

Е. А. Климова, О. В. Войцеховская

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ И КЛЕТочНЫЕ АСПЕКТЫ ОРГАНИЗАЦИИ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПОБЕГА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

В регуляции морфогенеза цветковых растений ключевую роль играет перенос по плазмодесмам таких регуляторов развития, как малые РНК и белки-факторы транскрипции. Этот механизм носит название «неавтономная клеточная регуляция» (non-cell-autonomous regulation). В настоящее время неизвестно, участвует ли этот процесс в морфогенезе растений, относящихся к эволюционно древним таксонам. Важно отметить, что структурная и симпластическая организация апикальных меристем побегов представителей этих таксонов существенно отличается от таковой цветковых растений. Перспективной моделью для исследования данного вопроса могут стать неавтономные клеточные факторы транскрипции, кодируемые генами *KNOX*, которые регулируют функции апикальных меристем побегов. Библиогр. 102 назв. Ил. 3.

Ключевые слова: апикальная меристема побега, плазмодесмы, неавтономная клеточная регуляция, транскрипционные факторы *KNOX*.

Е. А. Klimova^{1,2}, О. V. Voitsekhovskaja¹

MOLECULAR AND CELLULAR ASPECTS OF THE SHOOT APICAL MERISTEMS ORGANIZATION OF VASCULAR PLANTS

¹ V.L. Komarov Botanical Institute RAS, 2, ul. Professora Popova, St. Petersburg, 197376, Russian Federation; fresanube@gmail.com, EKlimova@binran.ru; ovoitse@binran.ru

² St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; fresanube@gmail.com, EKlimova@binran.ru

Transfer of developmental regulators, such as miRNA and transcription factors, through plasmodesmata represents one of the key mechanisms regulating morphogenesis in angiosperms. This mechanism has been termed non-cell-autonomous regulation. At present it is not known whether this process is involved in the morphogenesis of plants belonging to the evolutionarily ancient taxa. Importantly, structure and symplastic organization of apical meristems in the representatives of such taxa significantly differ from those in flowering plants. The non-cell-autonomous transcription factors encoded by the *KNOX* genes which regulate functions of the shoot apical meristem may become a promising model to study this issue. Refs 102. Figs 3.

Keywords: shoot apical meristem, plasmodesmata, non-cell-autonomous regulation, transcription factors *KNOX*.

Введение

Нормальный скоординированный рост многоклеточных организмов осуществляется благодаря обмену сигналами между клетками, в том числе путем межклеточного переноса макромолекул-регуляторов: факторов транскрипции, мРНК и малых РНК [1–6]. Такой тип межклеточных коммуникаций, при котором регуляторные макромолекулы синтезируются в одних клетках, а затем транспортируются

Е. А. Климова (fresanube@gmail.com, EKlimova@binran.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9; Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Российская Федерация, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2; О. В. Войцеховская (ovoitse@binran.ru): Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Российская Федерация, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2.

* Экспериментальные исследования молекулярных и клеточных аспектов организации апикальных меристем побегов сосудистых растений проводятся авторами в рамках плановой темы № 0126-2014-0003 БИН РАН, и частично поддержаны грантами РФФИ № 13-04-02000 и № 14-04-0139714.

в другие, где и участвуют в запуске генетических программ и регуляции экспрессии генов, называется неавтономной клеточной регуляцией (non-cell-autonomous regulation). У растений перенос неавтономных регуляторов осуществляется по плазмодесмам. К настоящему времени неавтономная клеточная регуляция хорошо изучена для апикальных меристем побега и корня покрытосеменных растений. Для представителей других таксонов участие плазмодесм в межклеточных коммуникациях не изучалось, хотя можно предполагать, что и у них этот механизм играет важную роль в регуляции функций меристем. В то же время можно ожидать, что неавтономная клеточная регуляция в этих таксонах будет иметь ряд особенностей. В обзоре мы кратко рассмотрим основные структурные характеристики апикальных меристем побега голосеменных и несеменных растений, отличающие их от покрытосеменных растений, а также остановимся на характеристиках меристематических регуляторов — белков KNOX, которые, на наш взгляд, перспективны для изучения функций апикальных меристем побега и неавтономной клеточной регуляции у представителей эволюционно древних таксонов наземных растений с точки зрения эволюции механизмов развития растений.

Структурно-морфологические аспекты организации апикальной меристемы побега

Впервые представление о верхушке побега как источнике всех его тканей и органов было высказано Каспаром Фридрихом Вольфом в 1759 г. (цит. по [7]). Основной его концепции послужили исследования апексов споровых растений. В середине XIX века (1851) Вильгельм Гофмейстер выдвинул теорию происхождения побега из одной верхушечной клетки, названной *инициальной* (цит. по [8]). Однако данная теория оказалась справедливой лишь для споровых растений. Примерно в то же время Ганштейн установил, что у голо- и покрытосеменных растений в конусе нарастания активно делится не одна, а целая группа клеток (цит. по [9, 10]). В 1868 г. им была предложена *теория гистогенов*, согласно которой конус нарастания стебля состоит из трех слоев (гистогенов): 1) наружного слоя — дерматогена; 2) перилеммы, дающей кору; 3) внутренней многослойной части — плеромы [9, 11]. Теория Ганштейна предполагала строгое предопределение судьбы каждой клетки, но в дальнейшем многочисленные исследования показали, что абсолютной зависимости между «гистогенами» и возникающими из них тканями нет. Таким образом, от теории Ганштейна отказались, и на смену ей пришла *теория туники и корнуса* Шмидта, созданная на основе изучения апексов покрытосеменных растений (1924; цит. по [12]). Согласно теории Шмидта верхушечная меристема состоит из двух слоев: одного или нескольких слоев периферических клеток, которые делятся антиклинально, — *туники* (L1, L2), и *корнуса* (L3), состоящего из нескольких слоев клеток, делящихся в различных направлениях [13].

Данные теории не позволяли строго классифицировать все растения по типу апикальных меристем. Тем не менее со временем возникло два основных подхода к определению типов апикальной меристемы. Согласно первому подходу [14] можно выделить два принципиально разных типа апикальной меристемы побега (АМП): к одному относятся меристемы с четко обособленной единственной тетраэдрической инициальной клеткой, ко второму — меристемы, в которых имеются

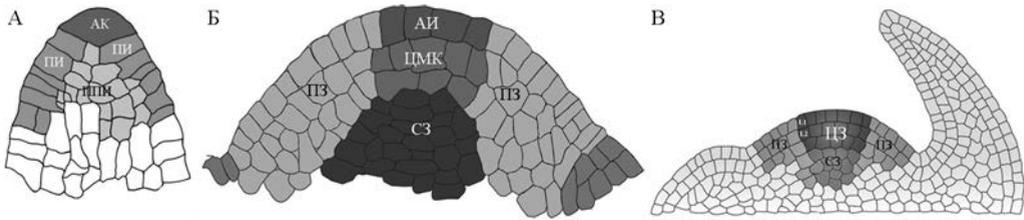


Рис. 1. Организация апикальных меристем побега различных типов:

А — моноплексный тип: АК — апикальная клетка, ПИ — поверхностные инициали, ППИ — подповерхностные инициали (рисунок любезно предоставлен Евкайкиной А.И.). Б — симплексный тип: АИ — апикальные инициали, ЦМК — зона центральных материнских клеток, СЗ — стержневая (rib-) зона, ПЗ — периферические зоны (оригинальные данные). В — дуплексный тип: ЦЗ — центральная зона, СЗ — стержневая (rib-) зона, ПЗ — периферические зоны. L1, L2 — клетки туники (no Heidstra and Sabatini, 2014, с изменениями).

несколько инициалей, расположенных в одном слое, либо в нескольких слоях клеток друг под другом. Классификация Ньюмана [15] иллюстрирует концепцию второго подхода. В своей работе Ньюман классифицирует АМП на три группы, основываясь на способе деления инициалей и особенностях гистогенеза (рис. 1):

1) *моноплексный тип* представлен одной или несколькими тетраэдрическими инициалами, находящимися в поверхностном слое апекса, которые никогда не делятся периклинально. Такой тип АМП характерен для большинства несеманных растений (эу- и лептоспорангиатных папоротников, хвощей, псилотовых и некоторых плауновидных) [16];

2) в *симплексном типе* АМП несколько инициалей организованы в виде поверхностного слоя, клетки которого делятся и антиклинально, и периклинально. При этом формируется как поверхностный слой, так и слои нижележащих клеток. Антиклинальные деления не всегда строго перпендикулярны поверхности апекса, вследствие этого в поверхностном слое АМП время от времени возникают инициали клиновидной формы [17]. Данный тип апекса типичен для большинства голосеменных, за исключением представителей класса Gnetopsida [16], а также для плауновидных — представителей Lycopodiales;

3) *дуплексный тип*, наиболее известный как «туника — корпус», в большей степени представлен у покрытосеменных. Инициальные клетки находятся как минимум в двух слоях, инициали поверхностного слоя залегают в тунике, а инициали более глубоких слоев относятся к корпусу. Клетки туники делятся антиклинально, а деление клеток корпуса сходно с делением клеток меристемы симплексного типа. Такой тип АМП характерен также для голосеменных класса Gnetopsida [16].

Симплексный и дуплексный типы организации меристемы сходны, а моноплексный тип существенно отличается от них. Этот принцип лег в основу еще одной классификации АМП: 1) АМП, организованная по типу семенных и 2) АМП, организованная по типу папоротникообразных [18]. Данный тип классификации основывается не на числе апикальных инициалей, а на характере их делений. К первому типу относятся симплексный и дуплексный типы, образующие так называемую «меристему семенного типа», инициали которой способны делиться антиклинально и периклинально. Ко второму типу относится моноплексный тип АМП, инициали которой способны лишь к косоантиклинальному делению.

Гены *KNOX* и молекулярно-генетическая организация апикальной меристемы побега

Для поддержания специфической пространственной структуры меристемы необходимы механизмы, регулирующие активность и направление деления клеток, а также обеспечивающие поддержание определенного числа клеток в меристеме. Сравнительное изучение этих механизмов у представителей таксонов растений, различающихся типом АМП, представляет большой интерес. Однако исследования молекулярно-генетических механизмов, регулирующих функции меристем у растений с единственной апикальной инициальной, единичны. В недавней работе [19] сравнивались транскриптомы апикальных инициалей двух представителей таксонов с моноплексными АМП (*Selaginella* и *Equisetum*) и инициалей дуплексной АМП кукурузы (*Zea mays*). Результаты этих исследований показали, во-первых, что в АМП моноплексного типа апикальная инициаль отличается по набору экспрессирующихся в ней генов от клеток соседних доменов, во-вторых, что паттерны экспрессии генов в апикальных инициалах *Selaginella* и *Equisetum* различаются, несмотря на структурное сходство АМП этих растений [19]. Наиболее хорошо механизмы регуляции функций меристем изучены на модельном объекте *Arabidopsis thaliana*, имеющем дуплексный тип АМП. Эти исследования показывают, что важнейшими регуляторами активности образовательных тканей у растений, как и у животных, выступают факторы транскрипции, относящиеся к гомеодомен-содержащим белкам и кодируемые гомеобокс-содержащими генами. В эволюционной истории растений можно выделить до 14 классов гомеобокс-генов [20]. В регуляции АМП особая роль принадлежит суперклассу транскрипционных факторов TALE (Three Aminoacid Loop Extension), представители которого содержат три дополнительные аминокислоты между двумя спиралями канонической структуры гомеодомена [21]. Суперкласс TALE включает в себя классы генов *KNOX* (*KNOTTED1-like homeobox*) и *BELL* [20]. Кроме того, важнейшими регуляторами АМП являются белки, кодируемые генами классов *WOX* и *HD-ZIP I-IV*. В данном обзоре мы рассмотрим гены *KNOX*, так как гомологи этих генов изучались не только у покрытосеменных, но и у представителей других таксонов сосудистых растений.

Суперкласс TALE у растений включает два класса генов *KNOX*: *KNOX I* и *KNOX II* (иногда их объединяют в один суперкласс *KNOX* [20]), а также класс *BELL*. Транскрипционные факторы *KNOX* и *BELL* взаимодействуют и функционируют в виде гетеродимеров.

Белки *KNOX* имеют консервативную структуру (рис. 2). В них выделяют *KNOX*-домен, необходимый для белок-белковых взаимодействий, и высококонсервативный ДНК-связывающий гомеодомен [22, 23]. Также в структуре транскрипционных факторов *KNOX* обнаружены GSE-домен, обогащенный аминокислотами Gly (G), Ser (S), Glu (E), и ELK-домен, обогащенный аминокислотами Glu (E), Leu (L), Lys (K). Вероятно, функцией GSE-домена является регуляция стабильности белка, так как в этом домене локализуется последовательность PEST (обогатенная аминокислотами Pro (P), Glu (E), Ser (S), Thr (T)), служащая сигналом для убиквитин-зависимой деградации белков. Предполагается, что ELK-домен участвует в белок-белковых взаимодействиях [24] и может являться сигналом ядерной локализации.

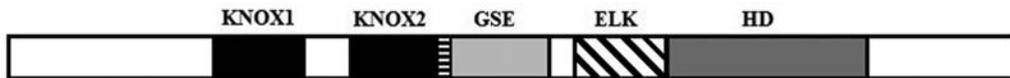


Рис. 2. Доменная организация белков KNOX
HD — гомеодомен.

Экспрессия генов класса *KNOX I* необходима для правильного развития и функционирования АМП и в первую очередь для поддержания клеток в недифференцированном состоянии [25]. Одним из первых гомеобокс-генов, идентифицированных у растений, был ген *KNOTTED1(KN1)* кукурузы (*Zea mays*). Было обнаружено, что доминантная мутация «приобретения функции» (*gain-of-function*) в локусе *kn1* кукурузы вызывает появление на листьях «узелков» («knots»). Эти структуры образуются вследствие клеточных делений во всех слоях листовой пластины, включая эпидермис, мезофилл и сосудистый пучок [26, 27]. Оказалось, что для формирования узелков достаточно эктопической экспрессии *KN1* только в клетках проводящего пучка и прилегающих к нему клетках мезофилла листа. Таким образом, некий сигнал распространялся в удаленные от пучка слои мезофилла и эпидермис, стимулируя в них клеточные деления, приводящие к формированию узелков. Было показано, что транскрипты *KN1* обнаруживаются только в клетках сосудистого пучка, в то время как белок *KN1* присутствует во всех клеточных слоях листа, включая эпидермис, что позволило предположить, что белок *KN1* и является подвижным неавтономным клеточным сигналом. Последующие исследования с мутациями, ведущими к полной потере функции (*loss-of-function*), показали, что *ZmKN1* имеет важное значение для формирования и поддержания АМП [28, 29].

Несколько позднее у ряда растительных объектов были описаны сходные гены. Вместе с *KN1* они были объединены в семейство *KNOTTED1-like homeobox (KNOX)* (или суперкласс *KNOX* [20]). Эти гены разделяют на два класса *KNOX I* и *KNOX II* [28]. Гены I класса, по структуре более схожие с геном *KN1* кукурузы, экспрессируются преимущественно в АМП, с гораздо меньшим уровнем экспрессии в зародыше и ее отсутствием в дифференцированных органах, например листьях и корнях [28]. Экспрессия генов класса *KNOX II* выявлена в разных тканях и не обнаруживается в меристемах. В геноме *Arabidopsis thaliana* выявлено несколько генов *KNOX*, получивших название *KNAT (Knotted-like of Arabidopsis thaliana)*. Как и у других цветковых растений, экспрессия генов I класса (*STM, KNAT1/BP (BREVIPEDICELLUS), KNAT2* и *KNAT6*) отмечена преимущественно в АМП, а гены II класса (*KNAT3, KNAT4, KNAT5*) имеют более широкую область экспрессии [23, 30]. Например, экспрессия генов *KNAT3, KNAT4, KNAT5* наблюдается в корнях. Ген I класса *STM* экспрессируется исключительно в АМП, начиная с ее закладки в эмбриогенезе, и препятствует дифференцировке клеток. У мутантов по гену *STM* происходит нарушение формирования АМП от уменьшения в размерах до полной редукции.

Для нормального заложения и развития листа в АМП необходимо подавление экспрессии ряда меристем-специфичных генов в области листового примордия. За подавление экспрессии генов *KNAT1, KNAT2, KNAT6* отвечают белки *AS1* и *AS2 (ASYMMETRIC LEAVES 1 и 2)*, контролирующие переход клеток в дифференцированное состояние [31]. В свою очередь, *STM* подавляет экспрессию генов *AS1* и *AS2* в клетках меристемы. Такой механизм регуляции характерен для растений,

имеющих простые листья, в частности *Arabidopsis thaliana*. Однако у растений со сложными листьями, например у томата, характер экспрессии несколько отличается. Так, ген *LeT6* томата, гомолог гена *STM*, экспрессируется как в АМП, так и в листовом примордии [32]. Изменение морфологии листа в ходе эволюции растений также связывают с изменением характера экспрессии генов *KNOX* в апексе побега [33].

Взаимодействие транскрипционных факторов *KNOX* с гормональной системой у покрытосеменных

Между экспрессией генов *KNOX* в АМП и биосинтезом цитокининов — растительных гормонов, отвечающих за пролиферацию клеток, — имеется положительная корреляция [23, 34]. Белки *KNOX* активируют экспрессию генов, кодирующих изопентенилтрансферазы — ключевые ферменты биосинтеза цитокининов [35, 36]. В свою очередь, цитокинины индуцируют экспрессию генов *KNOX* [37–39]. Недавно было выявлено, что белки I класса *KNOX* — *STM*, *KNAT1/VP* и *KNAT2* — ингибируют клеточную дифференцировку и процессы эндоредупликации через цитокининовый сигналинг [34]. Повышение содержания цитокининов благодаря индукции их биосинтеза активирует регуляторы клеточного цикла — циклины *CYCD3*. Таким образом достигается поддержание пула недифференцированных клеток в меристеме в результате сохранения митотической активности клеток [34]. Однако само образование АМП регулируется фактором транскрипции *STM* независимо от цитокинина, поскольку добавление цитокинина или сверхэкспрессия генов биосинтеза цитокининов не приводили к восстановлению АМП у лишенных ее мутантов *stm*, хотя и смягчали эффекты мутации [36].

Некоторые *KNOX*- или цитокинин-ассоциированные фенотипические эффекты могут быть подавлены путем применения предшественника этилена — 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК). Аналогичный эффект наблюдается у мутанта *CTR1* с повышенной чувствительностью к этилену [40], что может указывать на антагонизм между функциями белков *KNOX* и этилена.

Важнейшим регулятором процессов в АМП растений, в частности дифференцировки и роста клеток, является гормон ауксин. Высокое содержание ауксина наблюдается в клетках листовых примордиев, однако гены *KNOX* в них не экспрессируются, что вероятно говорит о несовместимости и/или антагонизме ауксина и белков *KNOX* [41]. Косвенным свидетельством этого служит снижение апикального доминирования у растений со сверхэкспрессией гена *KNOX*, где также наблюдалось снижение содержания ауксина в АМП [23].

Гибберелловая кислота (ГК) является важнейшим растительным гормоном и представляет собой собирательное название большого семейства дитерпеноидных молекул (гиббереллинов), которые вовлечены в процессы полярного роста и удлинения клеток и органов, а также цветения и прорастания семян [42]. ГК также способствует дифференцировке клеток [43, 44]. Для табака было продемонстрировано, что продукт гена *KNOX NTH15* подавляет транскрипцию гена *NTC12*, кодирующего один из ключевых ферментов биосинтеза ГК — ГК-20 оксидазу [44]. Этот же механизм подавляет синтез ГК в АМП, а в тех ее доменах, где нет экспрессии гена *KNOX*, например в листовых примордиях, наблюдается активный биосинтез ГК [23].

Недавно методами коиммунопреципитации хроматина, глубокого секвенирования и РНК-секвенирования были выявлены гены-мишени белков KNOX для кукурузы [45]. Оказалось, что в данной модели мишенями транскрипционных факторов KNOTTED1 являются несколько тысяч локусов. Среди них в первую очередь были выявлены гены, кодирующие другие факторы транскрипции (в том числе гомеодомен-белки), а также компоненты гормонального сигналинга, включая не только цитокинины и гиббереллины, но также в высокой степени ауксины. Однако этот эффект был наиболее выражен в проводящей системе листьев; оказалось, что биосинтез ауксина в листьях активируется белками KNOX [45].

Регуляция биосинтеза лигнина у покрытосеменных растений факторами транскрипции KNOX

Лигнин — комплексный полимер и один из основных компонентов клеточной стенки высших растений [46]. Лигнификация осуществляется преимущественно во вторичной клеточной стенке элементов ксилемы (членики сосудов и трахеиды), флоэмы, склеренхимы и перидермы [13]. Взаимодействуя с углеводными компонентами клеточной стенки, лигнин выполняет важную опорную функцию, поддерживая структурную целостность сосудистой системы и всего растительного организма. Процесс биосинтеза лигнина в настоящее время интенсивно исследуется на уровне отдельных генов, кодирующих ферменты биосинтеза лигнина, а также транскрипционных факторов, регулирующих его синтез. Среди последних показаны участвующие в регуляции биосинтеза лигнина белки I и II классов KNOX у *Arabidopsis* [47], *Populus* [48] и *Prunus persica* [49]. У *Arabidopsis* участие в регуляции биосинтеза лигнина было продемонстрировано для гена *BREVIPEDICELLUS (BP)/KNAT1* [47, 50–52]. У нокаут-мутанта по гену *BP* наблюдалось увеличение биосинтеза лигнина в цветоножках, в то время как сверхэкспрессия этого гена приводила к подавлению накопления лигнина в растении [47]. Анализ транскриптома мутантных растений методом ДНК-микрочипов (DNA microarray) показал, что *BP* у *Arabidopsis* функционирует как репрессор биосинтеза лигнина, а в последовательностях ряда генов, кодирующих ферменты биосинтеза монолигнолов, были найдены высококонсервативные сайты связывания транскрипционных факторов KNOX [47]. Эти результаты указывают на то, что одна из функций *BP* состоит в подавлении ферментов биосинтеза лигнина. Сравнительный анализ функций генов *KNOX I* класса *KNOTTED1* кукурузы и *LeT6* томата в ингибировании биосинтеза лигнина был проведен в трансгенных линиях табака со сверхэкспрессией этих генов. Сверхэкспрессия обоих генов приводила к снижению содержания лигнина в трансгенных линиях; было установлено, что мишенями действия белков KNOX являются, по меньшей мере, два гена, кодирующих пероксидазу и циннамил-алкогольдегидрогеназу соответственно [53]. Таким образом, гены *KNOX* могут быть эффективными модуляторами одревеснения в растительных тканях.

Одним из известных регуляторов биосинтеза лигнина и процессов морфогенеза является ГК [54]. Повышение содержания активной ГК приводит к усилению лигнификации тканей растений [55]. Таким образом, механизмом, с помощью которого белки KNOX влияют на развитие и уровень экспрессии ряда генов-участников биосинтеза лигнина, кроме непосредственного ингибирования транскрипции

этих генов может быть и опосредованное влияние на уровень ГК [56]. Подавление лигнификации — один из механизмов, с помощью которых белки KNOX способствуют поддержанию в АМП пула недифференцированных, делящихся клеток.

Гомологи белков KNOX у несеманных и голосеманных растений

Гомологи факторов транскрипции KNOX обнаруживаются у представителей всех таксонов высших растений. У мохообразных гены KNOX регулируют развитие спорофита [57]. У ряда несеманных растений — папоротников *Ceratopteris richardii*, *Osmunda regalis*, *Anagramma chaeophylla* и плаунов *Selaginella kraussiana* и *Selaginella uncinata* — предпринимались попытки изучения функций генов KNOX в АМП [33, 58–60]. Результаты исследования паттернов локализации транскриптов и белков KNOX у этих объектов позволили предположить, что функции генов KNOX в АМП, вероятно, сходны с таковыми у покрытосемянных [58]. Эти функции включают поддержание пула недифференцированных клеток в АМП, а также подавление заложения листовых примордиев. Важно отметить, что такое функциональное сходство было установлено для представителей как микрофилльной (плаунообразные), так и мегафилльной (папоротникообразные, покрытосемянные) линий эволюции.

Основные исследования генов KNOX у голосеманных растений были выполнены на модели *Picea abies*. Обнаруженное отсутствие экспрессии генов HBK — гомологов KNOX голосеманных — в хвое, вероятно, соответствует подавлению активности генов класса KNOX I покрытосемянных в листьях [28]. Однако экспрессия всех генов HBK *Picea abies* была обнаружена в корнях, что не типично для генов класса KNOX I. Для ближайшего гомолога гена *STM Arabidopsis thaliana* — HBK1 *Picea abies* — была показана тканеспецифичная экспрессия в АМП [61]. Методом гибридизации РНК-РНК *in situ* был изучен паттерн экспрессии данного гена: в центральной зоне АМП транскрипты HBK1 обнаруживались на низком уровне, в то время как в листовых примордиях не было обнаружено сигнала гибридизации. Таким образом, паттерн экспрессии HBK1 оказался сходным с паттернами экспрессии в вегетативных АМП генов KNOX I класса покрытосемянных, таких как KN1, STM и KNAT1.

Для оценки функций гена HBK1 *Picea abies* по сравнению с генами KNOX покрытосемянных были сконструированы трансгенные растения *Arabidopsis thaliana*, экспрессирующие HBK1 под контролем промотора 35S вируса мозаики цветной капусты [61]. У полученных трансгенных растений фенотипические проявления сверхэкспрессии гена HBK1 были очень схожи с таковыми при сверхэкспрессии генов KNOX I класса покрытосемянных, включая образование рассеченных листьев и другие абберрации развития листа [61]. Следует отметить, что подобных исследований со сверхэкспрессией в трансгенных растениях *Arabidopsis thaliana* генов KNOX несеманных растений пока не проводилось. Нарушения экспрессии HBK1 и представителей класса KNOX I покрытосемянных вызывают схожие дефекты в развитии [62]. Эти данные показывают, что регуляция экспрессии генов класса KNOX I в меристемах представляет собой общий механизм контроля развития семенных растений в процессе эволюции [61].

Хотя имеющийся в настоящее время объем данных свидетельствует в пользу высококонсервативной роли факторов транскрипции KNOX в функционировании

АМП представителей всех таксонов сосудистых растений, молекулярные механизмы действия белков KNOX, в том числе взаимодействие с гормональной системой растений, исследованы только для покрытосеменных. Секвенирование геномов представителей различных таксонов сосудистых растений, а также возможности транскриптомного анализа АМП у широкого круга объектов имеют большой потенциал для выявления и функционального анализа гомологов KNOX у представителей эволюционно древних таксонов. Однако в настоящее время такие исследования затруднены отсутствием среди несеменных сосудистых растений модельных систем, позволяющих получать стабильно трансформированные растения.

Роль плазмодесм в функционировании апикальных меристем побега покрытосеменных

Для клеток растений, окруженных плотной клеточной стенкой, ключевая роль в обеспечении межклеточных коммуникаций принадлежит плазмодесмам. Плазмодесмы представляют собой тонкие (диаметром от нескольких десятков до сотен нанометров) трубчатые цитоплазматические каналы, ограниченные плазмалеммой, которые соединяют соседние клетки растения. В просвете сформировавшихся плазмодесм находится тонкая цилиндрическая структура — десмотрубка, которая представляет собой фрагмент эндоплазматического ретикулума (ЭПР), переходящий из одной клетки в другую. Так называемые *первичные плазмодесмы* образуются в процессе цитокинеза, во время образования первичной клеточной стенки. Количество плазмодесм между только что поделившимися клетками максимально и может достигать нескольких тысяч. Кроме того, плазмодесмы могут формироваться *de novo* после окончания цитокинеза, путем частичного разрушения клеточной стенки — *вторичные плазмодесмы*. Точный механизм формирования вторичных плазмодесм на сегодня неизвестен. Предположительно этот процесс связан с разрушением клеточной стенки гидролитическими ферментами, однако возможно возникновение вторичных плазмодесм путем модификации первичных [63–65]. Формирование вторичных плазмодесм имеет важное значение для построения трехмерных связей между клетками. Лучше всего это можно проиллюстрировать на примере АМП, где клетки внешних слоев туники, делящиеся антиклинально, могут соединяться с клетками корпуса лишь с помощью вторичных плазмодесм [46, 66] (рис. 3).

В ходе исследования 17 семейств и 24 видов из разных таксонов сосудистых растений было выделено два различных типа распределения плазмодесм между клетками АМП, которые соответствовали двум типам структурной организации АМП — типу папоротникообразных и типу семенных [67]. В АМП, организованной по типу папоротникообразных, формируются преимущественно первичные плазмодесмы, которые образуются только между клетками одной клеточной линии (то есть сестринскими клетками; так называемая *lineage-specific network of primary plasmodesmata*, L-ПД). Для АМП с организацией по типу семенных характерно образование наряду с первичными вторичных плазмодесм между любыми клетками, не обязательно связанными общим происхождением (*interface-specific network of secondary plasmodesmata*, I-ПД). В АМП типа папоротникообразных плотность плазмодесм в три раза выше, чем в АМП типа семенных. L-ПД присутствует у группы

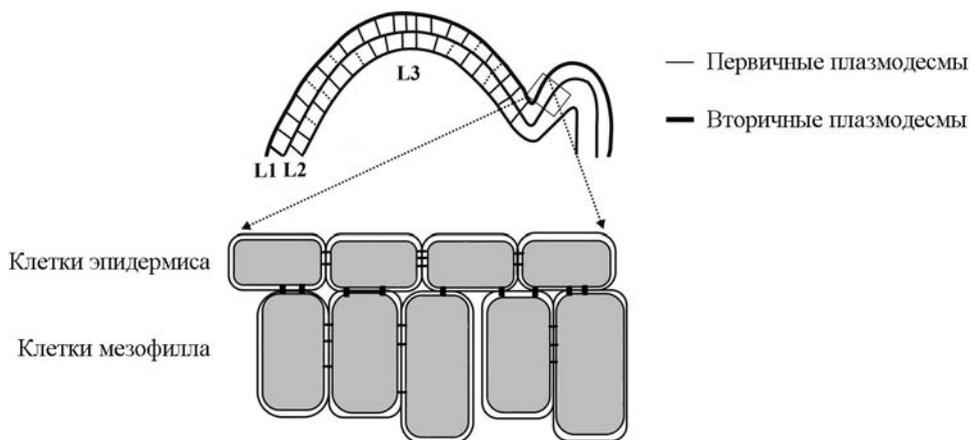


Рис. 3. Организация системы плазмодесм в АМП (no Lee, Sieburth, 2010, с изменениями). Клетки слоя меристемы L1 (будущие эпидермальные клетки) соединяются друг с другом с помощью первичных плазмодесм, но их связь с клетками слоя L2 (будущие клетки мезофилла) осуществляется исключительно через вторичные плазмодесмы.

эуспорангиатных папоротников [68], включая псилотовые и хвощи. Кроме того, такой тип характерен для плаунообразных рода *Selaginella* [67]. Тип I-ПД характерен для голосеменных и покрытосеменных растений, а также для представителей плаунообразных родов *Lycopodium* и *Isoetes*.

Кук с коллегами [66] выдвинули гипотезу, согласно которой тип плазмодесменной сети оказывается тесно связанным с типом структурной организации АМП. Наличие единственной инициали в АМП предположительно обусловлено неспособностью таких растений формировать вторичные плазмодесмы, поэтому между апикальной инициалью и ее непосредственными производными формируется большой «запас» плазмодесм, с одной стороны, обеспечивающий возможности клетки делиться дальше, а с другой стороны, ограничивающий число таких делений [66, 69]. Напротив, наличие в АМП множественных инициалей и разделение АМП на слои связано со способностью растений формировать сеть не только первичных, но и вторичных плазмодесм, соединяющих клетки разных клеточных слоев [66]. Интересно, что у цветковых растений особая роль в транспорте информационных макромолекул, сигналов и вирусов приписывалась исключительно вторичным плазмодесмам [70–72]. Аналогичных исследований для представителей других таксонов не проводилось [73].

Механизмы переноса гомеобокс-содержащих белков по плазмодесмам

Симпластический ток свободно диффундирующих молекул зависит от размера апертюры плазмодесменной поры, которую характеризует предел пропускной способности (SEL, *size exclusion limit*). SEL обычно определяется размером молекул, которые могут свободно проходить через отверстие плазмодесм, и выражается молекулярной массой в кДа [74, 75]. Иногда SEL определяют как гидродинамический радиус Стокса, который отражает размер и форму транспортируемой молекулы [75].

Перенос макромолекул через плазмодесмы может быть пассивным и неселективным либо селективным и тогда, как правило, активным, т. е. с затратой энергии [76]. Неселективный транспорт основан на простой диффузии. С использованием зеленого флуоресцентного белка (GFP 26,9 кДа) было показано, что маленькие белки свободно диффундируют через плазмодесмы [77]. Энергозависимый селективный перенос, как правило, требует увеличения SEL. Исследования перемещения вирусов по клеткам растений открыли такое явление, как «*gating*», или динамическое изменение диаметра плазмодесм в широком диапазоне под воздействием определенных факторов. Многие вирусы растений кодируют специфичные белки «*movement proteins*» (MP), которые помогают самому вирусу или вирусной РНК проникать через плазмодесмы [78, 79]. На сегодня наиболее хорошо изучены MP (30 кДа) вируса табачной мозаики. Они способны связывать одноцепочечные нуклеиновые кислоты *in vitro* [80], а методом иммулокализации они выявляются в плазмодесмах инфицированных клеток [81]. MP могут увеличивать SEL [82] и способствовать свободному перемещению вирусных частиц или вирусных РНК между соседними клетками [79].

Одни из первых исследований показали локализацию белка KN1 в L1-слое АМП, однако мРНК *KN1* там не была обнаружена [83, 84]. Позднее с помощью GFP был обнаружен перенос белка KN1 между клетками апикальной меристемы побега [85]. В результате микроинъекции белка KN1 в клетки мезофилла табака было показано, что KN1, подобно вирусным MP, способен увеличивать SEL плазмодесм [84]. Кроме того, белок KN1 способствует специфическому межклеточному переносу собственной мРНК [86]. Аналогичный механизм наблюдается при инъекции вирусом РНК с помощью MP [84]. Таким образом, белок KN1, вероятно, обладает свойствами, удивительно схожими со свойствами вирусных MP, и может представлять собой класс эндогенных, MP-подобных белков [87].

Благодаря *gating* возможно перемещение по плазмодесмам крупных белков, массой несколько десятков кДа [88]. Дальнейшие исследования выявили роль шаперонов в этом процессе [89]. Например, при переносе белка KN1 шапероны осуществляют предварительное разворачивание белка, что облегчает его транспорт через плазмодесмы [89]. Кроме того, обнаруженный во флоэме белок HSP70 также способен изменять SEL плазмодесм [90]. Гомологи HSP70 можно найти во фракциях клеточных стенок, обогащенных плазмодесмами, и во флоэме, а при их инъекции в клетки листьев они способны перемещаться из клетки в клетку [90]. Шапероны и шаперонины способствуют фолдингу белков за счет гидролиза АТФ [91]. Вероятно, функции шаперонов и шаперонинов при переносе макромолекул по плазмодесмам состоят, во-первых, в обеспечении движения белка к плазмодесмам и его частичной развертки [89], а во-вторых, в *рефолдинге* после прохождения через канал плазмодесм, в результате чего белок снова начинает проявлять свою функциональную активность [92]. Шаперонины более специфичны по отношению к субстрату, чем шапероны [91]. У *Arabidopsis thaliana* 9 генов кодируют 8 различных субъединиц ССТ1–8 комплекса шаперонинов [91]. Используя метод коиммунопреципитации, удалось обнаружить, что белки KN1 и STM способны взаимодействовать с субъединицей ССТ8 [92]. Кроме того, вторая субъединица шаперонина ССТ7 также взаимодействует с KN1. Таким образом, можно сделать вывод о том, что белок KN1 ассоциирован с комплексом шаперонинов, которые, вероятно, облегчают транспорт

KN1 между клетками и обеспечивают рефолдинг [92]. Эти данные убедительно свидетельствуют о том, что через плазмодесмы может осуществляться транспорт различных по массе и структуре макромолекул. Важнейшими примерами неавтономных клеточных факторов транскрипции, кроме KNOTTED1 (KN1) кукурузы и STM *Arabidopsis thaliana* [83–85], являются DEFICIENS (DEF) львиного зева [4, 93], FLORICAULA (FLO) [4], GLOBOSA (GLO) [89], LEAFY (LFY) у *Arabidopsis thaliana* [94], а также белки SHORT ROOT (SHR) [95; 96] и др.

У покрытосеменных система плазмодесм и связанная с ней флоэма объединены в единую систему надклеточных симпластических связей, благодаря которой между частями растительного организма осуществляется перенос макромолекул, таких как различные виды РНК и белки. Эти макромолекулы обеспечивают как специфическое межклеточное взаимодействие, так и регуляцию экспрессии генов не только на уровне одной клетки, но и на уровне всей системы растительного организма [5, 6, 97, 98]. Например, молекулы РНК, действующие как неавтономные клеточные факторы, участвуют в процессах системного РНК-сайленсинга [99, 100], а также играют важную роль в регуляции развития растений [5, 101]. Факторы транскрипции синтезируются в листьях под влиянием изменения фотопериода, транспортируются по флоэме к АМП, проходят по плазмодесмам клеток меристем и вызывают их трансформацию во флоральные меристемы, действуя как флориген [102]. Несмотря на важность данных механизмов для развития растений исследования этих механизмов у представителей эволюционно древних таксонов растений пока не проводились.

Заключение

Изучение эволюции механизмов морфогенеза в АМП требует проведения молекулярно-генетических и функциональных исследований представителей широкого круга таксонов сосудистых растений. Развитие новых технологий секвенирования позволяет выявлять у этих объектов группы генов, связанных с функционированием АМП. Физиологические исследования гормональной регуляции меристем значительно отстают от аналогичных исследований у покрытосеменных. Механизмы переноса неавтономных клеточных регуляторов — факторов транскрипции по плазмодесмам у несеменных и голосеменных растений до настоящего времени не исследовались. Для изучения структурной и симпластической организации АМП сосудистых растений можно выделить перспективные модели — растения, АМП которых отличает контрастная организация сети плазмодесм, соответствующая L-ПД и I-ПД. Например, представители плаунообразных — виды родов *Selaginella* и *Lycopodium/Isoetes/Huperzia*, или представители папоротникообразных и голосеменных, соответственно.

Методически выявление неавтономных клеточных регуляторов остается нетривиальной задачей. Можно выделить два основных подхода к ее решению: 1) сравнение мест размещения транскриптов и белков генов интереса [85] и 2) флуоресцентное мечение белков на основе GFP и прямое наблюдение за перемещением белков из клетки в клетку *in vivo* [66]. Первый подход не позволяет напрямую визуализировать перемещение белка, но применим к широкому кругу объектов, так как основан на методах мечения транскриптов и белков, которые можно

адаптировать к большинству растительных объектов (гибридизация РНК-РНК *in situ*, иммунолокализация белков). Второй подход позволяет документировать сам процесс межклеточного транспорта, но его применение ограничено кругом растений (как правило, это покрытосеменные), для которых разработаны методы трансформации (стабильной или транзientной).

Список литературы

1. Ding B., Itaya A., Qi Y. Symplasmic protein and RNA traffic: regulatory points and regulatory factors // *Current Opinion in Plant Biology*. 2003. Vol. 6. P. 596–602.
2. Fosket D. Growth and development // *Plant physiology*, 3rd ed. 2002. P. 339–374.
3. Foster T., Lough T., Emerson S., Lee R., Bowman J., Forster R., Lucas W. A surveillance system regulates selective entry of RNA into the shoot apex // *Plant Cell*. 2002. Vol. 14. P. 1497–1508.
4. Mezitt L., Lucas W. Plasmodesmal cell-to-cell transport of proteins and nucleic acids // *Plant Molec. Biol.* 1996. Vol. 32. P. 251–273.
5. Haywood V., Kragler F., Lucas W. Plasmodesmata: pathways for protein and ribonucleoprotein signaling // *Plant Cell*. 2002. P. 303–325.
6. Heinlein M. Plasmodesmata: dynamic regulation and role in macromolecular cell-to-cell signaling // *Current Opinion in Plant Biology*. 2002. Vol. 5. P. 543–552.
7. Tooke F., Battey N. Models of shoot apical meristem Function // *New Phytologist*. 2003. Vol. 159. P. 37–52.
8. Kaplan D., Cooke T. The genius of Wilhelm Hofmeister: the origin of causal-analytical research in plant development // *American Journal of Botany*. 1996. Vol. 84. P. 1647–1660.
9. Sinnott E. *Plant Morphogenesis*. Bot. Science Publications. McGraw-Hill, 1960. 550 p.
10. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с.
11. Хржановский В. С. Органография и размножение. Курс общей ботаники. М.: Высш. шк., 1976. С. 111–243.
12. Crockett L. A Study of the Tunica Corpus and Anneau Initial of Irradiated and Normal Stem Apices of *Nicotiana tabacum* L. // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 84. P. 229–236.
13. Esau K. *Plant anatomy*; 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, USA, 1965. 735 p.
14. Popham R. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants // *Ohio J. Sci.* 1951. Vol. 51. P. 249–270.
15. Newman I. Pattern in the meristems of vascular plants. 2. A review of shoot apical meristems of gymnosperms, with comments on apical biology and taxonomy, and a statement of some fundamental concepts // *Proc. Linn. Soc. New South Wales*. 1961. Vol. 86. P. 9–59.
16. Gifford E., Foster A. *Morphology and evolution of vascular plants*. 3rd ed. New York. 1989. 626 p.
17. Hartel K. Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lycopodien // *Beitr. Biol. Pfl.* 1938. Vol. 25. P. 125–168.
18. Philipson W. The significance of apical meristem in the phylogeny of land plants // *Plant Systematics and Evolution*. 1990. Vol. 173. P. 17–38.
19. Frank M., Edwards M., Schultz E., McKain M., Fei Z., Sørensen I., Rose J., Scanlon M. Dissecting the olecular signatures of apical cell-type shootmeristems from two ancient land plant lineages // *New Phytologist*. 2015. P. 893–904.
20. Mukherjee K., Brocchieri L. Evolution of plant homeobox genes // eLS. doi: 10.1002/9780470015902.a0022865.
21. Burglin T. Analysis of TALE Superclass Homeobox Genes (MEIS, PBC, KNOX, Iroquois, TGIF) Reveals a Novel Domain Conserved between Plants and Animals // *Nucleic Acids Res.* 1997. Vol. 25. P. 4173–4180.
22. Ito Y., Nakanomyo I., Motose H., Iwamoto K., Sawa S., Dohmae N., Fukuda H. Dodeca-CLE peptides as suppressors of plant stem cell differentiation // *Science*. 2006. Vol. 313. P. 842–845.
23. Scofield S., Murray J. KNOX Gene Function in Plant Stem Cell Niches // *Plant Mol. Biol.* 2006. Vol. 60. P. 929–946.
24. Vollbrecht E., Veit B., Sinha N., Hake S. The developmental gene *Knotted-1* is a member of a maize homeobox gene family // *Nature*. 1991. Vol. 350. P. 241–243.
25. Осипова М. А., Долгих Е. А., Лутова Л. А. Роль транскрипционных факторов WOX и KNOX в развитии растений и опухолеобразовании // *Экологическая генетика*. 2006. Т. IV. Вып. 4. С. 3–9.

26. Sinha N., Williams R., Hake S. Overexpression of the maize homeobox gene, *KNOTTED-1*, causes a switch from determinate to indeterminate cell fates // *Gene Dev.* 1993. Vol. 7. P. 787–795.
27. Smith L., Greene B., Veit B., Hake S. A dominant mutation in the maize homeobox gene, *Knotted-1*, causes its ectopic expression in leaf cells with altered fates // *Development.* 1992. Vol. 116. P. 21–30.
28. Kerstetter R., Vollbrecht E., Lowe B., Veit B., Yamaguchi J., Hake S. Sequence analysis and expression patterns divide the maize *Knotted1*-like homeobox genes into two classes // *Plant Cell.* 1994. Vol. 6. P. 1877–1887.
29. Vollbrecht E., Reiser L., Hake S. Shoot meristem size is dependent on inbred background and presence of the maize homeobox gene, *knotted1* // *Development.* 2000. Vol. 127. P. 3161–3172.
30. Lee J., Kim D.-M., Lim Y., Pai H.-S. The shooty callus induced by suppression of tobacco *CHK1* receptor-like kinase is a phenocopy of the tobacco genetic tumor // *Plant Cell Reports.* 2004. Vol. 23. P. 397–403.
31. Lin W.-C. The Arabidopsis LATERAL ORGAN BOUNDARIES-Domain gene *ASYMMETRIC LEAVES2* functions in the repression of *KNOX* gene expression and in adaxial-abaxial patterning // *Plant Cell.* 2003. Vol. 15. P. 2241–2252.
32. Chen J., Janssen B., Williams A. A gene fusion at homeobox locus: alterations in leaf shape and implications for morphological evolution // *Plant Cell.* 1999. Vol. 9. P. 1289–1304.
33. Bharathan G., Goliber T., Moore C. Homologies in leaf form inferred from *KNOXI* gene expression during development // *Science.* 2002. Vol. 296. P. 1858–1860.
34. Scofield S., Dewitte W., Nieuwland J., Murray J. The Arabidopsis homeobox gene *SHOOT MERISTEMLESS* has cellular and meristem-organizational roles with differential requirements for cytokinin and *CYCD3* activity // *The Plant Journal.* 2013. Vol. 75. P. 53–66.
35. Jasinski S., Piazza P., Craft J., Hay A., Woolley L., Rieu I., Phillips A., Hedden P., Tsiantis M. *KNOX* action in Arabidopsis is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities // *Curr. Biol.* 2005. Vol. 15. P. 1560–1565.
36. Yanai O., Shani E., Dolezal K., Tarkowski P., Sablowski R., Sandberg G., Samach A., Ori N. Arabidopsis *KNOXI* proteins activate cytokinin biosynthesis // *Curr. Biol.* 2005. Vol. 15. P. 1566–1571.
37. Frank M., Rupp H., Prinsen E., Motyka V., Van Onckelen H., Schmulling T. Hormone autotrophic growth and differentiation identifies mutant lines of Arabidopsis with altered cytokinin and auxin content or signaling // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 122. P. 721–729.
38. Frugis G., Giannino D., Mele G., Nicolodi C., Chiappetta A., Bitonti M. B., Innocenti A. M., Dewitte W., Van Onckelen H., Mariotti D. Overexpression of *KNAT1* in lettuce shifts leaf determinate growth to a shoot-like indeterminate growth associated with an accumulation of isopentenyl-type cytokinins // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126. P. 1370–1380.
39. Rupp H., Frank M., Werner T., Strand M., Schmulling T. Increased steady state mRNA levels of the *STM* and *KNAT1* homeobox genes in cytokinin overproducing Arabidopsis thaliana indicate a role for cytokinins in the shoot apical meristem // *The Plant Journal.* 1999. Vol. 18. P. 557–563.
40. Hamant O., Nogue F., Belles-Boix E., Jublot D., Grandjean O., Traas J., Pautot V. The *KNAT2* homeodomain protein interacts with ethylene and cytokinin signaling // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 130. P. 657–665.
41. Reinhardt D., Mandel T., Kuhlemeier C. Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs // *Plant Cell.* 2000. Vol. 12. P. 507–518.
42. Hooley R. Gibberellins: perception, transduction and responses // *Plant Mol. Biol.* 1994. Vol. 26. P. 1529–1555.
43. Hay A., Kaur H., Phillips A., Hedden P., Hake S., Tsiantis M. The gibberellin pathway mediates *KNOTTED1*-type homeobox function in plants with different body plans // *Curr. Biol.* 2002. P. 1557–1565.
44. Sakamoto T., Kamiya N., Ueguchi-Tanaka M., Iwahori S., Matsuoka M. *KNOX* homeodomain protein directly suppresses the expression of a gibberellin biosynthetic gene in the tobacco shoot apical meristem // *Genes Dev.* 2001. Vol. 15. P. 581–590.
45. Bolduc N., Yilmaz A., Mejia-Guerra M., Morohashi K., O'Connor D., Grotewold E., Hake S. Unraveling the *KNOTTED1* regulatory network in maize meristems // *Genes Dev.* 2012. Vol. 26. P. 1685–1690.
46. Crawford K., Zambryski P. Plasmodesmata signaling: many roles, sophisticated statutes // *Current Opinion in Plant Biol.* 1999. Vol. 5. P. 382–387.
47. Mele G., Ori N., Sato Y., Hake S. The knotted1-like homeobox gene *BREVIPEDICELLUS* regulates cell differentiation by modulating metabolic pathways // *Genes Dev.* 2003. Vol. 17. P. 2088–2093.
48. Groover A., Mansfield S., DiFazio S., Dupper G., Fontana J., Millar R. et al. The Populus homeobox gene *ARBORKNOX1* reveals overlapping mechanisms regulating the shoot apical meristem and the vascular cambium // *Plant Mol. Biol.* 2006. Vol. 61. P. 917–932.

49. Testone G., Condello E., Verde I., Nicolodi C., Caboni E., Dettori M. T. et al. The peach (*Prunus persica* L. Batsch) genome harbours 10 *KNOX* genes, which are differentially expressed in stem development, and the class 1 *KNOX1* regulates elongation and lignification during primary growth // *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63. P. 5417–5435.
50. Douglas S., Chuck G., Dengler R., Pelecanda L., Riggs C. *KNAT1* and *ERECTA* regulate inflorescence architecture in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2002. Vol. 14. P. 547–558.
51. Douglas S., Riggs C. Pedicel development in *Arabidopsis thaliana*: contribution of vascular positioning and the role of the *BREVIPEDICELLUS* and *ERECTA* genes // *Development Biol.* 2005. Vol. 284. P. 451–463.
52. Venglat S., Dumonceaux T., Rozwadowski K., Parnell L., Babic V., Keller W. et al. The homeobox gene *BREVIPEDICELLUS* is a key regulator of inflorescence architecture in *Arabidopsis* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. Vol. 99. P. 4730–4735.
53. Townsley B., Sinha N., Kang J. *KNOX1* genes regulate lignin deposition and composition in monocots and dicots // *Front. Plant Sci.* N 4. 2013. Article 21.
54. Luquita A., Urli L., Svetaz M. J., Gennaro A. M., Volpintesta R., Palatnik S. et al. Erythrocyte aggregation in rheumatoid arthritis: cell and plasma factor's role // *Clin. Hemorheol. Microcirc.* 2009. Vol. 41. P. 49–56.
55. Palatnik M., Simoes M., Alves Z., Laranjeira N. The 60 and 63 kDa proteolytic peptides of the red cell membrane band-3 protein: their prevalence in human and non-human primates // *Hum. Genet.* 1990. Vol. 86. P. 126–130.
56. Rodriguez R., Mecchia M., Debernardi J., Schommer C., Weigel D., Palatnik J. Control of cell proliferation in *Arabidopsis thaliana* by microRNA miR396 // *Development.* 2010. Vol. 137. P. 103–112.
57. Yonekura-Sakakibara K., Tohge T., Matsuda F., Nakabayashi R., Takayama H., Niida R., Watanabe-Takahashi A., Inoue E., Saito K. Comprehensive flavonol profiling and transcriptome coexpression analysis leading to decoding gene-metabolite correlations in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2008. Vol. 20. P. 2160–2176.
58. Harrison C., Corley S., Moylan E., Alexander D., Scotland R., Langdale J. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf formation // *Nature.* 2005. Vol. 434. P. 509–514.
59. Kawai J., Tanabe Y., Soma S., Ito M. Class 1 *KNOX* gene expression supports the *Selaginella* rhizophore concept // *J. Plant Biol.* 2010. Vol. 53. P. 268–274.
60. Sano R., Juráñez C., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J. et al. *KNOX* homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not haploid meristems // *Evolution and Development.* 2005. Vol. 7. P. 69–78.
61. Sundas-Larsson A., Svenson M., Liao H., Engstrom P. A homeobox gene with potential developmental control function in the meristem of the conifer *Picea abies* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998. Vol. 95. P. 15118–15122.
62. Hjortswang H., Sundas-Larsson A., Bharathan G., Bozhkov P., von Arnold S., Vahala T. *KNOTTED1*-like homeobox genes of gymnosperm, Norway spruce, expressed during somatic embryogenesis // *Plant Physiol. Biochem.* 2002. Vol. 40. P. 837–843.
63. Ehlers K., Kollmann R. Primary and secondary plasmodesmata: structure, origin and functioning // *Protoplasma.* 2001. Vol. 216. P. 1–30.
64. Faulkner C., Akman O., Bell K., Jeffree C., Oparka K. Peeking into Pit Fields: A Multiple Twinning Model of Secondary Plasmodesmata Formation in Tobacco // *Plant Cell.* 2008. Vol. 20. P. 1504–1518.
65. Walker D., Hill G., Wood S., Smallwood R., Southgate J. Agent-based computational modelling of epithelial cell monolayers: Predicting the effect of exogenous calcium concentrations on the rate of wound closure // *Nanobioscience.* 2004. Vol. 3. P. 153–163.
66. Cooke T., Tilney M., Tilney L. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata // *BIOS Scientific.* 1996. P. 471–488.
67. Imaichi R., Hiratsuka R. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network // *Am. J. Bot.* 2007. Vol. 94. P. 1911–1921.
68. Pryer K., Schuettpelz E., Wolf P., Schneider H., Smith A., Cranfill R. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences // *American Journal of Botany.* 2004. Vol. 91. P. 582–1598.
69. Gunning B. E. S., Hughes J. E., Hardham A. R. Formative and proliferative divisions, cell differentiation and developmental changes in the meristem of *Azolla* roots // *Planta.* 1978. Vol. 143. P. 121–144.
70. Ding B., Haudenschild J., Hull R., Wolf S., Beachy R., Lucas W. Secondary plasmodesmata are specific sites of localization of the tobacco mosaic virus movement protein in transgenic tobacco plants // *Plant Cell.* 1992. Vol. 4. P. 915–928.

71. Ding B., Haudenshield J., Willmitzer L., Lucas W. Correlation between arrested secondary plasmodesmal development and onset of accelerated leaf senescence in yeast acid invertase transgenic tobacco plants // *The Plant Journal*. 1993. Vol. 4. P. 179–189.
72. Ding B., Lucas W. Secondary plasmodesmata: biogenesis, special functions, and evolution // *Membranes: Specialized Functions in Plants* / Eds M. Smallwood, P. Knox, D. Bowles. BIOS Scientific Publishers, 1996. P. 489–506.
73. Evkaikina A., Romanova M., Voitsekhovskaja O. Evolutionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vascular plants: structural background and models to study // *Front. Plant. Sci.*, 2014. N 5:31.
74. Kempers R., van Bel A. Symplasmic connections between sieve element and companion cell in the stem phloem of *Vicia faba* L. have a molecular exclusion limit of at least 10 kDa // *Planta*. 1997. Vol. 201. P. 195–201.
75. Oparka K., Cruz S. The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules // *Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 2000. Vol. 51. P. 323–347.
76. Chen M., Tian G., Gafni Y., Citovsky V. Effects of calreticulin on viral cell-to-cell movement // *Plant Physiol.* 2005. Vol. 138. P. 1866–1876.
77. Imlau A., Truernit E., Sauer N. Cell-to-cell and long-distance tracking of green fluorescent protein in the phloem and symplastic unloading of the protein into sink tissues // *Plant Cell*. 1999. Vol. 11. P. 309–322.
78. Deom C., Oliver M., Beachy R. The 30-kilodalton movement protein of tobacco mosaic virus potentiates virus movement // *Science*. 1987. Vol. 237. P. 389–394.
79. Waigmann E., Lucas W., Citovsky V., Zambryski P. Direct functional assay for tobacco mosaic virus cell-to-cell movement protein and identification of a domain involved in increasing plasmodesmatal permeability // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1994. Vol. 91. P. 1433–1437.
80. Citovsky V., Wong M., Shaw A., Prasad B., Zambryski P. Visualization and characterization of tobacco mosaic virus movement protein binding to singlestranded nucleic acids // *Plant Cell*. 1992. Vol. 4. P. 397–411.
81. Tomenius K., Clapham D., Meshi T. Localization by immunogold cytochemistry of the virus-coded 30K protein in plasmodesmata of leaves infected // *Virology*. 1987. Vol. 160. P. 363–371.
82. Wolf S., Deom C., Beachy R., Lucas W. Movement protein of tobacco mosaic virus modifies plasmodesmata size exclusion limit // *Science*. 1989. Vol. 246. P. 377–379.
83. Jackson D., Veit B., Hake S. Expression of maize *KNOTTED1* related homeobox genes in the shoot apical meristem predicts patterns of morphogenesis in the vegetative shoot // *Development*. 1994. Vol. 120. P. 405–413.
84. Lucas W. Plasmodesmata-intercellular channels for macromolecular transport in plants // *Curr. Opin. Cell Biol.* 1995. P. 673–680.
85. Kim J., Yuan Z., Cilia M., Khalfan Z., Jackson D. Intercellular trafficking of a *KNOTTED1* green fluorescent protein fusion in the leaf and shoot meristem of *Arabidopsis* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. Vol. 99. P. 4103–4108.
86. Heinlein M., Epel B. Macromolecular transport and signaling through plasmodesmata // *Int. Rev. Cytol.* 2004. Vol. 235. P. 93–164.
87. Xoconostle-Cazares B., Xiang Y., Ruiz-Medrano R., Wang H., Monzer J., Yoo B., McFarland K.C., Franceschi V.R., Lucas W. Plant paralog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem // *Science*. 1999. Vol. 283. P. 94–98.
88. Zavaliev R., Ueki S., Epel B., Citovsky V. Biology of callose (β -1,3-glucan) turnover at plasmodesmata // *Protoplasma*. 2011. Vol. 248. P. 117–130.
89. Kragler F., Monzer J., Shash K., Xoconostle-Cazares B., Lucas W.J. Cell-to-cell transport of proteins: Requirement for unfolding and characterization of binding to a putative plasmodesmal receptor // *Plant*. 1998. Vol. 15. P. 367–381.
90. Aoki K., Kragler F., Xoconostle-Cázares B., Lucas W. A subclass of plant heat shock cognate 70 chaperones carries a motif that facilitates trafficking through plasmodesmata // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. Vol. 99. P. 16342–16347.
91. Horwich A., Fenton W., Chapman E., Farr G. Two families of chaperonin: physiology and mechanism // *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 2007. Vol. 23. P. 115–145.
92. Xu X., Wang J., Xuan Z., Goldshmidt A., Borrill P., Hariharan N., Kim J., Jackson D. Chaperonins facilitate *KNOTTED1* cell-to-cell trafficking and stem cell function // *Science*. 2011. Vol. 333. P. 1141–1144.
93. Peral M.-C., Haughn G., Saedler H., Schwarzer-Sommer Z. Non-cell-autonomous function of the *Antirrhinum* floral homeotic proteins *DEFICIENS* and *GLOBOSA* is exerted by their polar cell-to-cell trafficking // *Development*. 1996. Vol. 122. P. 3433–3441.
94. Sessions A., Yanofsky M., Weigel D. Cell-cell signaling and movement by the floral transcription factors *LEAFY* and *APETALA1* // *Science*. 2000. Vol. 289. P. 779–782.

95. Helariutta Y., Fukaki H., Wysocka-Diller J., Nakajima K., Jung J., Sena G., Hauser M. T., Benfey P. N. The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling // *Cell*. 2000. Vol. 101. P. 555–567.
96. Nakajima K., Benfey P. Signalling in and out: control of cell division and differentiation in the shoot and root // *Plant Cell*. 2002. N 14 (Suppl.). P. 265–276.
97. Ruiz-Medrano R., Xoconostle-Cazares B., Lucas W. The phloem as a conduit for inter-organ communication // *Current Opinion in Plant Biology*. 2001. Vol. 4. P. 202–209.
98. Wu X., Weigel D., Wigge P. Signaling in plants by intercellular RNA and protein movement // *Genes Dev*. 2002. Vol. 16. P. 151–158.
99. Voinnet O., Baulcombe D. Systemic signaling in gene silencing // *Nature*. 1997. Vol. 389. P. 553.
100. Voinnet O., Vain P., Angel S., Baulcombe D. Systemic spread of sequence-specific transgene RNA degradation in plants is initiated by localized introduction of ectopic promoterless DNA // *Cell*. 1998. Vol. 95. P. 177–187.
101. Vance V., Vaucheret H. RNA silencing in plants — Defense and counterdefense // *Science*. 2001. Vol. 292. P. 2277–2280.
102. Mathieu J., Warthmann N., Küttner F., Schmid M. Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis* // *Curr. Biol*. 2007. Vol. 17. P. 1055–1060.

References

- Ding B., Itaya A., Qi Y. Symplasmic protein and RNA traffic: regulatory points and regulatory factors. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, vol. 6, pp. 596–602.
- Fosket D. Growth and development. *Plant physiol.*, 3rd ed. 2002, pp. 339–374.
- Foster T., Lough T., Emerson S., Lee R., Bowman J., Forster R., Lucas W. A surveillance system regulates selective entry of RNA into the shoot apex. *Plant Cell.*, 2002, vol. 14, pp. 1497–1508.
- Mezitt L., Lucas W. Plasmodesmal cell-to-cell transport of proteins and nucleic acids. *Plant Molec. Biol.*, 1996, vol. 32, pp. 251–273.
- Haywood V., Kragler F., Lucas W. Plasmodesmata: pathways for protein and ribonucleoprotein signaling. *Plant Cell.*, 2002, pp. 303–325.
- Heinlein M. Plasmodesmata: dynamic regulation and role in macromolecular cell-to-cell signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, vol. 5, pp. 543–552.
- Tooke F., Battey N. Models of shoot apical meristem Function. *New Phytologist*, 2003, vol. 159, pp. 37–52.
- Kaplan D., Cooke T. The genius of Wilhelm Hofmeister: the origin of causal-analytical research in plant development. *American Journal of Botany*, 1996, vol. 84, pp. 1647–1660.
- Sinnott E. *Plant Morphogenesis*. Bot. Science Publications. McGraw-Hill, 1960. 550 p.
- Uoring F., Phillips I. *Rost rastenii i differentsirovka [Growth and differentiation in plants]*. Moscow, Mir Publ., 1984, 512 pp. (In Russian)
- Khrzhanovskii V.S. *Organografiia i razmnozhenie. Kurs obshchei botaniki [Organography and reproduction. Course of general botany]*. Moscow, Vyssh. shk. Publ., 1976, pp. 111–243. (In Russian)
- Crockett L. A Study of the Tunica Corpus and Anneau Initial of Irradiated and Normal Stem Apices of *Nicotiana tabacum* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. 84, pp. 229–236.
- Esau K. *Plant anatomy*; 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, USA, 1965. 735 p.
- Popham R. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. *Ohio J. Sci.*, 1951, vol. 51, pp. 249–270.
- Newman I. Pattern in the meristems of vascular plants. 2. A review of shoot apical meristems of gymnosperms, with comments on apical biology and taxonomy, and a statement of some fundamental concepts. *Proc. Linn. Soc.*, New South Wales, 1961, vol. 86, pp. 9–59.
- Gifford E., Foster A. *Morphology and evolution of vascular plants*. 3rd ed. New York, 1989. 626 p.
- Hartel K. Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lycopodien. *Beitr. Biol. Pfl.*, 1938, vol. 25, pp. 125–168. (In German)
- Philpson W. The significance of apical meristem in the phylogeny of land plants. *Plant Systematics and Evolution*, 1990, vol. 173, pp. 17–38.
- Frank M., Edwards M., Schultz E., McKain M., Fei Z., Sørensen I., Rose J., Scanlon M. Dissecting the olecular signatures of apical cell-type hootmeristems from two ancient land plant lineages. *New Phytologist*, 2015, pp. 893–904.
- Mukherjee K., Brocchieri L. Evolution of plant homeobox genes. *eLS*. doi: 10.1002/9780470015902.a0022865.

21. Burglin T. Analysis of TALE Superclass Homeobox Genes (MEIS, PBC, KNOX, Iroquois, TGIF) Reveals a Novel Domain Conserved between Plants and Animals. *Nucleic Acids Res.*, 1997, vol. 25, pp. 4173–4180.
22. Ito Y., Nakanomyo I., Motose H., Iwamoto K., Sawa S., Dohmae N., Fukuda H. Dodeca-CLE peptides as suppressors of plant stem cell differentiation. *Science*, 2006, vol. 313, pp. 842–845.
23. Scofield S., Murray J. KNOX Gene Function in Plant Stem Cell Niches. *Plant Mol. Biol.*, 2006, vol. 60, pp. 929–946.
24. Vollbrecht E., Veit B., Sinha N., Hake S. The developmental gene Knotted-1 is a member of a maize homeobox gene family. *Nature*, 1991, vol. 350, pp. 241–243.
25. Osipova M. A., Dolgikh E. A., Lutova L. A. Rol' transkriptsionnykh faktorov WOX i KNOX v razvitii rastenii i opukholeobrazovanii [Role of WOX and KNOX transcription factors in plant development and tumor formation]. *Ekologicheskaya genetika [Ecological genetics]*, 2006, vol. IV, issue 4, pp. 3–9. (In Russian)
26. Sinha N., Williams R., Hake S. Overexpression of the maize homeobox gene, *KNOTTED-1*, causes a switch from determinate to indeterminate cell fates. *Gene Dev.*, 1993, vol. 7, pp. 787–795.
27. Smith L., Greene B., Veit B., Hake S. A dominant mutation in the maize homeobox gene, Knotted-1, causes its ectopic expression in leaf cells with altered fates. *Development*, 1992, vol. 116, pp. 21–30.
28. Kerstetter R., Vollbrecht E., Lowe B., Veit B., Yamaguchi J., Hake S. Sequence analysis and expression patterns divide the maize Knotted1-like homeobox genes into two classes. *Plant Cell*, 1994, vol. 6, pp. 1877–1887.
29. Vollbrecht E., Reiser L., Hake S. Shoot meristem size is dependent on inbred background and presence of the maize homeobox gene, knotted1. *Development*. 2000, vol. 127, pp. 3161–3172.
30. Lee J., Kim D.-M., Lim Y., Pai H.-S. The shooty callus induced by suppression of tobacco CHRK1 receptor-like kinase is a phenocopy of the tobacco genetic tumor. *Plant Cell Reports*, 2004, vol. 23, pp. 397–403.
31. Lin W.-C. The Arabidopsis LATERAL ORGAN BOUNDARIES-Domain gene *ASYMMETRIC LEAVES2* functions in the repression of KNOX gene expression and in adaxial-abaxial patterning. *Plant Cell.*, 2003, vol. 15, pp. 2241–2252.
32. Chen J., Janssen B., Williams A. A gene fusion at homeobox locus: alterations in leaf shape and implications for morphological evolution. *Plant Cell.*, 1999, vol. 9, pp. 1289–1304.
33. Bharathan G., Goliber T., Moore C. Homologies in leaf form inferred from *KNOX1* gene expression during development. *Science*, 2002, vol. 296, pp. 1858–1860.
34. Scofield S., Dewitte W., Nieuwland J., Murray J. The Arabidopsis homeobox gene *SHOOT MERISTEMLESS* has cellular and meristem-organisational roles with differential requirements for cytokinin and *CYCD3* activity. *The Plant Journal*, 2013, vol. 75, pp. 53–66.
35. Jasinski S., Piazza P., Craft J., Hay A., Woolley L., Rieu I., Phillips A., Hedden P., Tsiantis M. *KNOX* action in Arabidopsis is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities. *Curr. Biol.*, 2005, vol. 15, pp. 1560–1565.
36. Yanai O., Shani E., Dolezal K., Tarkowski P., Sablowski R., Sandberg G., Samach A., Ori N. *Arabidopsis* *KNOX1* proteins activate cytokinin biosynthesis. *Curr. Biol.*, 2005, vol. 15, pp. 1566–1571.
37. Frank M., Rupp H., Prinsen E., Motyka V., Van Onckelen H., Schmulling T. Hormone autotrophic growth and differentiation identifies mutant lines of *Arabidopsis* with altered cytokinin and auxin content or signaling. *Plant Physiol.*, 2000, vol. 122, pp. 721–729.
38. Frugis G., Giannino D., Mele G., Nicolodi C., Chiappetta A., Bitonti M.B., Innocenti A.M., Dewitte W., Van Onckelen H., Mariotti D. Overexpression of *KNAT1* in lettuce shifts leaf determinate growth to a shoot-like indeterminate growth associated with an accumulation of isopentenyl-type cytokinins. *Plant Physiol.*, 2001, vol. 126, pp. 1370–1380.
39. Rupp H., Frank M., Werner T., Strand M., Schmulling T. Increased steady state mRNA levels of the *STM* and *KNAT1* homeobox genes in cytokinin overproducing *Arabidopsis thaliana* indicate a role for cytokinins in the shoot apical meristem. *The Plant Journal*, 1999, vol. 18, pp. 557–563.
40. Hamant O., Nogue F., Belles-Boix E., Jublot D., Grandjean O., Traas J., Pautot V. The *KNAT2* homeodomain protein interacts with ethylene and cytokinin signaling. *Plant Physiol.*, 2001, vol. 130, pp. 657–665.
41. Reinhardt D., Mandel T., Kuhlmeier C. Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs. *Plant Cell.*, 2000, vol. 12, pp. 507–518.
42. Hooley R. Gibberellins: perception, transduction and responses. *Plant Mol. Biol.*, 1994, vol. 26, pp. 1529–1555.
43. Hay A., Kaur H., Phillips A., Hedden P., Hake S., Tsiantis M. The gibberellin pathway mediates *KNOTTED1*-type homeobox function in plants with different body plans. *Curr. Biol.*, 2002, pp. 1557–1565.

44. Sakamoto T., Kamiya N., Ueguchi-Tanaka M., Iwahori S., Matsuoka M. KNOX homeodomain protein directly suppresses the expression of a gibberellin biosynthetic gene in the tobacco shoot apical meristem. *Genes Dev.*, 2001, vol. 15, pp. 581–590.
45. Bolduc N., Yilmaz A., Mejia-Guerra M., Morohashi K., O'Connor D., Grotewold E., Hake S. Unraveling the KNOTTED1 regulatory network in maize meristems. *Genes Dev.*, 2012, vol. 26, pp. 1685–1690.
46. Crawford K., Zambryski P. Plasmodesmata signaling: many roles, sophisticated statutes. *Current Opinion in Plant Biol.*, 1999, vol. 5, pp. 382–387.
47. Mele G., Ori N., Sato Y., Hake S. The knotted1-like homeobox gene *BREVIPEDICELLUS* regulates cell differentiation by modulating metabolic pathways. *Genes Dev.*, 2003, vol. 17, pp. 2088–2093.
48. Groover A., Mansfield S., DiFazio S., Dupper G., Fontana J., Millar R. et al. The Populus homeobox gene *ARBORKNOX1* reveals overlapping mechanisms regulating the shoot apical meristem and the vascular cambium. *Plant Mol. Biol.*, 2006, vol. 61, pp. 917–932.
49. Testone G., Condello E., Verde I., Nicolodi C., Caboni E., Dettori M.T. et al. The peach (*Prunus persica* L. Batsch) genome harbours 10 KNOX genes, which are differentially expressed in stem development, and the class 1 *KNOPE1* regulates elongation and lignification during primary growth. *J. Exp. Bot.*, 2012, vol. 63, pp. 5417–5435.
50. Douglas S., Chuck G., Dengler R., Pelecanda L., Riggs C. KNAT1 and ERECTA regulate inflorescence architecture in *Arabidopsis*. *Plant Cell.*, 2002, vol. 14, pp. 547–558.
51. Douglas S., Riggs C. Pedicel development in *Arabidopsis thaliana*: contribution of vascular positioning and the role of the *BREVIPEDICELLUS* and *ERECTA* genes. *Dev. Biol.*, 2005, vol. 284, pp. 451–463.
52. Venglat S., Dumonceaux T., Rozwadowski K., Parnell L., Babic V., Keller W. et al. The homeobox gene *BREVIPEDICELLUS* is a key regulator of inflorescence architecture in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, vol. 99, pp. 4730–4735.
53. Townsley B., Sinha N., Kang J. *KNOX1* genes regulate lignin deposition and composition in monocots and dicots. *Front. Plant Sci.*, no. 4, 2013, Article 21.
54. Luquita A., Urli L., Svetaz M.J., Gennaro A.M., Volpintesta R., Palatnik S. et al. Erythrocyte aggregation in rheumatoid arthritis: cell and plasma factor's role. *Clin. Hemorheol. Microcirc.*, 2009, vol. 41, pp. 49–56.
55. Palatnik M., Simoes M., Alves Z., Laranjeira N. The 60 and 63 kDa proteolytic peptides of the red cell membrane band-3 protein: their prevalence in human and non-human primates. *Hum. Genet.*, 1990, vol. 86, pp. 126–130.
56. Rodriguez R., Mecchia M., Debernardi J., Schommer C., Weigel D., Palatnik J. Control of cell proliferation in *Arabidopsis thaliana* by microRNA miR396. *Development*, 2010, vol. 137, pp. 103–112.
57. Yonekura-Sakakibara K., Tohge T., Matsuda F., Nakabayashi R., Takayama H., Niida R., Watanabe-Takahashi A., Inoue E., Saito K. Comprehensive flavonol profiling and transcriptome coexpression analysis leading to decoding gene-metabolite correlations in *Arabidopsis*. *Plant Cell.*, 2008, vol. 20, pp. 2160–2176.
58. Harrison C., Corley S., Moylan E., Alexander D., Scotland R., Langdale J. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf formation. *Nature*, 2005, vol. 434, pp. 509–514.
59. Kawai J., Tanabe Y., Soma S., Ito M. Class 1 KNOX gene expression supports the *Selaginella* rhizophore concept. *J. Plant Biol.*, 2010, vol. 53, pp. 268–274.
60. Sano R., Juráez C., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J. et al. KNOX homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not haploid meristems. *Evolution and Development*, 2005, vol. 7, pp. 69–78.
61. Sundas-Larsson A., Svenson M., Liao H., Engstrom P. A homeobox gene with potential developmental control function in the meristem of the conifer *Picea abies*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, vol. 95, pp. 15118–15122.
62. Hjortswang H., Sundas-Larsson A., Bharathan G., Bozhkov P., von Arnold S., Vahala T. KNOTTED1-like homeobox genes of gymnosperm, Norway spruce, expressed during somatic embryogenesis. *Plant Physiol. Biochem.*, 2002, vol. 40, pp. 837–843.
63. Ehlers K., Kollmann R. Primary and secondary plasmodesmata: structure, origin and functioning. *Protoplasma*, 2001, vol. 216, pp. 1–30.
64. Faulkner C., Akman O., Bell K., Jeffree C., Oparka K. Peeking into Pit Fields: A Multiple Twinning Model of Secondary Plasmodesmata Formation in Tobacco. *Plant Cell*, 2008, vol. 20, pp. 1504–1518.
65. Walker D., Hill G., Wood S., Smallwood R., Southgate J. Agent-based computational modelling of epithelial cell monolayers: Predicting the effect of exogenous calcium concentrations on the rate of wound closure. *Nanobioscience*, 2004, vol. 3, pp. 153–163.

66. Cooke T., Tilney M., Tilney L. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata. *BIOS Scientific*, 1996, pp. 471–488.
67. Imaichi R., Hiratsuka R. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network. *Am. J. Bot.*, 2007, vol. 94, pp. 1911–1921.
68. Pryer K., Schuettelpelz E., Wolf P., Schneider H., Smith A., Cranfill R. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*, 2004, vol. 91, pp. 582–1598.
69. Gunning B. E. S., Hughes J. E., Hardham A. R. Formative and proliferative divisions, cell differentiation and developmental changes in the meristem of *Azolla* roots. *Planta*, 1978, vol. 143, pp. 121–144.
70. Ding B., Haudenschild J., Hull R., Wolf S., Beachy R., Lucas W. Secondary plasmodesmata are specific sites of localization of the tobacco mosaic virus movement protein in transgenic tobacco plants. *Plant Cell*, 1992, vol. 4, pp. 915–928.
71. Ding B., Haudenschild J., Willmitzer L., Lucas W. Correlation between arrested secondary plasmodesmal development and onset of accelerated leaf senescence in yeast acid invertase transgenic tobacco plants. *Plant J.*, 1993, vol. 4, pp. 179–189.
72. Ding B., Lucas W. Secondary plasmodesmata: biogenesis, special functions, and evolution. *Membranes: Specialized Functions in Plants*. Eds M. Smallwood, P. Knox, D. Bowles. BIOS Scientific Publishers, 1996, pp. 489–506.
73. Evkaikina A., Romanova M., Voitsekhovskaja O. Evolutionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vascular plants: structural background and models to study. *Front. Plant. Sci.*, no. 5:31. 2014.
74. Kempers R., van Bel A. Symplasmic connections between sieve element and companion cell in the stem phloem of *Vicia faba* L. have a molecular exclusion limit of at least 10 kDa. *Planta*, 1997, vol. 201, pp. 195–201.
75. Oparka K., Cruz S. The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules. *Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 2000, vol. 51, pp. 323–347.
76. Chen M., Tian G., Gafni Y., Citovsky V. Effects of calreticulin on viral cell-to-cell movement. *Plant Physiol.*, 2005, vol. 138, pp. 1866–1876.
77. Imlau A., Truernit E., Sauer N. Cell-to-cell and long-distance tracking of green fluorescent protein in the phloem and symplastic unloading of the protein into sink tissues. *Plant Cell*, 1999, vol. 11, pp. 309–322.
78. Deom C., Oliver M., Beachy R. The 30-kilodalton movement protein of tobacco mosaic virus potentiates virus movement. *Science*, 1987, vol. 237, pp. 389–394.
79. Waigmann E., Lucas W., Citovsky V., Zambryski P. Direct functional assay for tobacco mosaic virus cell-to-cell movement protein and identification of a domain involved in increasing plasmodesmatal permeability. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1994, vol. 91, pp. 1433–1437.
80. Citovsky V., Wong M., Shaw A., Prasad B., Zambryski P. Visualization and characterization of tobacco mosaic virus movement protein binding to singlestranded nucleic acids. *Plant Cell*, 1992, vol. 4, pp. 397–411.
81. Tomenius K., Clapham D., Meshi T. Localization by immunogold cytochemistry of the virus-coded 30K protein in plasmodesmata of leaves infected. *Virology*, 1987, vol. 160, pp. 363–371.
82. Wolf S., Deom C., Beachy R., Lucas W. Movement protein of tobacco mosaic virus modifies plasmodesmata size exclusion limit. *Science*, 1989, vol. 246, pp. 377–379.
83. Jackson D., Veit B., Hake S. Expression of maize KNOTTED1 related homeobox genes in the shoot apical meristem predicts patterns of morphogenesis in the vegetative shoot. *Development*, 1994, vol. 120, pp. 405–413.
84. Lucas W. Plasmodesmata-intercellular channels for macromolecular transport in plants. *Curr. Opin. Cell Biol.*, 1995, pp. 673–680.
85. Kim J., Yuan Z., Cilia M., Khalfan Z., Jackson D. Intercellular trafficking of a KNOTTED1 green fluorescent protein fusion in the leaf and shoot meristem of *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, vol. 99, pp. 4103–4108.
86. Heinlein M., Epel B. Macromolecular transport and signaling through plasmodesmata. *Int. Rev. Cytol.*, 2004, vol. 235, pp. 93–164.
87. Xoconostle-Cazares B., Xiang Y., Ruiz-Medrano R., Wang H., Monzer J., Yoo B., McFarland K. C., Franceschi V. R., Lucas W. Plant paralog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem. *Science*, 1999, vol. 283, pp. 94–98.
88. Zavaliev R., Ueki S., Epel B., Citovsky V. Biology of callose (β -1,3-glucan) turnover at plasmodesmata. *Protoplasma*, 2011, vol. 248, pp. 117–130.

89. Kragler F., Monzer J., Shash K., Xoconostle-Cazares B., Lucas W.J. Cell-to-cell transport of proteins: Requirement for unfolding and characterization of binding to a putative plasmodesmal receptor. *Plant*, 1998, vol. 15, pp. 367–381.
90. Aoki K., Kragler F., Xoconostle-Cázares B., Lucas W. A subclass of plant heat shock cognate 70 chaperones carries a motif that facilitates trafficking through plasmodesmata. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, vol. 99, pp. 16342–16347.
91. Horwich A., Fenton W., Chapman E., Farr G. Two families of chaperonin: physiology and mechanism. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 2007, vol. 23, pp. 115–145.
92. Xu X., Wang J., Xuan Z., Goldshmidt A., Borrill P., Hariharan N., Kim J., Jackson D. Chaperonins facilitate KNOTTED1 cell-to-cell trafficking and stem cell function. *Science*, 2011, vol. 333, pp. 1141–1144.
93. Perbal M.-C., Haughn G., Saedler H., Schwarz-Sommer Z. Non-cell-autonomous function of the Antirrhinum floral homeotic proteins DEFICIENS and GLOBOSA is exerted by their polar cell-to-cell trafficking. *Development*, 1996, vol. 122, pp. 3433–3441.
94. Sessions A., Yanofsky M., Weigel D. Cell — cell signaling and movement by the floral transcription factors LEAFY and APETALA1. *Science*, 2000, vol. 289, pp. 779–782.
95. Helariutta Y., Fukaki H., Wsocka-Diller J., Nakajima K., Jung J., Sena G., Hauser M. T., Benfey P.N. The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling. *Cell*, 2000, vol. 101, pp. 555–567.
96. Nakajima K., Benfey P. Signalling in and out: control of cell division and differentiation in the shoot and root. *Plant Cell*, 2002, no. 14 (Suppl.), pp. 265–276.
97. Ruiz-Medrano R., Xoconostle-Cazares B., Lucas W. The phloem as a conduit for inter-organ communication. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, vol. 4, pp. 202–209.
98. Wu X., Weigel D., Wigge P. Signaling in plants by intercellular RNA and protein movement. *Genes Dev.*, 2002, vol. 16, pp. 151–158.
99. Voinnet O., Baulcombe D. Systemic signaling in gene silencing. *Nature*, 1997, vol. 389, pp. 553.
100. Voinnet O., Vain P., Angel S., Baulcombe D. Systemic spread of sequence-specific transgene RNA degradation in plants is initiated by localized introduction of ectopic promoterless DNA. *Cell*, 1998, vol. 95, pp. 177–187.
101. Vance V., Vaucheret H. RNA silencing in plants — Defense and counterdefense. *Science*, 2001, vol. 292, pp. 2277–2280.
102. Mathieu J., Warthmann N., Küttner F., Schmid M. Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.*, 2007, vol. 17, pp. 1055–1060.

Статья поступила в редакцию 2 октября, принята 24 октября 2015 г.

Сведения об авторах:

Климова Екатерина Андреевна — студент, старший лаборант

Войцеховская Ольга Владимировна — и.о. зав. Лабораторией, кандидат биологических наук (Геттингенский Университет им. Георга Аугуста, Геттинген, Германия)

Klimova Ekaterina A. — student, researcher

Voitsekhovskaja Olga V. — Head of Department, PhD (Georg-August-Universitaet, Goettingen, Germany)