

А. И. Евкайкина, М. А. Романова<sup>1</sup>, О. В. Войцеховская

## Плазмодесмы и межклеточный транспорт регуляторных макромолекул — эволюционный аспект

A. I. Evkaikina, M. A. Romanova, O. V. Voitsekhovskaja

Plasmodesmata and cell-to-cell transport of macromolecular regulators: evolutionary aspect

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург  
ovoitse@yandex.ru

У многоклеточных организмов для координации процессов роста и развития необходим обмен информацией между клетками. У высших растений для этой цели используются уникальные наноструктуры, соединяющие клетки, — плазмодесмы. Перенос по плазмодесмам таких регуляторов развития, как микроРНК и белки-факторы транскрипции, играет ключевую роль в регуляции морфогенеза цветковых растений. Однако неизвестно, участвует ли этот процесс в морфогенезе эволюционно древних таксонов высших растений. В обзоре рассматриваются возможности исследования этого вопроса с применением модельных объектов — представителей плаунообразных.

**Ключевые слова:** плазмодесмы, межклеточный транспорт, морфогенез, плаунообразные, неклеточноавтономные белки, факторы транскрипции KNOX.

Структура и функции плазмодесм активно изучаются со времени их открытия Е. Tangle в 1879 г., и исследования далеки от завершения. Это связано в первую очередь с методическими сложностями изучения этих наноструктур. В силу своих размеров (диаметр 50–200 нм), плазмодесмы находятся на пределе разрешения световой микроскопии, и основным методом их исследования до недавнего времени оставались методы электронной микроскопии, которые имеют ограничения для функциональных исследований (Ehlers, Kollmann, 2001). Поскольку плазмодесмы прочно «встроены» в клеточную стенку, невозможно применять к ним биохимические подходы, используемые при выделении клеточных органелл. Только в последнее время появились методы, которые позволяют сочетать функциональные исследования с исследованиями тонкой структуры, такие как сканирующая электронная микроскопия с полевой эмиссией (Faulkner et al., 2008) и трехмерная структурированная иллюминационная микроскопия с разрешением за пределами барьера дифракции (Fitzgibbon et al., 2010). С самого начала открытия плазмодесм предполагалось, а в дальнейшем было подтверждено экспериментально, что их роль состоит в межклеточном переносе воды, питательных веществ и низкомолекулярных сигналов. Однако новейшие исследования показывают, что роль плазмодесм этим не ограничена: открытие последних

двух десятилетий — участие плазмодесм в регуляции морфогенеза цветковых растений путем селективного транспорта регуляторных макромолекул между клетками (Lucas et al., 1993).

Белки-факторы транскрипции, а также регуляторные РНК, которые синтезируются в одних клетках, но выполняют свои функции в других, называются неклеточноавтономными. Недавно удалось охарактеризовать протеом плазмодесм *Arabidopsis thaliana* (Fernandes-Calvino et al., 2011). Хотя картина протеома по-прежнему нуждается в уточнениях, данные убедительно показывают, что плазмодесмы цветковых растений представляют собой обогащенную рецепторами структуру. Рецепторная функция плазмодесм, вероятно, не в последнюю очередь связана с процессами распознавания неклеточноавтономных макромолекул, предназначенных для межклеточного транспорта. Механизмы транспорта и селективности переноса этих молекул через плазмодесмы только начинают исследоваться. Их выявление представляет собой одну из важнейших, и при этом методически наиболее сложных, проблем науки о растениях. Одним из интереснейших и практически неизученных аспектов остается вопрос о том, участвуют ли плазмодесмы в межклеточном переносе регуляторов развития у эволюционно древних таксонов высших растений.

### Появление плазмодесм в эволюции и в онтогенезе клетки

Плазмодесмы представляют собой каналы диаметром от нескольких десятков до сотен нанометров, соединяющие соседние клетки между собой. Они обеспечивают непрерывность цитоплазмы и плазматической мембраны соседних клеток, а в большинстве случаев — также непрерывность мембран эндоплазматического ретикулама благодаря присутствию десмотрубочек. Можно заключить, что у тех многоклеточных организмов, где клетки неподвижны и окружены ригидной клеточной стенкой, плазмодесмы образуют наиболее простой и удобный канал для клеточных коммуникаций. Действительно, плазмодесмы обнаружены у высших растений, многоклеточных водорослей и фототрофных протистов (но не у всех групп; см. обзор Raven, 2005), а также у небольшого количества видов

многоклеточных грибов (см. обзор Lucas et al., 1993). В обзоре Raven (2005) показано, что плазмодесмы возникли независимо у бурых водорослей, харовых водорослей и до пяти раз у зеленых водорослей. Хотя истинные многоклеточные формы встречаются также среди красных водорослей, гаптофитов и динофлагеллят, они не образуют плазмодесмы.

В зависимости от того, на какой стадии клеточного цикла они появляются, плазмодесмы классифицируются как первичные (цитокинетические) и вторичные (пост-цитокинетические). Первичные плазмодесмы могут подвергаться вторичным модификациям путем добавления новых каналов или же в некоторых случаях служить «матрицами» для образования на этом месте вторичных плазмодесм (Faulkner et al., 2008). Механизм формирования первичных плазмодесм строго коррелирует с механизмом клеточного деления: первичные плазмодесмы образуются между клетками, которые делятся с образованием срединной пластинки, но не борозды деления (Stewart et al., 1973), возможно, за исключением некоторых бурых водорослей (Katsaras et al., 2009).

Наличие только вторичных плазмодесм, при отсутствии первичных, отмечается у некоторых водорослей. Пример — *Chara corallina*, где простые плазмодесмы, не содержащие десмотрубочек, формируются как отверстия в уже существующих клеточных стенках (Francheschi et al., 1994). Интересно отметить, что Bresknock et al. (2011) недавно сообщили о присутствии десмотрубочек в плазмодесмах у того же вида. У *Chara zeylanica* обнаруживаются первичные плазмодесмы, содержащие десмотрубочки и по структуре схожие с плазмодесмами *Embryophyta*, а вторичные плазмодесмы не образуются (Cook et al., 1997). Таким образом, встречаются как харовые водоросли, клетки которых соединены исключительно первичными плазмодесмами, так и харовые водоросли, где межклеточные связи представлены плазмодесмами вторичного происхождения. По нашим данным, к настоящему времени не обнаружены представители харовых водорослей, способные формировать и первичные, и вторичные плазмодесмы, как свойственно семенным растениям.

Вопросы происхождения плазмодесм в эволюции в связи с их мембранной организацией и функцией экспорта фотосинтатов подробно рассмотрены в ряде обзоров Ю. В. Гамалея (см., напр.: Гамалея, 2013). Там же на ряде примеров показана тесная взаимосвязь между функционированием плазмодесм и фотосинтетической функцией хлоропластов. Niklas (2000) предполагал, что такие признаки многоклеточного тела растений, как наличие плазмодесм и клеточной стенки, могли возникнуть в результате латерального переноса генов цианобактериального эндосимбионта в ядро хозяина во время или сразу после возникновения первичной эндосимбиотической ассоциации в далеком прошлом. Он аргументировал, что такие признаки, как клеточная дифференциация, плазмодесмоподобные структуры и механизмы контроля ориентации клеточных делений,

присущи современным и, вероятно, древним цианобактериям (Niklas, 2000). По мнению других авторов, это маловероятно, поскольку межклеточные связи у цианобактерий по структуре более напоминают щелевые контакты, чем плазмодесмы (Raven, 2005). Однако недавно открытый механизм регуляции развития плазмодесм пластидными сигналами (Burch-Smith et al., 2011; Burch-Smith, Zambryski, 2012) поддерживает гипотезу Niklas.

### Предполагаемые функциональные различия первичных и вторичных плазмодесм покрытосеменных растений

Несмотря на то что у цветковых растений имеются и первичные, и вторичные плазмодесмы, именно последним приписывалась особая роль в транспорте информационных макромолекул, сигналов и вирусов (Ding et al., 1992, 1993; Ding, Lucas, 1996). Ding et al. (1993) предполагали, что вторичные плазмодесмы отличаются от первичных по способности транспортировать из клетки в клетку регуляторы развития. Ding et al. (1992) обнаружили, что плазмодесмы между клетками мезофилла листа, которые по происхождению являются первичными с более поздними вторичными модификациями, отличаются от изначально вторичных плазмодесм, соединяющих клетки обкладки проводящих пучков и клетки-спутники флоэмы: транспортные белки вируса табачной мозаики (TMV-MP) способны обратимо расширять первые, но не вторые (Ding et al., 1992). Kim et al. (2003) изучали межклеточный транспорт зеленого флуоресцентного белка (GFP), слитого с KN1 — неклеточноавтономным фактором транскрипции класса KNOTTED1 из *Zea mays* (Hake, Freeling, 1986), который функционирует в апикальной меристеме побега (АМП). Они обнаружили, что GFP-KN1 был способен передвигаться по плазмодесмам из слоя L1 в слой L2 АМП, но не далее; во взрослых листьях GFP-KN1 мог перемещаться из мезофилла в эпидерму, но не в обратном направлении. Плазмодесмы, соединяющие клетки слоев L1 и L2 АМП (которые в дальнейшем производят соответственно эпидерма и мезофилл листа), являются вторичными, что также может указывать на особенные регуляторные свойства вторичных плазмодесм у цветковых растений. В то же время, ряд неклеточноавтономных факторов транскрипции, напр. CPC и SHR (Kurata et al., 2005; Rim et al., 2011), могут перемещаться между клетками, соединенными первичными плазмодесмами (трихобласты и атрихобласты в случае CPC, эндодерма и кора в случае SHR).

### Первичные и вторичные плазмодесмы несеменных растений

Исследования папоротникообразных — их гаметофитов, а также апикальных меристем корня и побега спорофитов — показали, что все плазмодесмы в этих объектах возникают исключительно во время цитокси-

неза (Gunning, 1978; Gunning et al., 1978; Tilney et al., 1990; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Романова и др., 2010). Оказалось, что (не)способность образовывать вторичные плазмодесмы находит отражение в характере симпластной организации АМП. АМП папоротников содержит единственную апикальную инициаль, называемую также апикальной клеткой, которая производит в регулярном порядке мерофиты. Все клетки в пределах АМП папоротников — недавно образовавшиеся, поскольку мерофиты быстро замещаются новыми. У папоротников регуляция числа плазмодесм между клетками наблюдается в следующих случаях. Во-первых, резкое увеличение числа плазмодесм имеет место в клеточной стенке будущей апикальной клетки (Tilney et al., 1990). Во-вторых, в ходе клеточных делений мерофитов в стенках образующихся клеток закладывается такое число плазмодесм, что при последующем растяжении этих стенок плотность плазмодесм становится примерно равной плотности плазмодесм в клеточных стенках уже существующих клеток. В-третьих, число плазмодесм в клеточных стенках последних субапикальных клеток, образующихся из стареющей апикальной клетки, резко снижается, и за этим следует остановка роста органа (Gunning, 1978). Таким образом, количество и плотность плазмодесм в клеточных стенках закончивших рост клеток папоротников зависит от изначального числа плазмодесм, образовавшихся в стенках апикальной клетки при ее делении, от степени растяжения клеток, от общего числа клеточных делений и, возможно, от потерь при зарастании некоторых плазмодесм. В связи с этим у папоротников (гаметофитов и спорофитов) обнаруживается градиент плотности плазмодесм, начиная от апикальной клетки, где плотность плазмодесм достигает максимальных значений (Cooke et al., 1996). Следствием наличия такого градиента может быть ограничение потенциала роста у папоротников числом плазмодесм между клетками (Gunning, 1978): дальнейший рост становится невозможным при исчерпании «запаса» плазмодесм.

У семенных растений АМП включают множественные апикальные инициали, организованные в клеточные слои. Периклиальные клеточные стенки между слоями сохраняются в пределах меристемы в течение всего периода ее функционирования, и иногда можно отследить существование этих клеточных стенок вплоть до протодермы зародыша (Cooke et al., 1996). Поскольку клетки АМП семенных растений могут формировать вторичные плазмодесмы, там нет видимых градиентов плотности плазмодесм. Проанализировав распределение и плотность плазмодесм в апикальных меристемах корня и побега у папоротникообразных и у семенных растений, Cooke et al. (1996) описали два основных типа организации плазмодесменных сетей *Embryophyta*. У папоротникообразных сеть первичных плазмодесм соединяет клетки, объединенные общим происхождением (т. наз. lineage-specific network of primary plasmodesmata). Напротив, у семенных растений клетки разных клеточных линий могут

быть соединены как первичными, так и вторичными плазмодесмами независимо от общности происхождения (т. наз. interface-specific network of primary and secondary plasmodesmata). Тип плазмодесменной сети оказывается тесно связанным с типом структурной организации АМП: для АМП с единственной инициалью характерна сеть первичных плазмодесм, а для АМП со множественными инициалами — сеть первичных и вторичных плазмодесм, соединяющих клетки разных клеточных слоев (Cooke et al., 1996).

Считается установленным, что *Embryophyta* произошли от харовых водорослей, клетки которых были соединены исключительно первичными плазмодесмами (Cook et al., 1998). Когда же возникла способность к формированию вторичных плазмодесм в эволюции растений? У плаунообразных — сестринской по отношению ко всем остальным сосудистым растениям группы — АМП с единственной инициалью и с градиентом плазмодесм свойственна представителям сем. *Selaginellaceae*, а АМП со множественными инициалами и равномерным распределением первичных и вторичных плазмодесм — представителям сем. *Isoëtaeae* и *Lycopodiaceae* (Imaichi, Hiratsuka, 2007). Возникла ли способность формировать вторичные плазмодесмы у семенных растений и у некоторых представителей плаунообразных независимо, или же папоротникообразные утратили эту способность? У мохообразных тип плазмодесм и их распределение в АМП гаметофитов и спорофитов такие же, как у папоротникообразных, что позволяет полагать, что вторичные плазмодесмы плаунообразных и семенных растений имеют независимое происхождение (Ligrone, Duckett, 1998; Mansouri, 2012).

Как известно, формирование вторичных плазмодесм необходимо для успешного приживания привитых побегов. Интересно, что в литературе существует только одно упоминание о прививании плаунообразных, а именно *Selaginella arborea* (сейчас *S. willdenovii*; Daniel, 1901). Известно, что возможны успешные прививки папоротникообразных (напр., Valverde, Sabanadzovic, 2009). Таким образом, несмотря на отсутствие вторичных плазмодесм в тканях, папоротникообразные, но, вероятно, не плаунообразные, способны формировать вторичные плазмодесмы в определенных случаях, таких как срастание подвоя и привоя.

### Некоторые функциональные аспекты плазмодесм семенных и несеманных растений

Плазмодесмы покрытосеменных растений играют важную роль в межклеточном системном транспорте вирусов (Epel, 2009). Интересно, что в литературе имеются очень немногочисленные сообщения о вирусной инфекции несеманных растений и ее системном характере. Известно всего семь таких сообщений (Valverde, Sabanadzovic, 2009 и ссылки в тексте; Scheets et al., 2011 и ссылки в тексте), в том числе открытие ранее неизвестного РНК-вируса, обнаруженного у папорот-

ника *Cyrtomium falcatum*, который отнесли к новому таксону Pteridovirus (Valverde, Sabanadzovic, 2009). Зараженные растения *C. falcatum* демонстрировали видимые признаки межклеточного распространения этого вируса по плазмодесмам. Вирусная инфекция могла передаваться от зараженного подвоя к здоровому привою, а также вертикально от споры к споре, хотя попытки заразить виды покрытосеменных растений через поранение были неудачными (Valverde, Sabanadzovic, 2009). Можно предположить, что крайне редкая встречаемость вирусных заболеваний несеманных растений по сравнению с семенными, так же как и строгая приуроченность птеридовируса к папоротникообразным хозяевам, объясняются существенными различиями в организации и регуляции плазмодесм несеманных и семенных растений. На эти предполагаемые различия могут указывать и некоторые характеристики генома *Selaginella moellendorffii* (Banks et al., 2011). Во-первых, гены, кодирующие предшественники транскрипционных малых интерферирующих РНК (tasiRNA), отсутствуют в геноме этого вида (Banks et al., 2011). tasiRNA представляют собой сигналы замолкания генов, которые у цветковых растений действуют не клеточно-автономно и распространяются локально на расстояние 10–15 клеток (см. обзор Hyun et al., 2011). Во-вторых, доля генов-предшественников малых РНК длиной 24 нуклеотида, которые распространяются по растению системно дальним транспортом, очень низка у *S. moellendorffii*. Эти данные могут указывать на то, что способность плазмодесм опосредовать транспорт вирусных и эндогенных РНК у древних таксонов сосудистых растений намного ниже, чем у цветковых.

В настоящее время о том, какие физиологические механизмы участвуют в регуляции биогенеза плазмодесм и межклеточного транспорта, известно немного. На примерах трихом табака и клеток *Chara corallina* установлено, что транспорт по плазмодесмам регулируется дифференциалами тургорного давления (Ding, Mazawa, 1989; Oparka, Prior, 1992). Сходный механизм регуляции, вероятно, функционирует и в плазмодесмах на границе между флоэмой и мезофиллом (Voitsekhojskaja et al., 2006). Хотя ряд данных указывает на то, что перенос по плазмодесмам может быть важным механизмом межклеточного транспорта гормонов, в частности, ауксина (Han et al., 2014), есть всего лишь несколько сообщений о роли гормонов в регуляции самих плазмодесм у цветковых. Цитокинины, ауксины, АБК, брассиностероиды и этилен — древние гормоны растений, которые обнаруживаются уже у водорослей, но пути трансдукции этих гормональных сигналов у различных таксонов *Embryophyta* эволюционировали в различной степени (Kutschera, Wang, 2012; McAdam, Brodribb, 2012; Paponov et al., 2009; Pils, Heyl, 2009; Prigge, Bezanilla, 2010; Yasumura et al., 2012). Жасмонаты и гиббереллины появились в эволюции позже: отдельные звенья пути биосинтеза жасмоната присутствуют уже у представителя мохообразных *Physcomitrella patens*, но жасмоновая кислота не синтезируется

(Stumpe et al., 2010). Для плаунообразных пока что нет данных о наличии пути биосинтеза жасмоновой кислоты. Однако Li et al. (2012) обнаружили, что у *S. moellendorffii* в ответ на действие грибных элиситоров синтезируются летучие терпены; тот же ответ характерен и для семенных растений, где известно, что промежуточным звеном трансдукции сигнала является жасмонат. Интересно отметить, что ферменты биосинтеза летучих терпенов у *S. moellendorffii* частично кодируются уникальными генами, гомологи к которым не выявлены у цветковых. Ключевые компоненты путей трансдукции гиббереллинового сигнала присутствуют в геноме *S. moellendorffii*, но не *P. patens* (Schwechheimer, Willige, 2009). Таким образом, можно ожидать, что гормональная регуляция плазмодесм, сходная с таковой цветковых растений, хотя бы частично присутствует у представителей несеманных сосудистых растений.

У цветковых растений показано, что цитокинины могут вызывать формирование вторичных плазмодесм (Ormenese et al., 2000, 2006), а соотношение АБК/цитокинины может влиять на ультраструктуру плазмодесм (Botha, Cross, 2000). Поскольку у мохообразных, плаунообразных сем. *Selaginellaceae* и папоротникообразных обнаруживаются только первичные плазмодесмы, а вторичные плазмодесмы у плаунообразных сем. *Lycopodiaceae* и сем. *Isoëtaceae* и у семенных растений, вероятно, возникли независимо, то представляет интерес исследование влияния цитокинина на формирование плазмодесм у этих групп несеманных растений. Ауксин может вызывать отложение каллозы в плазмодесмах *A. thaliana* и влиять таким образом на свой собственный симпластный транспорт, а также на перенос ряда других регуляторных молекул (Han et al., 2014). Гиббереллины у тополя активируют экспрессию генов, кодирующих глюкангидролазы, что способствует гидролизу каллозы в плазмодесмах и их открытию весной, когда спящие меристемы трогаются в рост (Rinne et al., 2011). Салициловая кислота, образующаяся в ответ на действие патогенных элиситоров, усиливает формирование сложных ветвящихся плазмодесм в листьях *A. thaliana* (Fitzgibbon et al., 2013). Поскольку такие плазмодесмы, как правило, пропускают только небольшие молекулы (Oparka et al., 1999), увеличение их образования в ответ на действие салицилата может представлять собой часть ответа растений на патогены, с целью снизить неселективный перенос патогенных макромолекул или вирусных частиц между клетками. Кроме того, салицилаты в ответ на патогенную атаку индуцируют закрытие плазмодесм каллозой (Wang et al., 2013). Подобные исследования не проводились на представителях других таксонов растений. Недавно у цветковых растений был открыт чрезвычайно интересный аспект регуляции формирования и функционирования плазмодесм. Обнаружено, что активные формы кислорода, а также ряд других пластидных сигналов, способны регулировать число плазмодесм в клетках зародыша (Burch-Smith et al., 2011). Кроме того, редокс-статус митохондрий и пластид регулирует про-

пускную способность плазмодесм в зрелых клетках растений (Benitez-Alfonso et al., 2009; Rutschow et al., 2011; Stonebloom et al., 2012; Burch-Smith, Zambryski, 2012). Этот тип регуляции также не изучался у несенных растений.

### Факторы транскрипции KNOX — наиболее изученные неклеточноавтономные регуляторы развития цветковых растений

Межклеточный транспорт транскрипционных факторов по плазмодесмам был открыт в апикальных меристемах на примере белка KNOTTED1 (KN1) кукурузы — первого обнаруженного у растений гомеодоменсодержащего фактора транскрипции. Гомеодоменсодержащие белки — продукты гомеобокс-генов — являются «переключателями» программ развития живых организмов, в том числе высших растений. В настоящий момент наиболее изученными неклеточноавтономными факторами транскрипции растений являются белки, принадлежащие к 1 классу KNOX (KNOTTED1-like homeobox) транскрипционных факторов семейства TALE (Three Amino Acid Loop Extension) цветковых растений (Bertolino et al., 1995; Chang et al., 1997; Krusell et al., 1997; Berthelsen et al., 1998a; Sakamoto et al., 2001). Они исключительно важны для функционирования апикальных меристем побегов, так как подавляют органогенез, активируя экспрессию генов биосинтеза цитокининов и ингибируя гены биосинтеза гиббереллинов и лигнина, и способствуют тем самым поддержанию в меристеме пула недифференцированных клеток (Vollbrecht et al., 1991; Lincoln et al., 1994; Jackson et al., 1994; Nishimura et al., 1999; Sentoku et al., 1999; Sakamoto et al., 2001; Yanai et al., 2005; Sakamoto et al., 2006; Hay, Tsiantis, 2010). Несмотря на то что белки KNOX как факторы транскрипции проявляют активность в ядре, установлено, что они не являются по умолчанию ядерными (Cole et al., 2006), а в условиях отсутствия факторов, определяющих их ядерную локализацию, остаются в цитоплазматическом компартменте и активно перемещаются по плазмодесмам из клетки в клетку (Lucas et al., 1995). Факторами, которые направляют KNOX-белок в ядро, являются белки BELL, принадлежащие к другому классу гомеодоменных белков растений (Cole et al., 2006).

На сегодняшний день две модельные системы наглядно показали значение межклеточного транспорта белка KNOX для регуляции клеточной дифференциации. Одной из них является АМР цветковых растений, свойства которой определяются активностью генов KNOX. Для *Z. mays* было установлено, что экспрессия гена *KNOTTED1* имеет место лишь в подповерхностных клетках слоя L2 апикальной меристемы побега, но не в поверхностных клетках слоя L1. Однако белок KN1 обнаруживается в обоих слоях L1 и L2, что свидетельствует о его способности перемещаться между слоями апикальной меристемы *Z. mays* (Lucas et al.,

1995). Другой моделью являются ткани листа, в дифференцированных клетках которых KNOX-гены в норме замалчиваются. Однако, если по каким-либо причинам транскрипционное замалчивание генов KNOX в мезофилле нарушается, происходит формирование эктопических меристем в эпидерме листа. Это явление также было открыто и изучено на примере белка *Z. mays* KN1 (Hake et al., 1989; Vollbrecht et al., 1991). В дальнейшем было показано, что аналогичным образом проявляется эктопическая экспрессия в листе цветковых растений ряда других KNOTTED1-подобных белков: KNAT1 (*A. thaliana*), SHOOTMERISTEMLESS (STM, *A. thaliana*) NTH15 (*Nicotiana tabacum*). Важно отметить, что формирование эктопических меристем имеет место только в том случае, когда замалчивание генов KNOX нарушается в мезофилле листа, и белки KNOX транспортируются в клетки эпидермы по плазмодесмам. При нарушении замалчивания генов KNOX в эпидерме листа белки KNOX остаются в клетках эпидермы (перемещения в подлежащие клетки мезофилла не происходит), но эктопические меристемы при этом не образуются. Эти данные свидетельствуют об исключительной селективности и высокой биологической значимости самого процесса межклеточного транспорта белков KNOX.

Гены ортологов гомеодомен-содержащих факторов транскрипции семейства KNOX описаны для всех таксонов высших растений (Hay, Tsiantis, 2010), однако их роль в функционировании апикальных меристем, а также факт межклеточного переноса, показаны только для цветковых. У цветковых растений транспорт белков KNOX является активным и селективным, так как плазмодесмы в норме не способны пропускать сопоставимые по размеру молекулы (Heinlein, Epel, 2004; Bolduc et al., 2009). Наиболее важным и в то же время наиболее трудным для решения остается вопрос о механизмах избирательного переноса по плазмодесмам. Установлено, что гомеодомен белков KNOX необходим для межклеточного переноса, но не является единственным регулятором, поскольку не все гомеодоменсодержащие белки неклеточноавтономны. Однако попытки определить ключевые факторы селективности с помощью рекомбинантных белков KNOX, несущих делеции различных участков аминокислотных последовательностей, не дали результатов. Также до сих пор остается неизвестным, каким образом свойства плазмодесм влияют на перемещение KNOX-белков между клетками. Недавние исследования показали, что важную роль в переносе по плазмодесмам белков KNOX, а также, возможно, и других неклеточноавтономных факторов транскрипции, у цветковых растений играют шаперонины (Xu et al., 2011).

### Перспективы исследований: плаунообразные как модельные объекты

Плаунообразные как сестринская по отношению к другим сосудистым растениям группа важны для

Таблица

Локализация продуктов генов KNOX (мРНК, белков)  
у некоторых представителей несеменных сосудистых растений

| Вид                           | Продукты генов KNOX | Локализация продуктов генов KNOX  | Источник               |
|-------------------------------|---------------------|---|------------------------|
| <b>Папоротникообразные</b>    |                     |   |                        |
| <i>Ceratopteris richardii</i> | <i>CrKNOX1</i> мРНК | АМП: единственная инициаль, поверхностные производные апикальной инициали; примордий листа; прокамбий | Sano et al., 2005      |
|                               | <i>CrKNOX2</i> мРНК | АМП: единственная инициаль, поверхностные производные апикальной инициали; примордий листа; прокамбий |                        |
| <i>Osmunda regalis</i>        | Белок-гомолог KNOX  | АМП: периферические клетки, подповерхностные клетки; примордий листа; прокамбий                       | Harrison et al., 2005  |
| <i>Anagramma chaeophylla</i>  | Белок-гомолог KNOX  | АМП; примордий листа; прокамбий   | Bharathan et al., 2002 |
| <b>Плаунообразные</b>         |                     |   |                        |
| <i>Selaginella kraussiana</i> | <i>SkKNOX1</i> мРНК | АМП: подповерхностные клетки  | Harrison et al., 2005  |
|                               | <i>SkKNOX2</i> мРНК | Междоузлия побегов  |                        |
| <i>Selaginella uncinata</i>   | <i>SuKNOX1</i> мРНК | Клетки АМП, в т. ч. единственная инициаль   | Kawai et al., 2010     |

изучения эволюции межклеточного транспорта регуляторов развития. Особый интерес, на наш взгляд, представляют сравнительные исследования аспектов этого транспорта у двух групп плаунообразных: с симпластической организацией АМП, (1) контрастной и (2) аналогичной таковой АМП семенных растений (Evkaikina et al., 2014). Такими модельными объектами могут стать представители сем. *Selaginellaceae* и *Lycopodiaceae/Isoëtaceae* соответственно. Как указано выше, у цветковых растений наиболее изученными неклеточноавтономными регуляторами функционирования АМП являются факторы транскрипции KNOX (Jackson, 2005). У мохообразных гены *KNOX* регулируют развитие спорофита (Sakikabara et al., 2008). У плаунообразных, папоротникообразных и покрытосеменных функции генов *KNOX* консервативны (Harrison et al., 2005). Сравнение клеточных паттернов локализации транскриптов и белков KNOX у двух групп плаунообразных и у семенных растений позволило бы определить, являются ли белки KNOX у несеменных растений, так же, как и у семенных, неклеточноавтономными регуляторами (Jackson, 2002). Гомологи генов *KNOX* изучались у ряда видов сосудистых несеменных растений, и в некоторых случаях проводились исследования локализации экспрессии транскриптов и белков (табл.). К сожалению, ни в одном случае не было возможным провести сравнение паттернов локализации транскриптов и белков у одного и того же вида на уровне клеток и тканей. Таким образом, в настоящее время нельзя сделать выводы о неклеточноавтономном действии белков KNOX у древних таксонов высших растений. Для решения этой задачи необходимы иммуноцитохимические исследования с высокой степенью цитологического разрешения, что довольно сложно в случае АМП с единственной инициалью. Транскриптомный анализ АМП видов *Lycopodiaceae* с помощью быстро развивающихся технологий секвенирования РНК, а также анализ гомологов генов *KNOX*, представленных в геноме *S. moellendorffii*, необходимы для исследований паттернов локализации транскриптов генов *KNOX* в АМП плаунообразных, которые в

дальнейшем могут сопоставляться с локализацией кодируемых этими генами белков.

Представители плаунообразных, благодаря наличию данных о структурной организации и функционировании их АМП, о типах организации плазмодесменных сетей и доступности геномных последовательностей *S. moellendorffii*, могут стать полезными модельными объектами в исследованиях межклеточного транспорта макромолекул — регуляторов развития — у несеменных сосудистых растений. Имеющиеся в настоящее время отрывочные данные позволяют предполагать, что способность плазмодесм опосредовать межклеточный транспорт таких регуляторов в древних таксонах сосудистых растений может отличаться от таковой у цветковых растений. Сравнение представителей различных таксонов сосудистых растений по способности использовать уникальные структуры — плазмодесмы — для регуляции формирования побега представляет большой интерес для понимания молекулярных механизмов развития растений и их эволюционной истории (Evkaikina et al., 2014).

### Благодарности

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проекты №12-04-31268, №13-04-02000 и №14-04-01397), а также Программой Президиума РАН «Биоразнообразие». Мы благодарим Центр коллективного пользования научным оборудованием БИН РАН и ресурсный центр «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ.

### Список литературы

- Гамалей Ю. В. Структуры пищевого тракта растений: строма пластида и плазмодесмы клеточной оболочки // Цитология. 2013. Т. 55, № 10. С. 688–696.
- Романова М. А., Науменко А. Н., Евкайкина А. И. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеменных растений // Вестн. СПбГУ. 2010. Сер. 3. Вып. 3. С. 29–41.

- Banks J. A., Nishiyama T., Hasebe M., Bowman J. L., Grib-skov M., dePamphilis C., Albert V. A., Aono N., Aoyama T., Ambrose B. A., Ashton N. W., Axtell M. J., Barker E., Barker M. S., Bennetson J. L., Bonawitz N. D., Chapple C., Cheng C., Correa L. G., Dacre M., DeBarry J., Dreyer I., Elias M., Engstrom E. M., Estelle M., Feng L., Finet C., Floyd S. K., Frommer W. B., Fujita T., Gramzow L., Gutensohn M., Harholt J., Hattori M., Heyl A., Hirai T., Hi-watashi Y., Ishikawa M., Iwata M., Karol K. G., Koehler B., Kolukisaoglu U., Kubo M., Kurata T., Lalonde S., Li K., Li Y., Litt A., Lyons E., Manning G., Maruyama T., Michael T. P., Mikami K., Miyazaki S., Morinaga S., Murata T., Mueller-Roeber B., Nelson D. R., Obara M., Oguri Y., Olm-stead R. G., Onodera N., Petersen B. L., Pils B., Prigge M., Rensing S. A., Riaño-Pachón D. M., Roberts A. W., Sato Y., Scheller H. V., Schulz B., Schulz C., Shakirov E. V., Shibaga-ki N., Shinohara N., Shippen D. E., Sørensen I., Sotooka R., Sugimoto N., Sugita M., Sumikawa N., Tanurdzic M., Theis-sen G., Ulvskov P., Wakazuki S., Weng J. K., Willats W. W., Wipf D., Wolf P. G., Yang L., Zimmer A. D., Zhu Q., Mit-tros T., Hellsten U., Loqué D., Otiillar R., Salamov A., Sch-mutz J., Shapiro H., Lindquist E., Lucas S., Rokhsar D., Grigoriev I. V. The *Selaginella* genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants // *Science*. 2011. Vol. 332. P. 960–963.
- Benitez-Alfonso Y., Cilia M., San Roman A., Thomas C., Maule A., Hearn S., Jackson D. Control of *Arabidopsis* meristem development by thioredoxin-dependent regula-tion of intercellular transport // *PNAS, Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2009. Vol. 106. P. 3615–3620.
- Bertolino E., Reimund B., Wildt-Perinic D., Clerc R. G. A novel homeobox protein which recognizes a TGT core and func-tionally interferes with a retinoid-responsive motif // *J. Biol. Chem.* 1995. Vol. 29, № 270(52). P. 31178–31188.
- Berthelsen J., Zappavigna V., Ferretti E., Mavilio F., Blasi F. The novel homeoprotein Prep1 modulates Pbx-Hox protein co-operativity // *EMBO J.* Vol. 17. P. 1434–1445.
- Bharathan G., Goliber T. E., Moore C., Kessler S., Pham T., Sinha N. R. Homologies in leaf form inferred from KNOXI gene expression during development // *Science*. 2002. Vol. 296. P. 1858–1860.
- Bolduc N., Hake S. The maize transcription factor KNOTTED1 directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1* // *Pl. Cell*. 2009. Vol. 21. P. 1647–1658.
- Botha C. E. J., Cross R. H. M. Towards reconciliation of struc-ture with function in plasmodesmata — who is the gatekeep-er? // *Micron*. 2000. Vol. 31. P. 713–721.
- Brecknock S., Dibbayawan T. P., Vesik M., Vesik P. A., Faulkner C., Barton D. A., Overall R. L. High resolution scanning elec-tron microscopy of plasmodesmata // *Planta*. 2011. Vol. 234. P. 749–758.
- Burch-Smith T. M., Brunkard J. O., Choi Y. G., Zambryski P. C. Organelle-nucleus cross-talk regulates plant intercellular communication via plasmodesmata // *PNAS, Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011. Vol. 108 P. E1451–E1460.
- Burch-Smith T. M., Zambryski P. C. Loss of INCREASED SIZE EXCLUSION LIMIT (ISE)1 or ISE2 increases the forma-tion of secondary plasmodesmata // *Curr. Biol.* 2010. Vol. 20. P. 989–993.
- Burch-Smith T. M., Zambryski P. C. Plasmodesmata paradigm shift: Regulation from without versus within // *Annual Rev. Pl. Biol.* 2012. Vol. 63. P. 239–260.
- Chang C. P., Jacobs Y., Nakamura T., Jenkins N. A., Cope-land N. G., Cleary M. L. Meis proteins are major in vivo binding partners for wild-type but not chimeric Pbx proteins // *Molec. Cell. Biol.* 1997. Vol. 17. P. 5679–5687.
- Cole M., Nolte C., Werr W. Nuclear import of the transcrip-tion factor SHOOTMERISTEMLESS depends on heterodimer-ization with BLH proteins expressed in discrete sub-domains of the shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana* // *Nucl. Acids Res.* 2006. Vol. 34, № 4. P. 1281–1292.
- Cook M., Graham L., Botha C., Lavin C. Comparative ultrastruc-ture of plasmodesmata of *Chara* and selected bryophytes: toward an elucidation of the evolutionary origin of plant plasmodesmata // *Amer. J. Bot.* 1997. Vol. 8. P. 1169–1178.
- Cook M., Graham L., Lavin C. Cytokinesis and nodal anatomy in the charophycean green alga *Chara zeylanica* // *Protoplasma*. 1998. Vol. 203. P. 65–74.
- Cooke T. D., Tilney M. S., Tilney L. G. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evi-dence for both primary and secondary formation of plasmodesmata // *Membranes: specialized functions in plants* / Eds. M. Smallwood, J. P. Knox, D. J. Bowles. Cambridge (UK), 1996. P. 471–488.
- Daniel L. The condition of success with graft // *Exp. Sta. Rec.* 1901. Vol. 12. P. 947–952.
- Ding B., Lucas W. J. Secondary plasmodesmata: biogenesis, special functions and evolution // *Membranes: special-ized functions in plants* / Eds. M. Smallwood, J. P. Knox, D. J. Bowles. Cambridge (UK), 1996. P. 471–488.
- Ding B., Haudenschild J. S., Hull R. J., Wolf S., Beachy R. N., Lucas W. J. Secondary plasmodesmata are specific sites of localization of the tobacco mosaic virus movement protein in transgenic tobacco plants // *Pl. Cell*. 1992. Vol. 4. P. 915–928.
- Ding B., Haudenschild J. S., Willmitzer L., Lucas W. J. Correla-tion between arrested secondary plasmodesmal development and onset of accelerated leaf senescence in yeast acid inver-tase transgenic tobacco plants // *Pl. J.* 1993. Vol. 4. P. 179–189.
- Ding D.-Q., Tazawa M. Influence of cytoplasmic streaming and turgor pressure gradient on the transnodal transport of ru-bidium and electrical conductance in *Chara corallina* // *Pl. Cell Physiol.* 1989. Vol. 30. P. 739–748.
- Ehlers K., Kollmann R. Primary and secondary plasmodesma-ta: structure, origin, and functioning // *Protoplasma*. 2001. Vol. 216. P. 1–30.
- Epel B. L. Plant viruses spread by diffusion on ER-associated movement-protein-rafts through plasmodesmata gated by viral induced host beta-1,3-glucanases // *Seminars Cell De-velopmental Biol.* 2009. Vol. 20. P. 1074–1081.
- Evkaikina A. I., Romanova M. A., Voitsekhovskaja O. V. Evolu-tionary aspects of non-cell-autonomous regulation in vas-cular plants: structural background and models to study // *Frontiers Pl. Sci.* 2014. Vol. 5, Art. 31. P. 1–10.
- Faulkner C., Akman O. E., Bell K., Jeffree C., Oparka K. Peeking into pit fields: a multiple twinning model of secondary plas-modesmata formation in tobacco // *Pl. Cell*. 2008. Vol. 20. P. 1504–1518.
- Fernandez-Calvino L., Faulkner C., Walshaw J., Saalbach G., Bayer E., Benitez-Alfonso Y., Maule A. *Arabidopsis* plasmodesmal proteome // *PLoS One*. 2011. Vol. 6, № 4. P. e18880.
- Fitzgibbon J., Bell K., King E., Oparka K. Super-resolution im-aging of plasmodesmata using three-dimensional structured illumination microscopy // *Pl. Physiol.* 2010. Vol. 153. P. 1453–1463.
- Fitzgibbon J., Beck M., Zhou J., Faulkner C., Robatzek S., Opar-ka K. A developmental framework for complex plasmodes-

- mata formation revealed by large-scale imaging of the *Arabidopsis* leaf epidermis // *Pl. Cell.* 2013. Vol. 25. P. 57–70.
- Franceschi V. R., Ding B., Lucas W. J. Mechanism of plasmodesmata formation in characean algae in relation to evolution of intercellular communication in higher plants // *Planta.* 1994. Vol. 192. P. 347–358.
- Gunning B. E. S. Age-related and origin-related control of the numbers of plasmodesmata in cell walls of developing *Azolla* roots // *Planta.* 1978. Vol. 143. P. 181–190.
- Gunning B. E. S., Hughes J. E., Hardham A. R. Formative and proliferative cell divisions, cell differentiation, and developmental changes in the meristem of *Azolla* roots // *Planta.* 1978. Vol. 143. P. 121–144.
- Hake S., Freeling M. Analysis of genetic mosaics shows that the extraepidermal cell divisions in *Knotted1* mutant maize plants are induced by adjacent mesophyll cells // *Nature.* 1986. Vol. 320. P. 621–623.
- Hake S., Vollbrecht E., Freeling M. Cloning *Knotted*, the dominant morphological mutant in maize using *Ds2* as a transposon tag // *EMBO J.* 1989. Vol. 8, № 1. P. 15–22.
- Han X., Hyun T. K., Zhang M., Kumar R., Koh E. J., Kang B. H., Lucas W. J., Kim J. Y. Auxin-callose-mediated plasmodesmal gating is essential for tropic auxin gradient formation and signaling // *Developmental Cell.* 2014. Vol. 28, № 2. P. 132–146.
- Harrison C. J., Corley S. B., Moylan E. C., Alexander D. L., Schotland R. W., Langdale J. A. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution // *Nature.* 2005. Vol. 434. P. 509–514.
- Hay A., Tsiantis M. KNOX genes: versatile regulators of plant development and diversity // *Development.* 2010. Vol. 137. P. 3153–3165.
- Heinlein M., Epel B. L. Macromolecular transport and signaling through plasmodesmata // *Int. Rev. Cytol.: Surv. Cell. Biol.* 2004. Vol. 235. P. 93–164.
- Hyun T. K., Uddin M. N., Rim Y., Kim J.-Y. Cell-to-cell trafficking of RNA and RNA silencing through plasmodesmata // *Protoplasma.* 2011. Vol. 248. P. 101–116.
- Imaichi R., Hiratsuka R. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmal network // *Amer. J. Bot.* 2007. Vol. 94. P. 1911–1921.
- Jackson D. Double labeling of *KNOTTED1* mRNA and protein reveals multiple potential sites of protein trafficking in the shoot apex // *Pl. Physiol.* 2002. Vol. 129. P. 1423–1429.
- Jackson D. Transcription factor movement through plasmodesmata // *Plasmodesmata* / Ed. K. J. Oparka. Hoboken (NJ), 2005. P. 113–134 (Annual Pl. Rev. Vol. 18).
- 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.
- Katsaros C., Motomura T., Nagasato C., Galatis B. Diaphragm development in cytokinetic vegetative cells of brown algae // *Bot. Mar.* 2009. Vol. 52. P. 150–161.
- Kawai J., Tanabe Y., Soma S., Ito M. Class I KNOX gene expression supports the *Selaginella* rhizophore concept // *J. Pl. Biol.* 2010. Vol. 53. P. 268–274.
- Kim J.-Y., Yuan Z., Jackson D. Developmental regulation and significance of KNOX protein trafficking in *Arabidopsis* // *Development.* 2003. Vol. 130. P. 4351–4362.
- Krusell L., Rasmussen I., Gausing K. DNA binding sites recognised in vitro by a knotted class I homeodomain protein encoded by the hooded gene, *k*, in barley (*Hordeum vulgare*) // *FEBS Lett.* 1997. Vol. 408. P. 25–29.
- Kurata T., Ishida T., Kawabata-Awai C., Noguchi M., Hattori S., Sano R., Nagasaka R., Tominaga R., Koshino-Kimura Y., Kato T., Sato S., Tabata S., Okada K., Wada T. Cell-to-cell movement of the CAPRICE protein in *Arabidopsis* root epidermal cell differentiation // *Development.* 2005. Vol. 132. P. 5387–5398.
- Kutschera U., Wang Z.-Y. Brassinosteroid action in flowering plants: a Darwinian perspective // *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63. P. 3511–3522.
- Li G., Köllner T. G., Yin Y., Jiang Y., Chen H., Xu Y., Gershenzon J., Pichersky E., Chen F. Nonseed plant *Selaginella moellendorffii* has both seed plant and microbial types of terpene synthases // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2012. Vol. 109. P. 14711–14715.
- Ligrone R., Duckett J. G. Development of the leafy shoot in *Sphagnum* (Bryophyta) involves the activity of both apical and subapical meristems // *New Phytol.* 1998. Vol. 140. P. 581–595.
- Lincoln C., Long J., Yamaguchi J., Serikawa K., Hake S. A *knotted1*-like homeobox gene in *Arabidopsis* is expressed in the vegetative meristem and dramatically alters leaf morphology when overexpressed in transgenic plants // *Pl. Cell.* 1994. Vol. 6. P. 1859–1876.
- Lucas W. J., Ding B., van der Schoot C. Plasmodesmata and the supracellular nature of plants // *New Phytol.* 1993. Vol. 125. P. 435–476.
- Lucas W. J., Bouche-Pillon S., Jackson D. P., Nguyen L., Baker L., Ding B., Hake S. Selective trafficking of *KNOTTED1* homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata // *Science.* 1995. Vol. 270. P. 1980–1983.
- Mansouri K. Comparative ultrastructure of apical cells and derivatives in bryophytes, with special reference to plasmodesmata: Diss. / Southern Illinois Univ. Carbondale, 2012. 322 p.
- McAdam S. A. M., Brodribb T. J. Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid // *Pl. Cell.* 2012. Vol. 24. P. 1510–1521.
- Niklas K. J. The evolution of plant body plans — a biomechanical perspective // *Ann. Bot.* 2000. Vol. 5. P. 411–438.
- Nishimura A., Tamaoki M., Sato Y., Matsuoka M. The expression of tobacco *knotted1*-type class I homeobox genes correspond to regions predicted by the cytohistological zonation model // *Pl. J.* 1999. Vol. 18. P. 337–347.
- Oparka K. J., Prior D. A. M. Direct evidence for pressure-generated closure of plasmodesmata // *Pl. J.* 1992. Vol. 2. P. 741–750.
- Oparka K. J., Roberts A. G., Boevink P., Santz Cruz S., Roberts I., Pradel K. S., Imlau A., Kotlizky G., Sauer N., Epel B. Simple but not branched plasmodesmata allow the nonspecific trafficking of proteins in developing tobacco leaves // *Cell.* 1999. Vol. 97. P. 743–754.
- Ormenese S., Havelange A., Deltour R., Bernier G. The frequency of plasmodesmata increases early in the whole shoot apical meristem of *Synapis alba* L. during floral transition // *Planta.* 2000. Vol. 211. P. 370–355.
- Ormenese S., Bernier G., Perilleux C. Cytokinin application to the shoot apical meristem of *Synapis alba* enhances secondary plasmodesmata formation // *Planta.* 2006. Vol. 224. P. 1481–1484.
- Paponov I. A., Teale W., Lang D., Paponov M., Reski R., Rensing S. A., Palme K. The evolution of nuclear auxin signaling // *BMC Evol. Biol.* 2009. Vol. 9, Art. 126.
- Pils B., Heyl A. Unraveling the evolution of cytokinin signaling // *Pl. Physiol.* 2009. Vol. 151. P. 782–791.



- Prigge M. J., Bezanilla M. Evolutionary crossroads in developmental biology: *Physcomitrella patens* // *Development*. 2010. Vol. 137. P. 3535–3543.
- Raven J. A. Evolution of plasmodesmata // *Plasmodesmata* / Ed. K. J. Oparka. Hoboken (NJ), 2005. P. 33–53 (Annual Pl. Rev. Vol. 18).
- Rim Y., Huang L., Chu H., Han X., Cho W. K., Jeon C. O., Kim H. J., Hong J. C., Lucas W. J., Kim J. Y. Analysis of *Arabidopsis* transcription factor families revealed extensive capacity for cell-to-cell movement as well as discrete trafficking patterns // *Molec. Cells*. 2011. Vol. 32. P. 519–526.
- Rinne P. L., Welling A., Vahala J., Ripel L., Ruonala R., Kangasjärvi J., van der Schoot C. Chilling of dormant buds hyperinduces FLOWERING LOCUS T and recruits GA-inducible 1,3-beta-glucanases to reopen signal conduits and release dormancy in *Populus* // *Pl. Cell*. 2011. Vol. 23. P. 130–146.
- Rutschow H. L., Baskin T. I., Kramer E. M. Regulation of solute flux through plasmodesmata in the root meristem // *Pl. Physiol.* 2011. Vol. 155. P. 1817–1826.
- Sakakibara K., Nishiyama T., Deguchi H., Hasebe M. Class 1 KNOX genes are not involved in shoot development in the moss *Physcomitrella patens* but do function in sporophyte development // *Evol. & Developm.* 2008. Vol. 10. P. 555–566.
- 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 & Developm.* 2001. Vol. 15. P. 581–590.
- Sakamoto T., Sakakibara H., Kojima M., Yamamoto Y., Nagasaki H., Inukai Y., Sato Y., Matsuoka M. Ectopic expression of KNOTTED1-like homeobox protein induces expression of cytokinin biosynthesis genes in rice // *Pl. Physiol.* 2006. Vol. 142. P. 54–62.
- Sano R., Juarez C. M., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Bank J. A., Hasebe M. KNOX homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems // *Evol. & Developm.* 2005. Vol. 7. P. 69–78.
- Scheets K., Blinkova O., Melcher U., Palmer M. W., Wiley G. B., Ding T., Roe B. A. Detection of members of the Tombusviridae in the Tallgrass Prairie Preserve, Osage County, Oklahoma, USA // *Virus Research*. 2011. Vol. 160. P. 256–263.
- Schwechheimer C., Willige B. C. Shedding light on gibberellic acid signaling // *Curr. Opin. Pl. Biol.* 2009. Vol. 12. P. 57–62.
- Sentoku N., Sato Y., Matsuoka M. Overexpression of rice *OSH* genes induces ectopic shoots on leaf sheaths of transgenic rice plants // *Developmental Biol.* 2000. Vol. 220. P. 358–364.
- Smith L. G., 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.
- Stewart K. D., Mattox K. R., Floyd G. L. Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata, and other cytological characteristics in the *Ulotrichales*, *Ulvaes*, and *Chaetophorales*: phylogenetic and taxonomic considerations // *J. Phycol.* 1973. Vol. 9. P. 128–141.
- Stonebloom S., Brunkard J. O., Cheung A. C., Jiang K., Feldman L., Zambryski P. Redox states of plastids and mitochondria differentially regulate intercellular transport via plasmodesmata // *Pl. Physiol.* 2012. Vol. 158. P. 190–199.
- Stumpe M., Göbel C., Faltin B., Beike A. K., Hause B., Himmelsbach K., Bode J., Kramell R., Wasternack C., Frank W., Reski R., Feussner I. The moss *Physcomitrella patens* contains cyclopentenones but no jasmonates: mutations in allene oxide cyclase lead to reduced fertility and altered sporophyte morphology // *New Phytol.* 2010. Vol. 188, № 3. P. 740–749.
- Tilney L. G., Cooke T. J., Connelly P. S., Tilney M. S. The distribution of plasmodesmata and its relationship to morphogenesis in fern gametophytes // *Development*. 1990. Vol. 110. P. 1209–1211.
- Valverde R. A., Sabanadzovic S. A novel plant virus with unique properties infecting Japanese holly fern // *J. Gen. Virol.* 2009. Vol. 90. P. 2542–2549.
- Voitsekhovskaja O. V., Koroleva O. A., Batashev D. R., Tomos A. D., Gamalei Yu. V., Heldt H.-W., Lohaus G. Phloem loading in two *Scrophulariaceae* species. What can drive symplastic flow via plasmodesmata? // *Pl. Physiol.* 2006. Vol. 140. P. 383–395.
- 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.
- Wang X., Sager R., Cui W., Zhang C., Lu H., Lee J. Y. Salicylic acid regulates Plasmodesmata closure during innate immune responses in *Arabidopsis* // *Pl. Cell*. 2013. Vol. 25. P. 2315–2329.
- Xu X. M., Wang J., Xuan Z., Goldshmidt A., Borrill P. G. M., Hariharan N., Kim J. Y., Jackson D. Chaperonins facilitate KNOTTED1 cell-to-cell trafficking and stem cell function // *Science*. 2011. Vol. 333. P. 1141–1144.
- 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. P. 1566–1571.
- Yasumura Y., Pierik R., Fricker M. D., Voeselek L. A. C. J., Harberd N. P. Studies of *Physcomitrella patens* reveal that ethylene-mediated submergence responses arose relatively early in land-plant evolution // *Pl. J.* 2012. Vol. 72. P. 947–959.