

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

ФОРМИРОВАНИЕ ПАТТЕРНА В МИКРОКОСМЕ: РОЛЬ САМООРГАНИЗАЦИИ В РАЗВИТИИ СЛОЖНЫХ ОБОЛОЧЕК БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

© 2010 г. Н. И. Габараева¹, А. Р. Хэмсли²

¹ *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Попова, 2
e-mail: 1906ng@mail.ru*

² *Department of Earth Sciences, Cardiff University
Park Place, Cardiff CF10 3YE, Wales, UK
e-mail: hemsleyar@cf.ac.uk*

Поступила в редакцию 08.10.2009 г.

“Природе не нужно загромождать
генетический код характеристиками,
предопределяемыми самоорганизацией”
(адаптировано из Б. Мандельброт:
Фрактальная геометрия природы. 2002)

“Мягкий и липкий мир:
самоорганизующаяся магия коллоидной химии”
(из кн. P. Ball. *Designing the molecular world. 1994*)

Пересмотрены данные по развитию оболочек пыльцевых зерен/спор (спородермы) в свете нашей гипотезы о значительном участии процессов самоорганизации в формировании сложного паттерна этой структуры. Предположения о том, что гликокаликс (клеточный покров) представляет собой самоорганизующийся коллоидный раствор и что строящаяся на нем экзина возникает путем самоорганизации биополимера (микроэмульсии спорополленина), возникли независимо у авторов этой статьи. Впоследствии была разработана совместная гипотеза, в которой происходящие в ходе развития спородермы процессы интерпретированы в понятиях коллоидной химии. Показано, что все последовательные стадии развития, наблюдаемые в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) в ходе формирования оболочки пыльцевого зерна, соответствуют последовательным мицеллярным мезофазам в коллоидном растворе поверхностно-активных веществ, самоорганизующихся при увеличении их концентрации. Такая интерпретация предполагает, что все микроструктуры, наблюдаемые в зрелой оболочке (гранулы; палочки-колумеллы; гексагонально упакованные слои этих палочковидных элементов; бислои, разделенные промежутком) представляют собой как бы “застывшую историю” их образования как мицеллярной последовательности, увековеченную химически инертным спорополленином. Поскольку самоорганизующиеся процессы носят нелинейный, спазмодический характер, а вышеназванные микроструктуры оболочки расположены, как правило, последовательными слоями, предполагается, что эти слои разнородных микроструктур появляются в результате резко выраженных фазовых переходов, характерных для самоорганизующихся мицеллярных систем.

Сложная микроскопическая структура является общебиологической чертой: микроскопические раковинки одноклеточных водных растений и животных, таких, как диатомовые, радиолярии, органические оболочки пыльцевых зерен и спор, оболочки многих семян – все это хорошо знакомые примеры. Для человеческого глаза, наблюдающего все эти изысканные, сложные узоры, способ их образования далеко не ясен. Этот способ,

действующий на микроскопическом уровне, в рамках “коллоидных размеров” (от 1 до 1000 нм), представляет собой гамму взаимодействий между различными компонентами, которые приводят к формированию сложных структур в результате энтропийно-выгодного процесса. Важность этих коллоидных взаимодействий становится все более очевидной для тех биологов, которые ищут связь между генетической основой структуры и

ее конечным выражением. Именно эта тема, проходящая красной нитью сквозь эволюционную историю жизни – самоорганизация структуры из коллоидных строительных блоков, – приобрела интегральное значение для процесса развития организмов.

Известно, что большинство веществ в клетке (как животных и человека, так и растений) находятся не в виде истинных растворов, а в виде коллоидных систем (недаром человеческий организм называют “ходячим коллоидом”). Сама цитоплазма представляет собой коллоид; очевидно, не является исключением и периплазма, в которой строится сложная оболочка пыльцевых зерен и спор. Идея рассмотреть процессы развития биополимерной оболочки (экзины) сквозь призму коллоидных взаимодействий оказывается весьма плодотворной. Наша гипотеза (Gabarayeva, Hemsley, 2006; Hemsley, Gabarayeva, 2007) объединяет достижения онтогенетической палинологии и коллоидной химии, рассматривая некоторые стадии формирования оболочки пыльцевых зерен и спор как стадии (мезофазы) самоорганизующейся системы надмолекулярных коллоидных частиц – мицелл.

Коллоидные взаимодействия, однако, и сами достаточно сложны. Поэтому химики стремятся ограничить число и разнообразие компонентов в пределах исследуемой системы для того, чтобы свести к минимуму ее сложность. Например, взаимодействие сферических полистироловых частиц (латекса) в водном или органическом растворителе очень хорошо изучено. Введение третьего компонента в такие системы значительно увеличивает разнообразие взаимодействий в них (и соответственно сложность их интерпретации). А вот для биологов такие системы представляются невероятно простыми.

В этой статье мы оцениваем достижения в понимании роли коллоидных систем в формировании микроскопических биологических конструкций и показываем, как они дают начало новым концепциям, включающим взаимоотношения и эволюцию гена и структур организма. Мы также отмечаем, что развитие этих новых концепций может положить начало созданию новых материалов со свойствами, которые были апробированы организмами в течение миллионов лет эволюции и которые по самой своей природе прекрасно совместимы с человеческим организмом и его окружающей средой. Это, к примеру, не подверженные перевариванию спорополлениновые капсулы для доставки лекарственных и косметических веществ к местам утилизации; особо прочные за-

щитные поверхностные пленки; новое поколение красок с эффектом радужности или приобретением определенного цвета после высыхания; водные коллоидные растворители вместо потенциально вредных или вызывающих раздражения летучих компонентов; компьютерные чипы; экстракция необходимых химических веществ из растений, созданных методами генной инженерии.

1. АРХИТЕКТОНИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ И САМООРГАНИЗАЦИЯ

Нет сомнений в том, что информация, закодированная в генах, имеет огромное влияние на конечную форму организмов. Живые организмы являются тем, что они есть, главным образом благодаря набору генов, который кодирует, к примеру, образование шерсти у собаки, формы цветков или панцирей диатомовых. Однако в тандеме с генетическим кодом работают разнообразные механизмы, которые не могут быть закодированы в каком-либо гене, но которые вносят существенный вклад в развитие структуры, ее архитектуру (Ingber, 1998). (Мы используем здесь термин “архитектоника” в том смысле, как его употреблял В.Н. Беклемишев (1964): предмет архитектурной есть синтез целого, построение его из частей.) Существование таких механизмов очевидно. Как было отмечено Коином (Cohen, 1995), воображаемое введение ДНК мухи в развивающуюся яйцеклетку курицы не приведет к образованию ни мухи, ни цыпленка, поскольку “мушинная” информация и “цыплячья” структурообразовательные механизмы несовместимы. Муха для своего развития нуждается в мушиных конструктивных механизмах, а структурообразующий аппарат куриной зиготы не может использовать мушиную информацию.

Для создания человеком искусственных структур и архитектурных сооружений также необходимы не только проекты в форме чертежей, но и движущая сила для манипуляции с компонентами, и сами эти компоненты, чьи физические свойства тоже играют роль в возможности создания конечного продукта и определении его свойств. Так, невозможно создать мотор для автомобиля из резины или болотные сапоги из стали. Классическая греческая архитектура включала в себя все эти факторы и создала постройки, которые были функциональны и выдержали проверку временем. Более того, грекам были знакомы некоторые фундаментальные природные паттерны. Их архитекторам была известна эстетическая ценность “золотой пропорции” (1:1.618), демонстрируемой

соседними числами знаменитой последовательности Фибоначчи. Та же математическая последовательность управляет многими природными процессами, так называемыми операциями заполнения пространства (space-filling operations), наблюдаемыми, например, в распределении кроющих чешуй в сосновой шишке или семянков в корзинке подсолнечника: диаметры каждого соседнего витка спирали, по которым распределены чешуи и семянки, относятся друг к другу как 1:1.6. То же относится к виткам раковин моллюсков.

ДНК (аналоги наших “чертежей”) дают начало протеинам (соответствуют строительным компонентам) путем превращения генетического кода в последовательность связанных аминокислот. Протеины сворачиваются специфическим образом (путем самоорганизации), управляемым взаимодействием боковых цепей аминокислот. Некоторые из них путем долгого эволюционного отбора становятся эффективными катализаторами (ферментами) для осуществления формирования других типов молекул из аминокислот. Другие протеины расщепляют молекулы, чтобы высвободить энергию для катализа. Самоорганизация биологических молекул привлекла внимание ученых (Whitesides et al., 1991; Raymo, Stoddart, 1996), она является обычно предметом рассмотрения биохимиков. Но как же организм развивается из “молекулярного коктейля” в нечто, обладающее позвоночником, стеблем или сложной кремниевой раковинкой? Что является той самой движущей силой, которая приводит к образованию конструкции на основе генетических “чертежей”?

В своей основополагающей работе “О росте и форме” Дарси-Томпсон (D’Arcy Thompson, 1959) показал, что образование многих маломасштабных биологических структур, таких, как скелеты радиолярий и спиральные раковины многих морских организмов, идет на основе явления “плотной упаковки в пространстве” (как в случае с сосновой шишкой или корзинкой подсолнечника) на поверхностях или в трехмерном пространстве. Суть его аргументов имеет очень большую ценность и по сей день; эти закономерности действительно управляют развитием, и это те самые закономерности физики и химии, которые проявляются на границе раздела химических компонентов “молекулярного супа” внутри клетки (Kauffman, 1993). В ходе эволюции взаимодействия между клетками приводят к возникновению различных форм многоклеточных организмов, включая человеческие. Тем не менее именно на уровне одноклеточных организмов механизмы самоорганизации

наиболее очевидны, а детальное изучение подчас захватывающей по своей красоте микроархитектуры, наблюдаемой на этом уровне (вспомним хотя бы скелеты радиолярий!), должно дать ключ к пониманию природы этих механизмов. Эти взаимодействия, по мнению Дарси-Томпсона (D’Arcy Thompson, 1959), возникают в масштабах коллоидных частиц (от 1 до 1000 нм). Поэтому просто удивительно, что существует так мало исследований, в которых делается попытка корреляции микроархитектуры и закономерностей коллоидной химии.

Множество структур в клетке образуется путем самоорганизации. Самоорганизация была показана для микротрубочек и микрофиламентов – составляющих цитоскелета, их различные конформации являются результатом зависящих от концентрации компонентов самоорганизующихся процессов (Nédélec et al., 1997). Сходным образом форма, принимаемая мембранами, управляется концентрацией компонентов, природой окружающей жидкости и физическими параметрами, такими, как температура (Lipowsky, 1991). Формирование так называемых периодических минимальных поверхностей и других биконтинуальных структур (о них подробнее см. разд. 4) может быть неотъемлемым следствием взаимодействия этих параметров (Thomas et al., 1990), как это видно на примере проламеллярных тел в хлоропластах растений (Gunning, Steer, 1996). В обоих случаях *генетическому коду не нужно определять все возможные конформации микроархитектуры: все, что требуется – это определенная концентрация компонентов для того чтобы инициировать “желаемую” структуру, а уж затем процессы самоорганизации перехватывают инициативу и сами доводят процесс до конца.* Существует много других примеров самоорганизации как структурообразующего принципа в клетке: нуклеосомы, рибосомы, полиэнзимные комплексы, экстраклеточные фибропротеины, миофиламенты. По-видимому, и межклеточное узнавание основано на молекулярной самоорганизации. Важно отметить, что в формировании сложных мембранных систем и в пространственном распределении структурных единиц часто участвуют микротрубочки цитоскелета (которые сами образуются путем самоорганизации) – факт, указывающий на *иерархичность*, многоуровневость самоорганизации в развитии. Наконец, для нас здесь наиболее важно, что сама плазматическая мембрана строится путем самоорганизации (Lipowsky, 1991) и что гликокаликс (клеточный покров) формирует вместе с ней интегральное образование – гликолемму.

Микроорганизмы могут образовывать структуры с паттерном сложной архитектоники, используя неорганические вещества. Обычно это соли кальция и оксид кремния. Маленькие кокколитофоры из отдела Золотистых водорослей образуют поверхностные диски из карбоната кальция (кокколиты), напоминающие колпачки от автомобильных втулок. Эти структуры, хотя и крошечные, являются основным компонентом Белых Дуврских Утесов, накопившимся в течение тысячелетий на морской платформе. Кремниевые фрустулы (панцири) диатомовых, подобно чашке Петри, заключают в себе одноклеточную водоросль и состоят из ансамблей палочек, гребней, пор и шипиков. Кремниевые структуры со сложным паттерном встречаются также на поверхности спор некоторых высших растений и имеют коллоидное происхождение (Tryon, Lugardon, 1978).

В случае диатомовых фрустул пенообразные образования, прилегающие к плазмалемме, являются местом аккумуляции минеральной фазы (Crawford, Schmid, 1986). При определенных условиях образование пены (квазикристаллического ячеистого каркаса с ячейками, заполненными газом) в растворах поверхностно-активных веществ (ПАВ) идет путем самоорганизации. Менее ясно, каким образом достигается постоянство формы внутри вида и как различные формы продуцируются различными видами. Эта проблема не ограничена лишь сферой организмов, обладающих структурами со сложной архитектурой, возникшими на основе минеральных веществ. Органические спорополлениновые оболочки спор и пыльцевых зерен тоже имеют сложные таксоноспецифичные паттерны, что представляет ценность для таксономистов, работающих с ныне живущими и вымершими растениями. Их очень различная архитектура может возникать благодаря лишь легким изменениям в процессе построения. Возникает вопрос – каким образом?

2. РАЗВИТИЕ СПОРОДЕРМЫ

Несмотря на то что развитию оболочки пыльцевого зерна – спородермы – было посвящено много исследований, наше знание о способах возникновения многообразия ее таксоноспецифичных паттернов остается скудным. Однако если мы хотим когда-либо раскрыть эту загадку, нам не обойтись без прослеживания развития этой оболочки, в котором коренится понимание процессов, вовлеченных в возникновение ее характерной трехмерной структуры и орнаментации (скульптуры) (Blackmore et al., 2007). Все основные процессы

развития спородермы, определяющие рисунок наружной части экзины – эктэксины, происходят в тетрадном периоде развития микроспор/спор, в узком промежутке периплазматического пространства между каллозной или иной полисахаридной оболочкой тетрады и плазматической мембраной микроспор/спор; в посттетрадном периоде идет в основном утолщение элементов уже образованного паттерна эктэксины вследствие массового отложения биополимера спорополленина: происходит своего рода маскировка, “огрубление первоначального рисунка”, приводящая иногда к трудности правильного определения типа экзины (так, отчетливо колумеллятную в тетрадном периоде экзину *Magnolia delavayi* (Габараева, 1991) ранее на основе анализа зрелых пыльцевых зерен рассматривали как гомогенную (Walker, 1976). У семенных растений формирование внутреннего слоя экзины (эндэксины) и появление лишенного спорополленина слоя (интины) идет главным образом в посттетрадном периоде, хотя у некоторых видов эндэксина начинает формироваться в конце тетрадного периода. (Несколько иная – центрифугальная – последовательность заложения слоев экзины и оболочек тетрад спор характерна для споровых растений (Gabarayeva, Hemsley, 2006, табл. 1.))

Итак, принципиально важные процессы, ведущие к образованию паттерна экзины, идут на поверхности плазмалеммы микроспор. В самом начале тетрадного периода, после завершения мейоза и образования четверки микроспор, плазмалемма вплотную прилегает к каллозному “футляру”, однако очень скоро на ней развивается клеточный покров – гликокаликс, или, по Беннету (Bennett, 1969), “сахарная скорлупа”, получивший это название из-за своего химического состава: это главным образом гликопротеины. Заметим, что гликокаликс присущ не только микроспорам, но и другим клеткам, например клеткам тапетума. Иначе назвал этот покров микроспор Хеслоп-Харрисон (Heslop-Harrison, 1968) и вслед за ним Дикинсон (Dickinson, 1976b): примэксинный матрикс. Второй термин более специфичный, отражающий предназначение этого покрова микроспор, и часть палинологов придерживается этого термина. Однако другая часть палинологов (авторы статьи в том числе) предпочитают менее специфичный, но зато более общий термин “гликокаликс”, потому что гликокаликс характерен также и для животных клеток, и к тому же он отражает химический состав этого клеточного покрова. Клеточный покров растительной клетки можно рассматривать как гомологичный экстраклеточному матриксу (extra-cellular matrix –

ЕСМ) клетки животных (Wyatt, Carpita, 1993), причем цитируемые авторы резонно подчеркивают, что термин “экстраклеточный матрикс” должен быть заменен на близкий (и с той же аббревиатурой – ЕСМ) термин “экзоклеточный матрикс”, поскольку клеточный покров является интегральной частью клетки, а не чем-то снаружи от неё. (В последнее время исторический термин “гликокаликс” все больше заменяют более современным термином ЕСМ в связи с идеями континуума цитоскелет–клеточная оболочка (Ingber, 1998), причем ЕСМ животных клеток состоит из гликопротеинов, протеогликанов и гликозаминогликанов (Adams, Watt, 1993), а ЕСМ (гликокаликс) растительных клеток – из гликопротеинов с участием липопротеинов и липополисахаридов (Rowley, 1971; Pettitt, Jermy, 1974; Pettitt, 1979)).

Итак, гликокаликс составляет с плазмалеммой микроспор единое целое – гликолемму и является той матрицей, шаблоном, “строительными лесами”, на которых строится инициальная экзина – примэксина, развивающаяся в посттетрадном периоде в зрелую экзину. Понять способ формирования и строение гликокаликса особенно важно потому, что многообразие паттернов экзины возникает, по-видимому, в ответ на незначительные вариации условий в пределах гликокаликса микроспор.

3. ПОИСКИ КЛЮЧА К МНОГООБРАЗИЮ ПАТТЕРНОВ ЭКЗИНЫ

Возникает вопрос, где искать ключ к пониманию возникновения различных паттернов экзины? Часто наблюдаемая видо- или родоспецифичность рисунка экзины предполагает геномную детерминацию паттерна экзины. Но по мере того, как накапливается фактический материал, возникает все больше подозрений, что *нечто* вмешивается в точные и прямые указания генома. Это “нечто” есть, по мнению целого ряда авторов, процессы самоорганизации (Heslop-Harrison, 1972; Герасимова-Навашина, 1973; Sheldon, Dickinson, 1983; Габараева, 1990a; Gabarayeva, 1993; Uffelen, 1991; Hemsley et al., 1992; Southworth, Jernstedt, 1995), которые способны “исказить” прямую работу генома, делая ее результаты непредсказуемыми и приводя к появлению сходных паттернов у генетически далеких таксонов и резко различных паттернов у генетически близких видов. Подобного рода подозрения приходят и с неожиданной стороны: поразительное сходство микроархитектоники объектов неживой природы и артефактов (Hemsley, Gabarayeva, 2007, Fig. 1) и микроархитектурных паттернов экзины поистине вызыва-

ет замешательство. Хеслоп-Харрисон (Heslop-Harrison, 1972) предвидел, что генетический контроль прилагается в ключевых точках развития, а физико-химические процессы сродни кристаллизации подхватывают инициативу и доводят процесс “заполнения пространства” до конца.

Предположение о том, что гликокаликс – основа будущей экзины, представляет собой самоорганизующуюся коллоидную систему (Габараева, 1990a, Gabarayeva, 1993), во многом совпало с встречным предположением о коллоидно-мицеллярной природе спорополленина, проявляющейся в посттетрадном периоде (Hemsley et al., 1992; Collinson et al., 1993). Основываясь на своем предположении, Хемсли и Гриффитс (Hemsley, Griffiths, 2000) исследовали структуру и развитие оболочек мегаспор плауновидного *Selaginella* и обнаружили наличие коллоидно-кристаллической высокоупорядоченной части оболочки, которая состоит из более или менее сферических частиц спорополленина. Стало ясно, что полное понимание способа возникновения такого и других паттернов лежит столь же в сфере поведения смешанных коллоидов и взаимодействий поверхностно-активных веществ (Adams et al., 1998), сколь и в области “биологических” контролирующих механизмов. Поэтому группа Хемсли (Hemsley et al., 1996, 1998, 2000) предприняла ряд экспериментов по моделированию оболочек спор, создав в экспериментальной установке условия, близкие к таковым в спорангии. На подготовительном этапе получали дисперсию полистиролового латекса, используя стирол (глобулярный мономер). Для этого реакционный сосуд с водой и растворенной в ней солью (NaCl) нагревали на масляной бане до температуры 70 °С и содержимое перемешивали при параллельном продувании азотом в течение 30 мин. Затем добавляли персульфат аммония как инициатор реакции полимеризации, и через 15 мин реакционный раствор становился мутным – образовывался полистироловый латекс (Hemsley et al., 1996). Реакционную смесь перемешивали при продолжающемся продувании азотом (который вытеснял кислород, предотвращая образование радикалов) еще 24 ч. Полученный таким образом коллоидный раствор обладает многими свойствами спорополленина (сходный коэффициент преломления, стабильность, инертность, наличие ароматических компонентов) и потому его использовали во второй части экспериментов – моделировании паттернов экзины путем осаждения эмульсии полистиролового латекса (флоккуляции – depletion flocculation) вместо спорополленина. В реакционный сосуд добавляли капли рапсового масла или циклогексана

вместо оболочки спорочита (как адсорбирующие поверхности, “болванки” для отложения латекса), карбоксиметилцеллюлозу как регулятор агрегации (осаждения) коллоида вместо гликопротеинов гликокаликса (или/и вместо каллозы, для которой предполагается аналогичная функция), а также длинноцепочечную ненасыщенную жирную кислоту вместо жирных кислот – предлагаемых предшественников спорополленина (Hemsley et al., 1996; 1998; 2000). Флокуляция начинается уже через несколько часов, и полное фазовое разделение занимает 72 ч. Полученные модели по многим параметрам оказались близкими природным оболочкам, причем некоторые из них весьма сложными и причудливыми. Наиболее важный вывод, следующий из этих экспериментов, заключается в том, что *сложная форма не обязательно следует из сложных взаимодействий*. Вторым важным обстоятельством является то, что и карбоксиметилцеллюлоза, и гликопротеины, и жирные кислоты являются ПАВ, а значит, способны к образованию особого типа коллоидных систем – мицелл.

4. ЦАРСТВО КОЛЛОИДОВ

Рассмотрим основные характеристики коллоидных систем. Главной характеристикой является дисперсность, т.е. раздробленность вещества в таких системах, и соответственно – огромная суммарная поверхность диспергированной фазы в дисперсионной среде. Собственно “коллоидные” размеры частиц – от 1 до 1000 нм (т.е. до 1 мк), хотя существуют и грубодисперсные системы с размером частиц более 1 мк. Характеристики коллоидных частиц несколько отличаются от таковых молекул, хотя действуют те же основные силы. Взаимодействия между частицами коллоида – это ван-дер-ваальсовы силы, но они отчасти отличаются от тех сил притяжения, что действуют между молекулами, поскольку являются равнодействующими межмолекулярных сил между молекулами, составляющими частицу (Габараева, 1990а). Однако только после разработки квантовой теории в 1920-х годах и возможности объяснить электронную структуру молекул стало ясно, что все межмолекулярные взаимодействия являются электростатическими по своей природе. Сегодня межмолекулярные силы могут быть вычислены благодаря знанию распределения электронных облаков, связанных с молекулами. Свообразие вещества в коллоидном состоянии (в отличие от истинных – молекулярных – растворов) заключается в том, что значительная доля всех молекул находится на поверхности раздела

фаз; эти “особенные” молекулы обладают избыточной свободной энергией. Избыток свободной энергии делает коллоидные системы термодинамически неустойчивыми и склонными к самопроизвольным процессам, снижающим этот избыток энергии путем уменьшения дисперсности.

Гликопротеины и липополисахариды (основные компоненты гликокаликса: Rowley, 1971; Pettitt, Jermy, 1974; Rowley, Dahl, 1977; Pettitt, 1979) являются высокомолекулярными соединениями (ВМС) и принадлежат к классу ПАВ. Молекулы ПАВ дифильны (= амфифильны). Это значит, что они имеют полярную (гидрофильную) и аполярную (гидрофобную) части. ПАВ были остроумно названы Хартли (Hartley, 1936) “веществами с раздвоением личности”. Именно “шизофренический” характер обуславливает их тенденцию скапливаться вдоль поверхности раздела фаз (скажем, на границе вода–воздух), погружая гидрофильную часть молекулы в водную среду и выставив гидрофобную наружу. Такие свойства проявляются ими на поверхностях раздела фаз, отсюда их название – ПАВ, или сурфактанты (SURFace ACTive). Водорастворимая часть молекулы – это обычно отрицательно заряженная “головка”, от которой отходит углеводородный “хвост”, растворимый в маслах (рис. 1, 1).

В результате взаимодействия с дисперсионной средой (например, с водой) ВМС набухают. Этот процесс идет спонтанно с выделением тепла. Ограниченно набухшие ВМС называются *гелями*, неограниченное набухание просто переводит гель в истинный раствор, так что, в зависимости от концентрации в поддерживающей среде, ВМС могут сочетать свойства истинных и коллоидных растворов, вследствие чего их часто называют молекулярными коллоидами. Одно из главных свойств коллоидов – *склонность к спонтанному структурообразованию*. Компоненты гликокаликса спор/микроспор, будучи молекулярными коллоидами и сурфактантами (ПАВ), сполна обладают свойствами этой группы веществ.

Итак, при низких концентрациях ПАВ образуют истинные растворы, но при повышении концентрации амбивалентный характер этих молекул приводит к их самоассоциации в определенные структуры – мицеллы. Мицеллы, по терминологии Мак-Бэйна (McBain, 1913), это супрамолекулярные агрегаты длинноцепочечных дифильных молекул или ионов ПАВ, которые образуются самопроизвольно в их растворах при некоторой определенной концентрации, зависящей от природы полярных групп и особенно – от длины гидрофобного “хвоста”. Эта определенная концен-

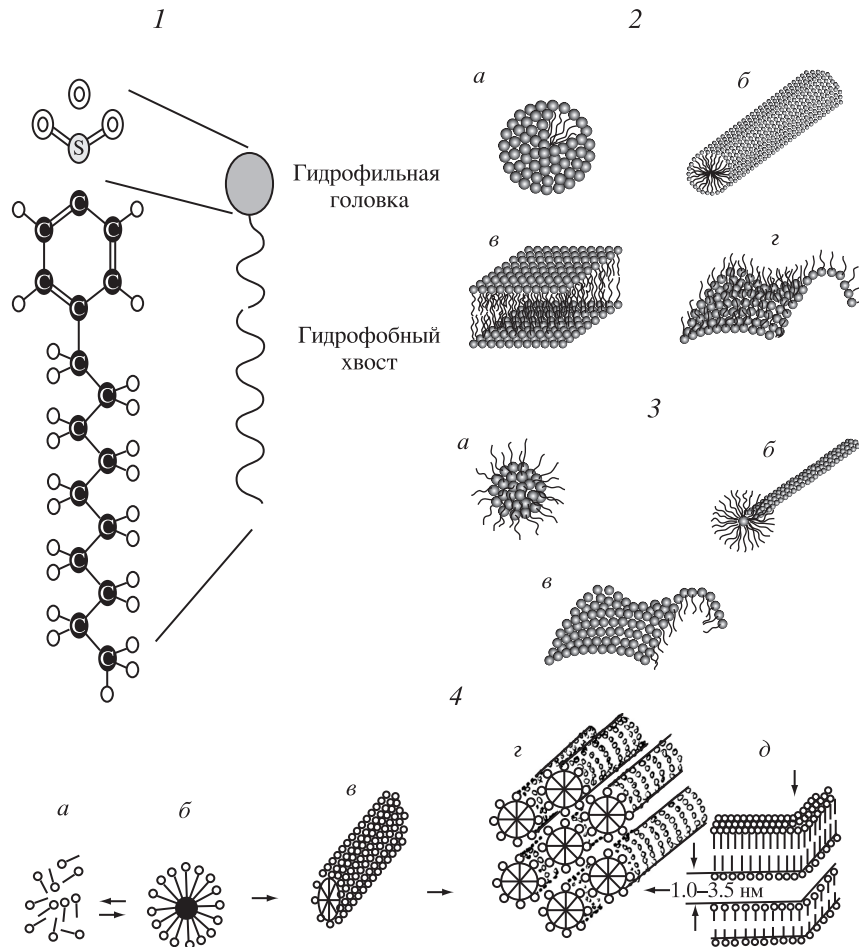


Рис. 1. Схема мицелл и мицеллярных агрегатов, возникающих спонтанно в коллоидных растворах поверхностно-активных веществ (ПАВ) при возрастании их концентрации в растворе (адаптировано из: Ball, 1994; Фридрихсберг, 1995; Hamley, 2000). 1 – дифильная молекула ПАВ, состоящая из гидрофильной головки и гидрофобного хвоста. 2 – основные типы прямых (нормальных) мицелл, возникающих в гидрофильной среде: а – сферическая мицелла, б – цилиндрическая мицелла, в – пластинчатая мицелла, г – седловидная мицелла. 3 – те же типы мицелл (а–в), возникающие в гидрофобной среде – обращенные (реверсные) мицеллы, представляющие собой прямые мицеллы, вывернутые наизнанку. 4 – последовательные стадии (мезофазы) мицелл, возникающие путем самоорганизации в растворе ПАВ. а – молекулы ПАВ в истинном растворе при низкой концентрации; б – сферические мицеллы, возникающие при критической концентрации мицеллообразования; в – цилиндрические мицеллы, возникающие из сферических при более высокой концентрации; г – гексагонально-упакованные в слой цилиндрические мицеллы (показаны только 7 элементов) – так называемые “средние” мицеллы, возникающие при дальнейшем увеличении ПАВ в среде; д – параллельные бислои средних мицелл, разделенные промежутком 1.0–3.5 нм – пластинчатые, или ламеллярные мицеллы.

трация называется критической концентрацией мицеллообразования (ККМ); для каждого ПАВ она имеет свое значение. ККМ есть такая концентрация сурфактанта, при которой в растворе образуется столь большое число мицелл (мицеллы всегда находятся в состоянии термодинамического равновесия с неассоциированными молекулами и ионами), что свойства раствора (электропроводность, величина адсорбции, светорассеяние, коэффициент преломления) резко меняются. Движущей силой мицеллообразования являются гидрофобные взаимодействия: углеводородная часть дифильной молекулы выталкивается из

водной среды. В результате в водной среде образуется мицелла, внутренняя часть которой (ядро) состоит из тесно упакованных углеводородных гидрофобных цепей – “хвостов”, спрятанных от окружающей водной среды, а наружная часть, контактирующая с водной средой, составлена полярными гидрофильными “головками”. Такие мицеллы называют прямыми или нормальными. В липидной среде, наоборот, защищенными внутри мицелл оказываются гидрофильные группы молекул, а мицеллы называют обратными или реверсными. Мицеллообразование – самоорганизующийся процесс, сопровождающийся увеличением

энтропии, поскольку удаление углеводородных цепей из водной среды внутрь мицелл разупорядочивает структуру воды, и общая энтропия системы (степень беспорядка) увеличивается. Таким образом образованные мицеллы формируют псевдофазу в исходной среде, что является энергетически выгодным для системы.

Существует несколько последовательно образующихся форм мицелл, или псевдофаз (их называют мезофазами). Д.А. Фридрихсберг (1995) дает схему последовательных мезофаз при мицеллообразовании простого ПАВ – мыла. Мы приводим здесь объединенную (по Фридрихсбергу, 1995 и по Хэмли (Hamley, 2000)), адаптированную нами схему переходных форм прямых/обратных мицелл, появляющихся в системах с водной/липидной средой по мере повышения концентрации сурфактанта (рис. 1, 2 и 1, 4). При превышении порога ККМ из отдельных молекул ПАВ (рис. 1, 4, а) образуются сферические мицеллы (рис. 1, 2, а и 4, б). Благодаря ориентации полярных групп на поверхности вся мицелла находится в жидкокристаллическом состоянии. Жидкое состояние углеводородных цепей внутри мицеллы отличается от такового в капле эмульсии. Повышение концентрации сурфактанта ведет к появлению более сложных мицелл: сферические мицеллы перестраиваются в палочковидные (цилиндрические) с гидрофобной сердцевинкой и гидрофильной поверхностью (рис. 1, 2, б и 4, в), при этом вязкость системы резко возрастает. Цилиндрические мицеллы удлиняются с увеличением концентрации ПАВ и могут достигать в длину нескольких сотен нанометров. При дальнейшем повышении концентрации ПАВ в системе цилиндрические мицеллы самоорганизуются в слои с гексагональной упаковкой мицелл, образуя так называемую “среднюю” мезофазу (рис. 1, 4, г). Дальнейшее повышение концентрации ведет к реорганизации “средней” мезофазы в ламеллярную мезофазу, сформированную параллельно упакованными бимолекулярными слоями “средней” мезофазы, разделенными прослойками водной среды шириной 1.0–3.5 нм (рис. 1, 2, в и 4, д). Средняя и ламеллярная мезофазы являются высоковязкими, оптически анизотропными системами, называемыми иначе жидкими кристаллами (см. ниже). Встречаются также другие типы мицелл, например седловидные поверхности (рис. 1, 2, г). В липидной среде образуются те же типы мицелл, но только как бы вывернутые наизнанку – обратные, или реверсные мицеллы (рис. 1, 3, а–в). Мицеллообразование имеет обратимый характер, и если концентрация ПАВ снижается, а стабилизирующий фактор отсутствует, то мицеллы могут “раз-

бираться” в порядке, обратном тому, как они самособирались.

Сердцевина маленькой нормальной (прямой) мицеллы заполнена гидрофобными “хвостами” молекул сурфактанта, но крупные мицеллы содержат полость, которая может включать в себя водонерастворимые вещества. Соответственно крупные обратные мицеллы могут содержать водорастворимые вещества, а в цилиндрических мицеллах может происходить *транспорт водорастворимых веществ вдоль оси мицеллы*. Эти свойства мицелл оказываются крайне важными для биологических систем.

Мицеллы возможно рассматривать как коллоидные электролиты. Существует два класса электролитов: жидкие (золи) и твердоподобные (гели). Агрегированные мицеллы соответствуют гелям. Гели проницаемы для низкомолекулярных веществ и часто – для биополимеров. Коэффициент диффузии веществ, растворенных в гидрогелях, зависит от уровня набухания геля и его химической природы (Стародубцев, 1985).

Мицеллы могут быть образованы из макромолекул со спиральной структурой. Полимеры с гибкими цепями характеризуются формированием спиральных структур, стабилизированных вторичными связями. Было отмечено (Плещина и др., 1985), что наличие макромолекул спиральной конформации способствует формированию термообратимых гелей и может приводить к структурам с большей степенью закрученности.

Энергия, необходимая для агрегации двух идентичных сферических коллоидных частиц, диспергированных в растворителе, меньше энергии, необходимой для их диссоциации. Это означает, что *образование агрегатов энергетически более выгодно*, и система будет стремиться к агрегации коллоидных частиц. Поэтому коллоидным дисперсиям внутренне присуща термодинамическая неустойчивость, они будут стремиться образовать агрегат – коллоидный кристалл. Из этого следует, что если организм синтезирует коллоидную дисперсию (а именно это происходит в периплазматическом пространстве микроспор в ранний тетрадный период), то формирование коллоидных кристаллов – таких, какие присутствуют в оболочках спор *Selaginella*, – не должно удивлять. *Именно эту потенциальную способность образовывать преимущественно агрегаты, а не дисперсии – организмы использовали с большим успехом.*

Когда две (или больше) сходных мицеллы встречаются друг с другом, они могут слиться. В

конце концов мицеллы способны объединиться в обширный, ветвящийся лабиринт двух несмешивающихся жидкостей (например, вода и масло) с сурфактантом, стабилизирующим поверхность раздела между ними (Hemsley, Gabarayeva, 2007, Fig. 4A) или в “слоеный пирог” с параллельными слоями (рис. 3B, там же). Последняя структура близка к ламеллярным мицеллам. Все эти структуры называют биконтинуальными двойными лабиринтами. Пример высокоупорядоченной биконтинуальной структуры с минимальной поверхностью раздела между двумя равными взаимопроницаемыми подобъемами, так называемая примитивная периодическая поверхность Шварца, показана в статье Хемсли, Габараевой (Hemsley, Gabarayeva, 2007, Fig. 4C). Почти все точки этой структуры находятся на седловидных поверхностях, которые разделяют две жидкие фазы под равным гидростатическим давлением (Scriven, 1977).

До 1888 г. было известно три состояния вещества: твердое, жидкое и газообразное. Затем Рейницер (Reinitzer, 1888) и Лиман (Lehmann, 1904) обнаружили новое, четвертое состояние: мягкие, или жидкие кристаллы. Рейницер, будучи ботаником, обнаружил явление радужности, производимое жидкими кристаллами. Позднее было показано (Vorländer, 1924), что жидкие кристаллы состоят из длинных, палочковидных молекул. В случае ансамблей из палочковидных единиц существует два типа порядка: позиционный (упорядоченность центров палочковидных единиц) и ориентационный (однаправленность всех палочковидных единиц), причем наличие одного типа порядка не обязательно влечет за собой наличие второго. В истинных – твердых – кристаллах присутствуют оба типа порядка. В жидких кристаллах, где нет строгой упорядоченности позиций составляющих молекул, существует хорошо выраженный ориентационный порядок. В таких материалах составляющие палочковидные единицы могут смещаться, но при этом они сохраняют свою ориентацию. Жидкокристаллические системы, которые сохраняют позиционный порядок (т.е. где единицы расположены слоями) и ориентированы в одном направлении, известны под именем смектических (см. разновидности жидких кристаллов в статье Хемсли, Габараевой (Hemsley, Gabarayeva, 2007, Fig. 5)). Различают две основные разновидности смектических кристаллов: с палочковидными единицами, перпендикулярными плоскости слоя, и с отклоненными от этого направления. Если же ориентационный порядок сохранен, а позиционный (расположение слоями) отсутствует, то такие кристаллы назы-

ваются нематическими. Если же и ориентационный порядок нарушен, то такой материал более не является жидкокристаллическим, а представляет собой изотропную (истинную) жидкость. Была обнаружена также более сложная хиральная фаза (Reinitzer, 1888; Lehmann, 1904), в которой для молекул характерна *винтоподобная закрученность*. В результате в жидком кристалле возникает спиральная ротация ориентации, происходит сильное светорассеяние и возникает радужность – вроде той, что возникает на крыльях бабочек и на кутикуле насекомых. Радужность характерна также для спор ряда растений, например для *Selaginella* (Hemsley et al., 1992).

5. РАЗВИТИЕ ЭКЗИНЫ СКВОЗЬ “ОКНО” КОЛЛОИДНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

Есть ряд оснований считать, что в периплазматическом пространстве развивающихся спор/микроспор имеют место мицеллярные мезофазы в виде сферических, цилиндрических и пластинчатых мицелл. Во-первых, гликопротеины, из которых образуется гликокаликс, являются дифильными, т.е. поверхностно-активными веществами. Как раз для таких веществ, как мы видели из предыдущего раздела, и характерно спонтанное мицеллообразование. Во-вторых, искусственные мицеллярные системы проходят через ряд псевдофаз (= мезофаз): сферические мицеллы, затем цилиндрические, затем слои из гексагонально упакованных цилиндрических единиц, наконец, параллельные бислои, разделенные промежутком – при условии достижения ККМ и дальнейшем повышении концентрации дифильных веществ в растворе. Именно такие структуры и наблюдаются при исследовании развития спородермы у разных видов с помощью трансмиссионного электронного микроскопа, причем концентрация дифильных гликопротеинов гликокаликса (благодаря постоянной активной работе аппарата Гольджи), жирных кислот (мономеров спорополленина) и оксикоричных кислот (предшественников спорополленина) в периплазматическом пространстве микроспор неуклонно повышается. В-третьих, размеры наблюдаемых структур укладываются в диапазон мицеллярных частиц (от 1 до 1000 нм). В-четвертых, в цитоплазме микроспор – одном из источников веществ для формирования оболочки наряду с тапетумом – наблюдаются биконтинуальные лабиринтные структуры, описанные выше.

Гликокаликс на ранней тетрадной стадии: сферические мицеллы. Если наше предположение верно, то в самом начале развития спородермы

мы должны ожидать появления сферических мицелл – первой мезофазы, появляющейся при достижении ККМ в растворе ПАВ, в данном случае – в растворе гликопротеинов, выделяемых аппаратом Гольджи за плазмалемму. Обратимся к онтогенетическим результатам, полученным нами ранее (Габараева, 1986, 1991; Gabarayeveva, 1992, 1995; Gabarayeveva, Rowley, 1994; Gabarayeveva, El-Ghazaly, 1997; Gabarayeveva, Grigorjeva, 2002, 2004) и новым неопубликованным данным – всего по 15 видам из различных семейств, порядков и отделов (покрытосеменные и голосеменные цикадовые). Представленные микрографии ранних тетрад (рис. 2) ясно показывают, что именно сферические или овоидные структуры, видимые на срезах как круглые, овальные или веретеновидные единицы гликокаликса, – первые образования, появляющиеся в периплазматическом пространстве между каллозой и плазмалеммой. Разумеется, у разных видов эти единицы неодинаковы, так как состав гликокаликса слегка различается у разных видов, однако принципиальное строение этих инициальных образований гликокаликса остается тем же: это элементы, по форме близкие к сферическим, имеющие электронно-плотную сердцевину и электронно-прозрачный ореол (например, рис. 2, 5 и 9), причем у *Stangeria eriopus* (рис. 2, 9) эти элементы напоминают зубчатое колесико из-за крошечных “зубчиков” на поверхности. Сходные элементы наблюдали в раннем онтогенезе спородермы и другие авторы у многих видов (например, *Lilium* – Dickinson, 1976a,b; *Calluna* – Hesse, 1985; *Triticum aestivum* – El-Ghazaly, Jensen, 1987; *Poinciana* – Skvarla, Rowley, 1987; *Eucommia ulmoides* – Rowley, Skvarla, 1992; *Caesalpinia japonica* – Takahashi, 1993). Эти округлые единицы, как свойственно сферическим мицеллам в водной среде (Фридрихсберг, 1995), состоят из жидкого углеводородного гидрофобного ядра, покрытого слоем гидрофильных полярных ионогенных групп; мицеллярные системы можно рассматривать как коллоидные электролиты. Возможно, что “зубчики”, различимые на поверхности глобул у *Stangeria eriopus* (рис. 2, 9), и есть внутренняя обкладка ионной мицеллы в совокупности с внешней противоионной. Благодаря ориентации полярных групп вся мицелла находится в жидкокристаллическом состоянии и этим отличается от капли эмульсии.

Гликокаликс при переходе к средней тетрадной стадии: цилиндрические мицеллы. Постепенно число сферических мицелл в периплазматическом пространстве растет, образуя полислой: гликокаликс утолщается (рис. 2, 12, 13). При переходе к средней тетрадной стадии, когда кон-

центрация гликопротеинов за плазмалеммой еще более повышается, сферические мицеллы перестраиваются в цилиндрические, палочковидные или червеобразные. На микрографиях поверхности микроспор *Nymphaea colorata* можно наблюдать, как происходит перестройка сферических мицелл в цилиндрические (рис. 2, 14–20), причем в ходе этого процесса образуются промежуточные между двумя формами “химеры”, напоминающие головастики с головой (сферическая мицелла) и хвостом (возникающая цилиндрическая мицелла – см. рис. 2, 17 и 19). Та же картина наблюдается на средней тетрадной стадии у *Trevesia burckii* (рис. 2, 21).

Палочковидные “проколумеллы”, как их называют палинологи, – хорошо известные структуры тетрадного периода. Раули и его соавторы подчеркивали в течение десятилетий (Rowley, Flynn, 1968; Rowley, Dahl, 1977; Rowley et al., 1981a, 1995; Rowley, 1990), что палочковидные или цилиндрические “тафты” (англ. tuft – пучок), имеющие сложное строение с центральными, стержневыми и спирально оплетающими их боковыми элементами (рис. 3, 22), являются принципиальными составляющими гликокаликса не только колумеллярной экзины, но и всех остальных типов экзины. Более того, как показывают разнообразные методы исследования – от физического или химического разрушения зрелых экзин (Rowley, Prijanto, 1977; Rowley et al., 1981b) до тончайших современных методов с использованием сканирующего зондового микроскопа (Rowley et al., 1995, 2001) – радиально ориентированные (т.е. перпендикулярные поверхности плазмалеммы) палочковидные элементы-тафты являются фундаментальными структурными элементами экзины большинства видов. Нам теперь ясна причина такой универсальности. Тафты Раули – не что иное, как вторая мезофаза коллоидного раствора ПАВ в периплазматическом пространстве микроспор – цилиндрические мицеллы. И наблюдаются они столь неуклонно у разных видов потому, что в тех условиях, которые возникают в периплазматическом пространстве в ходе тетрадного периода, их просто невозможно миновать: с возрастанием концентрации гликопротеинов сферические мицеллы неизбежно перестраиваются и самоорганизуются в цилиндрические. Как показано в разд. 4, мицеллы могут быть образованы из макромолекул со спиральной структурой, что согласуется с наблюдениями Раули и нашими собственными о наличии спиральных оплетающих элементов в тафтах. На рис. 4 инициальные единичные цилиндрические (палочковидные) мицеллы показаны у *Michelia fuscata* (рис. 4, 23), *Acer tataricum* (рис. 4, 24) и *Borago officinalis* (рис. 4, 25): у всех этих видов ини-

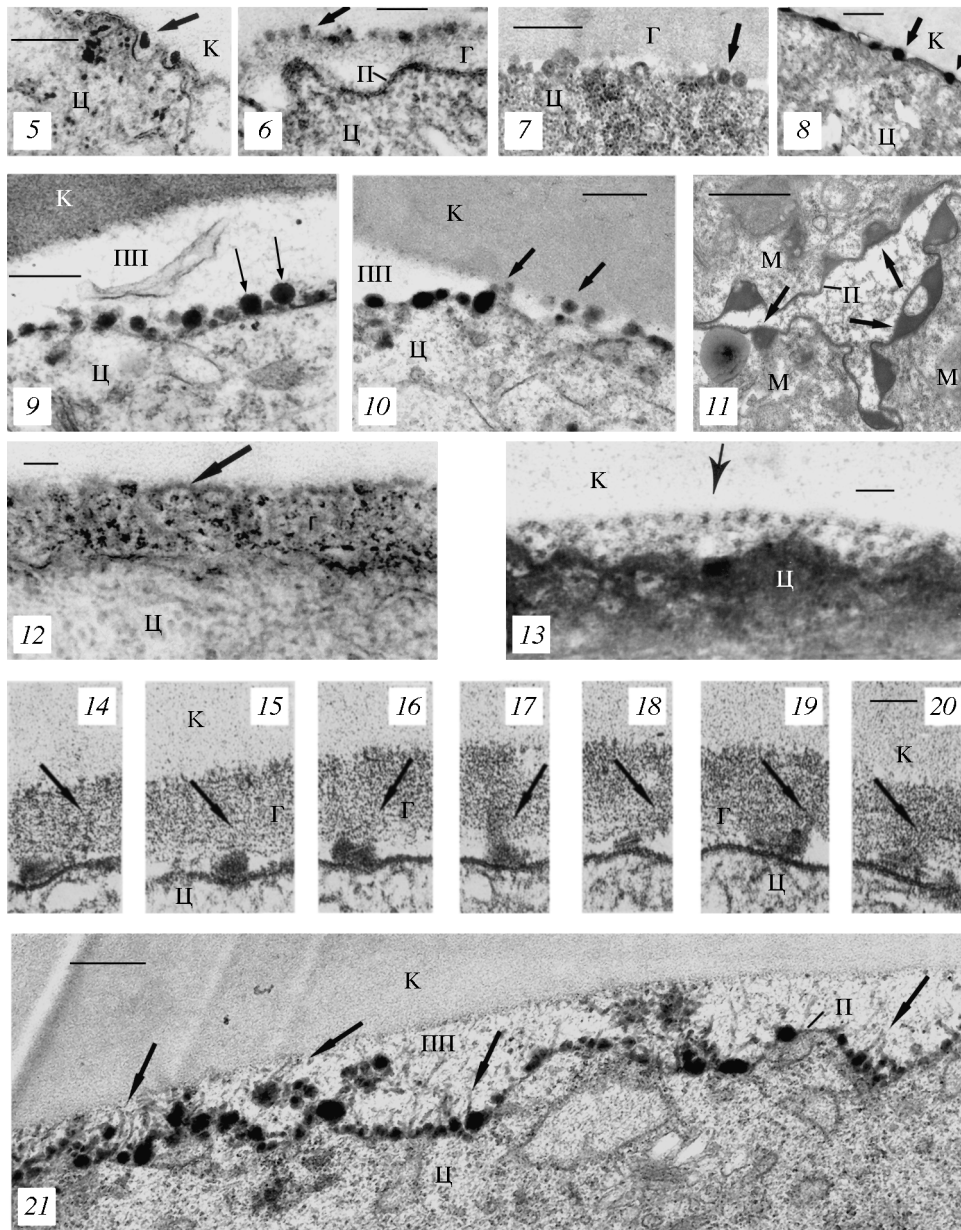


Рис. 2. Начальные стадии развития оболочки пыльцевых зерен, соответствующие первой мицеллярной мезофазе – сферическим мицеллам, и их переходу к следующей мезофазе – цилиндрическим мицеллам.

5 – ранняя тетрадная стадия у *Michelia fuscata* (Andrews) Blume. На плазмалемме, под слоем каллозы, появляются первые глобулярные единицы гликокаликса с электронно-плотной сердцевиной и светлым ореолом (стрелка). Соответствуют прямым сферическим мицеллам. 6 – то же у *Anaxagorea brevipes* Benth. 7 – то же у *Acer tataricum* L. 8 – то же у *Chamaedorea microspadix* Burret. 9 – то же у *Stangeria eriopus* (Kunze) Nash. 10 – то же у *Trevesia burckii* Boerl. 11 – то же у *Persea americana* Mill. 12 – несколько более продвинутая ранняя стадия развития у *Michelia fuscata* – полислой округлых единиц-мицелл гликокаликса на поверхности плазмалеммы (стрелка). 13 – то же у *Encephalartos altensteinii* Lehm. 14–20 – серия фрагментов участков гликокаликса с глобулярными осмиофильными единицами на плазмалемме и радиально направленными палочковидными единицами в процессе возникновения (стрелки) у *Nymphaea colorata* Peter. Соответствуют цилиндрическим мицеллам. 21 – то же у *Trevesia burckii*. Усл. обозначения: к – каллоза, п – плазмалемма, ц – цитоплазма микроспоры, г – гликокаликс, пп – периплазматическое пространство, м – микроспора. Увеличения: 5 – 0,25 мкм; 6, 12–20 – 0,1 мкм; 7–9 – 0,5 мкм; 10, 21 – 0,3 мкм; 11 – 1 мкм.

циальные тоненькие (50–70 нм) столбики-мицеллы позже разовьются в массивные колумеллы. Происходит это потому, что цилиндрические мицеллы

способны увеличиваться в длину (“расти” в высоту, достигая нескольких сотен нанометров (Bayer et al., 1986) и в толщину (т.е. в диаметре). Кроме того, час-

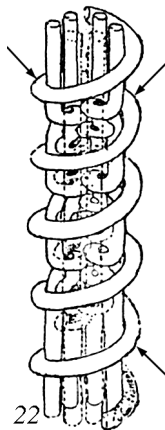


Рис. 3. 22 – схема универсальной единицы экзины (тафта, по Rowley, Dahl, 1977) – палочковидного цилиндрического ансамбля, состоящего из нескольких центральных субъединиц и одной оплетающей субъединицы. Эта единица, очевидно, представляет собой цилиндрическую мицеллу.

то колумеллы являются сложными, т.е. состоящими из многих параллельных мицелл, как, например, у *Trevesia burckii* (рис. 4, 27). К середине тетрадного периода на поверхности плазмалеммы наблюдается уже целый “лес” цилиндрических мицелл-тафтов: мы употребляем это сравнение потому, что эти мицеллы как бы стоят на своих торцах на поверхности плазмалеммы, перпендикулярно ей. (К тому же в посттетрадном периоде все элементы экзины значительно (в несколько раз) утолщаются благодаря аккумуляции спорополленина тапетального происхождения.)

Гликокаликс на средней тетрадной стадии: слой цилиндрических мицелл (“средняя” мезофаза). По мере накопления мицелл-тафтов они приобретают тесную гексагональную упаковку, т.е. слой палочковидных единиц (рис. 4, 29, 30) соответствует так называемой “средней” мезофазе на схеме (рис. 1, 4, з). Гексагональность упаковки элементов видна на поперечных срезах этого слоя (рис. 4, 31, 32). Здесь уместно подчеркнуть, что будущий паттерн экзины в значительной мере зависит от того, где именно будет локализована инициальная аккумуляция спорополленина, которая начинается на грани средней и поздней тетрадной стадии. Этот процесс, вероятно, находится в основном под контролем генома и осуществляется, видимо, посредством распределения сайтов полимеризации спорополленина в трехмерном слое гликокаликса. Так, распределение сайтов полимеризации в толще цилиндрических мицелл-тафтов приведет к появлению колумеллярной экзины, как у *Borago officinalis* и *Trevesia burckii* (рис. 4, 25 и 27), а их распределение на поверхности цилиндрических мицелл – к возникновению ци-

линдрических ячеек экзины, как у *Stangeria eriopus* и *Encephalartos altensteinii* (рис. 4, 29, 30). Два последних вида обладают прямыми, параллельными друг другу ячейками, возникающими на основе правильно-цилиндрических мицелл, тогда как извитые, неправильной формы альвеолы голосеменных или же кривые столбики множества видов покрытосеменных образуются на основе менее “классических”, изогнутых цилиндрических мицелл, называемых червеобразными. Раули (в персональном общении) очень образно называл не прямые колумеллы ленивыми (*lazy columellae*). Вообще в биологических системах все классические формы мицеллярных мезофаз подвергаются некоторым искажениям – альтерации. Кроме того, имеет место ряд переходных форм между мезофазами, например, переход от сферических мицелл к филаментам (шнуровидным структурам – “ленивым” или правильным цилиндрическим мицеллам) может идти через так называемые стринги – цепочки маленьких сфер, или бусы (Collinson et al., 1993), или же через химерные образования в форме запятой или головастика (см. выше). Переходными формами являются также перфорированные слои и филаменты.

Гликокаликс на поздней тетрадной стадии: инверсия мицелл. На поздней тетрадной стадии, когда состав гидрофильной среды в периплазматическом пространстве меняется благодаря поступлению липоидных предшественников спорополленина – жирных кислот и фенилпропаноидов, происходит инверсия (“выворачивание наизнанку”) прямых мицелл (см. рис. 4, 25, 26 (*Borago officinalis*), 27, 28 (*Trevesia burckii*) и 31, 32 (*Encephalartos altensteinii*)). Как видно на представленных микрографиях, у всех этих видов в конце тетрадного периода контраст меняется на обратный (темные части структур становятся светлыми, и наоборот) – явление, описанное ранее как реверс контраста (Dunbar, Rowley, 1984; Rowley, Claugher, 1996; Gabarayeva et al., 1998; Gabarayeva, Grigorjeva, 2004). При этом у цилиндрических мицелл гидрофобная сердцевина (видная на первых микрографиях каждой пары как электронно-плотная) меняется на гидрофильную (видную на вторых микрографиях каждой пары как электронно-прозрачная, создавая эффект “пустых” колумелл), а поверхность мицелл становится гидрофобной. Это приводит к тому, что внутренняя часть мицелл теперь становится проницаемой для различных водорастворимых питательных веществ, идущих из тапетума в развивающиеся микроспоры. Тем самым подтверждается точка зрения Раули (Rowley, 1987) о том, что экзина выполняет важную функцию уже в ходе своего развития и что единицы гликокаликса (в нашем понимании – цилиндри-

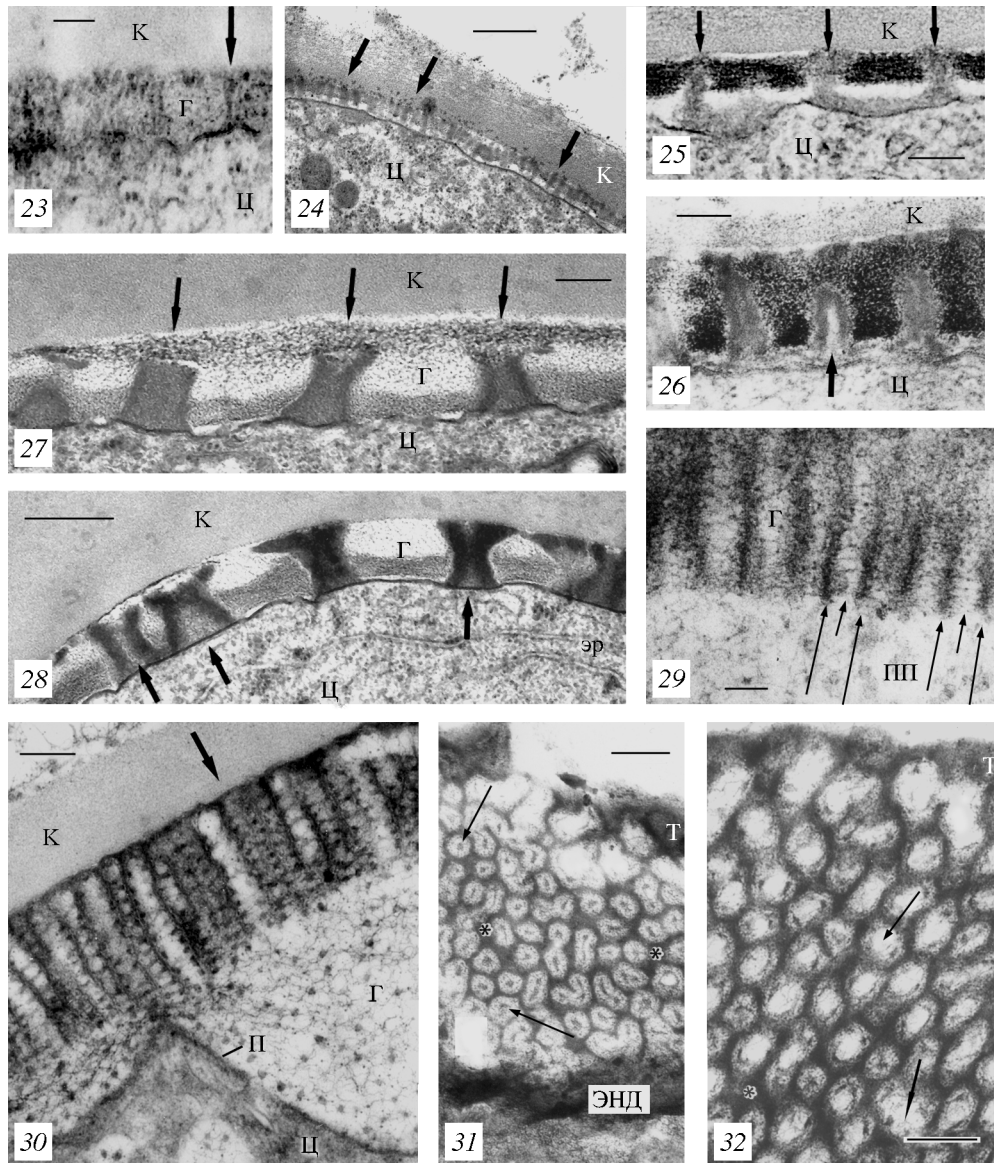


Рис. 4. Средние тетрадные стадии развития оболочки пыльцевых зерен у разных видов, соответствующие второй и третьей мицеллярным мезофазам (отдельным цилиндрическим мицеллам и слоям из гексагонально-упакованных цилиндрических мицелл), и их последующему обращению в реверсные мицеллы на поздней тетрадной стадии.

23 – первые цилиндрические мицеллы в слое гликокаликса (стрелка) еще сосуществуют со сферическими мицеллами (слева) у *Michelia fuscata*. Они являются основой будущих колумелл эскины. 24 – то же у *Acer tataricum* (стрелки). 25 – то же у *Borago officinalis* L. (стрелки). 26 – стадия развития микроспор *B. officinalis*, несколько более продвинутая, чем на 25: контраст проколумелл поменялся на обратный. Это соответствует обращению прямых цилиндрических мицелл в реверсные. 27 – пучки цилиндрических мицелл образуют проколумеллы у *T. burckii* (стрелки). 28 – на поздней тетрадной стадии у *Trevesia burckii* аккумуляция спорополленина начинается снаружи проколумелл и продолжается центрипетально. 29 – цилиндрические мицеллы-тафты у *Stangeria eriopus*, расположенные вплотную друг к другу, являются основой для будущих ячеек. Стенки мицелл показаны стрелками, в центральной их части видны витки оплетающего элемента тафта (головки стрелок). 30–32 – средняя (30 – радиальный срез) и поздние (31, 32 – поперечные срезы) тетрадные стадии развития оболочки микроспор у *Encephalartos altensteinii*. Удлиненно-ячеистая эскина уже вполне сформирована на основе цилиндрических мицелл, вдоль стенок ячеек видны спорополленин-акцепторные частицы (30). При переходе к концу тетрадного периода контраст ячеек (31, стрелки) меняется на обратный (32, стрелки), что соответствует обращению мицелл. Усл. обозначения: т – тектум, энд – эндэскина. Остальные обозначения – как на рис. 2. Увеличения: 23, 26, 29 – 0.1 мкм; 24 – 0.3 мкм; 25, 30–32 – 0.2 мкм; 27–0.25 мкм; 28 – 0.5 мкм.

ческие мицеллы) являются аналогами плазмодесм, что подтверждено экспериментально с использованием маркеров (Rowley et al., 2003). Мицеллярные системы могут функционировать как плазмодесмы потому, что они избирательно пропускают различные вещества, включая те, что нерастворимы снаружи, но растворимы внутри мицелл (Стародубцев, 1985; Березин, 1985), причем они могут открываться и закрываться для транспорта веществ – свойство, которое соответствует открыванию и закрыванию микроканалов экзины на поздних стадиях развития у многих видов, например у *Cabomba aquatica* (Gabarayeva et al., 2003a).

Процесс превращения легкой, изящной конструкции примэкзины – “черновика” будущей экзины – в гораздо более массивную конструкцию зрелой эктэксины осуществляется позже (в посттетрадном периоде) благодаря массовой аккумуляции спорополленина тапетального происхождения. Параллельно идет процесс развития внутренних слоев экзины – подстилающего слоя эктэксины и эндэксины.

Эндэксина: пластинчатые мицеллы. В начале свободноспорового периода начинается развитие эндэксины в виде ламелл (рис. 5, 33–40). Эти ламеллы с центральными белыми линиями хорошо известны палинологам и характерны для множества видов спор и пыльцы. Они соответствуют следующей, пластинчатой, или ламеллярной, мезофазе, для которой характерны бислой цилиндрических мицелл, разделенные промежутком (рис. 1, 2, в; 4, д). Именно этот промежуток, заполненный поддерживающей жидкостью, и наблюдается в трансмиссионном микроскопе как электронно-прозрачная белая линия. На рис. 5, 33 и 34 показана формирующаяся ламелла эндэксины у *Michelia fuscata* и *Anaxagorea brevipes*, когда аккумуляция спорополленина на ламелле только начинается; на рис. 5, 35–40 видны уже сформированные ламеллы, на которых накопление спорополленина значительно продвинуто, и поэтому центральная “белая линия” выступает отчетливо. Особенно явственно видны белые линии у *Magnolia delavayi* (рис. 5, 35), *Asimina triloba* (рис. 5, 36), *Encephalartos altensteinii* (рис. 5, 37) и *Stangeria eriopus* (рис. 5, 38). Аккумуляция спорополленина может происходить равномерно (как у *Magnolia* и цикадовых) или неравномерно, волнами (как у *Asimina*), причем последний тип ламелл-мицелл в терминах коллоидной химии можно обозначить как деформации ламеллярной мезофазы (Hemsley, Gabarayeva, 2007, Fig. 4 E). Важно отметить, что толстая “гомогенная” электронно-плотная эндэксина, встречающаяся у мно-

гих видов и представленная в нашем материале у *Trevesia burckii*, лишь имитирует гомогенность вследствие плотной упаковки ламелл, являя четкие белые линии в месте расхождения ламелл в преапертурном и апертурном районе эндэксины (рис. 5, 39). У *Chamaedorea microspadix*, наоборот, эндэксина очень тонкая и представлена одной-двумя ламеллами с белыми линиями (рис. 5, 40). Таким образом, развитие и этого слоя экзины находит свое объяснение в поведении коллоидной мицеллярной системы, в которой происходит дальнейшее повышение концентрации ПАВ, т.е. происходит следующий фазовый переход.

Рецепторы спорополленина. Теперь вернемся к средней тетрадной стадии. В этот момент развития спородермы начинается синтез предшественников спорополленина (по-видимому, в цитоплазме микроспор) и еще слабая, но уже заметная аккумуляция спорополленина на примэкзине. Первые признаки аккумуляции заметны в виде локальных электронно-плотных округлых “точек” на единицах гликокаликса. Эти сайты аккумуляции Раули и соавторы (Skvarla, Rowley, 1987; Rowley et al., 1995) наблюдали у ряда видов и назвали *спорополленинакцепторные частицы* (Rowley et al., 1999a), и мы будем следовать здесь русскому варианту этой аббревиатуры (САЧ). Мы наблюдали подобные структуры у *Anaxagorea brevipes* (Gabarayeva, 1995), *Borago officinalis* (Gabarayeva et al., 1998), *Stangeria eriopus* (Gabarayeva, Grigorjeva, 2002), *Cabomba aquatica* (Gabarayeva et al., 2003a), *Encephalartos altensteinii* (Gabarayeva, Grigorjeva, 2004). Особенно хорошо САЧ видны на средней и поздней тетрадной стадиях у *Encephalartos altensteinii* (рис. 6, 41, 42), где эти сайты аккумуляции расположены на поверхности цилиндрических мицелл – будущих стенках ячеек экзины, и где они постепенно увеличиваются в размерах по мере полимеризации на них спорополленина (еще более продвинутая стадия аккумуляции спорополленина видна на рис. 4, 30). САЧ видны также на поверхности будущих ячеек у *Stangeria eriopus* (рис. 4, 29). По нашему мнению, эти сайты являются ферментными комплексами, способствующими полимеризации спорополленина (Rowley et al., 1999b; Gabarayeva et al., 2003a), или же (если спорополленин аккумулируется путем автополимеризации) центрами его нуклеации. Таким образом, в тетрадном периоде благодаря этим САЧ происходит первичное, очень точно локализованное отложение спорополленина – в противоположность быстрому, глобальному и массовому его отложению в посттетрадном периоде. Это обстоятельство привело к появлению понятий “рецепторозависимого” первичного спорополленина, появляющегося в тетрадном периоде и приводящего к появлению тонкого

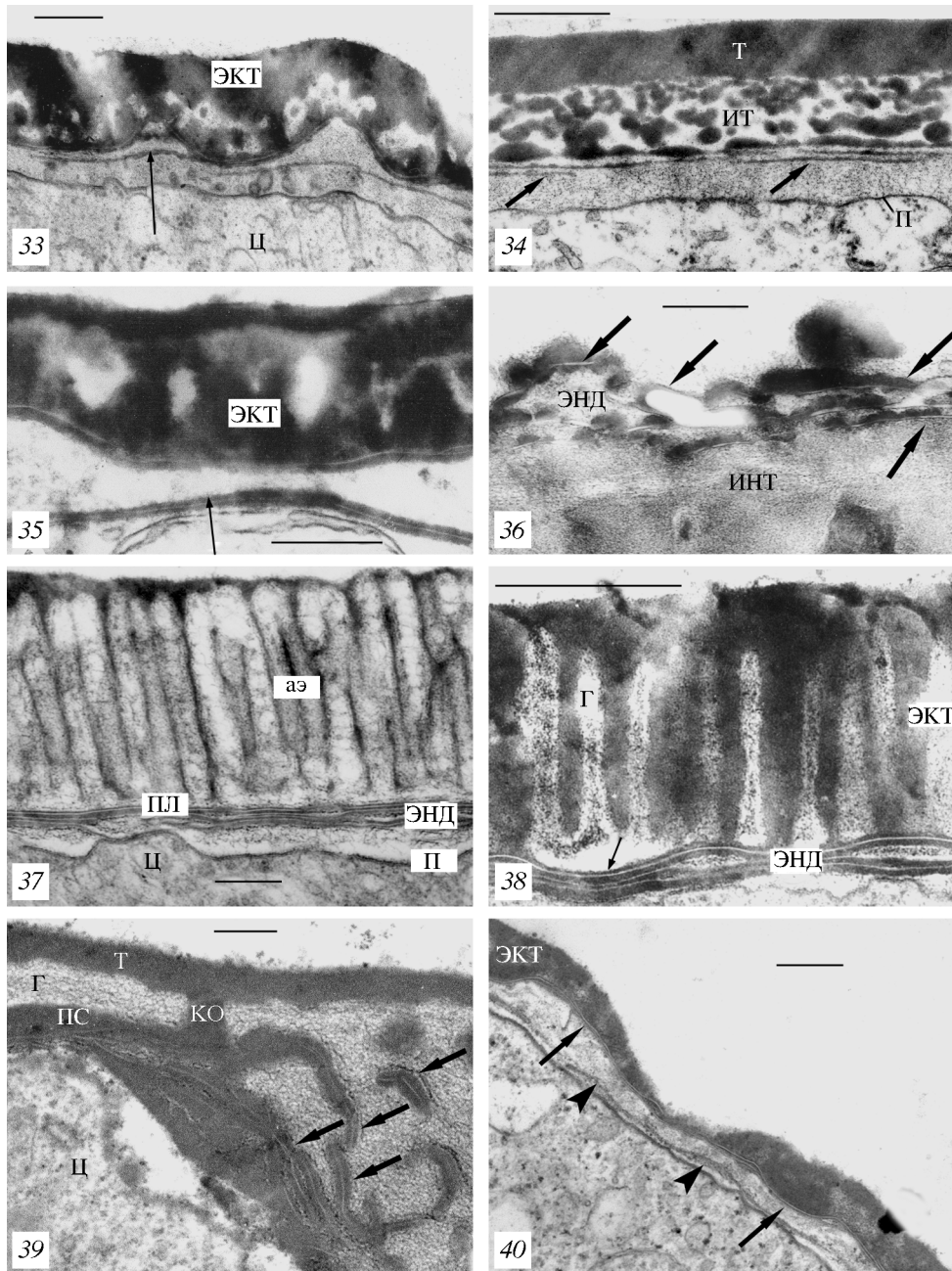


Рис. 5. Начальные стадии свободноспорового периода развития оболочки пыльцевых зерен у разных видов, соответствующие четвертой мицеллярной мезофазе – пластинчатым (ламеллярным) мицеллам.

33 – первая ламелла эндэкзины в процессе аккумуляции на ней спорополленина у *Michelia fuscata* (стрелка). 34 – то же у *Anaxagorea brevipes* (стрелки). 35 – то же у *Magnolia delavayi* Franch. (стрелка). Хорошо видна центральная “белая линия”. 36 – несколько ламелл эндэкзины с “белыми линиями” у *Asimina triloba* (L.) Dunal в процессе неравномерной аккумуляции на них спорополленина (стрелки). 37 – то же у *Encephalartos altensteinii*. 38 – то же у *Stangeria eriopus*. Первая ламелла показана головкой стрелки. 39 – то же у *Trevesia burckii* (край апертур). 40 – первая ламелла с “белой линией” (стрелки) и формирование следующей (головки стрелок) у *Chamaedorea microspadix*. Усл. обозначения: экт – эктэкзина, ит – инфратектум, инт – интина, аэ – альвеолы эктэкзины, пл – первая (примордиальная) ламелла, ко – колумелла, пс – подстилающий слой. Остальные обозначения – как на рис. 2. Увеличения: 33, 37 – 0.25 мкм; 34–36, 38 – 0.5 мкм; 39–40 – 0.2 мкм.

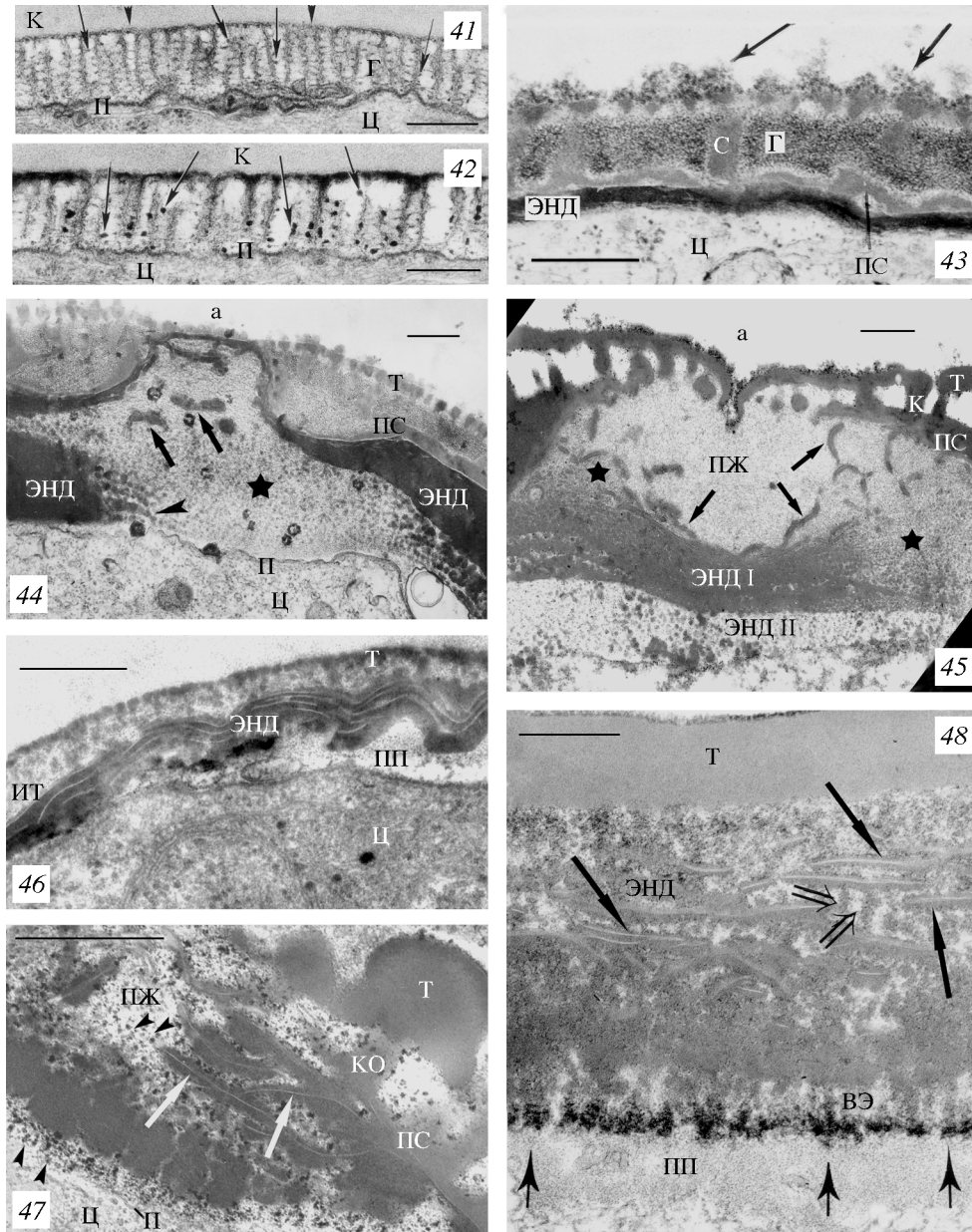


Рис. 6. Споропollenин-акцепторные частицы (САЧ) в процессе аккумуляции споропollenина (41–43) и зрелая гетерогенная экзина, представляющая собой смесь различных типов (мезофаз) мицелл после аккумуляции на них споропollenина (44–48).

41 – САЧ на стенках цилиндрических мицелл (будущих ячеек) в начале аккумуляции на них споропollenина (начало средней тетрадной стадии) у *Encephalartos altensteinii* (стрелки). 42 – САЧ на стенках цилиндрических мицелл в ходе прогрессирующей аккумуляции на них споропollenина (конец средней тетрадной стадии) у *E. altensteinii* (стрелки). 43 – комплексы САЧ на поверхности тектума у *Borago officinalis* на ранней посттетрадной стадии (стрелки). 44 – различные типы мицелл (сферические – звездочка, пластинчатые – стрелки, промежуточный тип (сферические мицеллы, выстроенные в ряды) – головка стрелки) в апертурном районе экзины у *B. officinalis* после аккумуляции споропollenина позволяют проследить путь формирования толстой гомогенной эндэксины, характерной для межапертурных участков оболочки. 45 – то же в апертурном районе у *Trevesia burckii*. 46 – гранулярный тектум и инфратектум, ламеллярная эндэксина в апертурном районе зрелой экзины *Nymphaea colorata*, возникшие на основе сферических и пластинчатых мицелл соответственно после аккумуляции на них споропollenина. 47 – различные типы мицелл (сферические – головки стрелок, пластинчатые, на которых сформировались ламеллы эндэксины – белые стрелки) в апертурном районе у *Acer tataricum*. 48 – дистальная поверхность пыльцевого зерна *Nymphaea mexicana* Zuss. Цилиндрические радиально направленные мицеллы (полые стрелки) сосуществуют с пластинчатыми мицеллами (после аккумуляции споропollenина – ламеллы эндэксины: большие стрелки), они также хорошо видны с внутренней стороны эндэксины, в периплазматическом пространстве (малые стрелки). Усл. обозначения: а – апертюра, пж – поддерживающая жидкость, вэ – внутренняя поверхность эндэксины. Остальные обозначения – как на предыдущих рисунках. Увеличения: 41–47 – 0.5 мкм; 48 – 0.25 мкм.

рисунка примэксина, и “рецепторнезависимого” вторичного спорополленина, откладывающегося в свободноспоровом периоде, который отчасти маскирует изначально более детальный паттерн – подобно эффекту налипающего снега (Rowley, Claugher, 1991; Rowley, Skvarla, 1993). САЧ наблюдаются не только на средней тетрадной стадии, они могут также участвовать в детерминации паттерна скульптуры поверхности пыльцевых зерен, и тогда они видны на поздних стадиях развития на поверхности тектума в момент развития, предшествующий полному созреванию пыльцевых зерен (у *Borago officinalis* – рис. 6, 43). Особая значимость САЧ заключается, видимо, в том, что их расположение в объеме гликокаликса определяет будущий трехмерный рисунок эскины. Их локализация, пространственное распределение в толще гликокаликса зависит, с одной стороны, от структуры гликокаликса (т.е. от распределения и размера самоорганизующихся мицелл), а с другой стороны, видимо, находится также под контролем генома. Обзор собственных и литературных данных показывает, что в группах семенных растений (цикадовые, хвойные, покрытосеменные) инициальное отложение спорополленина происходит на САЧ. Ультраструктурных данных по гнетовым слишком мало, чтобы сделать вывод, а у мхов и папоротникообразных САЧ не обнаружены (см. обзор: Gabarayeva, Hemsley, 2006). Следовательно, САЧ скорее всего присущи лишь семенным растениям, а у споровых высших растений аккумуляция спорополленина полностью идет путем самоорганизации спорополлениновой микроэмульсии, что и подтверждено получением искусственных оболочек *in vitro* из полистиролового латекса, причем полученные модели мало чем отличались от натуральных оболочек спор, подобных таковым мегаспор ископаемых *Erlansonisporites* (Hemsley et al., 1996) и современных *Selaginella* и *Salvinia* (Hemsley et al., 1998, 2000). Здесь следует подчеркнуть, что ни один из авторов, изучавших развитие спородермы, не наблюдал САЧ на инициальных “белых линиях”. Следовательно, аккумуляция спорополленина на ламеллах эндэскины (= на пластинчатых мицеллах) идет, по всей вероятности, без участия рецепторов, и ламеллы эндэскины образуются исключительно путем самоорганизации.

Экспериментальное разрушение зрелой эскины позволяет проследить процесс ее развития в обратном порядке, как бы “прокручивая” его с конца в начало подобно кинолентке. Благодаря этому методу был подтвержден целый ряд гипотез, касающихся развития эскины, выявлена ее субструктура, а нередко и те стадии, которые не удалось выявить в ходе естественного разви-

тия. Применяли как физические (Nowicke et al., 1986), так и химические методы деградации эскины (Rowley, Prijianto, 1977; Rowley, 1990; Rowley et al., 1981b; Blackmore, Claugher, 1987). Один из простейших методов – обработка зрелых пыльцевых зерен перманганатом калия, окисляющего поверхностный (очевидно, рецепторнезависимый) спорополленин и обнажающего ранние отложения гликокаликса – матрицу примэксина, которая имеет вид “ограничивающего слоя” (Blackmore, Claugher, 1987; Blackmore, 1990) и соответствует местам локализации САЧ вместе с инициальными отложениями спорополленина, отличающимися крайней устойчивостью. Часто в таких экспериментах спорополленин удаляется из центров колумелл (*Lavatera arborea* – Gabarayeva et al., 2003b; *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* – Rowley, Skvarla, 1994; *Betula pendula* – Rowley et al., 2001).

Зрелая гетерогенная эскина: смесь мицеллярных мезофаз. Рассмотрим, что происходит в апертурных районах после завершения образования эндэскины. Под тонкой мембраной апертур у *Borago officinalis* и *Trevesia burckii* (рис. 6, 44, 45) в расширении периплазматического пространства “гомогенная” электронно-плотная эндэскина как бы рассыпается на отдельные ламеллы с белыми линиями; концы этих ламелл в свою очередь рассыпаются на цепочки сферических единиц; большая часть объема периплазматического пространства заполнена мелкофибрилярным веществом и отдельными многочисленными мелкими сферическими единицами. Такое обилие разных по морфологии элементов в одном месте могло бы вызвать удивление, однако все получает свое объяснение, если вспомнить о коллоидном состоянии веществ за плазмалеммой и характере его преобразования. В апертурных сайтах находятся одновременно различные типы мицелл: мелкофибрилярный материал соответствует истинному раствору поддерживающей жидкости в периплазме, мелкие сферические единицы – сферическим мицеллам, цепочки сферических мицелл – уже упомянутым выше стрингам (промежуточное звено между сферическими мицеллами и шнуровидными филаментами, последние по сути являются цилиндрическими мицеллами), ламеллы с их промежутком между бислоями, видимым как белая линия, – пластинчатым мицеллам. Такие системы представляют собой смесь мицеллярных мезофаз. Особенно важно, что наблюдающиеся картины смешанных мицелл свидетельствуют о переходной и обратной природе мицеллярных мезофаз. Это обстоятельство – транзитивность мезофаз мицелл – показано также на схеме (рис. 1, 4) в виде прямых и

обратных стрелок между мезофазами, указывающих направление процесса.

Смешанные мицеллы наблюдаются не только в апертурных районах. В экзине любого вида заметны две или несколько мицеллярных мезофаз, на основе которых после аккумуляции спорополленина возникает зрелая оболочка. Так, например, у *Nymphaea colorata* в зрелой экзине (рис. 6, 46) наблюдается сочетание гранул (сферических единиц), маленьких колумелл (цилиндрических единиц) и ламелл с белыми линиями (пласты с просветом между ними). У *Nymphaea mexicana* (рис. 6, 48) видим сочетание толстого гомогенного тектума (результат массивированного отложения спорополленина на дистальную часть примэксины), ламелл эндэксины с белыми линиями, радиально направленных цилиндрических единиц с явной спиральной структурой (тафты Rowley, или цилиндрические мицеллы), а также область тонкофибрилярного материала вблизи плазмалеммы, соответствующая поддерживающей жидкости системы (Gabarayeva, El-Ghazaly, 1997). *Acer tataricum* тоже присуще сочетание сферических, цилиндрических и ламеллярных единиц с центральными белыми линиями (рис. 6, 47). Иными словами, все многообразие паттернов структуры экзины сводится к различным сочетаниям четырех структур: гранул; колумелл (если спорополленин откладывается во всем объеме палочковидной единицы гликокаликса) или ячей/альвеол (если спорополленин откладывается лишь на поверхности палочковидной единицы гликокаликса); слоев с гексагонально упакованными колумеллами/ячейками; ламелл с белыми линиями, т.е. пластов с просветом между ними. Их и не должно быть больше четырех: ведь и основных мицеллярных мезофаз тоже четыре. Таким образом, гранулы, очевидно, возникают на основе сферических мицелл, колумеллы и ячей/альвеолы – на основе цилиндрических мицелл, слои с гексагонально упакованными колумеллами или ячейками – на основе “средней” мицеллярной мезофазы, где параллельные палочковидные единицы упакованы гексагонально, а ламеллы с белыми линиями – на основе пластинчатой мезофазы, где белые линии – просветы между бислоями мицелл. То, что огромное многообразие структуры экзин возникает на основе четырех структур, не должно удивлять: ведь и море музыки возникает на основе семи нот. Кроме того, как мы видели, в процессе участвуют также промежуточные транзитивные формы мицелл.

Две последние – средняя и ламеллярная – мезофазы являются высоковязкими, оптически ани-

зотропными системами, называемыми иначе жидкими кристаллами. Тип жидких кристаллов, присущий формирующейся экзине как коллоидной системе, скорее всего соответствует нематическому (рис. 1, 4, 2 в этой статье; более наглядно – Fig. 5E в статье Hemsley, Gabarayeva, 2007). У них присутствует ориентационный порядок (их цилиндрические единицы параллельны друг другу), но позиционный отсутствует (центры этих единиц не лежат в одной плоскости). Нематические жидкие кристаллы были обнаружены также в хромопластах (пластидах, содержащих каротиноиды) клеток плодов *Rosa rugosa* (Sitte, 1981) и *Palisota barberi* (Knoth et al., 1986), причем Зитте (Sitte, 1981) получил нематические кристаллы из насыщенного раствора каротиноидов *in vitro*. Такие же кристаллы обнаружены нами (Габараева, 1997) в инвагинациях тапетальных клеток и локунарной жидкости пыльника у *Michelia fuscata* (рис. 7, 49) – там, где формируются спорополлениновые орбикулы, т.е. в месте сосредоточения предшественников спорополленина: жирных кислот и ароматических соединений – производных коричной кислоты, в основном – *para*-кумариновой кислоты (Bergen et al., 2004). Эти типично нематические кристаллы еще раз подтверждают правильность нашей гипотезы об участии процессов самоорганизации мицелл и мицеллярных агрегатов (жидких кристаллов) в формировании экзины и сопутствующих структур, таких, как орбикулы, формируемые тапетумом. Нематические кристаллы видны также в процессе формирования шипиков – элементов скульптуры экзины – у *Persea americana* (рис. 7, 50): здесь они образуют конусовидную структуру – основу, как бы арматуру шипа, которая позже в онтогенезе все еще просматривается на срезах в толще образованного шипика. Такая конусовидная конструкция является, очевидно, устойчивой и энергетически выгодной, так как составляет не только основу шипиков экзины у множества видов, для которых характерен этот поверхностный элемент, но и является наиболее распространенной формой настоящих кристаллов и минералов. Вообще многообразие поверхностных элементов (т.е. скульптуры, орнаментации) спор и пыльцевых зерен велико, однако почти такое же многообразие паттернов свойственно и металлоорганическим защитным пленкам, полученным искусственно методом химической парофазной металлизации (Сыркин, 2000), основанным на адсорбции паров органометаллических соединений при высоких температурах (Hemsley, Gabarayeva, 2007, Fig. 1). Этот метод по своей сути сродни формированию структур, аналогичных оболочкам спор папоротников, в экспериментах

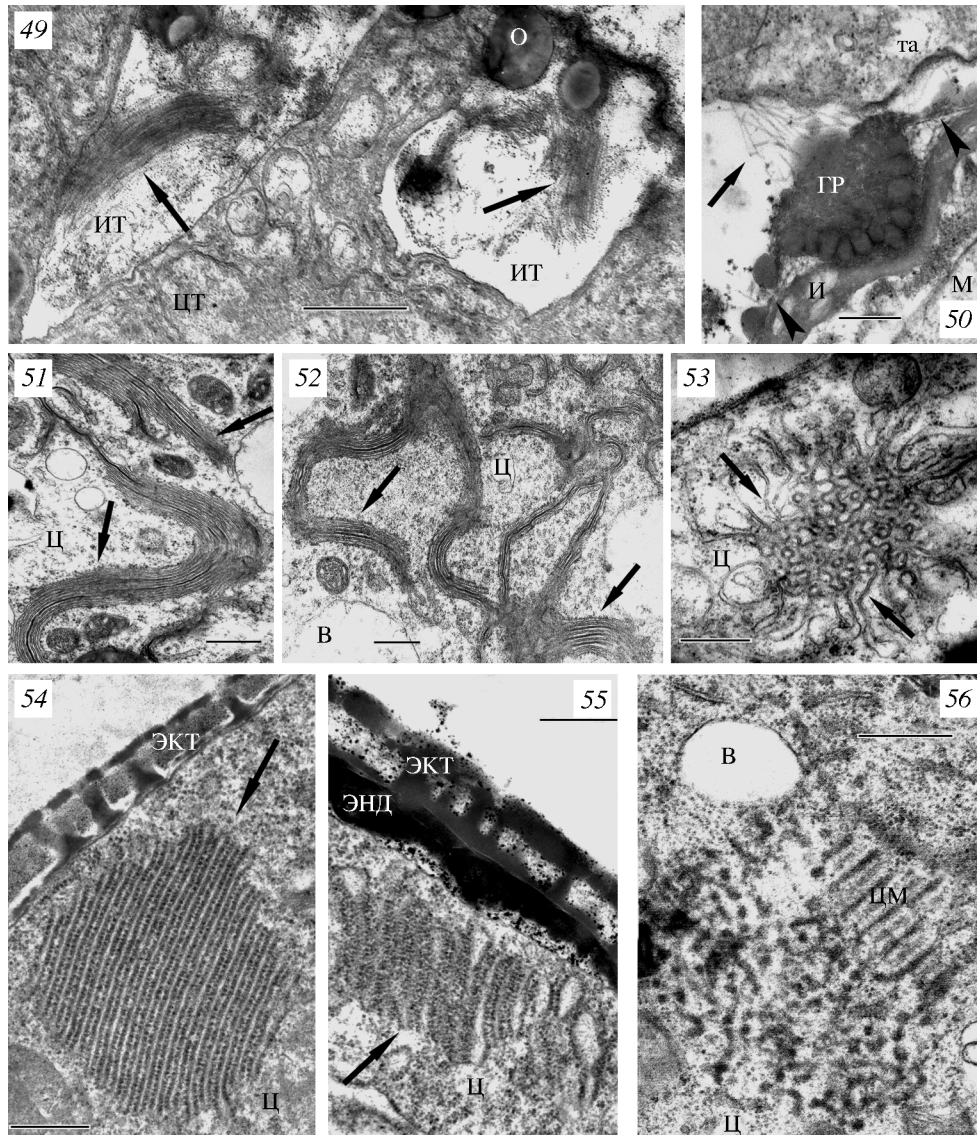


Рис. 7. Различные типы мицеллярных агрегатов в периплазматическом пространстве и в цитоплазме микроспор и тапетума.

49 – нематические кристаллы (мицеллярные агрегаты, состоящие из множества параллельных цилиндрических мицелл – стрелки) в периплазматическом пространстве тапетальных клеток у *Michelia fuscata*, в местах формирования спорополлининовых орбикул. 50 – цилиндрические мицеллы образуют конусовидную структуру в периплазматическом пространстве, которая является арматурой для будущего шипика на поверхности микроспоры *Persea americana*. 51, 52 – мультицистернальный “зебра”-ретикулум в микроспорах *Liriodendron chinensis* с чередованием темных и светлых цистерн возникает на основе мультиламнарной мицеллы (рис. 1, 4, д) или биконтинуальной структуры с параллельными слоями вода/масло. 53 – кольчужный агрегат эндоплазматического ретикулума в цитоплазме микроспоры *Michelia fuscata* (стрелки), сформированный на основе особого мицеллярного агрегата – биконтинуальной периодической минимальной поверхности Шварца. 54, 55 – агрегаты пластинчатых мицелл в процессе формирования на них гранулярного эндоплазматического ретикулума в цитоплазме микроспор *Acer tataricum* (стрелки). 56 – изогнутый в объеме цитоплазмы пучок цилиндрических мицелл в цитоплазме микроспоры у *Trevesia burckii*. Усл. обозначения: ит – инвагинации тапетальных клеток, о – орбикула, гр – скопление гранул в основании будущего шипика, та – тапетум, цм – цилиндрические мицеллы. Остальные обозначения – как на предыдущих рисунках. Увеличения: 49 – 1 мкм; 50 – 0.25 мкм; 51–56 – 0.5 мкм.

по дегидратации глицериновых гелей, где эти структуры образуются путем конденсации – одним из видов самоорганизации (Uffelen, 1991). Экзина остается в полужидком состоянии вплоть до самых

поздних стадий развития (Rowley, Skvarla, 2007), и процесс постепенной потери воды в локусе пыльника вплоть до ее полного высыхания перед вскрыванием пыльника и высвобождением пыльцы важен для

усиления процесса самоорганизации и превращения пластичной экиновой конструкции в твердую и химически инертную вследствие окисления двойных связей в молекулах спорополленина под действием кислорода воздуха и ультрафиолета. Сам механизм “нарастания” возникающей поверхностной орнаментации пыльцевых зерен и спор путем автополимеризации спорополленина, по всей вероятности, сродни процессам накопления статического электричества, когда заряд преимущественно скапливается на различных выступах и заострениях рельефа (Gabarayeva, Hemsley, 2006, Fig. 5). Намечающиеся шипики, вероятно, сильнее “притягивают” частицы микроэмульсии мономеров спорополленина, чем плоские участки поверхности; в результате инициальные шипики удлиняются и становятся острее. Кроме того, каждый инициальный рельеф содержит фасеты – те грани, которые способствуют аккумуляции спорополленина в особом направлении. На этой стадии развития оболочек действуют и другие факторы, в частности, различные компоненты текальной жидкости пыльника оказывают свое действие на агрегацию спорополленина в подходящих для этого местах.

Цитоплазматические макроструктуры: биконтинуальные двойные лабиринты. Теперь обратимся к цитоплазме микроспор. Значительная часть веществ в течение тетрадного периода синтезируется именно в цитоплазме микроспор и их органеллах, в том числе – гликопротеины гликокаликса, синтезируемые аппаратом Гольджи, а также предшественники рецепторо-зависимого спорополленина (по крайней мере частично) (Echlin, 1971; Heslop-Harrison, 1976; Dickinson, 1976a; Dickinson, Potter, 1976; Audran, 1981; Габараева, 1990а, б; Gabarayeva, 1991; Gabarayeva, Grigorieva, 2002). Многие авторы наблюдали связь цитоплазматических липидных глобул с эндоплазматическим ретикуломом (ЭР) и полагали, что ЭР является транспортной системой для доставки липидов и их производных к месту их назначения (Luegmaier, 1993). Ряд авторов считают, что именно ЭР – та органелла, где осуществляется синтез предшественников спорополленина (Steer, 1977; Tiwari, Gunning, 1986), липидов полленкитта (Weber, 1992; Hesse, 1993), и что липидные тела возникают во внутримембранном пространстве ЭР (Stachelin, 1997). Капли липоидного вещества – неперенные включения в цитоплазме микроспор – содержат, вполне вероятно, жирные кислоты, синтезированные ЭР и доставляемые к месту полимеризации спорополленина в периплазматическое пространство через плазмалемму (Gabarayeva, 1996). Однако наиболее загадочными структурами, занимающими значительную

часть объема цитоплазмы (и различимыми даже в световом микроскопе) являются сложные агрегаты ЭР, выявленные нами в цитоплазме развивающихся микроспор. Это так называемый мультицистернальный “зебра”-ретикулум, характерный для микроспор *Liriodendron chinensis* (рис. 7, 51, 52), названный так из-за чередования электронно-плотных и электронно-прозрачных слоев (Габараева, 1990б; Gabarayeva, 1996), и кольчужный ЭР в микроспорах *Michelia fuscata* и *Manglieia tenuipes*, получивший это название за рисунок на срезах, напоминающий кольца и полукольца кольчуги. Теперь нам ясно, что “зебра”-ЭР возникает, очевидно, на основе мультиламнарной мицеллы (рис. 1, 4, д) или биконтинуальной структуры с параллельными слоями вода – масло (см. Hemsley, Gabarayeva, 2007, Fig. 4B). Эти структуры, заполняющие цитоплазму микроспор *Liriodendron*, связывают липидные глобулы и базальную часть гликокалеммы (одним концом цистерна контактирует с липидной глобулой (см. внизу рис. 7, 51), а другим – с плазмалеммой). Цитоплазма микроспор – не единственное место локализации таких структур: их наблюдали также в паренхимных клетках *Mimosa pudica*, в раковых клетках, в инцистирующихся зооспорах гриба *Pythium aphanidermatum* (Габараева, 1990б). По всей вероятности, кольчужный ретикулум возникает на основе другого типа мицелл: биконтинуальной периодической минимальной поверхности Шварца (см. Hemsley, Gabarayeva, Fig. 4C). В самом деле, если мысленно сделать несколько срезов через эту структуру, то мы получим на срезе либо кольца, либо седловидные (близкие к синусоидальным) кривые, либо их сочетание. Именно такой паттерн мы видим на срезах через агрегат кольчужного ретикулума в цитоплазме микроспор *Michelia fuscata* (рис. 7, 53): сочетание колец и синусоид с ответвляющимися от агрегата по направлению к плазмалемме отдельными цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). Весьма вероятно, что эти два типа агрегатов ЭР являются сайтами синтеза предшественников спорополленина.

Мицеллярные цитоплазматические агрегаты, являющиеся основой для формирования ГЭР, обнаружены также в микроспорах других видов: *Acer tataricum* (рис. 7, 54, 55) и *Trevesia burckii* (рис. 7, 56). Структура на рис. 7, 54 – срез через ламеллярные (пластинчатые) мицеллы (с их параллельными бислоями, малым просветом между монослоями и большим промежутком между соседними пластинами, см. также рис. 1, 4, д) в процессе формирования на них ГЭР; на рис. 7, 55 (при большем увеличении) видны даже палочковидные единицы, составляющие бислои. У *Trevesia* в ци-

топлазме (рис. 7, 56) мы видим на срезе либо сочетание пластинчатых и сферических мицелл, либо изогнутый в объеме цитоплазмы пучок цилиндрических мицелл. Ламеллярные (пластинчатые) мицеллы способны осуществлять транспорт веществ, растворимых в мицелле, но нерастворимых в цитозоле (или вредных для живой клетки, как фенольные производные – мономеры спорополленина).

6. ОБЩАЯ РЕТРОСПЕКТИВА РАЗВИТИЯ СПОРОДЕРМЫ

Суммируя новый взгляд на проблему развития спородермы, основанный на пересмотре наших онтогенетических данных и данных других авторов в свете закономерностей коллоидной химии и физико-химии поверхностных явлений, мы приходим к выводу, что в развитии экзины можно выделить четыре ключевых периода (рис. 8, 57). В первом периоде (охватывает раннюю и частично среднюю тетрадную стадии) происходит формирование гликокаликса, основы будущей экзины путем самоорганизации мицелл. Во втором периоде (конец средней тетрадной стадии) осуществляется локализация спорополлениновых рецепторов в толще гликокаликса, по-видимому, под прямым контролем генома. В третьем периоде (поздняя тетрадная стадия) идет аккумуляция первичного, рецепторозависимого спорополленина на этих рецепторах с возникновением примэкзины (этот процесс оказывается тоже напрямую зависимым от генома). В четвертом периоде (посттетрадный период) происходит массовая аккумуляция (автополимеризация) рецепторнезависимого спорополленина на уже существующую примэксину, а также возникает внутренний

слой/слои эндэкзины без помощи рецепторов; эти процессы идут путем самоорганизации спорополлениновой эмульсии. Итак, начало (построение гликокаликса) и вся вторая половина развития экзины, по всей вероятности, происходит путем самоорганизации, а средний период развития идет под прямым контролем генома. Из этой схемы (рис. 8, 57) видно, что физико-химические процессы играют весьма существенную роль в развитии экзины. К этому следует добавить, что, судя по ряду данных, в особенности по видам с рудиментарной экзиной и толстой интиной (например, *Heliconia* – Stone et al., 1979; *Canna* – Skvarla, Rowley, 1986; *Persea*, а также у *Trevesia* (Gabarayeva et al., 2009b), и интина строится на основе мицелл, главным образом цилиндрических. Это не должно удивлять, если принять во внимание, что интина состоит из целлюлозы и других полисахаридов, смешанных с белками, а это значит, что и интина содержит сурфактанты, способные к мицеллообразованию. Что касается скульптуры пыльцевых зерен, то она у большинства видов – явно результат самоорганизации (см. разд. 5, подраздел о зрелой экзине).

7. НЕЛИНЕЙНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОВЕДЕНИЯ КОЛЛОИДНЫХ СИСТЕМ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИОННО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

Гибкость процесса формирования паттерна может быть следствием механизма, действующего по принципу “разветвленной” (digital) информации, подобно тому, как это происходит с ДНК. Природа белков такова, что изменение единственного основания в генетической последовательности



57

Рис. 8. 57 – схема основных последовательных стадий развития экзины (1–3: тетрадный период; 4: посттетрадный период) и механизмы, которые, как мы полагаем, действуют на каждой стадии.

может кодировать другую аминокислоту, которая в свою очередь может дать начало иной молекулярной конфигурации белка. Иной протеин, действующий в пределах какой-либо конструкционной цепи, либо не даст никакого нового эффекта, либо прервет эту цепь, либо случайно приведет к образованию чего-то нового, полезного для организма. Природа таких механизмов является своего рода хаотической – в том смысле, что они проявляют и устойчивость, и уязвимость (хрупкость) (Goodwin et al., 1993). Замена многих аминокислот в протеине не обязательно значительно изменит его способ сворачивания (конфигурацию), если эти аминокислоты практически не влияют на сворачиваемость белка (устойчивость). Однако замена любой одной критической аминокислоты вызовет другую конфигурацию белка (уязвимость). Наряду с такими потенциальными генераторами устойчивых различий существуют так называемые антихаотические факторы (Kauffman, 1991). В антихаотических системах компоненты сложным образом взаимодействуют друг с другом, вследствие чего для таких систем характерны нелинейные взаимодействия, когда значительные изменения концентрации компонентов системы могут не вызвать ее реорганизации, а при подходе к некоему пределу даже минимальное изменение концентрации компонентов приведет к мгновенной перестройке или коллапсу системы (Bak, Chen, 1991).

На основе своих экспериментов по моделированию оболочек спор и пыльцевых зерен Хэмсли (Hemsley, 1998) построил гипотетическую фазовую диаграмму нескольких самых общих микроархитектурных областей-доменов (отдельные частицы, стринги, пластины), заданных сочетанием концентрации мономера (стирол *in vitro*; мономер спорополленина *in vivo*) и процентом липида в водной среде (циклогексан *in vitro*; жирные кислоты *in vivo*). Она показана на рис. 9, 58. Каждый домен рассматривается как сфера действия определенного морфологического аттрактора, к которому тяготеет любая система с концентрациями поддерживающей среды и мономера, находящимися внутри данного домена. Это значит, что многочисленные варианты сочетания величин этих двух параметров внутри домена приведут к возникновению одного и того же типа микроархитектоники. Однако при переходе границы домена – как бы минимально ни было это изменение концентрации – система резко перейдет в альтернативное состояние. Конкретный химический состав выделяемых *in vivo* веществ в спорангий/пыльник и концентрации этих веществ (меняющиеся в ходе развития спор/пыльцы) заданы генетически; дальнейшее – в основном дело са-

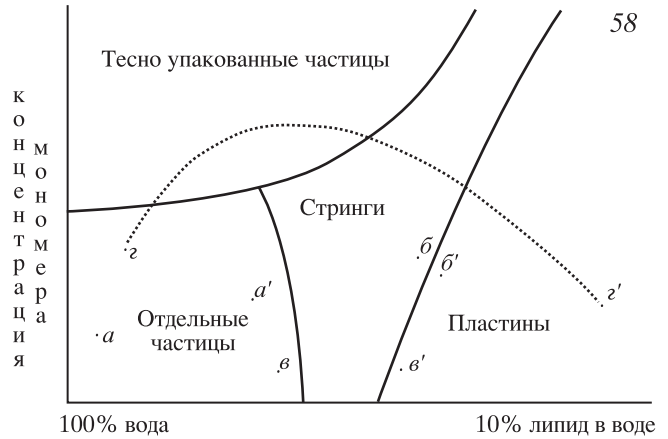


Рис. 9. 58 – гипотетическое изображение набора морфологических паттернов, возникающих путем самоорганизации в коллоидном растворе мономера и определяемых концентрацией мономера и содержанием липида в поддерживающей среде (детальное пояснение см. в тексте, разд. 7). Адаптировано из Hemsley, 1998.

моорганизации. Так, например, допустим, что имеется несколько видов растений, в геноме которых закодированы различные значения концентраций компонентов (гликопротеинов гликокаликса, предшественников спорополленина) и поддерживающей среды, характерные для этапов развития оболочки пыльцевого зерна. Обозначим сравниваемые этапы развития как *a* и *a'*, *b* и *b'*, *v* и *v'*. Точки *a* и *a'* значительно удалены друг от друга, им соответствуют различные значения концентраций как поддерживающей среды, так и мономера, т.е. эти состояния системы задаются различными генетическими кодами. Однако тип возникающей структуры одинаков (в данном примере отдельные частицы). Точкам *b* и *b'* соответствует почти идентичная генетическая кодировка, концентрации компонентов системы мало отличимы, но возникающие структуры будут резко различаться (стринги и пластины). Генетическая кодировка точек *v* и *v'* такова, что системы различаются по параметру поддерживающей среды, но почти неотличимы по концентрации мономера; однако разница между возникающими паттернами будет очень велика (отдельные частицы и пластины). Кривая *z-z'* на диаграмме показывает постепенное изменение обоих параметров коллоидной системы в некоем спорангии/пыльнике в ходе развития спородермы и соответствующее последовательное возникновение ее слоев, имеющих разную структуру (отдельные частицы; тесно упакованные частицы; стринги; слои). (Именно такая последовательность слоев наблюдается у *Selaginella myosurus*: Hemsley, 1998.)

Этот тип поведения коллоидных систем соответствует нелинейным взаимодействиям. Такие системы могут удерживать равновесие, несмотря на изменение параметров составляющих компонентов, до какого-то предела, при переходе за который система моментально перестраивается в другое состояние. Для таких систем характерно спастическое, непредсказуемое поведение: лишь в эксперименте известно, в какой момент, при каких значениях параметров среды и мономера происходит скачкообразное изменение системы; имея дело с природными объектами (оболочками спор или пыльцевых зерен) и наблюдая, к примеру, два весьма различных паттерна спородермы, мы не можем сказать, близки ли эти виды (см. точки *b* и *b'* на рис. 9) или относятся к отдаленным таксонам (см. точки *v* и *v'* на рис. 9). Из этой диаграммы (рис. 9, 58) легко видеть, что оценка родственных взаимоотношений организмов, основанная на сравнении их генетических кодов, будет отличаться от оценки, основанной на сравнении микроархитектурных паттернов оболочек их спор/микроспор. Это должно привлечь внимание специалистов, занимающихся проблемами филогении (а также систематиков), основываясь на сходстве генетического кода и использующих при этом данные палинологии. Эти данные следует использовать с осторожностью: слишком многое в ходе развития микроархитектуры оболочек спор и пыльцевых зерен отдано на волю процессам самоорганизации, которые, перехватывая инициативу, ведут себя “неподобающим”, т.е. нелинейным образом, способствуя формированию разных паттернов экзины у генетически близких видов и одинаковых или сходных паттернов у генетически далеких видов – явление, хорошо известное биологам. *Генетический код нужен только для задания исходных условий* (концентрации компонентов и поддерживающей среды), *а не всей сложности конечной структуры*, причем это – общая закономерность для живых существ, не ограниченная только растениями и их сложными спорополлениновыми оболочками спор и пыльцевых зерен (Regier, Hatzopoulos, 1988). Подоплека этого заключается, очевидно, в том, что сама жизнь основана на коллоидах. По выражению И.И. Жукова (цит. по: Фридрихсберг, 1995): “Человек – ходячий коллоид”. То же относится к животным и растениям – с коррективой на способность передвижения.

8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Итак, набор последовательных мицеллярных транзитивных мезофаз и их промежуточных форм может объяснить появление большинства, если не всех, элементов экзины, возникающих в развитии оболочки спор/микроспор.

Последовательное центрипетальное отложение слоев спородермы – сначала каллозы, затем примэкзинового матрикса (= гликокаликса), образующего матрицу для отложения спорополлениновой примэкзины, – устанавливает временную последовательность, которая сохраняется в течение всего развития оболочки. В результате структуру зрелой оболочки можно рассматривать как временную прогрессию, где наиболее “старый” материал находится снаружи (тектум), а следующие слои (инфратектум, подстилающий слой, эндэкина I и II) оказываются последовательно все моложе. Исключение приходится лишь на дополнительный материал (спорополленин, полленкитт, трифина), который поступает из тапетума в свободноспоровом периоде. Эта дополнительная прогрессия накладывается на основную.

Дискретная природа двух доменов экзины – эктэкины и эндэкины – может быть интерпретирована как фазовый переход в лиотропной системе к следующей мицеллярной мезофазе. Внезапность, скачкообразность этого перехода связана с нелинейной природой самоорганизующихся процессов. Фазовый переход объясняет появление не только двух главных доменов экзины, но и формирование разных слоев внутри этих доменов. Так, например, у некоторых представителей сем. Compositae, эктэкина которых состоит из наружного и внутреннего тектума, возникают двойные слои колумелл контрастирующих размеров или сочетание слоев колумелл и гранул, либо их смесь, причем все это многообразие есть скорее результат малых изменений в поддерживающей среде коллоидной мицеллярной системы нежели результат специфичной генной детерминации. Такова же природа появления слоев эндэкины у видов, где их несколько.

Фазовые переходы в мицеллярной системе, вероятно, зависят от конкретного химического состава веществ в периплазматическом пространстве в данный момент времени, от концентрации ионов или от комбинации этих факторов. Эти параметры скорее всего и задаются генетически. Но дальше коллоидная система перестает “слушаться указаний свыше” и ведет себя в определенной мере непредсказуемо, спастически. Моменты этих переходов можно рассматривать как “переклочки” в том смысле, что после них возникает существенное изменение паттерна спородермы и/или ее слоев, но сами эти переходы могут происходить вследствие малейшего изменения условий, в которых возникают мицеллы.

Еще один вид нелинейных самоорганизующихся процессов – это так называемые процес-

сы интегрального натяжения, или престресс, возникающий в клетке вследствие разнонаправленной тянущей силы микрофиламентов цитоскелета (внутри) и сопротивления экстраклеточного матрикса-гликокаликса (наружу). Здесь мы не будем подробно останавливаться на этих процессах (Ingber, 1993, 1998, 2003a,b; Ingber, Jamieson, 1985), но они определенно вовлечены в развитие оболочки спор/микроспор (Southworth, Jernstedt, 1995; Gabarayeva et al., 2009a).

Из многих областей биологии, а также наук о неживой материи становится все яснее, что самоорганизация – широко распространенное фундаментальное явление, которое действует в разных масштабах (от микро- до мега-) на разных иерархических уровнях.

Работа поддержана грантом РФФИ 08-04-00498.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.
- Березин И.В., 1985. Действие ферментов в обращенных мицеллах // 39-е Баховские чтения. М.: Наука. С. 1–40.
- Габараева Н.И., 1986. Развитие экзины у *Michelia fuscata* (Magnoliaceae) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Ботан. журн. Т. 71. № 3. С. 311–322.
- Габараева Н.И., 1990а. Гипотетические пути детерминации структуры экзины // Ботан. журн. Т. 75. № 10. С. 1353–1362.
- Габараева Н.И., 1990б. О месте синтеза предшественников спорополленина в развивающихся пыльцевых зернах представителей семейства Magnoliaceae // Ботан. журн. Т. 75. № 6. С. 783–791.
- Габараева Н.И., 1991. Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi* (Magnoliaceae) в тетрадном и начале посттетрадного периода // Ботан. журн. Т. 76. № 1. С. 10–19.
- Габараева Н.И., 1997. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса Magnoliidae. Автореф. докт. дис. СПб.: БИН РАН. 46 с.
- Герасимова-Навашина Е.Н., 1973. Физико-химическая природа формирования примэкзины в пыльцевых зернах покрытосеменных // Эмбриология покрытосеменных. Кишинев: Штиинца. С. 57–70.
- Плащина И.Г., Мураталиева И.Р., Семенова М.Г., Брандо Е.Е., Толстогозов В.Б., 1985. Корреляция между конформацией гибких полимеров и их способностью образовывать термообратимые гели // Процессы гелеобразования в полимерных системах. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 66–69.
- Стародубцев С.Г., 1985. Гидрогели синтетических полимеров и их применение в медицине // Процессы гелеобразования в полимерных системах. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 40–41.
- Сыркин В.Г., 2000. CVD-метод. Химическая парофазная металлизация. М.: Наука. 496 с.
- Фридрихсберг Д.А., 1995. Коллоидная химия. СПб.: Химия. 400 с.
- Adams J.C., Watt F.M., 1993. Regulation of development and differentiation by the extracellular matrix // Development. V. 117. P. 1183–1198.
- Adams M., Dogic Z., Keller S.L., Fraden S., 1998. Entropically driven microphase transitions in mixtures of colloidal rods and spheres // Nature. V. 393. P. 349–352.
- Audran J.-C., 1981. Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana* (Cycadaceae): sporadic origin of the exinic sporopollenin in cycads // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 33. P. 315–346.
- Bak P., Chen K., 1991. Self-organised criticality // Scient. Am. V. 264. P. 26–33.
- Ball P., 1994. A soft and sticky world. The self-organizing magic of colloid chemistry // Designing the Molecular World. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 216–255.
- Bayer O., Hoffman H., Ulbricht W., Thurn H., 1986. The influence of solubilized additives on surfactant solutions with rodlike micelles // Adv. Colloid Interface Sci. V. 26. P. 177–203.
- Bennett H.S., 1969. Cell surface: components and configurations, and movements and recombinations // Handbook of molecular cytology. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. P. 1261–1306.
- Bergen P.F., van, Blokker P., Collinson M.E., Sinnighe-Damsté J.S., Leeuw J.W. de, 2004. Structural biomacromolecules in plants: What can be learnt from the fossil record? // The Evolution of Plant Physiology. L.: Elsevier. P. 133–154.
- Blackmore S., 1990. Sporoderm homologies and morphogenesis in land plants, with a discussion of *Echinops sphaerocephala* (Compositae) // Plant Syst. Evol. V. 5. P. 1–12.
- Blackmore S., Claugher A.O., 1987. Observation on the substructural organisation of the exine in *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae) and *Scorzonera hispanica* L. (Compositae: Lactuceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 53. P. 175–184.
- Blackmore S., Wortley A.H., Skvarla J.J., Rowley J.R., 2007. Pollen wall development in flowering plants // New Phytol. V. 174. P. 483–498.
- Cohen J., 1995. Who do we blame for what we are // How things are / Eds Brockman J., Matson K. L.: Weidenfeld & Nicholson. P. 51–60.
- Collinson M.E., Hemsley A.R., Taylor W.A., 1993. Sporopollenin exhibiting colloidal organization in spore walls // Grana. Suppl. 1. P. 31–39.
- Crawford R.M., Schmid A.M., 1986. Ultrastructure of silica deposition in diatoms // Biomineralisation in lower plants and animals. Systematics Association Special volume 30. Oxford: Clarendon Press. P. 291–314.
- D'Arcy Thompson W., 1959. On growth and form. Cambridge: Univ. Press. V. I and II. 1116 p.

- Dickinson H.G., 1976a. The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen // *Pollen et Spores*. V. 18. № 3. P. 321–334.
- Dickinson H.G., 1976b. Common factors in exine deposition // *The evolutionary significance of the exine*. L.: Acad. Press. P. 67–87.
- Dickinson H.G., Potter U., 1976. The development of patterning in the alveolar sexine of *Cosmos bipinnatus* // *New Phytol.* V. 76. P. 543–550.
- Dunbar A., Rowley J.R., 1984. *Betula* pollen development before and after dormancy: exine and intine // *Pollen Spores*. V. 26. P. 299–338.
- Echlin P., 1971. The role of the tapetum during microsporogenesis of angiosperms // *Pollen development and physiology*. L.: Butterworths. P. 41–61.
- El-Ghazaly G., Jensen W.A., 1987. Development of wheat (*Triticum aestivum*) pollen. II. Histochemical differentiation of wall and Ubish bodies during development // *Amer. J. Bot.* V. 74. P. 1396–1418.
- Gabarayeva N.I., 1991. Patterns of development in primitive angiosperm pollen // *Pollen and Spores*. Oxford: Clarendon Press. P. 257–268.
- Gabarayeva N.I., 1992. Sporoderm development in *Asimina triloba* (Annonaceae). I. The developmental events before callose dissolution // *Grana*. V. 31. P. 213–222.
- Gabarayeva N.I., 1993. Hypothetical ways of exine pattern determination // *Grana*. V. 33. Suppl. 2. P. 54–59.
- Gabarayeva N.I., 1995. Pollen wall and tapetum development in *Anaxagorea brevipes* (Annonaceae): sporoderm substructure, cytoskeleton, sporopollenin precursor particles, and the endexine problem // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 85. P. 123–152.
- Gabarayeva N.I., 1996. Sporoderm development in *Liriodendron chinense* (Magnoliaceae): a probable role of the endoplasmic reticulum // *Nord. J. Bot.* V. 16. P. 307–323.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R., 1994. Exine development in *Nymphaea colorata* (Nymphaeaceae) // *Nord. J. Bot.* V. 14. № 6. P. 671–691.
- Gabarayeva N.I., El-Ghazaly G., 1997. Sporoderm development in *Nymphaea mexicana* (Nymphaeaceae) // *Plant Syst. Evol.* V. 204. P. 1–19.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., 2002. 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.* V. 122. P. 185–218.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., 2004. Exine development in *Encephalartos altensteinii* (Cycadaceae): ultrastructure, substructure and the modes of sporopollenin accumulation // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 132. P. 175–193.
- Gabarayeva N.I., Hemsley A.R., 2006. Merging concepts: the role of self-assembly in the development of pollen wall structure // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 138. P. 121–139.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R., Skvarla J.J., 1998. Exine development in *Borago* (Boraginaceae). 1. Microspore tetrad period // *Taiwania*. V. 43. P. 203–214.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R., 2003a. Sporoderm ontogeny in *Cabomba aquatica* (Cabombaceae) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 127. P. 147–173.
- Gabarayeva N.I., Blackmore S., Rowley J.R., 2003b. Observations on the experimental destruction and substructural organisation of the pollen wall of some selected Gymnosperms and Angiosperms // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 124. P. 203–226.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V., Rowley J.R., Hemsley A.R., 2009a. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). I. Tetrad period: further evidence for participating of self-assembly processes // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 156. № 1–2. P. 211–232.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V., Rowley J.R., Hemsley A.R., 2009b. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). II. Post-tetrad period: further evidence for participating of self-assembly processes // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 156. № 1–2. P. 233–247.
- Goodwin B.C., Kauffman S., Murray J.D., 1993. Is morphogenesis an intrinsically robust process? // *J. Theor. Biol.* V. 163. P. 135–144.
- Gunning B.E.S., Steer M.W., 1996. *Plant cell biology, structure and function*. Boston: Jones and Bartlett Publishers. 131 p.
- Hamley I., 2000. *Introduction to soft matter. Polymers, colloids, amphiphiles and liquid crystals*. Chichester: John Wiley & Sons. 342 p.
- Hartley G.S., 1936. *Aqueous solutions of paraffin chain salts*. Paris: Hermann Press. 387 p.
- Hemsley A.R., 1998. Non-linear variation in simulated complex pattern development // *J. Theor. Biol.* V. 192. P. 73–79.
- Hemsley A.R., Griffiths P.C., 2000. Architecture in the microcosm: biocolloids, self-assembly and pattern formation // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*. V. 358. P. 547–564.
- Hemsley A.R., Gabarayeva N.I., 2007. Exine development: the importance of looking through a colloid chemistry “window” // *Plant Syst. Evol.* V. 263. P. 25–49.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Brain A.P.R., 1992. Colloidal crystal-like structure of sporopollenin in the megaspore walls of recent *Selaginella* and similar fossil spores // *Bot. J. Linn. Soc.* V. 108. P. 307–320.
- Hemsley A.R., Jenkins P.D., Collinson M.E., Vincent B., 1996. Experimental modelling of exine self-assembly // *Bot. J. Linn. Soc.* V. 121. P. 177–187.
- Hemsley A.R., Vincent B., Collinson M.E., Griffiths P.C., 1998. Simulated self-assembly of spore exines // *Ann. Bot.* V. 82. P. 105–109.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Vincent B., Griffiths P.C., Jenkins P.D., 2000. Self-assembly of colloidal units in exine development // *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Royal Bot. Kew Gardens: Kew Gardens Press. P. 31–44.
- Heslop-Harrison J., 1968. Wall development within one microspore tetrad of *Lilium longiflorum* // *Can. J. Bot.* V. 46. № 10. P. 1185–1192.
- Heslop-Harrison J., 1972. Pattern in plant cell walls: morphogenesis in miniature // *Proc. Royal Inst. Great Britain*. V. 45. P. 335–351.

- Heslop-Harrison J.*, 1976. The adaptive significance of the exine // The evolutionary significance of the exine. L.: Acad. Press. P. 27–37.
- Hesse M.*, 1985. Hemispherical surface processes of exine and orbicules in *Calluna* (Ericaceae) // Grana. V. 24. P. 93–98.
- Hesse M.*, 1993. Pollenkitt development and composition in *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) analysed by conventional and energy filtering TEM // Plant Syst. Evol. Suppl. V. 7. P. 39–52.
- Ingber D.E.*, 1993. Cellular tensegrity: defining new rules of biological design that govern the cytoskeleton // J. Cell Sci. V. 104. P. 613–627.
- Ingber D.E.*, 1998. The architecture of life // Scient. Am. V. 278. P. 30–39.
- Ingber D.E.*, 2003a. Tensegrity I. Cell structure and hierarchical systems biology // J. Cell Sci. V. 116. P. 1157–1173.
- Ingber D.E.*, 2003b. Tensegrity II. How structural networks influence cellular information processing networks // J. Cell Sci. V. 116. P. 1397–1408.
- Ingber D.E., Jamieson J.D.*, 1985. Cells as tensegrity structures: architectural regulation of histodifferentiation by physical forces transduced over basement membrane // Gene expression during normal and malignant differentiation. Orlando, FL: Acad. Press. P. 13–32.
- Kauffman S.A.*, 1991. Antichaos and adaptation // Sci. Am. V. 265. P. 64–70.
- Kauffman S.A.*, 1993. The origins of order. Oxford: Univ. Press. 709 p.
- Knoth R., Hansmann P., Sitte P.*, 1986. Chromoplasts of *Palisota bacteri*, and the molecular structure of chromoplast tubules // Planta. V. 168. P. 167–174.
- Lehmann O.*, 1904. Flüssige Kristalle, sowie Plastizität von Kristallen im Allgemeinen, molekulare Umlagerungen und Aggregatzustandsänderungen // Leipzig: Engelmann. 264 S.
- Lipowsky R.*, 1991. The conformation of membranes // Nature. V. 349. P. 475–481.
- Luegmayr E.*, 1993. The generative cell and its close association with the endoplasmic reticulum of the vegetative cell in pollen of *Cyrtandra pendula* (Gesneriaceae) // Protoplasma. V. 177. P. 73–81.
- McBain J.W.*, 1913. Mobility of highly-charged micelles // Trans. Faraday Soc. V. 9. P. 99–107.
- Nédélec F.J., Surrey T., Maggs A.C., Leibler S.*, 1997. Self-organization of microtubules and motors // Nature. V. 389. P. 305–308.
- Nowicke J.W., Bittner J.L., Skvarla J.J.*, 1986. *Paeonia*, exine substructure and plasma ashing // Pollen and Spores: Form and Function. L.: Acad. Press. P. 81–95.
- Pettitt J.M.*, 1979. Ultrastructure and cytochemistry of spore wall morphogenesis // The experimental biology of ferns. London; New York; San Francisco: Acad. Press. P. 211–252.
- Pettitt J.M., Jermy A.C.*, 1974. The surface coats on spores // Biol. J. Linn. Soc. V. 6. P. 245–257.
- Raymo F.M., Stoddart J.F.*, 1996. Self-assembling wholly synthetic systems // J. Coll. Interface Sci. V. 1. P. 116–126.
- Regier J.C., Hatzopoulos A.K.*, 1988. Evolution in steps: the role of regulatory alterations in the diversification of the moth chorion morphogenetic pathway // Self-assembly architecture. N.Y.: Alan R. Liss. P. 179–202.
- Reinitzer F.*, 1888. Beiträge zur Kenntniss des Cholesterine // Monatsch. Chem. V. 9. S. 421–445
- Rowley J.R.*, 1971. Implications on the nature of sporopollenin based upon pollen development // Sporopollenin. L.: Acad. Press. P. 174–219.
- Rowley J.R.*, 1987. Exine units are plasmodesmata equivalents // La Cellule. V.74. P. 229–241.
- Rowley J.R.*, 1990. The fundamental structure of the pollen exine // Plant Syst. Evol. V. 5. P. 13–29.
- Rowley J.R., Flynn J.J.*, 1968. Tubular fibrils and the ontogeny of the yellow water lily pollen grain // Cell Biol. V. 39. P. 159.
- Rowley J.R., Dahl A.O.*, 1977. Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material // Pollen Spores. V.19. P. 169–284.
- Rowley J.R., Prijanto B.*, 1977. Selective destruction of the exine of pollen grains // Geophytology. V. 7. P. 1–23.
- Rowley J.R., Claughner D.*, 1991. Receptor-independent sporopollenin // Bot. Acta. V. 104. P. 316–323.
- Rowley J.R., Skvarla J.J.*, 1992. Pollen wall development in *Eucommia ulmoides* (Eucommiaceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 70. P. 297–323.
- Rowley J.R., Skvarla J.J.*, 1993. Exine receptors // Grana. V. 2. P. 21–25.
- Rowley J.R., Skvarla J.J.*, 1994. Corroded exines from Havinga's leaf mold experiment – structure of *Fagus* and *Quercus* exines // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 83. P. 65–72.
- Rowley J.R., Claughner D.*, 1996. Structure of the exine of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) // Grana. V. 35. P. 79–86.
- Rowley J.R., Skvarla J.J.*, 2007. Pollen development in *Epilobium* (Onagraceae): from microspore mitosis to formation of the intine // Grana. V. 46. P. 130–139.
- Rowley J.R., Dahl A.O., Rowley J.S.*, 1981a. Substructure in exines of *Artemisia vulgaris* (Asteraceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 35. P. 1–38.
- Rowley J.R., Dahl A.O., Sengupta S., Rowley J.S.*, 1981b. A model of exine substructure based on dissection of pollen and spore exines // Palynology. V. 5. P. 107–152.
- Rowley J.R., Flynn J.J., Takahashi M.*, 1995. Atomic force microscope information on pollen exine substructure in *Nuphar* // Bot. Acta. V. 108. P. 300–308.
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Walles B.*, 1999a. Microsporogenesis in *Pinus sylvestris*. – VII. Exine expansion and tapetal development // Taiwania. V. 44. P. 325–344.
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Gabarayeva N.I.*, 1999b. Exine development in *Borago* (Boraginaceae). 2. Free microspore stages // Taiwania. V. 44. P. 212–229.
- Rowley J.R., Gabarayeva N.I., Skvarla J.J., El-Ghazaly G.*, 2001. The effect of 4-methylmorpholine N-oxide monohydrate (MMNO · H₂O) on pollen and spore exines // Taiwania. V. 46. № 3. P. 246–273.
- Rowley J.R., Skvarla J.J., El-Ghazaly G.*, 2003. Transfer of material through the microspore exine – from the loculus into the cytoplasm // Can. J. Bot. V. 81. P. 1070–1082.

- Scriven L.E., 1977. Equilibrium bicontinuous structures // Micellization, Solubilization, and Microemulsions. V. 1, 2. New York; London: Plenum Press. P. 548–567.
- Sheldon J.M., Dickinson H.G., 1983. Determination of patterning in the pollen wall of *Lilium henryi* // J. Cell Sci. V. 63. P. 191–208.
- Sitte P., 1981. Role of lipid self-assembly in subcellular morphogenesis // Cytomorphogenesis in Plants. Cell Biology Monographs. Wien; New York: Springer-Verlag. V. 8. P. 401–421.
- Skvarla J.J., Rowley J.R., 1986. *Canna generalis*, the conjectured function of intine-like components // Pollen and Spores: Form and Function. Linn. Soc. Symp. Ser. 12. P. 397–399.
- Skvarla J.J., Rowley J.R., 1987. Ontogeny of pollen in *Poinciana* (Leguminosae). I. Development of exine template // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 50. P. 239–311.
- Southworth D., Jernstedt J.A., 1995. Pollen exine development precedes microtubule rearrangement in *Vigna unguiculata* (Fabaceae): a model for pollen wall patterning // Protoplasma. V. 187. P. 79–87.
- Staehelin L.A., 1997. The plant ER: a dynamic organelle composed of a large number of discrete functional domains // Plant J. V. 11. P. 1151–1165.
- Steer M.W., 1977. Differentiation of the tapetum in *Avena*. I. The cell surface // J. Cell Sci. V. 25. P. 125–138.
- Stone D.E., Sellers S.C., Kress W.J., 1979. Ontogeny of exineless pollen in *Heliconia*, a banana relative // Ann. Mo. Bot. Gard. V. 66. P. 701–730.
- Takahashi M., 1993. Exine initiation and substructure in pollen of *Caesalpinia japonica* (Leguminosae: Caesalpinioidea) // Amer. J. Bot. V. 80. P. 192–197.
- Thomas E.L., Reffner J.R., Bellare J., 1990. A menagerie of interface structures in copolymer systems // Colloid Physique. V. 51. P. 363–374.
- Tiwari S.C., Gunning B.E.S., 1986. An ultrastructural, cytochemical and immunofluorescence study of postmeiotic development of plasmoidal tapetum in *Tradescantia virginiana* L. and its relevance to the pathway of sporopollenin secretion // Protoplasma. T. 133. S. 100–114.
- Tryon A.F., Lugardon B., 1978. Wall structure and mineral content in *Selaginella* spores // Pollen Spores. V. 20. P. 315–340.
- Uffelen G.A., van, 1991. The control of spore wall formation // Pollen and Spores: Patterns of Diversification. Oxford: Clarendon Press. P. 89–102.
- Vorländer D., 1924. Chemische Kristallographie der Flüssigkeiten. Leipzig: Akad. Verlagsges. 96 S.
- Walker J.W., 1976. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms // The evolutionary significance of exine. L.: Acad. Press. P. 251–308.
- Weber M., 1992. The formation of pollenkit in *Apium nodiflorum* (Apiaceae) // Ann. Bot. V. 70. P. 573–577.
- Whitesides G.M., Mathias J.P., Seto C.T., 1991. Molecular self-assembly and nanochemistry: a chemical strategy for the synthesis of nanostructures // Science. V. 254. P. 1312–1319.
- Wyatt S.E., Carpita N.C., 1993. The plant cytoskeleton-cell-wall continuum // Trends Cell Biol. V. 3. P. 413–417.

Pattern formation in microcosm: the role of self-assembly in complex biological envelopes development

N. I. Gabarayeva¹, A. R. Hemsley²

¹Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
197376 St.-Petersburg, ul. Popova, 2
e-mail: 1906ng@mail.ru

²Department of Earth Sciences, Cardiff University
Park Place, Cardiff CF10 3YE, Wales, UK
e-mail: hemsleyar@cf.ac.uk

The data on the development of pollen/spore walls (of sporoderm) were reconsidered in the light of our hypothesis regarding a considerable role of self-assembling processes in the formation of this complex pattern. The premises that 1) glycocalyx (cell surface coating) is a self-assembling colloidal solution, and that 2) exine, formed on a glycocalyx framework, appears as a result of the self-assembly of the biopolymer (sporopollenin microemulsion), were independently suggested by the authors of this paper (Gabarayeva, 1990, 1993; Hemsley et al., 1992). Afterwards a joint hypothesis has been worked out which interpreted the processes of sporoderm development through regularities of colloidal chemistry. It was shown that all of the successive developmental stages, seen in transmission electron microscope (TEM) in the course of pollen wall development, correspond to successive micelle mesophases of a colloidal solution of surface-active substances which self-assemble when their concentration increases. Such an interpretation implies that all of the microstructures, observed in mature pollen walls (granules; rods-columellae; hexagonally packed layers of rods; bilayers, separated with a gap) are somewhat like “stiff history” of their appearance as a micellar sequence, immortalized by chemically resistant sporopollenin. Since self-assembling processes have nonlinear, spasmodic character, and microstructures of pollen wall, mentioned above, are arranged, as a rule, in successive layers, it has been suggested that these layers of heterogeneous microstructures occur as a result of the abrupt phase transitions typical for self-assembling micellar systems.