

УДК 57.032:581.331.2:576.314.6:57.012.4+577.22:544.77.022.532:544.72.05

РОЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ И САМООРГАНИЗАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ СПОРОДЕРМЫ ГАМЕТОФИТА: ГИПОТЕЗЫ И ЭКСПЕРИМЕНТ

© 2014 г. Н. И. Габараева

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

197376, Санкт-Петербург, ул. Попова, д. 2

E-mail: 1906ng@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.13 г.

Окончательный вариант получен 10.03.14 г.

Представлен обзор собственных и литературных данных по исследованию механизмов развития спородермы (оболочки пыльцевых зерен и спор) в свете коллоидных взаимодействий – мицеллярной гипотезы (Gabarayeva and Hemsley, 2006; Hemsley and Gabarayeva, 2007), предполагающей участие в развитии процессов самоорганизации. Детально рассмотрено развитие экзины (спорополлениновой части спородермы) у 5-ти видов растений из отдаленных таксонов и дано его мицеллярное толкование. Проведенное экспериментальное моделирование экзино-подобных структур *in vitro*, в котором движущей силой были физико-химические закономерности коллоидных систем (гидрофобные взаимодействия), свидетельствует о правомерности мицеллярной гипотезы и о перспективности дальнейшего развития этого направления. Рассматривается соотношение роли генетического контроля и самоорганизации в становлении сложных биологических оболочек.

Ключевые слова: биология развития растений, самоорганизация, палинология, развитие спородермы, рецепторы спорополленина, моделирование оболочки *in vitro*, споровые, голосеменные, примитивные и подвинутые покрытосеменные растения.

DOI: 10.7868/S0475145014040041

ВВЕДЕНИЕ

История онтогенетического направления в палинологии и современная постановка проблемы

Оболочка пыльцевых зерен и спор – спородерма – представляет собой пример удивительного биологического многообразия и сложности структуры. Исследование развития этой структуры представляет общий интерес, т.к. здесь мы имеем дело с “морфогенезом в миниатюре” (Heslop-Harrison, 1972), позволяющим уловить закономерности развития структуры от простого к сложному за относительно короткий промежуток времени. Кроме того, в ходе развития часто выявляются характеристики структур или целые слои спородермы, не заметные в зрелых пыльцевых зернах и спорах (из-за массового отложения биополимера спорополленина), которые крайне важны для филогенетических и систематических выводов. Эти исследования были начаты за рубежом одновре-

менно с развитием трансмиссионной электронной микроскопии, в середине 20 века (Dahl et al., 1957; Rowley, 1963; Rowley and Flynn, 1968; Heslop-Harrison, 1963, 1968a, b; Heslop-Harrison and Dickinson, 1968, 1969) и затем были продолжены многочисленными последователями (см. обзор в Blackmore et al., 2007). В нашей стране онтогенетическая палинология была инициирована работами Мейер и соавторов (Мейер, 1971, 1977; Мейер и Бернард, 1970, 1973; Meyer and Yaroshevskaja, 1976; Мейер-Меликян и др., 2003), Резниковой (1972, 1975, 1984; Reznikova and Willemse, 1980; Reznikova and Dickinson, 1982) и Суровой (1981, 1985) и продолжены нами (Габараева, 1986а, б, 1987а, б, в, 1990а, б, 1991, 1997, 2001; Габараева и Хэмсли, 2010; Григорьева и Габараева, 1998, Gabarayeva, 1991, 2000 и др. наши англоязычные статьи – см. список лит.). В настоящее время в России онтогенезом спородермы занимается только наша группа (включая В.В. Григорьеву (СПб, БИН РАН), С.В. Полезову (Москва, МГУ) и Я.В. Косенко (Москва, МГУ), что объясняется отчасти особой трудоемкостью этого метода, требующего нахождения и обработки материала на всех стадиях развития, без их про-

Сокращения: ПАВ – поверхностно-активное вещество, САЧ – спорополленин-акцепторные частицы, СП – спорополленин, ГПМЦ – гидроксипропил метилцеллюлоза, ТЭМ – трансмиссионный электронный микроскоп.

пуска, что приводит к необходимости фиксации материала в течение нескольких лет, иногда — десятилетия.

Несколько важных проблем могут быть решены в ходе онтогенетических исследований спородермы. Целью данной работы было формулирование и проверка единой системы представлений о механизмах детерминации многообразного паттерна экзины, объединяющей современную гипотезу о сайтах аккумуляции биополимера спорополленина (генетический контроль) и мицеллярную гипотезу развивающейся экзины/экзоспории (самоорганизация коллоидов). Кроме того, важными представляется взаимоотношения тапетум-(микро)споры, т.е. степень и механизмы осуществления спорофитного контроля.

Гипотеза о спорополленин-акцепторных частях (SAPs, или САЧ: Rowley and Skvarla, 1993; Gabarayeva et al., 2003), основой которых являются, по-видимому, ферменты полимеризации спорополленина или центры его нуклеации (Gabarayeva et al., 1998), а также понятие о рецепторо-зависимом и рецепторо-независимом спорополленине (Rowley and Claugher, 1991), постепенно получают в наших исследованиях и в исследованиях других авторов (Blackmore et al., 2007) все большее подтверждение. Дальнейшая ее разработка важна потому, что распределение рецепторов определяет, видимо, паттерн развивающейся экзины и находится, очевидно, под контролем генома. Роль генов в детерминации и механизмах формирования сложных биологических паттернов, таких как экзина пыльцы и спор, изучается также на мутантах с абберациями экзины (Ariisumi et al. 2004, 2005; Ariisumi and Toriyama, 2011; Dong et al. 2005; Nishikawa et al. 2005).

Однако, по мере накопления фактического материала возникает все больше подозрений, что *нечто* вмешивается в точные и прямые указания генома, а именно — нелинейные процессы самоорганизации (Heslop-Harrison, 1972; Герасимова-Навашина, 1973; Sheldon, Dickinson, 1983; Габараева, 1990а; Van Uffelen, 1991; Hemsley et al., 1992; Gabarayeva, 1993; Southworth and Jernstedt, 1995; Wellman, 2004), которые могут влиять на реализацию генетической информации, делая ее результаты непредсказуемыми и приводя к появлению сходных паттернов у генетически далеких таксонов и резко различных паттернов у генетически близких видов. Общая идея о том, что физико-химические процессы вмешиваются в формирование паттернов живой природы, была выдвинута еще столетие назад (D'Arcy Thompson, 1917; 1959 — 2-е изд.). Предположение о том, что гликокаликс, эта основа будущей экзины в тетрадном периоде, представляет собой самоорганизующуюся колло-

идную систему (Габараева, 1990а, Gabarayeva, 1993), состыковалось с предположением о коллоидно-мицеллярной природе спорополленина, проявляющейся в посттетрадном периоде (Hemsley et al., 1992; Collinson et al., 1993; Hemsley and Griffiths, 2000).

В последние годы данные по развитию оболочек пылевых зерен и спор были пересмотрены в свете нашей недавней совместной гипотезы о значительном участии процессов самоорганизации в формировании сложного паттерна этой структуры (Gabarayeva and Hemsley, 2006; Hemsley and Gabarayeva, 2007). Эта гипотеза интерпретирует происходящие в ходе развития экзины (спорополленин-содержащей части спородермы) процессы в понятиях коллоидной химии. Спородерма развивается в периплазматическом пространстве микроспоры, между каллозным футляром (в тетрадный период) и плазматической мембраной, куда и поступают все необходимые вещества для ее развития — гликопротеины, липополисахариды, а также мономеры СП — жирные кислоты и фенилпропаноиды. Большинство этих веществ является поверхностно-активными (ПАВ, или сурфактантами). По всей вероятности, химический состав и концентрации этих веществ контролируются генетически, а затем процессы самоорганизации подхватывают инициативу. Суть этой гипотезы заключается в том, что все последовательные стадии развития, наблюдаемые с помощью ТЭМ в ходе формирования оболочки пылевого зерна, соответствуют последовательным мицеллярным мезофазам в коллоидном растворе ПАВ, самоорганизующихся при увеличении их концентрации: сферическим, цилиндрическим, гексагонально упакованным в слои цилиндрическим (средняя мезофаза) и пластинчатым мицеллам. В этом случае все микроструктуры, наблюдаемые в зрелой оболочке (гранулы; палочки-колумеллы; гексагонально упакованные слои этих палочковидных элементов; бислои, разделенные промежуток) представляют собой “застывшую историю” их образования как мицеллярной последовательности, увековеченную химически инертным полимером спорополленином (Габараева и Хэмсли, 2010). Гипотеза получила морфологическое подтверждение в наших дальнейших исследованиях развития спородермы (см. статьи после 2007 г.). Возможность участия самоорганизации в развитии спор и пыльцы обсуждалась в обзорах Wellman (2004), Blackmore et al. (2007) и Ariisumi and Toriyama (2011).

Мицеллы — надмолекулярные агрегаты, образующиеся в растворе дифильных веществ (ПАВ) при определенных концентрациях путем самоорганизации (энергетически выгодного процесса) вследствие гидрофобных взаимодействий. Напом-

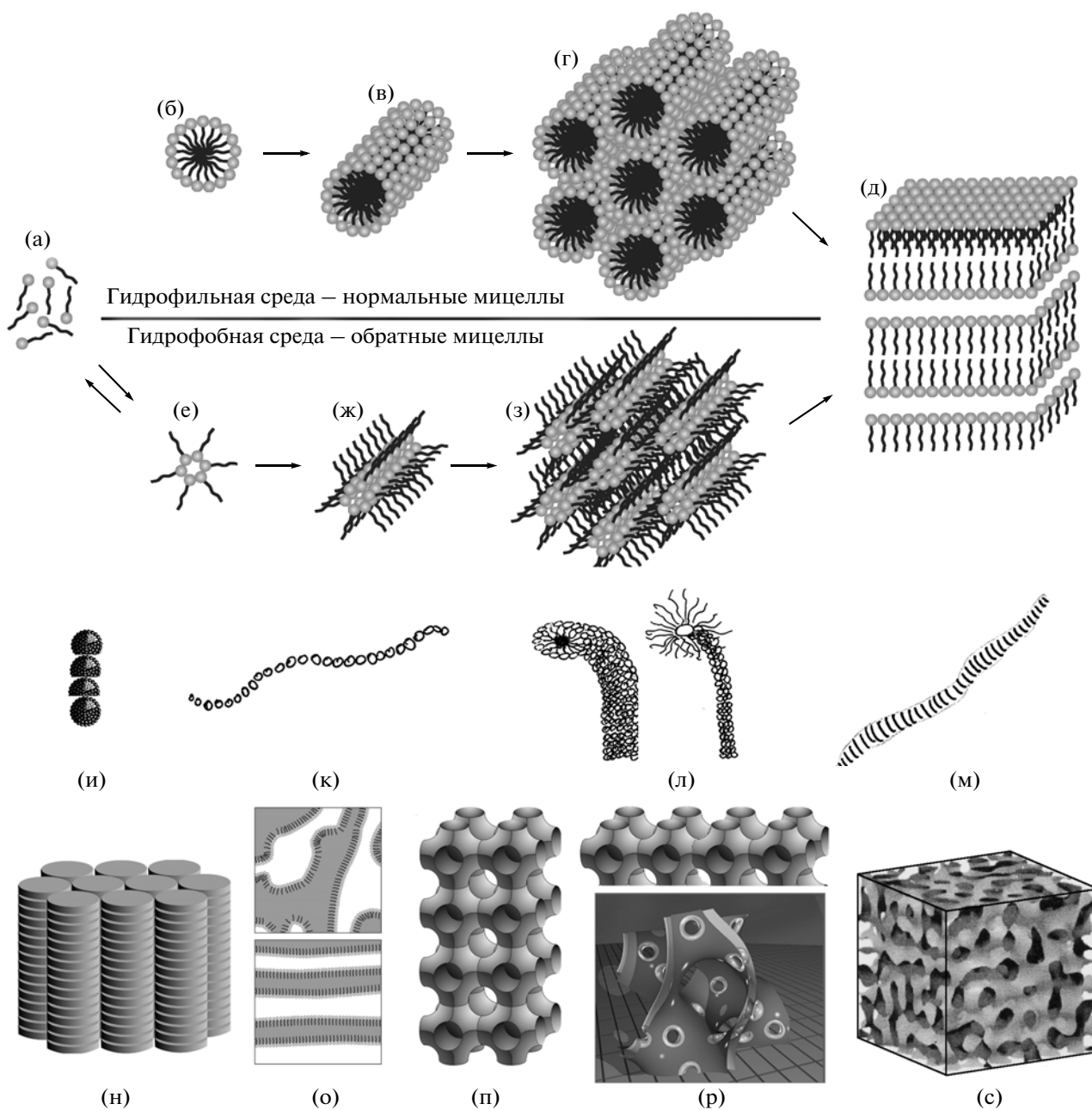


Рис. 1. Схема последовательных основных (а–з) и транзитивных (и–н) мицеллярных мезофаз и биконтинуальные билабиринтные структуры (о–с), самоорганизующиеся в растворе поверхностно-активного вещества (ПАВ) при возрастании его концентрации. а – отдельные молекулы ПАВ, обладающие гидрофильной головкой и гидрофобным хвостом (истинный раствор); б – сферические мицеллы, образующиеся при некоей критической концентрации мицеллообразования (ККМ), своей для каждого ПАВ; в – цилиндрические мицеллы (соответствующие тафтам Rowley); г – средняя (гексагональная) мезофаза – слой (показан фрагмент) плотно упакованных цилиндрических мицелл. д – пластинчатая мезофаза, где слои средней мезофазы отделены друг от друга прослойками воды шириной в несколько нанометров. Если дисперсионная среда – водная, образуются прямые (нормальные) мицеллы (а, б, в, г). Если среда меняется на липофильную, прямые мицеллы “выворачиваются наизнанку” и образуются обратные (реверсные) мицеллы (а, е, ж, з, д). Кроме основных мезофаз, существует множество транзитивных и биконтинуальных мезофаз, некоторые из которых показаны на этом рисунке. Так, столбцы сферических мицелл (и) являются переходной фазой между сферическими и цилиндрическими мицеллами, стринги (к) представляют собой цепочки сферических мицелл (переход к филаментам), прямые и обратные цилиндрические мицеллы в биологических системах чаще всего изогнуты (“ленивые” мицеллы – л), червеобразные мицеллы состоят из дисковидно-сжатых сферических (м), столбцы дисковидных мицелл образуют “монетные столбики” (н), биконтинуальная неупорядоченная (о, вверху) и упорядоченная (о, внизу) фаза вода-масло, периодическая биконтинуальная структура Шварца с двумя равными подобъемами (п), перфорированная пластинка (образуется разными путями, например как частный случай однослойной структуры Шварца (р), губчатая структура – частный случай неупорядоченной структуры Шварца (с). Начиная со сферических мицелл и далее, системы являются коллоидными. Мезофазы г–д, з–д и о–с называются жидкокристаллическими. (а–з, н–п – фрагменты Fig. 3 из: Hemsley and Gabarayeva, 2007, Plant Syst. Evol. 263: 25–49).

ним основные псевдофазы (=мезофазы), возникающие в мицеллярной системе при условии возрастания концентрации поверхностно-активного вещества (ПАВ). Как видно из рис. 1а–1д, в гидрофильной среде путем самоорганизации образуются последовательно (при достижении критической концентрации мицеллообразования) сферические мицеллы, цилиндрические мицеллы, слои параллельных, плотно упакованных цилиндрических мицелл (средняя мезофаза), и пластинчатые мицеллы (near mesophase) с просветами между бислоями. У таких мицелл гидрофильные головки молекул находятся на поверхности (нормальные мицеллы). В гидрофобной среде образуются те же мезофазы, но нормальные (прямые) мицеллы выворачиваются наизнанку (рис. 1е–1з – обратные, или реверсные мицеллы), выставляя гидрофобные хвосты молекул наружу. Другие формы мицелл – транзитивные и биконтинуальные структуры – показаны на рис. 1и–1с).

Теперь необходимо было расширить круг изучаемых объектов, включив в исследование споровые, голосеменные и покрытосеменные (как базальные, так и подвинутые). Соответственно, возникла задача провести онтогенетические исследования спородермы и сравнительный анализ полученных результатов ряда папоротников, голосеменных и покрытосеменных на ультраструктурном уровне.

Параллельно с морфологическими свидетельствами в пользу мицеллярной гипотезы было крайне желательно получить данные по экспериментальному моделированию экзино-подобных паттернов *in vitro*. Суть такого моделирования заключается в том, чтобы, сняв влияние генетических процессов и задав вместо него состав и концентрации ингредиентов, близких к природным, получить в ходе простого физико-химического процесса самоорганизации структуры, похожие на биологические. Такого рода результат был бы наиболее убедительным свидетельством в пользу нашей гипотезы, и показал бы соотношение роли генома и процессов самоорганизации в детерминации микроархитектоники экзины, что мы и пытаемся выяснить. Опыты по моделированию зрелой, спорополненной экзины, с применением аналога СП – полистирена – были предпри-

няты Хэмсли и его группой (Hemsley et al., 1996, 1998, 2000, 2003; Griffiths and Hemsley 2001; Moore et al. 2009). Однако нашей задачей было смоделировать *in vitro* паттерны, соответствующие молодым стадиям развития экзины, главным образом – тетрадным стадиям: гликокаликсу и примэкзине.

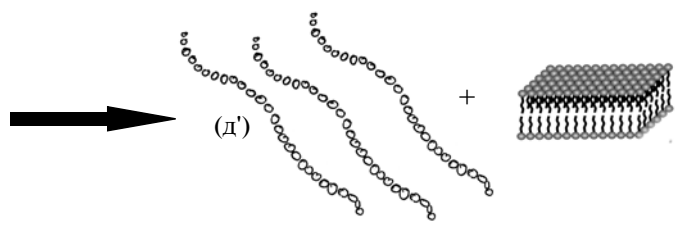
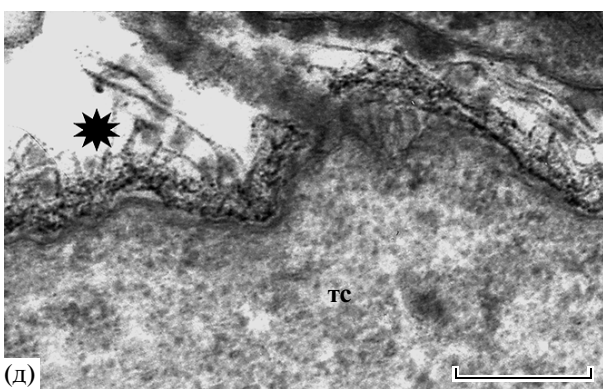
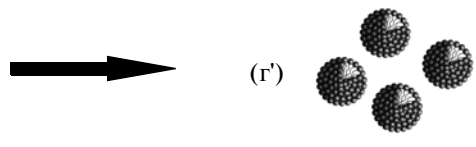
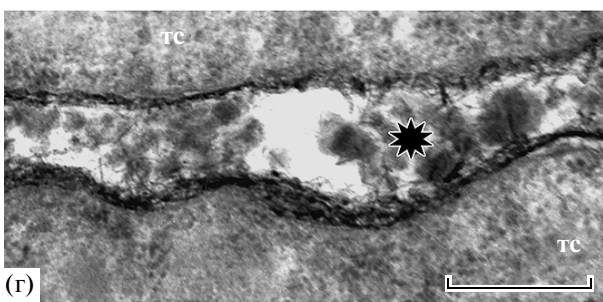
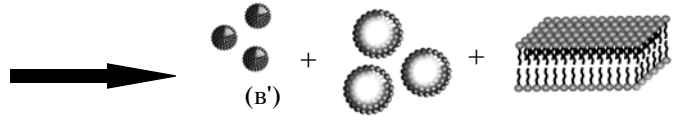
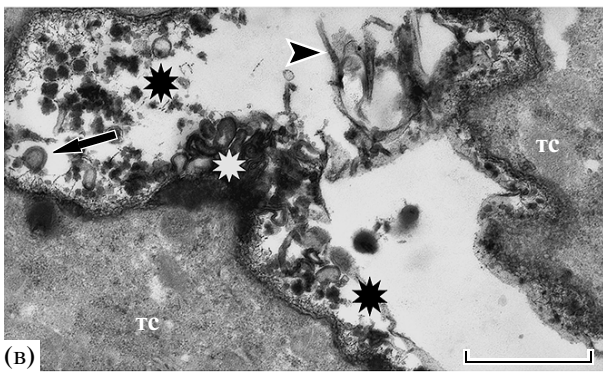
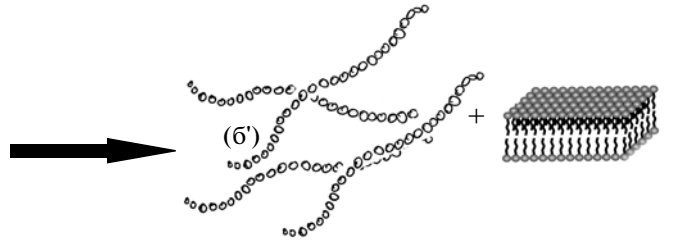
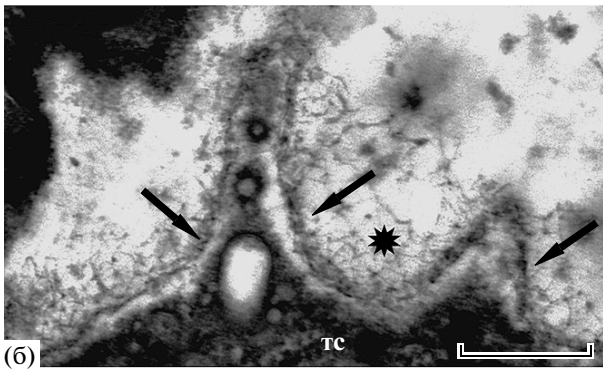
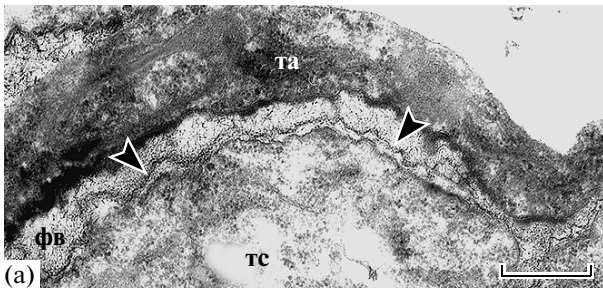
Еще одна, основанная на наблюдениях гипотеза (Rowley and Morbelli, 2009) о существовании связующих структур – филаментов между клетками тапетума и (мега)спорами – структур, которые представляют собой эквиваленты плазмодесм – требует подтверждения. Эти связующие филаменты были обнаружены вышеупомянутыми авторами между клетками мегаспор и тапетумом у *Selaginella argentea* и между тапетумом и микроспорами у *Betula pendula*. Такая прямая связь между мега/микроспорами и питающими их тапетальными клетками акцентирует роль спорофитного контроля, и поэтому важно выявить распространенность этого явления в других группах растений.

РАМКИ ОБЗОРА

В данном обзоре из наших собственных исследований мы останавливаемся главным образом на результатах последних 3-х лет, включающих изучение развития оболочки пыльцевых зерен 5-ти видов, хотя с 1986 года нами был исследован онтогенез спородермы еще 23-х видов из отдаленных таксонов. Сразу следует подчеркнуть, что выводы, сделанные по изучению развития оболочки гаметофита этих последних 5-ти видов, в равной степени справедливы и для всех предыдущих, например для *Nymphaea colorata* (Gabarayeva and Rowley, 1994), *Nymphaea mexicana* (Gabarayeva and El-Ghazaly, 1997), *Stangeria eriopus* (Gabarayeva and Grigorjeva, 2002), *Cabomba aquatica* (Gabarayeva et al. 2003), *Trevesia burckii* (Gabarayeva et al., 2009a,b), *Chamaedorea microspadix* (Gabarayeva and Grigorjeva, 2010), *Persea americana* (Gabarayeva et al., 2010) и для других видов.

Для недавнего исследования были выбраны: гомоспоровый лептоспорангиатный папоротник *Alsophila setosa* из сем. Cyatheaceae (исследование проводилось вместе с аргентинским ученым Гонзалом Маркесом на базе Ботанического института им. В.Л. Комарова, Санк-Петербург), голосемен-

Рис. 2. Тетрадный период развития спородермы у *Alsophila setosa* (а–д) и его интерпретация (а'–д'). а – Граница между двумя тетрадами тетрады. Появление тонкого электронно-плотного слоя (*головки стрелок*) в периплазматическом пространстве, заполненном фибриллярной субстанцией. б – Инициальный слой спородермы представляет собой тонкую синусоидальную оболочку (*стрелки*), связанную с фибриллярным слоем (*звездочка*). в – Жидкость спорангия между тетрадами заполнена скоплениями различной формы: трехслойными ламеллами (*головка стрелки*), осмиофильными каплями (*звездочки*) и пузырьками (*стрелка*) – типичными мицеллярными элементами. г – Граница между двумя тетрадами (проксимальная сторона). Множество сферических единиц видны в промежутке между ними (*звездочка*). д – На поверхности инициального слоя спородермы видны длинные фибриллы (*звездочка*). Справа показаны типы мицелл, участвующих в развитии. *Обозначения:* та – тапетум, тс – тетраспора, фв – фибриллярное вещество. Масштабные линейки: а = 2 μ , б = 0.5 μ , в–д = 0.3 μ (фрагменты Fig. 11 из: Gabarayeva et al., 2011, Grana, 50 (4): 235–262.



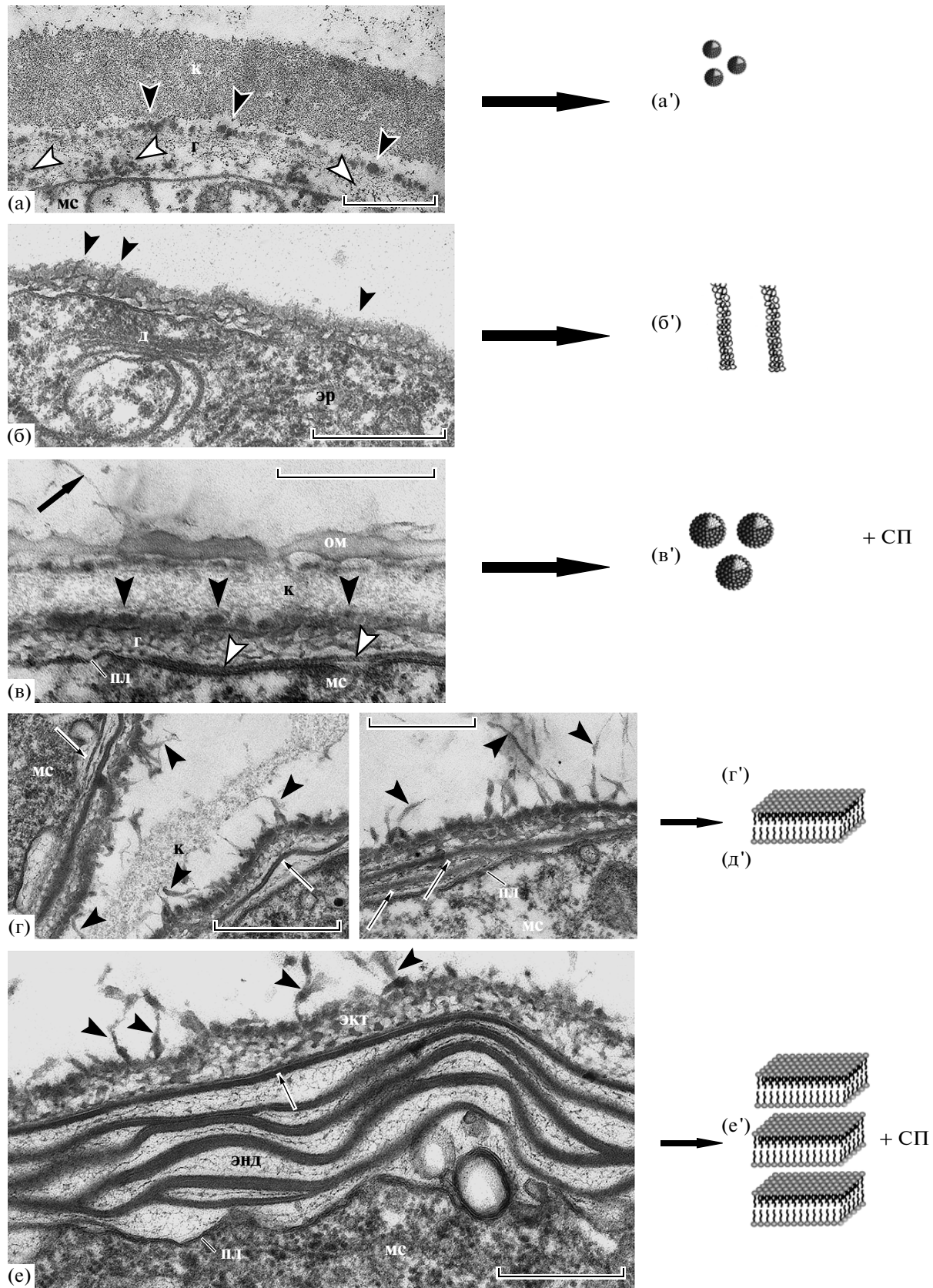


Рис. 3. Развитие экзины у *Juniperus communis* (а–е) и его интерпретация (а'–е'). а – Ранняя тетрадная микроспора. Первые элементы будущей экзины – сферические единицы (черные головки стрелок). Некоторые из них выстраиваются в колонки (белые головки стрелок). б – Молодая микроспора. Видны радиально ориентированные палочковидные единицы (головки стрелок). в – Средняя тетрадная стадия. Сферические единицы примэксинами аккумулируют спорополленин (черные головки стрелок). На наружной поверхности плазмалеммы формируется первая ламелла эндэксина (белые головки стрелок). От поверхности тетрады отходят филаменты (стрелка). г – Поздняя тетрадная стадия, каллоза частично элиминирована. Образовалась первая ламелла эндэксина с типичной центральной белой линией (стрелки). На поверхности микроспор – филаменты (головки стрелок). д – Распадающаяся тетрада. Видны двойной слой гранул, составляющий эктэксину, и две ламеллы эндэксина (стрелки). Радиально расходящиеся филаменты на поверхности микроспоры (головки стрелок). е – Молодая свободная микроспора. Каллозная оболочка исчезла. Эктэксина состоит из наружного слоя гранул и внутреннего сетчатого слоя, а эндэксина – из нескольких ламелл с центральными белыми линиями (стрелка). Филаменты на поверхности микроспоры (головки стрелок). Справа показаны типы мицелл, участвующих в развитии. **Обозначения:** г – гликокаликс, д – диктиосома, к – каллоза, мс – цитоплазма микроспоры, лг – липидная глобула, ом – оболочка материнской клетки, пл – плазмалемма, экт – эктэксина, энд – эндэксина, эр – эндоплазматический ретикулум. Масштабные линейки: а–е = 0.5 μ (фрагменты Plates IV,3; VI, 2, 5; VIII, 2; X, 5; XII, 3 из: Gabarayeva et al. – Rev. Palaeobot. Palynol., in press).

ное *Juniperus communis* L. (Cupressaceae), архаичное покрытосеменное *Magnolia sieboldii* (Magnoliaceae), подвинутые покрытосеменные *Symphytum officinale* (Boraginaceae) и *Passiflora racemosa* (Passifloraceae). Использовался традиционный метод фиксации для ТЭМ (подробно в статьях по этим видам – см. список литературы).

Для моделирования экзино-подобных структур *in vitro* были выбраны вещества, близкие к природным. Вместо гликопротеинов гликокаликса (точный состав которых неизвестен) были выбраны гликопротеин хондроитин (вещество животного происхождения) и сапонин (гликопротеин растительного происхождения). В качестве заместителя каллозы были использованы другие полисахариды – агар, желатин, агарово-желатиновый ко-гель (смесь агара и желатина в различных пропорциях, полученная при определенных температурах и осажденная затем при комнатной температуре) и гидроксипропил метилцеллюлоза (ГПМЦ). В качестве заместителя одного из мономеров СП – жирных кислот – были взяты Омега-3 жирные кислоты и соевое масло. Для начала получали чистые гели и ко-гели агар-желатин нескольких концентраций по методу Кларка и соавторов (Clark et al., 1983), чтобы посмотреть их ультраструктуру в ТЭМ. Затем получали более сложные смеси этих гелей и сурфактантов, перечисленных выше, в различных комбинациях и концентрациях, и оставляли смеси в покое для прохождения процессов самоорганизации (конденсации). Из тонких слоев термально-осажденных гелей, ко-гелей и смесей гелей и сурфактантов, остуженных до комнатной температуры в малых чашках Петри, вырезали маленькие блоки (со стороной кубика около 2–3 мм) и фиксировали в глутаровом альдегиде, как указано выше для живого материала с той разницей, что в глутаровый альдегид добавляли 1% таниновой кислоты. После дегидратации в серии спиртов материал проводили через серию смесей аралдита и эпона с ацетоном и заключали в эпон-аралдит.

Ультратонкие срезы контрастировали как обычно (см. подробно в Gabarayeva and Grigorjeva, 2013).

Полученные нами результаты были проанализированы (Gabarayeva et al., 2011a, b; Gabarayeva and Grigorjeva, 2012; Gabarayeva et al., 2013a, b) в свете нашей мицеллярной гипотезы (Gabarayeva and Hemsley, 2006; Hemsley and Gabarayeva, 2007), и теперь требуют обобщения. Важным обстоятельством является то, что и гликопротеины, и жирные кислоты обладают дифильными молекулами, с гидрофильной и гидрофобной частями, а значит способны к образованию особого типа коллоидных систем – мицелл.

КРАТКИЙ ОБЗОР ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ И ИХ АНАЛИЗ

В начале тетрадного периода у *Alsophila setosa* появляется тонкий электронно-плотный слой (рис. 2а, головки стрелок) в периплазматическом пространстве, заполненном фибриллярной субстанцией. Несколько позже инициальный слой спородермы (дистальная сторона) представляет собой тонкую синусоидальную оболочку (рис. 2б, стрелки), связанную с фибриллярным слоем (рис. 2б, звездочка). Жидкость, заполняющая полость спорангия между тетраспорами, содержит скопления различной формы (рис. 2в): трехслойными ламеллами (головка стрелки), сферическими каплями и (звездочки) и пузырьками (стрелка) – типичными мицеллярными элементами. На границе между двумя тетраспорами (проксимальная сторона) наблюдается множество сферических осмиофильных единиц (рис. 2г, звездочка), тогда как на поверхности инициального слоя спородермы к концу тетрадного периода видны длинные фибриллы (рис. 2д, звездочка). Показанные в правой части рис. 2 мицеллярные мезофазы, которые соответствуют наблюдаемым структурам, позволяют заключить, что у этого вида преобладающими формами мицелл как основы для формирования на них структур инициальных слоев спородермы являются пластинчатые мицеллы и фибриллы (фиб-

риллы, или филаменты — длинные цилиндрические мицеллы, у которых длина намного превосходит диаметр, или переходная мезофаза к ним под названием “стринги”, состоящие из цепочек сферических мицелл — рис. 1к), а вещества, находящиеся в полости спорангия, образуют сферические, трехслойные ламеллы и пузырьки (полые сферы на рис. 2в’).

При развитии экины у *Juniperus communis* (рис. 3), между толстой каллозной оболочкой тетрады и плазмалеммой микроспор, в периплазматическом пространстве в наружной части гликокаликса начинается формирование примэкины. Ее первые элементы — сферические единицы (рис. 3а, *головки стрелок*), являются, по всей вероятности, сферическими мицеллами. Во внутренней части гликокаликса формируется следующая мезофаза — цилиндрические мицеллы (рис. 3а, *белые головки стрелок*, 3б, *головки стрелок*). На средней тетрадной стадии, на границе с каллозой постепенно образуется монослой из сферических единиц (рис. 3в, *черные головки стрелок*), которые постепенно аккумулируют СП. У наружной поверхности плазмалеммы формируется первая ламелла эндэкины (рис. 3в, *белые головки стрелок*) на основе пластинчатой мицеллы. От поверхности тетрады, покрытой оболочкой материнской клетки, отходят филаменты (рис. 3в, *стрелка*). На поздней тетрадной стадии, когда каллоза частично элиминирована, видна первая ламелла эндэкины с ее типичной центральной белой линией (рис. 3г, *стрелки*). На поверхности микроспор густо расположены филаменты (рис. 3г, *головки стрелок*). В распадающейся тетраде виден двойной слой гранул, составляющий эктэкину, и две ламеллы эндэкины (рис. 3д, *стрелки*). Радиально расходящиеся тяжи на поверхности микроспоры имеют значительную толщину (там, где срез прошел через центр тяжа). На стадии молодой свободной микроспоры каллозная оболочка исчезает, и эктэкина состоит из наружного слоя спорополлениновых гранул и внутреннего сетчатого слоя, а эндэкина — из нескольких ламелл с центральной белой линией (рис. 3е, *стрелка*). Филаменты на поверхности микроспоры сохраняются (рис. 3е, *головки стрелок*). Эти филаменты, соединяющие микроспоры друг с другом и с тапетальными клетками, являются собой очень интересный феномен, описанный ранее для мегаспор в мегаспорангиях гетероспорового плауна *Selaginella argentea* (Rowley and Morbelli, 2009), где все внутреннее пространство мегаспорангия буквально заполнено этими тяжами (wicks, как называют их авторы). В этой же работе соединительные тяжи между микроспорами и тапетумом показаны с помощью СЭМ у *Betula pendula*, однако ТЭМ их не выявляет. Авторы считают, что такая прямая систе-

ма транспорта питательных веществ из тапетума в споры/ микроспоры наиболее эффективна, и что эти соединительные тяжи представляют собой аналог плазмодесма, и что они, вероятно, характерны для широкого спектра видов. Наиболее известными соединительными тяжами между микроспорами и тапетумом являются висциновые нити, описанные для Onagraceae и Ericaceae (Hesse, 1984), которые, однако, являются спорополлениновыми образованиями и резистентны к ацетолизу — в отличие от тяжей у *Juniperus*. Однако у видов из других групп соединительные тяжи показаны не были, что делает наши данные по *Juniperus* весьма ценными. Возможно, такой тип соединительных тяжей между спорами/микроспорами и тапетумом характерен лишь для ограниченного круга растений; для окончательного заключения требуются дополнительные данные. Относительно их функции можно предположить, что через эти тяжи из тапетума в микроспоры передаются питательные вещества, предшественники спорополленина или другие строительные вещества.

Из рис. 3 (правая сторона) видно, что соответствующие наблюдаемым структурам мицеллярные мезофазы являются типичными последовательными самоорганизующимися мезофазами мицеллярной системы, меняющейся с возрастанием концентрации входящих в нее ПАВ. Наблюдаемые с помощью ТЭМ структуры с конца тетрадного периода представляют собой, по всей вероятности, эти типы мицелл после аккумуляции на них биополимера СП.

Развитие экины у *Magnolia sieboldii* (слева) и его интерпретация (справа) показаны на рис. 4. На стадии молодой тетрады между плазматической мембраной и слоем каллозы появляются первые сферические единицы гликокаликса (рис. 4а, *головки стрелок*), соответствующие сферическим мицеллам. На средней тетрадной стадии слой гликокаликса хорошо развит и состоит из радиально направленных столбцов сферических единиц-мицелл (рис. 4б, *стрелки* — транзитивная мезофаза — см. также рис. 1и), некоторые из них уже объединены в столбики — цилиндрические мицеллы. Такие же выстроенные в столбцы сферические единицы наблюдаются на этой стадии и у других видов, например у *Chamaedorea microspadix* (Gabarayeva and Grigorjeva, 2010). На поздней тетрадной стадии, после первичной аккумуляции спорополленина на элементах гликокаликса, формируются тонкие колумеллы, еще сохраняющие очертания полуслившихся сферических единиц (рис. 4в, *головки стрелок*), и тектум (*стрелки*) примэкины. После высвобождения микроспор из тетрады и массовой аккумуляции спорополленина тапетального происхождения происходит сильное

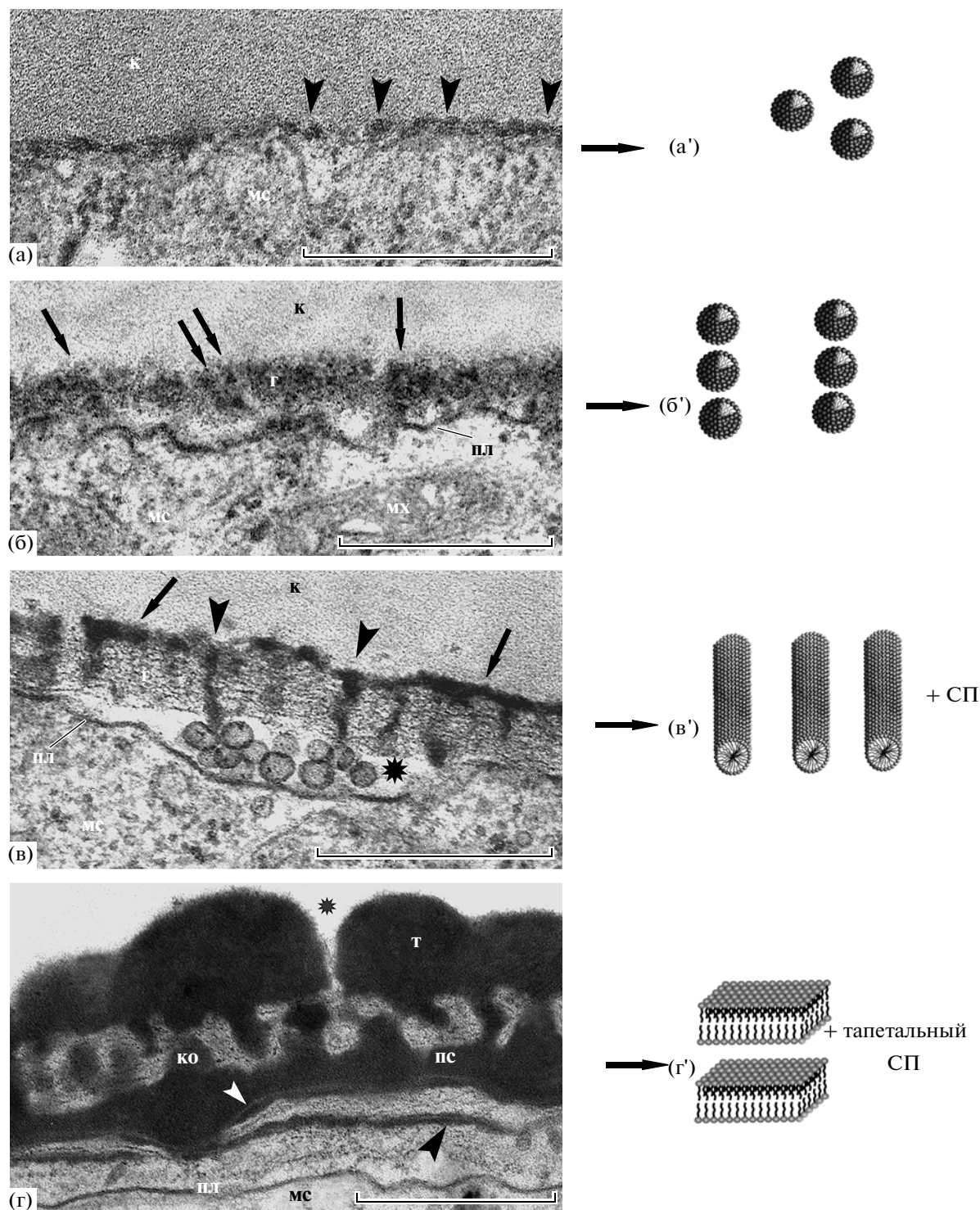


Рис. 4. Развитие экзины у *Magnolia sieboldii* (а–г) и его интерпретация (а'–г'). а – Молодая тетрада. Появляются первые сферические единицы гликокаликса (*головки стрелок*). б – Средняя тетрадная стадия. Слой гликокаликса состоит из радиально направленных столбцов сферических единиц (*стрелки*). в – Поздняя тетрадная стадия. После первичной аккумуляции спорополленина формируются тонкие колумеллы (*головки стрелок*) и тектум (*стрелки*) примэкзины. г – Молодая свободная микроспора. Массовая аккумуляция спорополленина приводит к сильному утолщению тектума и колумелл. Появляется первая ламелла эндэкины с ее центральной белой линией (*белая головка стрелки*), на наружной поверхности которой формируется подстилающий слой эктэкины. Образуется вторая ламелла эндэкины (*черная головка стрелки*). Микроканал в тектуме обозначен *звездочкой*. Справа показаны типы мицелл, участвующих в развитии. *Обозначения:* к – каллоза, ко – колумелла, мс – цитоплазма микроспоры, мх – митохондрия, пл – плазмалемма, пс – подстилающий слой, т – тектум. Масштабные линейки: а–г = 0.5 μ (фрагменты Figs. 2H, 3C, 8C, 9E из: Gabarayeva & Grigorjeva, Grana, 2012, 51: 119–147).

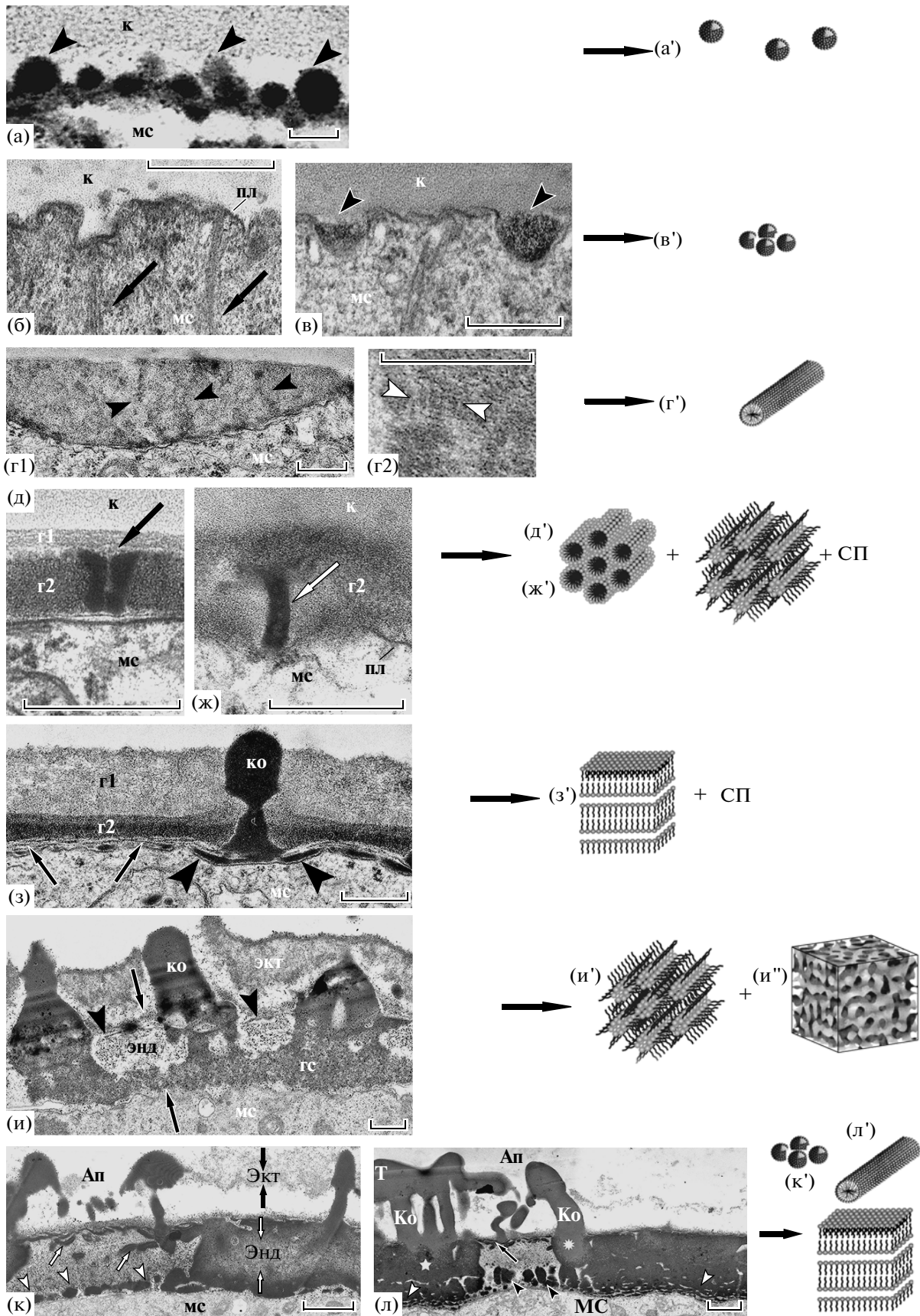


Рис. 5. Развитие экзины у *Passiflora racemosa* (а–л) и его интерпретация (а'–л'). а – Ранняя тетрадная стадия. Осмиофильные глобулы на поверхности плазмалеммы (головки стрелок). б – Стадия молодых тетрад. Микрофиламенты цитоскелета (стрелки) тянут плазмалемму внутрь, появляются инвагинации. в – В инвагинациях плазмалеммы появляется гликокаликс в виде сферических единиц (головки стрелок). г1 – Средняя тетрадная стадия. Инвагинации плазмалеммы расширяются, единицы гликокаликса становятся палочковидными (головки стрелок). г2 – Заложение колумелл на основе цилиндрических мицелл, на поверхности которых заметны витки спиралей (встречные головки стрелок). д – Появление второго слоя гликокаликса, в котором закладываются атектатные проколумеллы с просветом внутри (стрелка). ж – Тектатные колумеллы появляются в промежутках между “линзами” гликокаликса-1 (стрелка). з – Начало свободноспорового периода. Появляются первые ламеллы эндэзины (стрелки) и накапливают спорополленин, особенно под колумеллами (головки стрелок). и – Средняя свободноспоровая стадия. Ковнутри от ламелл эндэзины (головки стрелок) появляется губчатый слой (гс) – второй слой эндэзины, возникающий на основе жидко-кристаллической биконтинуальной неупорядоченной структуры (и"). Встречные стрелки показывают область эндэзины. к – Поздняя свободноспоровая стадия. Ламеллы эндэзины аккумулируют спорополленин (белые стрелки). В апертурных районах появляются базальные гранулы – третий слой эндэзины (головки стрелок). л – Завершение формирования экзины: образование ламеллярных базальных отложений в межапертурных районах микроспоры (белые головки стрелок). Справа показаны типы мицелл, участвующих в развитии. (см. также рис. 1) *Обозначения:* Ап – апертюра, г1 – гликокаликс-1, г2 – гликокаликс-2, гс – губчатый слой, к – каллоза, ко – колумелла, мс – цитоплазма микроспоры, т – тектум, Экт – эктэксина, Энд – эндэксина. Масштабные линейки: а–г1, д–л = 0.5 μ; г2 = 0.25 μ (Figs. 13 из: Gabarayeva et al., 2013a, b, Plant Syst. Evol. 299: 1013–1055).

утолщение тектума и колумелл и появляется подстилающий слой эктэксина (рис. 4г). Формируется также первая ламелла эндэксина с ее центральной белой линией (рис. 4г, белая головка стрелки), причем последняя является границей между экт- и эндэкзиной. В периплазматическом пространстве образуется вторая ламелла эндэксина (рис. 4г, черная головка стрелки), тоже с центральной белой линией. Очевидно, эти ламеллы развиваются на основе следующей мицеллярной мезофазы – пластинчатой мицеллы – с ее промежутком между бислоями, заполненным гидрофильной фазой; именно этот промежуток наблюдается в ТЭМ как белая линия.

Развитие экзины у *Passiflora racemosa* (Passifloraceae) – достаточно сложное, но показывает ту же закономерность (рис. 5). На ранней тетрадной стадии на поверхности плазмалеммы (рис. 5а, головки стрелок) появляются осмиофильные глобулы с зазубренной поверхностью. Они, скорее всего, представляют собой большие сферические мицеллы или их комплексы, зазубренный край которых соответствует гидрофильным головкам молекул ПАВ, а внутренняя часть – их гидрофобным хвостам (см. рис. 1б). На стадии молодых тетрад поверхность микроспоры периодически инвагинирована вследствие прикрепления к плазмалемме пучков микрофиламентов, тянущих плазмалемму внутрь в результате интегрального натяжения (tensegrity) – одного из процессов самоорганизации (рис. 5б, стрелки). В этих инвагинациях появляется гликокаликс в виде сферических единиц-мицелл (рис. 5в, головки стрелок). Появление упорядоченно расположенных инвагинаций и их заполнение сферическими единицами гликокаликса – результат совместного процесса самоорганизованного интегрального натяжения и процесса экзоцитоза. На средней тетрадной стадии инвагинации плазмалеммы расширяются и заполняются гликокаликсом, приобретая линзовидную форму. Струк-

тура гликокаликса постепенно меняется с микрогранулярной на микрофибрилярную (рис. 5г1, головки стрелок). Стадия поздней тетрады характеризуется появлением второго – непрерывного и более осмиофильного – слоя гликокаликса (гликокаликс-2) и заложением в нем атектатных (под линзовидными участками гликокаликса-1 – рис. 5д, стрелка) и тектатных колумелл (в промежутках между “линзами” гликокаликса-1 – рис. 5ж, стрелка). Заложение колумелл происходит на основе цилиндрических мицелл, на поверхности которых заметны витки спиралей, хорошо видны при больших увеличениях (рис. 5г2, выделены головками стрелок). Эта спиральная закрученность, постоянно наблюдающаяся на палочковидных элементах гликокаликса у любого вида, первоначально была отмечена Раули (Rowley and Flynn, 1968) и явилась характерной чертой его модели субструктуры экзины – так называемого тафта (taft – Rowley, 1990). Теперь становится ясно, что тафты соответствуют цилиндрическим мицеллам – наиболее распространенным типам мицелл в развивающейся спородерме (Gabarayeva et al., 2009a). Важно отметить, что некоторые тафты-мицеллы превращаются в обратные: становятся электронно-прозрачными внутри и электронно-плотными снаружи (рис. 5д, стрелка). Выворачивание наизнанку нормальных мицелл в среде периплазматического пространства, которая становится гидрофобной, связано с изменением состава среды в периплазматическом пространстве из-за поступления липоидных предшественников СП в периплазматическое пространство на поздней тетрадной стадии. Такое обращение мицелл характерно для многих видов на этой стадии: молодые проколумеллы видны как “пустые” внутри (например, у *Trevesia* – Gabarayeva et al., 2009a).

В начале свободноспорового периода микроспоры *Passiflora racemosa* освобождаются от каллозной оболочки тетрады. Колумеллы значитель-

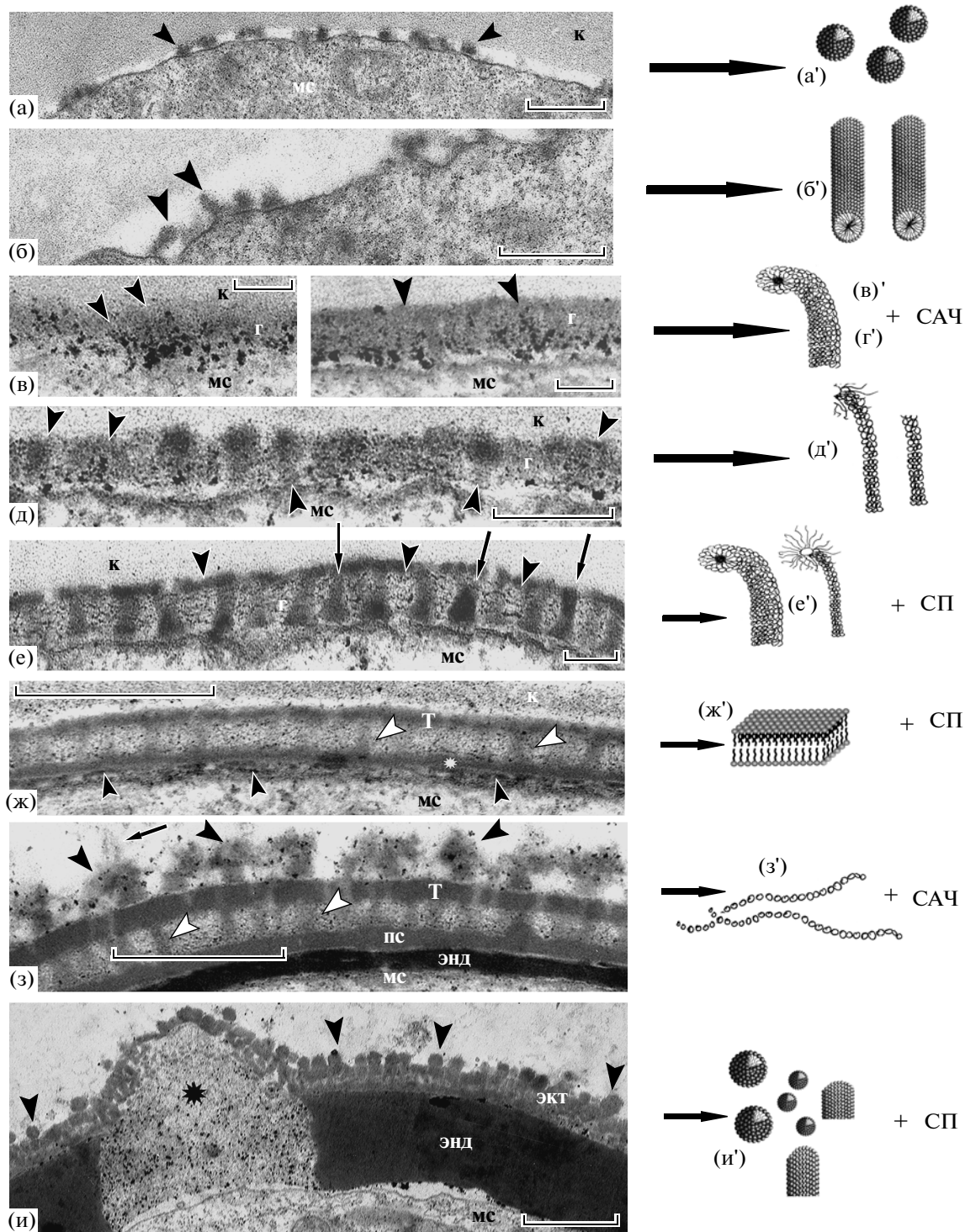


Рис. 6. Развитие экзины у *Symphytum officinale* (а–и) и его интерпретация (а'–и'). а, б – ранние тетрадные стадии. Сферические и полусферические кластеры гликокаликса постепенно перестраиваются в цилиндрические (головки стрелок). в, г – средняя тетрада. Плотные упакованные цилиндрические единицы слоя гликокаликса несут электронно-плотные частицы – спорополленин-акцепторные частицы, аккумулирующие спорополленин (головки стрелок). д – Дальнейшая аккумуляция спорополленина на спирально расположенных рецепторах, приводящая к их постепенной маскировке (е), формированию колумелл (стрелки) и тектума (головки стрелок). ж – Поздняя тетрада. Появляется подстилающий слой эктэксина (звездочка) и ламеллы эндэксина (черные головки стрелок). колумеллы показаны белыми головками стрелок. з – Свободные микроспоры. На поверхности тектума появляются “букеты” (черные головки стрелок) и стринги (стрелка) гликокаликса со спорополленин-акцепторными частицами. Колумеллы показаны белыми головками стрелок. и – Зрелая экзина с сильно утолщенной эндэксиной, апертурный район показан звездочкой. Из “букетов” со спорополленин-акцепторными частицами (САЧ) сформировались супратектальные геммы – скорее всего, путем самоорганизации (закручивания пучка – головки стрелок). Справа показаны типы мицелл, участвующих в развитии. Обозначения: г – гликокаликс, к – каллоза, мс – микроспора, пс – подстилающий слой, т – тектум, экт – эктэксина, энд – эндэксина. Масштабные линейки: а, б, ж, з – 0,5 μ ; в, г, д, е – 0,1 μ ; и – 1 μ (Fig. 12 из: Gabarayeva et al., Plant Syst. Evol., 296: 101–120).

но вырастают в высоту и приобретают характерную булавовидную форму (рис. 5з). Появляются первые ламеллы эндэкины (рис. 5з, *стрелки*), на них накапливается СП, особенно под колумеллами (рис. 5з, *головки стрелок*). На средней свободнospоровой стадии конутри от ламелл эндэкины (рис. 5и, *головки стрелок*) появляется губчатый слой (гс), идущий вдоль всей поверхности микроспоры и образующий корневидные отростки под колумеллами — второй слой эндэкины (рис. 5и, *встречные стрелки* показывают область эндэкины). Губчатый слой (рис. и', правая схема) — структура, образующаяся на основе жидко-кристаллической биконтинуальной неупорядоченной фазы (дисперсной системы, состоящей из 2-х или более жидких несмешивающихся фаз неравных объемов — Фридрихсберг, 1995), в данном случае — системы, образованной липофильными предшественниками СП и гидрофильной средой периплазматического пространства. На поздней свободнospоровой стадии тектатные колумеллы значительно вырастают в высоту (рис. 5к, *встречные черные стрелки*), а ламеллы эндэкины аккумулируют спорополленин, приобретая типичный вид с белыми центральными линиями (рис. 5к, *белые стрелки*). В апертурных районах появляются базальные гранулы — третий слой эндэкины (рис. 5к, *головки стрелок*). Т.о., зона эндэкины возрастает (рис. 5к, *встречные белые стрелки*). Завершается формирование экзины образованием ламеллярных базальных отложений в интерапертурных районах микроспоры (рис. 5л, *белые головки стрелок*) и преобразованием апертурных базальных гранул в базальные колумелло-подобные структуры (рис. 5л, *черные головки стрелок*), т.е. начинается как бы вторая волна последовательности мицеллярных мезофаз. Этот пример еще раз показывает, что не существует строгого разграничения между строительными блоками экт- и эндэкины: в границах структур, которые может создавать самоорганизующаяся мицеллярная система, конфигурация структурных единиц может “гулять”, и зависит эта конфигурация главным образом от концентрации входящих в систему сурфактантов, а также от ряда физико-химических параметров (например от рН поддерживающей среды). Еще один яркий пример этого же явления — формирование у *Nymphaea mexicana* слоя цилиндрических мицелл со спиральной поверхностью уже после развития ламелл эндэкины, что является весьма необычным (Gabarayeva and El-Ghazaly, 1997).

Как видно из рис. 5 (правая сторона), развитие сложной оболочки микроспор у *Passiflora racemosa* (двуслойный гликокаликс, два типа колумелл в эктэкине, четырехслойная эндэкина) идет, очевидно, на основе все той же последовательности

мицеллярных мезофаз, что и у рассмотренных выше видов с более просто устроенной экзиной, но обладает одной особенностью: в ходе развития наблюдается как бы две волны этой последовательности.

Развитие экзины *Symphytum officinale* показано на рис.6 (слева показаны последовательные стадии развития, справа — мицеллярная интерпретация). Сферические единицы-мицеллы ранней тетрады (рис. 6а, *головки стрелок*) самоорганизуются в палочки-цилиндры (рис. 6б, *головки стрелок*). На средней тетрадной стадии вдоль палочковидных единиц видны осмиофильные частицы — так называемые спорополленин-акцепторные частицы (САЧ), аккумулирующие предшественники СП (рис. 6в, 6г, *головки стрелок*), чуть позднее наблюдаемые аранжированными по спирали вокруг цилиндрических единиц (рис. 6д, 6е, *головки стрелок*). Эти частицы, описанные для ряда видов ранее (SAPs, или по-русски САЧ: Rowley and Skvarla, 1993; Gabarayeva et al., 2003) были интерпретированы нами как наиболее вероятные сайты аккумуляции СП — рецепторы, способствующие полимеризации предшественников СП, чья локализация задается генетически (Gabarayeva et al., 1998). То есть, в случае с *Symphytum* мы видим связь между генетической детерминацией паттерна экзины и ее самоорганизующейся мицеллярной составляющей. САЧ наблюдаются в развитии спородермы целого ряда видов, но явные картины их присутствия сравнительно редки, т.к. эти рецепторы очень быстро накапливают СП, который их маскирует. На поздней тетрадной стадии, когда аккумуляция СП на САЧ становится более интенсивной, камуфлируя сами рецепторы, появляются проколумеллы (рис. 6е, *стрелки*), а в конце тетрадного периода уже видны не только колумеллы (рис. 6ж, *белые головки стрелок*), но также тектум и подстилающий слой эктэкины (рис. 6ж, *звездочка*), и закладываются ламеллы эндэкины (рис. 6ж, *черные головки стрелок*). В свободнospоровом периоде эндэкина сильно утолщается (рис. 6з, 6и), а на поверхности тектума появляются “букеты” (Рис. 6з, *черные головки стрелок*) и нити (стринги) САЧ (рис. 6з, *стрелка*), которые вскоре самопроизвольно сворачиваются в супратектальные глобулы (рис. 6и, *головки стрелок*) и аккумулируют СП.

Если теперь взглянуть на внешний вид пыльцевых зерен исследованных видов (рис. 7), то первое, что обращает на себя внимание, это разнообразие их формы (рис. 7а–7д) и характера поверхности (скульптуры — рис. 7а'–д'). Тем более впечатляет тот факт, что, по всей вероятности, все это морфологическое разнообразие возникает на основе нескольких, одних и тех же мицеллярных мезофаз. Пример развития экзины у *Symphytum officinale* по-

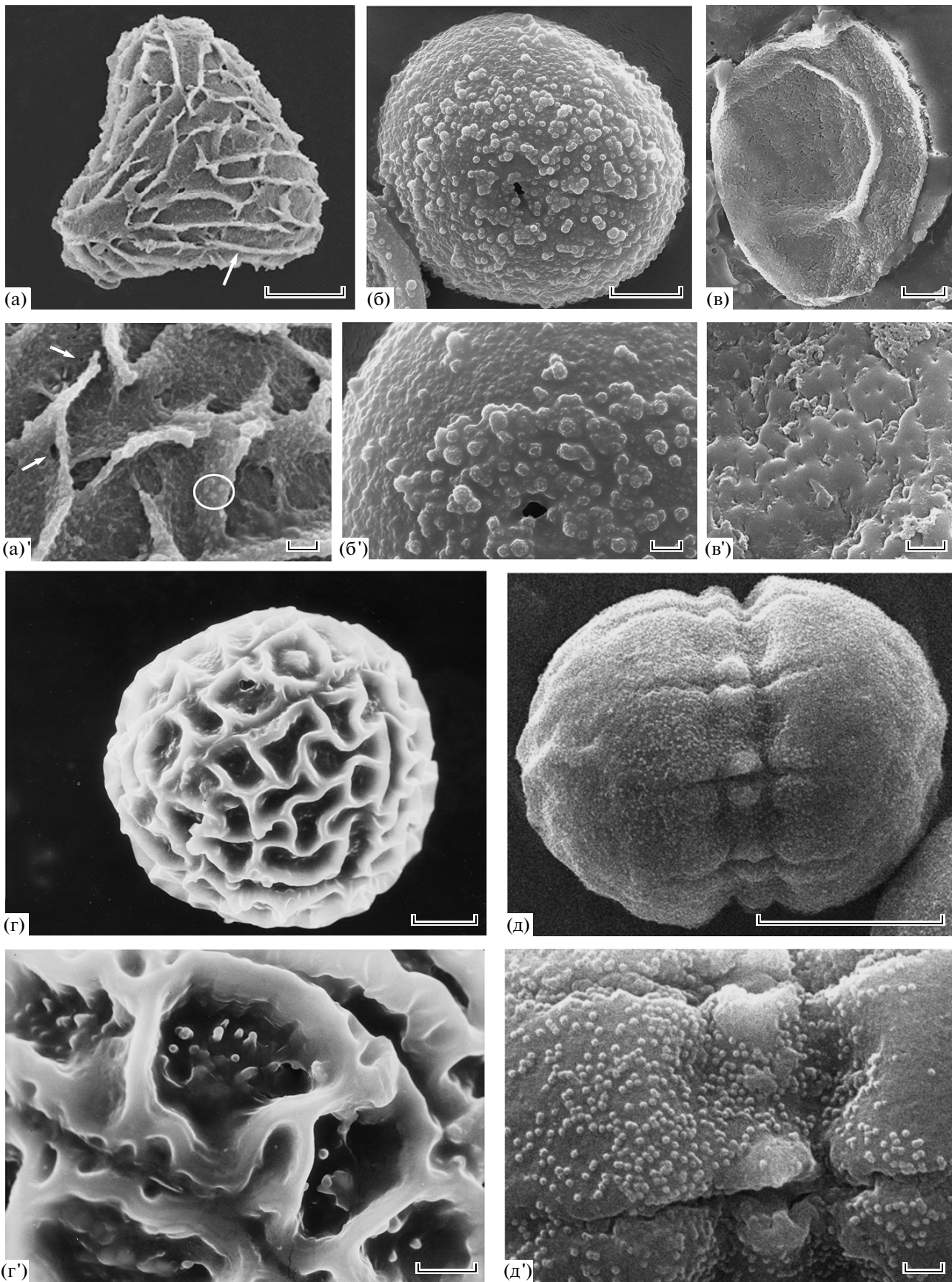


Рис. 7. Общий вид спор/пыльцевых зерен (а–д) и детали поверхности (а'–д') исследованных видов в сканирующем электронном микроскопе. а – *Alsophila setosa*. Округло-треугольная в очертании спора с ребрами на поверхности (стрелки). а' – Поверхность споры *Alsophila setosa*. Видны микроперфорации (стрелки), микробородавки выделены окружностью (из Marquez et al., 2009, *Review of Palaeobotany and Palynology*, 156: 165–176, Plate II, 6 and 8). б и б' – Сферическое п. з. *Juniperus communis* с мелко-бугорчатой поверхностью и орбикулами (Plate XIV, 5 из: Gabarayeva et al., 2014, *Review of Pal. & Pal.*, in press). в и в' – *Magnolia sieboldii*. Широко-эллипсоидальное п. з. (слегка смятое) с морщинистой поверхностью и микроперфорациями. г и г' – Сфероидальное п. з. *Passiflora racemosa* с крупосетчатой поверхностью и свободными колумеллами на дне ячеек (Fig. 11b, с из: Gabarayeva et al., 2013b, *Plant Systematics and Evolution*, 299: 1013–1035). д, д' – *Symphytum officinale*. д – Бочонковидное пыльцевое зерно с геммами на поверхности; д' – область апертур. (д - из Gabarayeva et al., 2011, *Plant Systematics and Evolution*, 296: 101–120, Fig. 11b). Масштабные линейки: а, б, в, г, д – 10 м; а', б', в', д' – 1 м; г' – 0.1 м.

казал, однако, что влияние генетических факторов остается весьма значительным. Во-первых, потому что точный химический состав ПАВ, принимающих участие в развитии экзины (гликопротеинов, жирных кислот, фенилпропаноидов) и их концентрация задается, несомненно, генетически. Во-вторых, влияние генома выражается в локализации рецепторов полимеризации СП, каковыми являются, по всей видимости, спорополленин-акцепторные частицы (САЧ). Рецепторные сайты СП в примэкзине в форме “ограничивающего слоя” были обнаружены также английскими коллегами (Blackmore and Barnes, 1987, 1990; Blackmore and Claugher, 1987; Blackmore, 1990).

Однако, нелинейный характер процессов самоорганизации накладывает свой отпечаток на конечный результат всего развития, часто делая его непредсказуемым (Hemsley, 1998; Габараева и Хэмсли, 2010).

Все эти свидетельства в пользу мицеллярной гипотезы являются морфологическими, рассмотренными в динамике онтогенеза спородермы. Однако наилучшим доказательством справедливости этой гипотезы было бы получение экзино-подобных структур *in vitro*, путем экспериментального моделирования. В ходе такого эксперимента было бы снято влияние генетических факторов, вещества и их концентрации были бы выбраны экспериментатором, и можно было бы посмотреть, “на что способна” самоорганизация, освобожденная от влияния генома.

Правда, мы не должны ожидать получения паттернов, совершенно идентичных природным, т.к. влияние СП-полимеризующих центров (САЧ, или SAPs) выпадет. Мы провели первые эксперименты в этом направлении с целью смоделировать для начала не столько зрелые структуры, как это было сделано А. Хэмсли и его группой (Hemsley et al., 1996, 1998, 2000, 2003; Griffiths and Hemsley 2001), сколько получить симуляты более молодых стадий – гликокаликса (как основы, “строительных лесов” для экзины) и паттернов, характерных для тетрадного периода развития. Используя заменители природных каллозы, гликокаликса и жирных кислот, мы получили ряд гликокаликсо-подобных и экзино-подобных паттернов

(Gabarayeva and Grigorjeva, 2013). Большинство экзино-подобных паттернов было получено в поверхностных слоях образцов, в виде корки. Слева и внизу на рис. 8 показаны экспериментально полученные паттерны (симуляты – рис. 8а–8к – см. подробнее подпись к рис.), а справа – соответствующие им природные структуры (рис. 8а'–8з'). Паттерны 8а и 8б имитируют ранние тетрадные формы гликокаликса видов *Dianthus deltoids* (8а') еще неопубликованные данные) и *Symphytum officinale* (8б') соответственно; 8в – гликокаликс средней тетрадной стадии у *Magnolia delavayi* с его тонкими проколумеллами (8в'), 8г – примэкзину на поздней тетрадной стадии у *Nymphaea capensis* (8г'), а 8д – примэкзину на поздней тетрадной стадии *Quercus robur*. Были получены и паттерны, имитирующие столбчатую экзину и первый, гранулярный слой интины у *Magnolia sieboldii* (рис. 8е и 8е'), а также зрелую гранулярную экзину *Anaxagorea brevipes* (рис. 8ж и 8ж'). Кроме того, трехслойная структура (8з) имитирует типичные ламеллы эндэкзины с центральной белой линией многих видов, в частности – у *Passiflora racemosa* (8з'), а структуры, показанные на рис. 8и и к, напоминают некие гипотетические пыльцевые зерна с шипиковой экзиной (рис. 8и) и оболочку спор *Osmunda regalis* (рис. 8к).

То.о., уже эти первые серии экспериментов показывают, что при использовании ПАВ в некоторых определенных концентрациях водные коллоидные системы способны путем самоорганизации (в данном случае – конденсации) образовывать паттерны, имитирующие в той или иной степени природные структуры, возникающие в ходе развития экзины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Детальное исследование онтогенеза экзины у 5-ти видов из отдаленных таксонов и анализ полученных данных в свете нашей мицеллярной гипотезы показывают, что, несмотря на крайнюю несхожесть внешней и внутренней структуры оболочки пыльцевых зерен, она состоит из одних и тех же 4-х элементов – глобулярных, палочковидных (колумеллятных), слоев палочек (колумелл) и ламелл с центральной белой линией. Эти единицы,

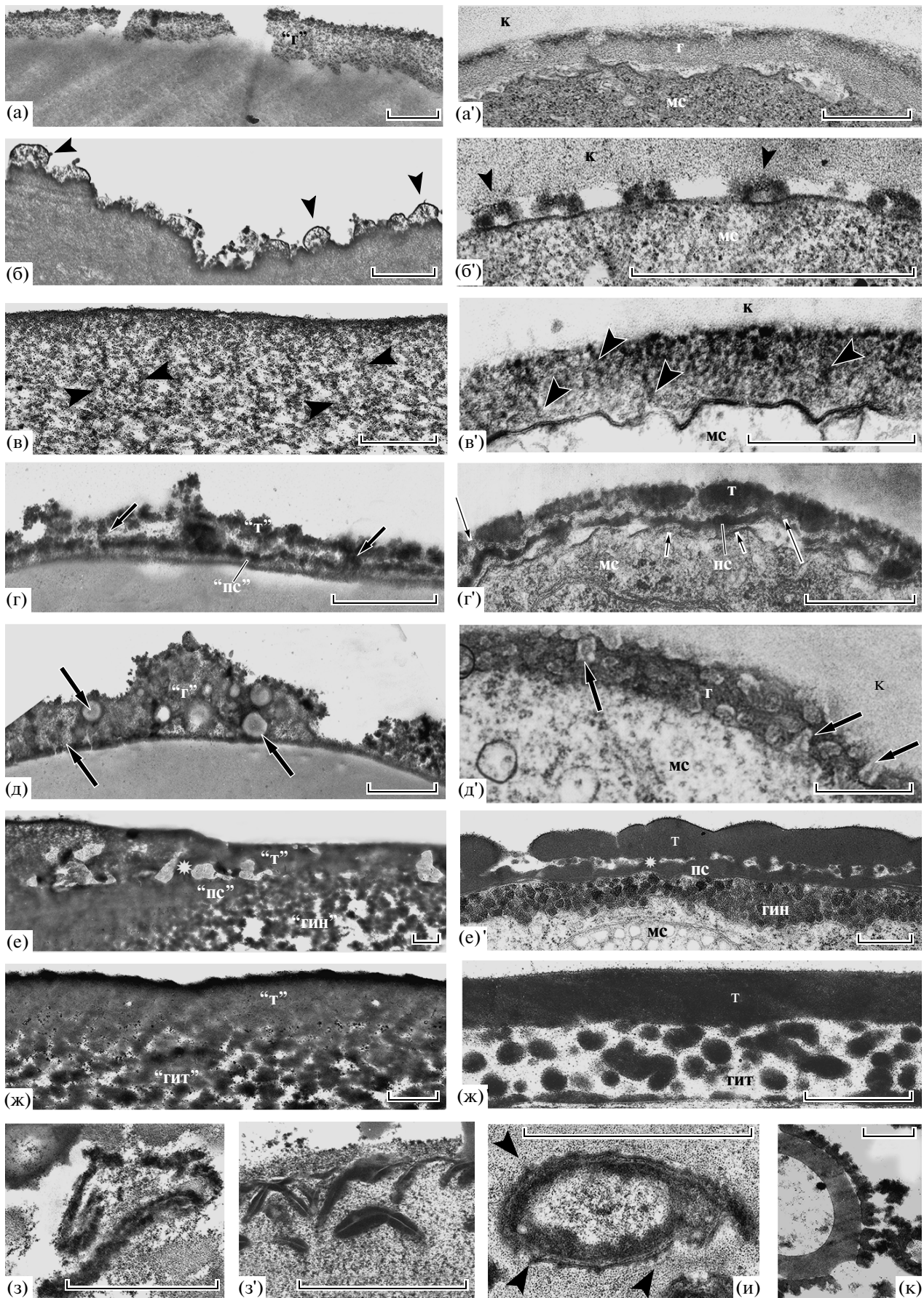


Рис. 8. Структуры, полученные в эксперименте (а–к) и соответствующие им биологические паттерны (а'–з'). а – Корка 5%-го геля хондроитина (“г”) на поверхности капли соевого масла имитирует слой гликокаликса (а', г) ранней тетрадной микроспоры *Dianthus deltoideus*. б – Полусферические кластеры (головки стрелок), полученные путем добавления 1%-го раствора сапонина (10 капель) и глицерина (3 капли) на поверхность 4%-го желатинового геля (20 мл), имитируют полусферические кластеры гликокаликса ранней тетрадной микроспоры *Symphytum officinale* (б', головки стрелок). в – Эта структура с филаментами, ориентированными перпендикулярно поверхности (головки стрелок), полученная добавлением 1%-го сапонина (10 капель) в 5%-ю гидроксипропил-метилцеллюлозу (ГПМЦ, 3 мл), похожа на гликокаликс микроспоры *Magnolia delavayi* на средней тетрадной стадии с его тонкими проколумеллами (в', головки стрелок). г, д – 5%-й гель хондроитина, адсорбированный на поверхности капель соевого масла, имитирует также примэксину на поздних тетрадных стадиях развития. Слои, симулирующий тектум (“т”), подстилающий слой эктэкины (“пс”) и колумеллы (г, стрелки) очень близок по структуре к примэксине поздней тетрады *Nymphaea capensis* (г'), а позднюю тетрадную примэксину *Quercus robur* с ее проколумеллами (д', стрелки) имитирует сходный экспериментальный паттерн (д). Модели (е) и (ж), полученные в смесях сапонина (1%) с ГПМЦ (5%), симулируют зрелые оболочки *Magnolia sieboldii* (е') и *Anaxagorea brevipes* (ж'). Некоторые структуры возникали не на поверхности, а внутри образцов: з – Паттерн, симулирующий ламеллы эндэкины с их характерными центральными белыми линиями, например у *Pasiflora racemosa* (з'), возникает в смеси агарового геля после добавления 1%-го сапонина (10 капель), а замкнутые структуры напоминают некие гипотетические микроспоры с “шипиками” на поверхности оболочки (и, головки стрелок). Наложение хондроитинового геля (5%) на ГПМЦ (5%) приводит к формированию структур, напоминающих оболочку спор *Osmunda regalis* (к). **Обозначения:** г – гликокаликс, гин – гранулярная интина, гит – гранулярный инфратектум, к – каллоза, мс – цитоплазма микроспоры, пс – подстилающий слой, т – тектум. Соответственные обозначения моделей – в кавычках. Масштабные линейки: а, а', в–ж, в'–ж' – 0.5 м; б, б', з–к, з' – 1 м (это – Figs. 4A, B, D, D'; 5; 6A, A'; 7C, E из: Gabarayeva & Grigorjeva, Grana, 2013, V. 52. P. 241–257).

по всей вероятности, возникают на основе главных мицеллярных мезофаз в коллоидной системе, содержащей поверхностно-активные вещества в возрастающей концентрации: сферические мицеллы, цилиндрические мицеллы, слои плотно упакованных цилиндрических мицелл (средняя, или гексагональная мезофаза) и бислои цилиндрических мицелл с просветом между ними (пластинчатые мицеллы). В ходе развития, когда химический состав среды периплазматического пространства меняется, возникают также обратные мицеллы, а также ряд промежуточных мицеллярных мезофаз (стринги, столбцы сферических мицелл и т.д.) или коллоидных смесей (эмульсий, губчатых фаз). Все они тоже участвуют в развитии спородермы.

2. Экспериментальное моделирование экиноподобных структур *in vitro*, в котором движущей силой самоорганизации (конденсации) являются относительно простые физико-химические закономерности коллоидных систем (гидрофобные взаимодействия), свидетельствует о правомерности мицеллярной гипотезы и показывает перспективность дальнейшего развития этого направления.

3. Наличие спорополнен-акцепторных частиц (САЧ, центров полимеризации спорополнения), выявленных у *Symphytum officinale* и у ряда других видов в ходе развития спородермы [например у *Stangeria eriopus* (Gabarayeva and Grigorjeva, 2002), у *Encephalartos altenstinii* (Plates IV, V in Gabarayeva and Grigorjeva, 2004), у *Nuphar* (Rowley et al., 1995), у *Borago* (Rowley et al., 1999)] и обнаруженных в результате деградационных экспериментов со зрелой пылью (Rowley et al., 2001; Gabarayeva et al., 2003) также свидетельствует о важной роли генетических факторов в детермина-

ции структуры экины – в добавление к работам по мутантам *Arabodopsis* (Ariizumi et al., 2004, 2005; Nishikawa et al., 2005; Suzuki et al., 2008; Ariizumi and Toriyama, 2011).

4. Филаменты, соединяющие микроспоры друг с другом и с тапетальными клетками у *Juniperus communis*, по всей вероятности являют собой феномен прямой системы транспорта, которая доставляет питательные вещества или предшественники СП из тапетума в микроспоры, свидетельствуя о спорофитном контроле развития микроспор. Такая система транспорта, показанная ранее для плаунов, по всей вероятности, наиболее эффективна.

5. Наши результаты показали, что часть механизмов развития экины в ходе ее развития контролируется генетически, а часть опосредована через самоорганизацию, на волю которой отпущена значительная доля процессов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом РФФИ № 11-04-00462а. Благодарю моих сотрудников и соавторов по гранту – В.В. Григорьеву, С.В. Полеову, Я.В. Косенко, Г. Маркеса и П.А. Цинмана, которые сделали много, чтобы этот обзор стал возможным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Габараева Н.И. Развитие экины у *Michelia fuscata* (Magnoliaceae) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 3. С. 311–322.
- Габараева Н.И. Ультроструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata* (Magnoliaceae) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986б. Т. 71. № 4. С. 416–428.

- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) в течение тетрадного периода: построение примэксина в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 3. С. 281–290.
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие ламелл эндэксина у *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) в связи с вопросом о наличии эндэксина у примитивных покрытосеменных // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 10. С. 1310–1317.
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae): построение интины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987в. Т. 72. № 11. С. 1470–1477.
- Габараева Н.И. О месте синтеза предшественников спорополленина в развивающихся пыльцевых зернах представителей семейства Magnoliaceae // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 6. С. 783–791.
- Габараева Н.И. Гипотетические пути детерминации структуры экзины // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 10. С. 1353–1362.
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi* (Magnoliaceae) в тетрадном и начале посттетрадного периода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 10–19.
- Габараева Н.И. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса Magnoliidae: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: Ботанический ин-т, 1997. 46 с.
- Габараева Н.И. Теоретические предпосылки возникновения отклонений в развитии оболочки пыльцы // В кн.: Дзюба О. (Ред.): Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции. Труды международного семинара, СПб, 2001. С. 49–61.
- Габараева Н.И., Хэмсли А.Р. Формирование паттерна в микрокосме: роль самоорганизации в развитии сложных оболочек биологических объектов // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71. № 4. С. 310–336.
- Герасимова-Навашина Е.Н. Физико-химическая природа формирования примэксина в пыльцевых зернах покрытосеменных // Эмбриология покрытосеменных. Кишинев: Штиинца, 1973. С. 57–70.
- Григорьева В.В., Габараева Н.И. Динамика клеточных компонентов развивающихся микроспор в ходе формирования экзины у *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): стереологическое исследование // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 1–11.
- Мейер Н.Р. О развитии оболочек пыльцевого зерна покрытосеменных растений // Морфология цветковых растений. М.: Наука, 1971. С. 85–94.
- Мейер Н.Р. Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Ленинград: Ботанический ин-т, 1977. 48 с.
- Мейер Н.Р., Бернард В.В. О развитии оболочек пыльцевых зерен сосны // Вестн. МГУ. 1970. № 5. С. 49–53.
- Мейер Н.Р., Бернард В.В. Электронно-микроскопическое исследование формирования пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.: Наука, 1973. С. 21–24.
- Мейер-Меликян Н.Р., Габараева Н.И., Полевова С.В., Григорьева В.В., Косенко Я.В., Теклѐва М.В. Развитие оболочек пыльцевых зерен и накопление спорополленина // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 373–381.
- Резникова С.А. Микроспорогенез в культуре изолированных пыльников *Lilium candidum* L. // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203. № 3. С. 717–720.
- Резникова С.А. Закономерности клеточной дифференцировки при микроспоро- и гаметогенезе (на примере *Lilium candidum* L.): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: Гл. бот. сад АН СССР, 1975. 48 с.
- Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука, 1984. 266 с.
- Сурова Т.Д. Развитие спор папоротника *Anemia phyllitidis* (Schizaeaceae). Мембранные контакты в процессе формирования экзины // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 372–379.
- Сурова Т.Д. Морфология и развитие спор представителей семейства Schizaeaceae Kaulf.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 17 с.
- Фридрихсберг Д.А. Коллоидная химия. СПб.: Химия, 1995. 400 с.
- Ariizumi T., Toriyama K. Genetic regulation of sporopollenin synthesis and pollen exine Development // Ann. Rev. Plant Biol. 2011. V. 62. № 1. P. 1–24.
- Ariizumi T., Hatakeyama K., Hinata K. et al. Disruption of the novel plant protein NEF1 affects lipid accumulation in the plastids of the tapetum and exine formation of pollen, resulting in male sterility in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. 2004. V. 39. P. 170–181.
- Ariizumi T., Hatakeyama K., Hinata K. et al. The HKM gene, which is identical to the MS1 gene of *Arabidopsis thaliana*, is essential for primexine formation and exine pattern formation // Sex. Plant Reprod. 2005. V. 18. P. 1–7.
- Blackmore S. Sporoderm homologies and morphogenesis in land plants, with a discussion on *Echinops sphaerocephala* (Compositae) // Plant Syst. Evol. 1990. V. 5. P. 1–12.
- Blackmore S., Barnes S.H. Pollen wall morphogenesis in *Tragopogon porrifolius* L. (Compositae: Lactuceae) and its taxonomic significance // Rev. Palaeob. Palynol. 1987. V. 52. P. 233–246.
- Blackmore S., Barnes S.H. Comparative studies of mature and developing pollen grains // D. Claugher D. Scanning Electron Microscopy in Taxonomy and Functional Morphology. Systematics Association. 1990. Special Volume No. 41. Oxford: Clarendon Press. P. 1–21.
- Blackmore S., Claugher D. Observations on the substructural organization of the exine in *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae)

- and *Scorzonera hispanica* L. (Compositae: Lactuceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. V. 5. P. 175–184.
- Blackmore S., Wortley A. H., Skvarla J.J., Rowley J.R. Pollen wall development in flowering plants // New Phytol. 2007. V. 174. P. 483–498.
- Clark A.H., Richardson R.K., Ross-Murphy S.B., Stubbs J.M. Structural and mechanical properties of agar/gelatin co-gels // Marcomolecules. 1983. V. 16. P. 1367–1374.
- Collinson M.E., Hemsley A.R., Taylor W.A. Sporopollenin exhibiting colloidal organization in spore walls // Grana. 1993. Suppl. 1. P. 31–39.
- Dahl A.O., Rowley J.R., Stein O.L., Wegstedt L. The intracellular distribution of mass during ontogeny of pollen in *Tradescantia* L. // Exp. Cell Res. 1957. V. 13. P. 31–46.
- D'Arcy Thompson W. On growth and form. Cambridge: Cambridge University Press, 1917.
- D'Arcy Thompson W. On growth and form. Cambridge: Cambridge University Press, 1959. 1116 p.
- Dong X.Y., Hong Z.L., Sivaramakrishnan M. et al. Callose synthase (CalS5) is required for exine formation during microgametogenesis and for pollen viability in *Arabidopsis* // Plant J. 2005. V. 42. P. 315–328.
- Gabarayeva N.I. Patterns of development in primitive angiosperm pollen // Blackmore S., Barnes S.H. Pollen Spores: Patterns of diversification. Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 257–268.
- Gabarayeva N.I. Hypothetical ways of exine pattern determination // Grana. 1993. V. 33. Supplement 2. P. 54–59.
- Gabarayeva N.I. Principles and recurrent themes in sporoderm development. In: Harley M.M., Morton C.M., Blackmore S. (Eds.) Pollen and Spores: Morphology and Biology. Kent: Whitstable Printers Ltd., Whitstable, 2000. P. 1–17.
- Gabarayeva N.I., El-Ghazaly G. Sporoderm development in *Nymphaea mexicana* (Nymphaeaceae) // Plant Syst. Evol. 1997. V. 20. P. 1–19.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Exine development in *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): ultrastructure and substructure, sporopollenin accumulation, the equivocal character of the aperture, and stereology of microspore organelles // Rev. Palaeobot. Palynol. 2002. V. 122. P. 185–218.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Comparative study of the pollen wall development in *Illicium floridanum* (Illiciaceae) and *Schisandra chinensis* (Schisandraceae) // Taiwan. 2003. V. 48. P. 147–167.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Exine development in *Encephalartos altensteinii* (Cycadaceae): ultrastructure, substructure and the modes of sporopollenin accumulation // Rev. Palaeobot. Palynol. 2004. V. 132. P. 175–193.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Sporoderm ontogeny in *Chamaedorea microspadix* (Arecaceae): self-assembly as the underlying cause of development // Grana. 2010. V. 49. P. 91–114.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V. Sporoderm development and substructure in *Magnolia sieboldii* and other Magnoliaceae: an interpretation // Grana. 2012. V. 51. P. 119–147.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V. Experimental modelling of exine-like structures // Grana. 2013. V. 52. P. 241–257. doi: 10.1080/00173134.2013.818165
- Gabarayeva N.I., Hemsley A.R. Merging concepts: the role of self-assembly in the development of pollen wall structure // Rev. Palaeobot. Palynol. 2006. V. 138. P. 121–139.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R. Exine development in *Nymphaea colorata* (Nymphaeaceae) // Nordic. J. Bot. 1994. V. 14. P. 671–691.
- Gabarayeva N.I., Blackmore S., Rowley J.R. Observations on the experimental destruction and substructural organisation of the pollen wall of some selected Gymnosperms and Angiosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. 2003. V. 124. P. 203–226.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V., Kosenko Y. I. Primexine development in *Passiflora racemosa* Brot. Overlooked aspects of development // Plant Syst. Evol. 2013a. V. 299. P. 1013–1035.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V., Kosenko Y. II. Exine development in *Passiflora racemosa* Brot.: post-tetrad period. Overlooked aspects of development // Plant Syst. Evol. 2013b. V. 299. P. 1037–1055.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Marquez G. Ultrastructure and development during meiosis and the tetrad period of sporogenesis in the leptosporangiate fern *Alsophila setosa* (Cyatheaceae) compared with corresponding stages in *Psilotum nudum* (Psilotaceae) // Grana. 2011a. V. 50. N4. P. 235–262.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.V. Exine and tapetum development in *Symphytum officinale* (Boraginaceae): exine substructure and its interpretation // Plant Syst. Evol., 2011b. V. 296. P. 101–120.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.V. Sporoderm and tapetum ontogeny in *Juniperus communis* (Cupressaceae). Connective structures between tapetum and microspores // Rev. Palaeobot. Palynol, in press.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. Sporoderm ontogeny in *Cabomba aquatica* (Cabombaceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2003. V. 127. P. 147–173.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. Sporoderm ontogeny and tapetum input in *Persea americana*. The micellar seamy side of the development // Ann. Bot. 2010a. V. 105. P. 939–955.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V., Rowley J.R., Hemsley A.R. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). I. Tetrad period: further evidence for participating of self-assembly processes // Rev. Palaeobot. Palynol. 2009a. V. 156. P. 211–232.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R., Hemsley A.R. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). II. Post-tetrad period: further evidence for the participation of self-assembly processes // Rev. Palaeobot. Palynol. 2009b. V. 156. № 1–2. P. 233–247.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R., Skvarla J.J. Exine development in *Borago* (Boraginaceae). 1. Microspore tetrad period // Taiwan. 1998. V. 43. № 3. P. 203–214.

- Griffiths P.C., Hemsley A.R. Raspberries and muffins – mimicking biological pattern formation // *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 2001. V. 25. P. 163–170.
- Hemsley A.R. Non-linear variation in simulated complex pattern development // *J. Theor. Biol.* 1998. V. 192. P. 73–79.
- Hemsley A.R., Griffiths P.C. Architecture in the microcosm: biocolloids, self-assembly and pattern formation // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*. 2000. V. 358. P. 547–564.
- Hemsley A.R., Gabarayeva N.I. Exine development: the importance of looking through a colloid chemistry “window” // *Plant Syst. Evol.* 2007. V. 263. P. 25–49.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Brain A.P.R. Colloidal crystal-like structure of sporopollenin in the megaspore walls of recent *Selaginella* and similar fossil spores // *Bot. J. Linn. Soc.* 1992. V. 108. P. 307–320.
- Hemsley A.R., Jenkins P.D., Collinson M.E., Vincent B. Experimental modelling of exine self-assembly // *Bot. J. Linn. Soc.* 1996. V. 121. P. 177–187.
- Hemsley A.R., Vincent B., Collinson M.E., Griffiths P.C. Simulated self-assembly of spore exines // *Ann. Bot.* 1998. V. 82. P. 105–109.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Vincent B. et al. Self-assembly of colloidal units in exine development // *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Royal Bot. Kew Gardens: Kew Gardens Press, 2000. P. 31–44.
- Hemsley A.R., Griffiths P.C., Mathias R., Moore S.E.M. A model for the role of surfactants in the assembly of exine sculpture // *Grana*. 2003. V. 42. P. 38–42.
- Heslop-Harrison J. An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula* // *Grana Palynologica*. 1963. V. 4. P. 7–24.
- Heslop-Harrison J. The emergence of pattern in the cell walls of higher plants // *Developmental Biology*. 1968a. Supplement 2. P. 118–150.
- Heslop-Harrison J. Pollen wall development // *Science*. 1968b. V. 161. P. 230–237.
- Heslop-Harrison J. Pattern in plant cell walls: morphogenesis in miniature // *Proc. Royal Inst. Great Britain*. 1972. V. 45. P. 335–351.
- Heslop-Harrison J., Dickinson H.G. A common mode of deposition for the sporopollenin of sexine and nexine // *Nature*. 1968. V. 220. P. 926–927.
- Heslop-Harrison J., Dickinson H.G. Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium* // *Planta*. 1969. V. 84. P. 199–214.
- Hesse M. An exine architecture model for viscin threads // *Grana*. 1984. V. 23. P. 69–75.
- Meyer N.R., Yaroshevskaja A.S. The phylogenetic significance of the development of pollen grain walls in Liliaceae, Juncaceae and Cyperaceae // Ferguson I.K., Muller J. The evolutionary significance of the exine. London: Academic Press, 1976. P. 91–100.
- Moore S.E.M., Gabarayeva N., Hemsley A.R. Morphological, developmental and ultrastructural comparison of *Osmunda regalis* L. spores with spore mimics // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2009. V. 156. P. 177–184.
- Nishikawa S., Zinkl G.M., Swanson R.J. et al. Callose (β -1, 3 glucan) is essential for *Arabidopsis* pollen wall patterning, but not tube growth BMC // *Plant Biol.* 2005. V. 5. P. 22–30.
- Reznikova S.A., Dickinson H.G. Ultrastructural aspects of storage lipid mobilization in the tapetum of *Lilium hybrida* var. *enchantment* // *Planta*. 1982. V. 155. P. 400–408.
- Reznikova S.A., Willemse M.T.M. Formation of pollen in the anther of *Lilium*. 2. The function of surrounding tissues in the formation of pollen and pollen wall // *Acta Bot. Neerl.* 1980. V. 29. P. 141–156.
- Rowley J.R., Claugher D. Receptor-independent sporopollenin // *Bot. Acta*. 1991. V. 104. P. 316–323.
- Rowley J.R. Ubisch body development in *Poa annua* // *Grana Palynologica*. 1963. V. 4. P. 25–36.
- Rowley J.R. The fundamental structure of the pollen exine // *Plant Syst. Evol. Suppl.* 1990. V. 5. P. 13–29.
- Rowley J.R., Flynn J.J. Tubular fibrils and the ontogeny of the yellow water lily pollen grain // *Cell Biol.* 1968. V. 39. P. 159.
- Rowley J.R., Morbelli M. Connective structures between tapetal cells and spores in Lycophyta and pollen grains in angiosperms – A review // *Rev. Paleobot. Palynol.* 2009. V. 156. P. 157–164.
- Rowley J.R., Skvarla J.J. Exine receptors // *Grana*. 1993. V. 2. P. 21–25.
- Rowley J.R., Flynn J.J., Takahashi M. Atomic force microscope information on pollen substructure in *Nyphar* // *Bot. Acta*. 1995. V. 108. P. 300–308.
- Rowley J.R., Gabarayeva N.I., Skvarla J.J., El-Ghazaly G. The effect of 4-methylmorpholine N-oxide monohydrate (MMNO.H₂O) on pollen and spore exines // *Taiwania*. 2001. V. 46. P. 246–273.
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Gabarayeva N.I. Exine development in *Borago* (Boraginaceae). 2. Free microspore stages // *Taiwania*. 1999. V. 44. №. P. 212–229.
- Sheldon J.M., Dickinson H.G. Determination of patterning in the pollen wall of *Lilium henryi* // *J. Cell Sci.* 1983. V. 63. P. 191–208.
- Southworth D., Jernstedt J.A. Pollen exine development precedes microtubule rearrangement in *Vigna unguiculata* (Fabaceae): a model for pollen wall patterning // *Protoplasma*. 1995. V. 187. P. 79–87.
- Suzuki T., Masaoka K., Nishi M., Nakamura K., Ishiguro S. Identification of kaonashi mutants showing abnormal pollen exine structure in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* 2008. V. 49. P. 1465–1477.
- Van Uffelen G.A. The control of spore wall formation // *Pollen and Spores: Patterns of Diversification*. Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 89–102.
- Wellman C.H. Origin, function and development of the spore wall in early land plants // In: Hemsley A.R., Poole I. (Eds.) *The evolution of plant physiology*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2004. P. 43–63.
- Willemse M.T.M., Reznikova S.A. Formation of pollen in the anther of *Lilium*. Development of the pollen wall // *Acta Bot. Neerl.* 1980. V. 29. № 2–3. P. 127–140.

The Role of Genetic Control and Self-Assembly in Gametophyte Sporoderm Ontogeny: Hypotheses and Experiment

N. I. Gabarayeva

*Komarov Botanical Institute of Russian Academy of sciences, Popov st. 2, 197376, St. Petersburg, Russia
e-mail: 1906ng@mail.ru*

Received November 20, 2013; in final form, March 10, 2014

Abstract—A review of our own and literature data on mechanisms of sporoderm development (of the wall of pollen grains and spores) is represented here in the light of colloidal relationships—so-called micellar hypothesis (Gabarayeva and Hemsley, 2006; Hemsley and Gabarayeva, 2007) which suggests the participation of self-assembly in development. The development of the exines (of sporopollenin-containing part of the sporoderm) in 5 species from remote taxa has been traced in detail and interpreted as a micellar sequence. The experimental modelling of exine-like structures, carried out *in vitro* where physico-chemical regularities of colloidal systems (hydrophobic relationships) were the driving motive, is a strong evidence of the relevance of the micellar hypothesis and emphasizes a promising character of these studies. The correlation between genomic control and self-assembly in arrangement of complex biological walls is discussed.

Keywords: plant developmental biology, self-assembly, palynology, sporoderm development, sporopollenin receptors, modelling of walls *in vitro*, spore plants, gymnosperms, archaic and advanced angiosperms.