *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun.— *Int. J. Plant Sci.* 170: 1009–1018.
- Kato M., Akiyama H. 2005. Interpolation hypothesis for origin of the vegetative sporophyte of land plants.— *TAXON.* 54(2): 443–450. <https://doi.org/10.2307/25065371>
- Kawai J., Tanabe Y., Soma S., Ito M. 2010. Class 1 *KNOX* gene expression supports the *Selaginella* rhizophore concept.— *J. Plant Biol.* 53: 268–274. <https://doi.org/10.1007/s12374-010-9113-z>
- Kidston R., Lang W.H. 1920. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part III. *Asteroxylon mackiei*, Kidston and Lang.— *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh.* 52(03): 643–680.
- Kim J.-Y., Yuan Z., Jackson D. 2003. Developmental regulation and significance of KNOX protein trafficking in *Arabidopsis*.— *Development.* 130: 4351–4362. <https://doi.org/10.1242/dev.00618>
- Kofuji R., Hasebe M. 2014. Eight types of stem cells in the life cycle of the moss *Physcomitrella patens*.— *Curr. Opin. Plant Biol.* 17: 13–21. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.10.007>

- Kohchi T., Yamato K.T., Ishizaki K., Yamaoka S., Nishihama R. 2021. Development and molecular genetics of *Marchantia polymorpha*.— *Annu. Rev. Plant Biol.* 72: 677–702.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-082520-094256>
- Kurepa J., Smalle J.A. 2022. Auxin/Cytokinin antagonistic control of the shoot/root growth ratio and its relevance for adaptation to drought and nutrient deficiency stresses.— *Int. J. Mol. Sci.* 23(4): 1933.
<https://doi.org/10.3390/ijms23041933>
- Kuznetsova K., Efremova E., Dodueva I., Lebedeva M., Lutova L. 2023. Functional modules in the meristems: “tinkering” in action.— *Plants (Basel, Switzerland)*. 12(20): 3661.
<https://doi.org/10.3390/plants12203661>
- Larsson E., Sitbon F., Ljung K., von Arnold S. 2007. Inhibited polar auxin transport results in aberrant embryo development in Norway spruce.— *New Phytol.* 177(2): 356–366.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02289.x>
- Larsson E., Sitbon F., von Arnold S. 2012. Differential regulation of *Knotted1*-like genes during establishment of the shoot apical meristem in Norway spruce (*Picea abies*).— *Plant Cell. Rep.* 31(6): 1053–1060.
<https://doi.org/10.1007/s00299-011-1224-6>
- Li F.W., Nishiyama T., Waller M., Frangedakis E., Keller J., Li Z., ..., Szövényi P. 2020. *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts.— *Nat. Plants*. 6: 259–272.
<https://doi.org/10.1038/s41477-020-0618-2>
- Ligrone R., Duckett J.G. 1998. Development of the leafy shoot in *Sphagnum* (Bryophyta) involves the activity of both apical and subapical meristems.— *New Phytol.* 140(3): 581–595.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1998.00297.x>
- Long J.A., Moan E.I., Medford J.I., Barton, M.K. 1996. A member of the KNOTTED class of homeodomain proteins encoded by the *STM* gene of *Arabidopsis*.— *Nature*. 379: 66–69.
<https://doi.org/10.1038/379066a0>
- Ma Y., Steeves T.A. 1992. Auxin effects on vascular differentiation in ostrich fern.— *Annals of Botany*. 70(3): 277–282.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088470>
- Maksimova (Evkaikina) A.I., Berke L., Salgado M.G., Klimova E.A., Pawlowski K., Romanova M.A., Voitsekhovskaja O.V. 2021. What can the phylogeny of class I KNOX genes and their expression patterns in land plants tell us about the evolution of shoot development? — *Bot. J. Linn. Soc.* 195: 254–280.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa088>
- Manuela D., Xu M. 2020. Juvenile leaves or adult leaves: determinants for vegetative phase change in flowering plants.— *Int. J. Mol. Sci.* 21(24): 9753.
<https://doi.org/10.3390/ijms21249753>
- Mazur E., Kulik I., Hajný J., Friml J. 2020. Auxin canalization and vascular tissue formation by *TIR1*/*AFB*-mediated auxin signaling in *Arabidopsis*.— *New Phytol.* 226(5): 1375–1383.
<https://doi.org/10.1111/nph.16446>
- McConnell J.R., Emery J., Eshed Y., Bao N., Bowman J., Barton M.K. 2001. Role of *PHABULOSA* and *PHAVOLUTA* in determining radial patterning in shoots.— *Nature*. 411: 709–713.
<https://doi.org/10.1038/35079635>
- Mishler B.D., Churchill S.P. 1984. A cladistic approach to the phylogeny of the “Bryophytes”.— *Brittonia*. 36: 406–424.
<https://doi.org/10.2307/2806602>
- Miwa H., Kinoshita A., Fukuda H., Sawa S. 2009. Plant meristems: *CLAVATA3/ESR*-related signaling in the shoot apical meristem and the root apical meristem.— *J. Plant Res.* 122(1): 31–39.
<https://doi.org/10.1007/s10265-008-0207-3>
- Morris J.L., Puttick M.N., Clark J.W., Edwards D., Kenrick P., Pressel S. et al. 2018. The timescale of early land plant evolution.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 115: 2274–2283.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Nakata M., Matsumoto N., Tsugeki R., Rikirsch E., Laux T., Okada K. 2012. Roles of the middle domain-specific WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN genes in early development of leaves in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 24: 519–535.
<https://doi.org/10.1105/tpc.111.092858>
- Nardmann J., Reisewitz P., Werr W. 2009. Discrete shoot and root stem cell-promoting WUS/WOX5 functions are an evolutionary innovation of angiosperms.— *Mol. Biol. Evol.* 26(8): 1745–1755.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msp084>
- Nardmann J., Werr W. 2012. The invention of WUS-like stem cell-promoting functions in plants predates leptosporangiate ferns.— *Plant Mol. Biol.* 78: 123–134.
<https://doi.org/10.1007/s11103-011-9851-4>
- Nardmann J., Werr W. 2013. Symplesiomorphies in the WUSCHEL clade suggest that the last common ancestor of seed plants contained at least four independent stem cell niches.— *New Phytol.* 199(4): 1081–1092.
<https://doi.org/10.1111/nph.12343>
- Naumenko A.N., Romanova M.A. 2008. Apical morphogenesis of *Psilotum nudum* (Psilotaceae) and *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae).— *Vestn. SPb Univ.* 3(2): 15–27 (In Russ.).
- Nemec-Venza Z., Madden C., Stewart A., Liu W., Novák O., Pěnčík A., Cuming A.C., Kamisugi Y., Harrison C.J. 2022. *CLAVATA* modulates auxin homeostasis and transport to regulate stem cell identity and plant shape in a moss.— *New Phytol.* 234(1): 149–163.
<https://doi.org/10.1111/nph.17969>
- Newman I.V. 1965. Pattern in the meristems of vascular plants: III. Pursuing the patterns in the apical

- meristem where no cell is a permanent cell. — J. Linn. Soc. Lond. Bot. 59: 185–214.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1965.tb00057.x>
- Nimchuk Z.L., Tarr P.T., Ohno C., Qu X., Meyero-witz E.M. 2011. Plant stem cell signaling involves ligand-dependent trafficking of the CLAVATA1 receptor kinase. — Curr. Biol. 21: 345–352.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.01.039>
- Palovaara J., Hallberg H., Stasolla C., Luit B., Hakman I. 2010. Expression of a gymnosperm *PIN* homologous gene correlates with auxin immunolocalization pattern at cotyledon formation and in demarcation of the procambium during *Picea abies* somatic embryo development and in seedling tissues. — Tree physiology. 30(4): 479–489.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp126>
- Paolillo D.J. 1963. The developmental anatomy of *Isoetes*. Urbana. 130 p.
- Pham T., Sinha N. 2003. Role of *KNOX* genes in shoot development of *Welwitschia mirabilis*. — Int. J. Plant Sci. 164(3): 333–343.
<https://doi.org/10.1086/374189>
- Pi L., Aichinger E., van der Graaff E., Llavata-Peris C.I., Weijers D., Hennig L., Groot E., Laux T. 2015. Organizer-derived WOX5 signal maintains root columella stem cells through chromatin-mediated repression of *CDF4* expression. — Dev. Cell. 33(5): 576–588.
<https://doi.org/10.1016/j.devcel.2015.04.024>
- Plackett A., Di Stilio V.S., Langdale J.A. 2015. Ferns: the missing link in shoot evolution and development. — Front. Plant Sci. 6: 972.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00972>
- Prigge M., Clark S. 2006. Evolution of the class III HD-Zip gene family in land plants. — Evol. Dev. 8(4): 350–361.
<https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.00107.x>
- Puttick M.N., Morris J.L., Williams T.A., Cox C.J., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman C.H., Schneider H., Pisani D., Donoghue P.C.J. 2018. The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. — Curr. Biol. 28(5): 733–745.e2.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.063>
- Reinhardt D., Pesce E.R., Stieger P., Mandel T., Baltensperger K., Bennett M., Traas J., Friml J., Kuhlemeier C. 2003. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. — Nature. 426: 255–260.
<https://doi.org/10.1038/nature02081>
- Richards S., Wink R.H., Simon R. 2015. Mathematical modelling of WOX5- and CLE40-mediated columella stem cell homeostasis in *Arabidopsis*. — J. of Exp. B. 66: 5375–5384.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erv257>
- Romani F., Reinheimer R., Florent S.N., Bowman J.L., Moreno J.E. 2018. Evolutionary history of HOMEODOMAIN LEUCINE ZIPPER transcription factors during plant transition to land. — New Phytol. 219(1): 408–421.
<https://doi.org/10.1111/nph.15133>
- Romanova M.A., Borisovskaya G.M. 2004. Principles of structural organization of the vegetative body in ferns: ontogenetic approach. — Bot. Zhurn. 89 (5): 705–717 (In Russ.).
- Romanova M.A., Domashkina V.V., Bortnikova N.A. 2023. Structural and regulatory aspects of morphogenesis in *Equisetum sylvaticum* and *Equisetum fluviatile* and the issue of homology of leaves of horsetails and other ferns. — Bot. Zhurn. 108(8): 785–820.
- Romanova M., Jernstedt J. 2005. Morphogenetic events in the *Ceratopteris richardii* shoot apex. — Fern Gaz. 17: 204.
- Romanova M.A., Naumenko A.N., Evkaikina A.I. 2010. Peculiarities of apical morphogenesis in different taxa of non-seed plants. — Vestn. of SPb Univ. 3(3): 29–41 (In Russ.).
- Romanova M.A., Yakovleva O.V., Maximova A.I., Ivanova A.N., Domashkina V.V. 2022. Structure of shoot apical meristems and peculiarities of ultrastructure of their cells in lycophytes and ferns. — Bot. Zhurn. 107(9): 65–85 (In Russ.).
- Romanova M.A., Domashkina V.V., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2023. All together now: cellular and molecular aspects of leaf development in lycophytes, ferns, and seed plants. — Front. Ecol. Evol. 11: 1097115.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1097115>
- Romanova M.A., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2021. *YABBY* genes in the development and evolution of land plants. — Int. J. Mol. Sci. 22(8): 4139.
<https://doi.org/10.3390/ijms22084139>
- Sakakibara K., Nishiyama T., Deguchi H., Hasebe M. 2008. Class 1 *KNOX* genes are not involved in shoot development in the moss *Physcomitrella patens* but do function in sporophyte development. 10(5): 555–566. — Evol. Dev. 10(5): 555–566.
<https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2008.00271.x>
- Sakakibara K., Reisewitz P., Aoyama T., Friedrich T., Ando S., Sato Y. 2014. *WOX13*-like genes are required for reprogramming of leaf and protoplast cells into stem cells in the moss *Physcomitrella patens*. — Development. 141(8): 1660–1670.
<https://doi.org/10.1242/dev.097444>
- Sanders H.L., Langdale J.A. 2013. Conserved transport mechanisms but distinct auxin responses govern shoot patterning in *Selaginella kraussiana*. — New Phytol. 198(2): 419–428.
<https://doi.org/10.1111/nph.12183>
- Sano R., Juárez C.M., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J.A., Hasebe M. 2005. *KNOX* homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems. — Evol. Dev. 7: 69–78.
<https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2005.05008.x>

- Sarkar A.K., Luijten M., Miyashima S., Lenhard M., Hashimoto T., Nakajima K., Scheres B., Heidstra R., Laux T. 2007. Conserved factors regulate signalling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers. — *Nature*. 446: 811–814.
<https://doi.org/10.1038/nature05703>
- Sawa S., Watanabe K., Goto K., Kanaya E., Morita E.H., Okada K. 1999. *FILAMENTOUS FLOWER*, a meristem and organ identity gene of *Arabidopsis*, encodes a protein with a zinc finger and HMG-related domains. — *Genes Dev.* 13(3): 1079–1088.
<https://doi.org/10.1101/gad.13.9.1079>
- Schlegel J., Denay G., Wink R., Pinto K.G., Stahl Y., Schmid J., Blümke P., Simon R.G. 2021. Control of *Arabidopsis* shoot stem cell homeostasis by two antagonistic CLE peptide signalling pathways. — *eLife* 10. e70934.
<https://doi.org/10.7554/eLife>
- Schoof H., Lenhard M., Haecker A., Mayer K.F., Jürgens G., Laux T. 2000. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes. — *Cell*. 100(6): 635–644.
[https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(00\)80700-x](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(00)80700-x)
- Shi B., Vernoux T. 2019. Patterning at the shoot apical meristem and phyllotaxis. — *Curr. Top. Dev. Biol.* 131: 81–107.
<https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.10.003>
- Siegfried K.R., Eshed Y., Baum S.F., Otsuga D., Drews G.N., Bowman J.L. 1999. Members of the *YABBY* gene family specify abaxial cell fate in *Arabidopsis*. *Development* 126(18): 4117–4128.
<https://doi.org/10.1242/dev.126.18.4117>
- Skupchenko V.B., Ladanova N.V. 1984. The development of *Picea obovata* (Pinaceae) needles. — *Bot. Zhurn.* 69(7): 203–206 (In Russ.).
- Snipes S.A., Rodriguez K., DeVries A.E., Miyawaki K.N., Perales M., Xie M., Reddy G.V. 2018. Cytokinin stabilizes WUSCHEL by acting on the protein domains required for nuclear enrichment and transcription. — *PLoS genet.* 14(4): e1007351.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007351>
- Spencer V., Venza Z.N., Harrison C.J. 2021. What can lycophytes teach us about plant evolution and development? Modern perspectives on an ancient lineage. *Evol. Dev.* 23: 174–196.
<https://doi.org/10.1111/ede.12350>
- Steeves T.A., Sussex I.M. 1989. Patterns in plant development. Cambridge University Press. 15: 388 p.
- Sterling J.S. 1984. The structure of the apical meristem of *Isoetes engelmannii*, *I. riparia* and *I. macrospora* (Isoetales). — *Bot. J. Linn. Soc.* 89(1): 77–84.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1984.tb01001.x>
- Stevenson D.W. 1976. The cytohistological and cytohistochemical zonation of the shoot apex of *Botrychium multifidum*. — *Am. J. Bot.* 63(6): 852–856.
<https://doi.org/10.2307/2442045>
- Sundås-Larsson A., Svenson M., Liao H., Engström P. 1998. A homeobox gene with potential developmental control function in the meristem of the conifer *Picea abies*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 95(25): 15118–15122.
<https://doi.org/10.1073/pnas.95.25.15118>
- Suzuki H., Kato H., Iwano M., Nishihama R. 2023. Auxin signaling is essential for organogenesis but not for cell survival in the liverwort *Marchantia polymorpha*. — *The Plant Cell*. 35(3): 1058–1075.
<https://doi.org/10.1093/plcell/koac367>
- Suzuki H., Kohchi T., Nishihama R. 2021. Auxin biology in bryophyta: a simple platform with versatile functions. — *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 13(3): a040055.
<https://doi.org/10.1101/cshperspect.a040055>
- Swentowsky K.W. 2024. A bushel of *WUSCHEL* is too much: uncovering the role of cytokinin cis-regulatory elements in the maize *WUSCHEL* promoter. — *Plant Physiol.* 194(4): 2183–2184.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac016>
- Szövényi P., Waller M., Kirbis A. 2019. Evolution of the plant body plan. — *Curr Top Dev Biol.* 131: 1–34.
<https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.005>
- Tilney L.G., Cooke T.J., Connelly P.S., Tilney M.S. 1990. The distribution of plasmodesmata and its relationship to morphogenesis in fern gametophytes. — *Development*. 110(4): 1209–1221.
<https://doi.org/10.1242/dev.110.4.1209>
- Timmermans M.C., Hudson A., Becraft P.W., Nelson T. 1999. ROUGH SHEATH2: a Myb protein that represses knox homeobox genes in maize lateral organ primordia. — *Science*. 284: 151–153.
<https://doi.org/10.1126/science.284.5411.151>
- Tomescu A.M.F., Escapa I.H., Rothwell G.W., Elgorriaga A., Cúneo N.R. 2017. Developmental programmes in the evolution of *Equisetum* reproductive morphology: a hierarchical modularity hypothesis. — *Ann. Bot.* 119: 489–505.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw273>
- Tomescu A.M.F., Wyatt S.E., Hasebe M., Rothwell G.R. 2014. Early evolution of the vascular plant body plan — the missing mechanisms. — *Curr. Opin. Plant Biol.* 17(1): 126–136.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.11.016>
- Tooke F., Battey N. 2003. Models of shoot apical meristem function. — *New Phytol.* 159(1): 37–52.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00803.x>
- Tsiantis M., Schneeberger R., Golz J.F., Freeling M., Langdale J.A. 1999. The maize *rough sheath2* gene and leaf development programs in monocot and dicot plants. — *Science*. 284: 154–156.
<https://doi.org/10.1126/science.284.5411.154>
- Tsuda K., Ito Y., Sato Y., Kurata N. 2011. Positive auto-regulation of a *KNOX* gene is essential for shoot apical meristem maintenance in rice. — *The Plant cell*. 23(12): 4368–4381.
<https://doi.org/10.1105/tpc.111.090050>

- Tsukaya H. 2021. The leaf meristem enigma: the relationship between the plate meristem and the marginal meristem. *Plant Cell* 33: 3194–3206. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab190>
- Vasco A., Ambrose B.A. 2020. Simple and divided leaves in ferns: exploring the genetic basis for leaf morphology differences in the genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae).— *Int. J. Mol. Sci.* 21(15): 5180. <https://doi.org/10.3390/ijms21155180>
- Vasco A., Moran R.C., Ambrose B.A. 2013. The evolution, morphology and development of fern leaves.— *Front Plant Sci.* 4: 345. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1941.tb01096.x>
- Vasco A., Smalls T.L., Graham S.W., Cooper E.D., Wong G.K., Stevenson D.W., Moran R.C., Ambrose B.A. 2016. Challenging the paradigms of leaf evolution: class III HD-Zips in ferns and lycophytes.— *New Phytol.* 212(3): 745–758. <https://doi.org/10.1111/nph.14075>
- Vernoux T., Besnard F., Traas J. 2010. Auxin at the shoot apical meristem.— *Cold Spring Harb. Perspect Biol.* 2(4): a001487. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001487>
- Wada M. 2008. Photoresponses in fern gametophytes.— *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes* (1st edn.). Cambridge. P. 3–48.
- Waites R., Selvadurai H.R., Oliver I.R., Hudson A. 1998. The *PHANTASTICA* gene encodes a MYB transcription factor involved in growth and dorso-ventrality of lateral organs in *Antirrhinum*.— *Cell.* 93(5): 779–789. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(00\)81439-7](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(00)81439-7)
- Wan T., Liu Z.-M., Li L.-F., Leitch A.R., Leitch I.J., Lohaus R., ..., Wang X.-M. 2018. A genome for gnetophytes and early evolution of seed plants.— *Nature Plants.* 4: 82–89. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0097-2>
- Wardlaw C.W. 1956. Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXIV. On the shoot apex of the bird's nest fern, *Asplenium nidus* L.— *Ann. Bot. N.S.* 20: 363–374.
- Wardlaw C.W. 1963. Experimental studies of the sporophytes of ferns.— *J. Linn. Soc., Bot.* 8: 385–400.
- Wegner L., Ehlers K. 2024. Plasmodesmata dynamics in bryophyte model organisms: secondary formation and developmental modifications of structure and function.— *Planta.* 260(2): 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-024-04476-1>
- Whitewoods C.D. 2021. Evolution of CLE peptide signalling.— *Semin. Cell Dev. Biol.* 109: 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2020.04.022>
- Whitewoods C.D., Cammarata J., Venza Z.N., Sang S., Crook A.D., Harrison C.J. 2018. *CLAVATA* was a genetic novelty for the morphological innovation of 3D growth in land plants.— *Curr Biol.: CB.* 30(13): 2645–2648. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.015>
- Wickett N.J., Mirarab S., Nguyen N., Warnow T., Carpenter E., Matasci N. et al. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants.— *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 111(45): E4859–E4868. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111>
- Winther J.L., Friedman W.E. 2008. Arbuscular mycorrhizal associations in Lycopodiaceae.— *New Phytol.* 177(3): 790–801. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02276.x>
- Withers K.A., Kvamme A., Youngstrom C.E., Yarvis R.M., Orpano R., Simons G.P., Irish E.E., Cheng C.L. 2023. Auxin involvement in *Ceratopteris* gametophyte meristem regeneration.— *Int. J. Mol. Sci.* 24(21): 15832. <https://doi.org/10.3390/ijms242115832>
- Wu C.C., Li F.W., Kramer E.M. 2019. Large-scale phylogenomic analysis suggests three ancient superclades of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX transcription factor family in plants.— *PLoS One.* 14(10): e0223521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223521>
- Wu X., Liu X., Zhang S., Zhou Y. 2023. Cell division and meristem dynamics in fern gametophytes.— *Plants.* 12(1): 209. <https://doi.org/10.3390/plants12010209>
- Yadav R.K., Perales M., Gruel J., Girke T., Jönsson H., Reddy G.V. 2011. WUSCHEL protein movement mediates stem cell homeostasis in the *Arabidopsis* shoot apex.— *Genes. Dev.* 25: 2025–2030. <https://doi.org/10.1101/gad.17258511>
- Yip H.K., Floyd S.K., Sakakibara K., Bowman J.L. 2016. Class III HD-Zip activity coordinates leaf development in *Physcomitrella patens*.— *Dev. Biol.* 419(1): 184–197. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.01.012>
- Youngstrom C.E., Geadelmann L.F., Irish E.E., Cheng C.L. 2019. A fern *WUSCHEL-RELATED HOMEBOX* gene functions in both gametophyte and sporophyte generations.— *BMC Plant Biol.* 19(1): 416. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1991-8>
- Youngstrom C.E., Withers K.A., Irish E.E., Cheng C.L. 2022. Vascular function of the T3/modern clade WUSCHEL-Related HOMEBOX transcription factor genes predate apical meristem-maintenance function.— *BMC plant biology.* 22(1): 210. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03590-0>
- Zhang T.Q., Lian H., Zhou C.M., Xu L., Jiao Y., Wang J.W. 2017. A two-step model for *de novo* activation of *WUSCHEL* during plant shoot regeneration.— *Plant Cell.* 29(5): 1073–1087. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00863>
- Zumajo-Cardona C., Ambrose B.A. 2020. Phylogenetic analyses of key developmental genes provide insight into the complex evolution of seeds. *Mol Phylogenet Evol.*— 147: 106778. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106778>

- Zumajo-Cardona C., Little D.P., Stevenson D., Ambrose B.A. 2021. Expression analyses in *Ginkgo biloba* provide new insights into the evolution and development of the seed.— Sci. Rep. 11(1): 21995. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01483-0>
- Zumajo-Cardona C., Vasco A., Ambrose B.A. 2019. The evolution of the KANADI gene family and leaf development in lycophytes and ferns.— Plants. 8(9): 313. <https://doi.org/10.3390/plants8090313>

ORIGIN AND EVOLUTION OF APICAL GROWTH IN HIGHER PLANTS

M. A. Romanova^{a, #}, V. V. Domashkina^{a, b}, A. I. Maksimova^b, O. V. Voitsekhovskaja^b

^aSt. Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

^bKomarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#]e-mail: m.romanova@spbu.ru

The article is devoted to the analysis of the structure, putative function and molecular genetic regulation of the apical meristems in gametophytes and sporophytes of higher plants within the framework of the question about the origin and evolution of their apical growth. The presence of several AIs and secondary plasmodesmata in the apical meristems of gametophytes of Anthocerotophyta and Marchantiophyta and in the sporophytes of Lycopodiales and Isoetales (Lycopodiopsida) indicates that the mechanism of post-cytokinetic plasmodesmata formation that enabled the evolutionary emergence of the simplex apical meristem might have arisen in the last common ancestor of higher plants. The reversion to the monoplex “algal” type of the apical meristem most likely occurred independently in the gametophytes of Bryophyta and the sporophytes of Selaginellales and Polypodiopsida as a consequence of the putative loss of this mechanism. Presence of intercalary zone of proliferating cells in the sporophytes of all bryophytes suggests that a multicellular intercalary meristem was ancestral for the diploid generation of higher plants while the transient apical meristem of the embryo of mosses could have arisen as a result of co-option and modification of the programs regulating the apical meristem of gametophytes. Among the key regulators of apical meristems, only C1KNOX transcription factors (TFs) seem to be sporophyte-specific. Presumably, they have initially regulated the delay of meiosis and diffuse cell proliferation of the ancestral multicellular sporophyte. Whereat they could control the newly evolved intercalary meristem, and the subsequent shift of their expression to the apical pole of the embryo played a key role in the emergence of the apical meristem in sporophytes. Although homologs of WOX transcription factors in bryophytes belong to the T1 superclade that is most distantly related to the T3 (or WUS) superclade of key regulators of the shoot apical meristem of angiosperms, they regulated the apical meristem in gametophytes of liverworts as their counterparts from T3 clade. Expression of WOX homologues, that are phylogenetically more close to WUS, in leaf primordia of lycophytes and root primordia of ferns suggests that the ancestral role of these TFs in sporophytes was the control of organ initiation. Presumably the role of the organizer of the apical meristem arose only in the WUS/WOX5 clade of the T3WOX superclade. Contradictory data on expression of WOX homologs in different gymnosperms do not allow to judge whether members of WUS/WOX5 clade already gained the function of the “organizer” of the shoot apical meristem in the common ancestor of seed plants or only in angiosperms. As the components of the CLE/CLAVATA module are present in the genomes and transcriptomes of the gametophytes of bryophytes and sporophytes of lycophytes, ferns and seed plants, most likely this regulatory module has evolved in the common ancestor of higher plants. Components of this module are shown to have similar functions in the regulation of apical meristems in bryophytes and angiosperms. However they have significant difference between two groups: in the latter CLE/CLAVATA module maintains the apical meristem through a feedback loop with WUS TF, while in the former this module does not interact with WOX homologs. Presence of at least two out of four of regulators of leaf development (ARP, C3HDZ, YABBY and KANADI) in hornworts, liverworts and mosses and presence of all four regulators in all bryophytes together suggests that they all were already present in the last common ancestor of land plants. These data also indicate that the apical meristems of bryophyte gametophytes have already evolved the regulatory prerequisites for organogenesis.

In sporophytes of lycophytes and ferns all the above mentioned regulators are expressed not only in primordia of lateral organs, but also in the shoot apical meristem. Together with the fact that lycophytes and some ferns have dichotomous branching, these data suggest that the program of lateral organs formation in the apical meristem could have evolved as a result of modification of the shoot dichotomy program. Presumably, the functional specificity of the same regulators in different taxa reflects the differences in the distribution and putative action of phytohormone auxin.

Keywords: apical meristem, gametophyte, sporophyte, plasmodesmata, transcription factors

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Yuri Ivanenko, Senior Lecturer at the Department of Botany at St. Petersburg State University, for his help with the reconstruction of plant phylogeny presented in Fig. 1, and to Petr Aleksandrovich Romanov, engineer at

the Department of Botany at St. Petersburg State University, for his help in preparing the illustrations. The work of Anastasija Igorevna Maksimova and Olga Vladimirovna Voitsekhovskaja was carried out within the framework of the state assignment No. 123022200048-0.