

ВАЖНЕЙШИЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СЛОЕВ И УЧАСТКОВ СПОРОДЕРМЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

С.В. Полева

Рассмотрены морфологические закономерности формирования спородермы на примере пыльцевых зерен различных апертурных типов по опубликованным результатам трансмиссионной электронной микроскопии. Отмечено, что для всех исследованных пыльцевых зерен характерно формирование периплазматического пространства между каллозой и плазмалеммой, в котором начинают формироваться примэкзиновый матрикс и примэкзина. Пока происходит разметка и формирование паттерна эктэкзины, апертурные области остаются почти без изменений. Перед растворением каллозы происходит формирование апертурной пробки и эндэкзины. При растворении каллозы микроспора оказывается окружена толстой оболочкой по всему периметру. При созревании пыльцевого зерна в области апертурной пробки начинает формироваться интина, которая к моменту раскрытия пыльника вытесняет апертурную пробку из проростковых пор – мест выхода пыльцевой трубки. Только при формировании наружного слоя интины некоторых однодольных происходит непосредственное преобразование апертурной пробки в сложно организованную многослойную интину.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие спородермы цветковых растений к настоящему времени уже достаточно хорошо изучено у ряда представителей. Обобщение накопленной информации позволит выработать единый план и язык описания происходящих в развитии оболочки пыльцевого зерна процессов, что даст основание для более плодотворного использования имеющегося массива палинологических признаков для целей систематики и филогении. В настоящей работе рассмотрены опубликованные данные относительно формирования спородермы монадных пыльцевых зерен, без учета особенностей сборной пыльцы (диад, тетрад, полиад, поллиниев, поллиinarieв и псевдотетрад). Основной упор сделан на формировании типичной спородермы, встречающейся у наибольшего количества изученных видов цветковых растений,

обладающих бороздными, бороздно-оровыми, поровыми, сулькатными и омниапертурными (безапертурными) пыльцевыми зёрнами.

Процесс формирования мужского гаметофита цветковых растений (пыльцевого зёрна) включает следующие этапы: формирование специальной каллозной оболочки материнской клеткой микроспор, мейоз материнской клетки микроспор, формирование тетрады микроспор, растворение каллозной оболочки и высвобождение микроспор из тетрады, вакуолизация микроспоры, резорбция центральной вакуоли, первый митоз микроспоры, второй митоз микроспоры, дегидратация пыльцевого зёрна и образование спермиев, рост пыльцевой трубки (Clement et al., 1998; Ariizumi, Toriyama, 2011; Firon et al., 2012). Формирование спородермы занимает промежуток времени от мейоза и формирования тетрады микроспор до первого митоза и дегидратации пыльцевого зёрна (рис. 1).

Материнские клетки микроспор. При дифференциации тканей пыльника самые внутренние клетки в определенный момент начинают откладывать вокруг себя снаружы от плазмалеммы специальную каллозную оболочку. В результате каждая из материнских клеток микроспор теряет связь с соседними клетками и ошаривается (на срезах – округляется). Под защитой каллозы в материнских клетках микроспор происходит мейоз. При этом микроспорогенез может происходить тем или иным способом (симультанный, сукцессивный, смешанный), в результате формируется тетрада микроспор (тетраэдрическая, квадратная, линейная, Т-образная или иного типа). Все это время каллозная оболочка продолжает откладываться, часто можно различить по электронной плотности каллозу материнской клетки микроспор и каллозу собственно микроспоры (Kreunen, Osborn, 1999; Zolala, Polevova, 2009).

Тетрадный период (рис. 1, табл. 1). После того, как каждая микроспора отложит вокруг себя слой каллозы, между ней и плазмалеммой становится заметным периплазматическое пространство. Сначала оно узкое и электронно-прозрачное, гораздо светлее, чем даже электронно-прозрачная каллоза. Затем в нем начинают выявляться неоднородности: электронно-плотные гранулы примэкзины и слоистый и/или пятнистый матрикс примэкзины, в который эти гранулы погружены (Takahashi, Kouchi, 1988; Takahashi, 1989б). Гранулы отличаются по размерам, форме и расстоянию между соседними элементами, что соответствует расстановке протостолбиков в формирующейся экзине.

У изученных растений с подводным опылением и следовательно, редущированной экзиной, на стадии ранней тетрады останавливается развитие примэкзины. В дальнейшем матрикс примэкзины по всей поверхности микроспоры немного утолщается и преобразуется в интину, спородерма не содержит спорополления. Все пыльцевое зерно надо считать омниапертурным, лишенным экзины (Osborn et al., 2001).

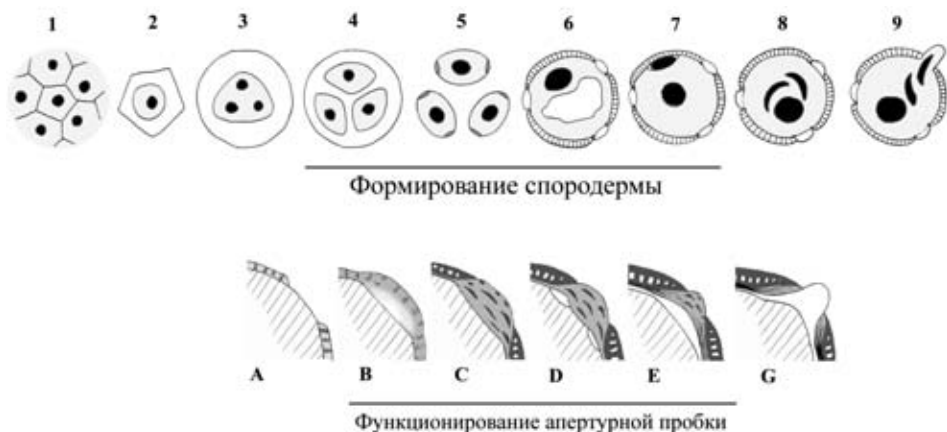
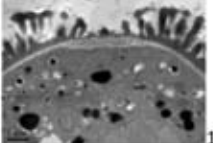
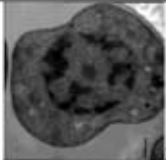
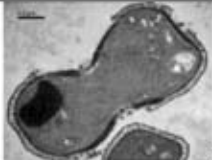
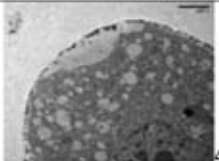

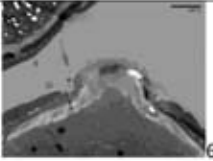
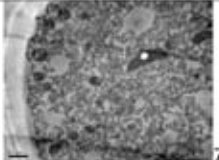

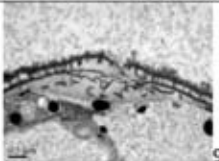
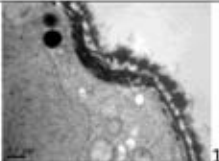
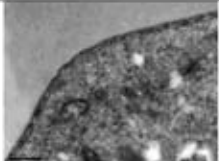
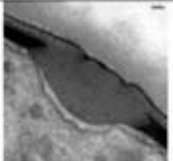
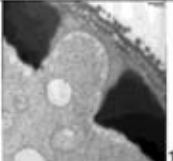


Рис. 1. Схема периодизации формирования и функционирования мужского гаметофита цветковых растений и формирования спородермы и бороздно-оровой аперттуры: стадия 1 – материнские клетки микроспор (МКМ); 2 – стадия начала отложения каллозной оболочки и ошаривания (округления и потери связей между соседними МКМ) материнской клетки микроспор; 3 – стадия мейоза; 4 – стадия тетрады микроспор, окруженных каллозной оболочкой; 5 – растворение каллозы, распад тетрады микроспор (посттетрадная стадия); 6 – стадия вакуолизации, формирования центральной вакуоли (тонопласта) и ее резорганизация; 7 – стадия первого митоза, превращение микроспоры в молодой мужской гаметофит – пыльцевое зерно, в этом состоянии двухъядерного пыльцевого зерна происходит высвобождение п.з. из полости пыльника у некоторых видов; 8 – стадия второго митоза, трехклеточное пыльцевое зерно; 9 – стадия прорастания пыльцевой трубки; стадии с 4 по 8 включают в себя процесс формирования спородермы. Формирование примэкзины и разметка мест будущих апатур приходится на стадию ранней тетрады (А). Заложение апертурной пробки происходит в матриксе примэкзины на стадии средней тетрады (В). Формирование апертурной пробки и заложение эндэкзины в виде ламелл с белыми линиями происходит в процессе растворения каллозы, на стадии поздней тетрады и ранней посттетрады (С). Заложение интины происходит на стадии средней посттетрады, когда происходит первый митоз, закладывается первая межклеточная стенка (D). Разрастание интины по всей поверхности пыльцевого зерна и утолщение интины под апатурами (Е) может быть растянутым во времени процессом. Прорыв интины апертурной пробки в проростковой поре и формирование бороздно-оровой аперттуры (G) характерно только для этого апертурного типа. На стадиях с 4 по 7 и с В до Е апертурная пробка активно работает и хорошо выявляется морфологически. Обозначения: 1-9 – черный цвет – ядра, светло-серый – протопласты клеток, белый – каллоза и вакуоль; А-Г – темно-серый – эктэкзина, серый – эндэкзина и примэкзина, светло-серый – протопласт клетки, белый – интина.

Во многих работах отмечается, что в области будущей аперттуры, периплазматическое пространство заметно тоньше или вовсе не различимо, в отличие от внеапертурных областях. Тонкое периплазматическое пространство с элементами примэкзины выявляется в области аперттуры обычно у пыльцевых зерен с апертурой, занимающей почти всю поверхность дистальной полусферы (Owens, Dickinson, 1983; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010a). Протостолбики в апатурах не закладываются. Если заложение протостолбиков происходит по всей поверхности пыльцевого зерна, то эк-

Таблица 1. Апертурные пробки и апертуры некоторых видов растений по данным ТЭМ.

вид	Заложение апертуры	Апертурная пробка	Почти зрелая апертура
<i>Alliaria petiolata</i> (M. BIEB.) CAVARA, GRANDE			 1
<i>Myosotis palustris</i> (L.) Nath.	 2	 3	
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	 4	 5	 6
<i>Pratia begoniifolia</i> (Wall.) Lindl.	 7	 8	
<i>Quercus robur</i> L.		 9	 10
<i>Symphytum officinale</i> L.	 11	 12	 13

Длина масштабного отрезка на фотографиях 1, 4, 8 – 1 мкм; на фотографиях 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 13 – 0.5 мкм; на фотографии 6 – 2 мкм; на фотографии 12 – 0.2 мкм.

зоапертуры не формируются, что однако не мешает развитию внутренних эндоапертур и в дальнейшем – криптоапертур (Zavada, Anderson, 1997).

Следующим важным этапом в развитии спородермы является появление ламелл с белой линией. Они появляются как участки уплотненной плазмалеммы с ярким белым промежутком между темными и слегка утолщенными слоями (Габараева, 1987; Габараева, 1997) и знаменуют

собой середину тетрадного периода и начало формирования эндэскины. На этот период приходится и формирование апертуры. Иногда сначала вокруг области будущей апертуры заметно отхождение плазмалеммы внутрь – складка на месте апертуры (Horner, Pearson, 1978; Габараева 1987; Габараева, 1997; Мейер-Меликян и др., 2004; Gabaraeva et al., 2012a) или расширение светлого периплазматического пространства в линзовидное тело (Takahashi, Kouchi, 1988; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010b). Формируется широкая полость, где элементы примэскины не достигают спородермы, и только затем здесь появляются ламеллы с белыми линиями (Gabaraeva et al., 2009a, б). У некоторых объектов отмечается приуроченность первых ламелл с белыми линиями к периферии апертурной области (Horner, Pearson, 1978; Takahashi, 1987; Kreunen, Osborn, 1999; Мейер-Меликян и др., 2004). У других таксонов выявлено формирование ламелл с белыми линиями по всей поверхности микроспоры (Hess, Frosch, 1994; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010a), или только вне апертур (Taylor, Osborn, 2006).

На стадии поздней тетрады, перед растворением каллозы все процессы разметки и формирования каркаса паттерна эктэскины завершаются. Покров, столбики, подстилающий слой и надпокровные образования имеются, и в дальнейшем происходит только их экстенсивный рост за счет спорополленина, поступающего из полости пыльника после растворения каллозы. Наиболее важные события формообразования спородермы приурочены к внутренним слоям оболочки.

Чтобы не оставить плазмалемму оголенной при растворении каллозы, к этому стрессовому для молодой микроспоры моменту ламеллы с белыми линиями подстилают всю эктэскину и особенно мощно разрастаются в области апертуры. Все пространство, свободное от эктэскины, занимает линзовидное на срезах тело (апертурная пробка). Причем даже при отсутствии свободных промежутков в эктэскине (апертур) линзовидное тело формируется и эндоапертура развивается в местах, соответствующих апертурному типу криптоапертурного пыльцевого зерна (Zavada, Anderson, 1997). Апертурная пробка имеет различную консистенцию и размеры у разных представителей, в соответствии с апертурным типом. Обычно она светлая с большим количеством электронно-плотных ламелл с белыми линиями (Horner, Pearson, 1978; Takahashi, 1989a; Rowley et al., 1999; El-Gazaly et al., 2001; Saad-Limam et al., 2002; Rowley, Skvarla, 2004; Rowley, Skvarla, 2004; Мейер-Меликян и др., 2004, Gabaraeva et al., 2012b). По краям апертур ламеллы уплотняются в электронно-плотный слой будущей эндэскины. На поверхности апертурной пробки могут располагаться элементы эскины, которые соответствуют гранулам, шипам, оперкулулам или другим спорополленин-содержащим образованиям на мембране апертур. Апертурная пробка может слагаться гомогенным веществом средней электронной плотности (Takahashi, Kouchi, 1988; Takahashi, 1989; Jimenez et al., 1996; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010b).

Посттетрадный период (рис. 1, табл. 1). При растворении каллозы и высвобождении молодых микроспор из тетрады оболочка микроспор достаточно прочна по всей поверхности микроспоры и в области формирующейся апертуры она часто заметно толще за счет апертурной пробки. Начало посттетрадного периода характеризуется усиленным ростом микроспоры и ее оболочки (Firon et al., 2012). Эктэксина быстро утолщается, усиленно накапливает спорополленин, приобретая все характерные особенности зрелой эктэксина. Эндэксина во внеапертурных участках также принимает вид, характерный для зрелой спородермы: уплотняется, если она богато представлена в зрелой спородерме, или светлеет, если в зрелой спородерме она тонкая или отсутствует.

Следующий этап структурной перестройки спородермы происходит в апертурах: по периферии апертурной пробки плазмалемма снова отходит вглубь. Во время первого митоза и формирования из микроспоры мужского гаметофита – пыльцевого зерна, начинает формироваться интина (Polowick, Sawnhey, 1992; Romero, Fernandez, 2000; Мейер-Меликян и др., 2004; Taylor, Osborn, 2006; Матвеева и др., 2012). Слой электронно-прозрачной интины быстро утолщается под апертурой и распространяется по периметру всего пыльцевого зерна. Окончательное созревание пыльцевого зерна маркируется в строении спородермы вторым критическим моментом – прорывом утолщающейся интиной апертурной пробки в местах для выхода пыльцевой трубки (в простых апертурах или в проростковых порах – местах пересечения экто- и эндоапертуры) (Rowley, Skvarla, 2007). При этом окончательно формируется форма и размеры эндоапертуры (El-Gazaly et al., 2001; Мейер-Меликян и др., 2004; Матвеева и др., 2012), если она имеется. Утолщение интины в настоящих апертурах на этом этапе позволяет отличить их от псевдоапертур у гетероапертурных пыльцевых зерен (Волкова и др., 2012), где эндэксина уплотняется, но остается толстой, а интина остается тонкой. У многих зрелых пыльцевых зерен эндэксина сохраняется только в области апертуры (Weber, Ulrich, 2010). Строительство дна апертуры значительно отличается от описанного сценария у пыльцевых зерен с крупным сулькусом и многослойной интиной. У них в процессе растворения каллозы слой с ламеллами с белыми линиями значительно утолщается по всему периметру микроспоры. Затем он дифференцируется на наружную часть с остатками ламелл с белыми линиями и электронно-прозрачную внутреннюю часть. Наружная часть уплотняется и трансформируется в эндэксину; внутренняя утолщается, остается электронно-прозрачной и формирует интину, часто многослойную и сложно организованную, как например у *Ledebouria* (Hess, 1993; Hess, Frosch, 1994). В апертурной области, т. е. практически по всей дистальной полусфере, интина очень сильно утолщается за счет интенсивного, в виде протуберанцев, экзоцитоза пузарьков с электронно-прозрачным содержимым.

В дальнейшем остатки этих трубкообразных элементов не исчезают, а маркируют толстую экзинтину (наружную интину) с характерными радиальными каналами как у *Chamaedorea* и *Ledebouria* (Hess, 1993; Hess, Frosch, 1994; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010). На основе такого типа построения спородермы легко формируются безапертурные пыльцевые зерна, когда редко расставленные по всей поверхности элементы экзины маскируют сулькус, хорошо заметный по наличию канальчатой экзинтины на дистальном полюсе, например у *Trillium* и *Heliconia* (Stone, 1979; Takahashi, 1987).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе образования микроспоры из материнской клетки и дальнейшего ее преобразования в пыльцевое зерно клеточная стенка выполняет важнейшие функции (наружного скелета и проведения веществ), непрерывно изменяя свое строение и химизм. Мейоз происходит под защитой каллозы. Начальные этапы формирования микроспоры проходят под покровом плазмалеммы и каллозы, затем к ним добавляется примэкзина. В процессе растворения каллозы оболочка микроспоры представлена хорошо сформированной эктэкзиной и апертурной пробкой, которую формируют элементы эндэкзины (матрикс и ламеллы с белыми линиями). При первом митозе к ним добавляется интина. В процессе быстрого роста объема молодого пыльцевого зерна, его вакуолизации и дегидратации происходят структурные изменения уже отложившихся слоев в спородерме: утолщение элементов эктэкзины и особенно надпокровных скульптурных элементов за счет осаждения спорополленина тапетального происхождения из полости пыльника, уплотнение ламелл с белыми линиями в гомогенную эндэкзину, непрерывную или прерывистую, вытеснение ламелл эндэкзины интиной по всему периметру пыльцевого зерна, в апертуре или только в проростковой поре.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Н.И. Габараевой, В.В. Григорьевой, Н.П. Матвеевой, О.В. Волковой и Х. Золала за возможность поработать с разнообразным материалом. Дискуссии с М.В. Теклевой и Н.Е. Завьяловой особенно помогли написанию работы.

Работа поддержана грантами РФФИ, №№ 12-04-01740-а и 11-04-00462-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова О.А., Северова Е.Э., Полевова С.В. 2012. Развитие спородермы пыльцевых зерен *Lythrum salicaria* (Lythraceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 117. № 5. Р. 57–63.
- Габараева Н.И. 1997. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса Magnoliidae. Дисс. д-ра биол. н. СПб. 467 с.
- Габараева Н.И. 1987. Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) // Бот. журн. Т. 72. № 10. С. 1310–1317.

- Матвеева Н.П., Полева С.В., Смирнова А.В., Ермаков И.П. 2012. Накопление спорополленина в оболочке микроспоры *Nicotiana tabacum* L. в процессе её развития // Цитология. Т. 54. № 2. С. 176–184.
- Мейер-Меликян Н.Р., Бовина И.Ю., Косенко Я.В. и др. 2004. Атлас пыльцевых зерен астровых Asteraceae. М.: КМК. 240 с.
- Ariizumi T., Toriyama K. 2011. Genetic regulation of sporopollenin synthesis and pollen development // Ann. rev. plant. biol. V. 62. P. 1–24.
- Firon N., Nepi M., Pacini E. 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning // Ann. bot. V. 109. P. 1201–1213.
- Clement C., Laporte P., Andran J.C. 1998. The loculus content and tapetum during pollen development in *Lilium* // Sex. plant. rep. V. 11. P. 11–94.
- El-Gazaly G., Huysmans S., Smets E.F. 2001. Pollen development of *Rondeletia odorata* (Rubiaceae) // Amer. j. bot. V. 88. № 1. P. 14–30.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Polevova S. 2011. Exine and tapetum development in *Symphytum officinale* (Boraginaceae). Exine substructure and its interpretation // Plant. syst. evol. V. 296. P. 101–120.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Rowley J.R., Hemsley A.R. 2009a. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). 1. Tetrad period: Further evidence for the participation of self-assembly processes // Rev. palaeob. palyn. V. 156. P. 211–232.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Rowley J.R., Hemsley A.R. 2009b. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). 2. Post-tetrad period: Further evidence for the participation of self-assembly processes // Rev. palaeob. palyn. V. 156. P. 233–247.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. 2010a. Sporoderm ontogeny in *Chamaedorea microspandix* (Arecaceae): self-assembly as the underlying cause of development // Grana. V. 49. P. 91–114.
- Gabaraeva N.I., Grigorjeva V.V. 2010b. Sporoderm development in *Acer tataricum* (Aceraceae): an interpretation // Protoplasma. V. 247. P. 65–81.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Kosenko Y. 2012a. 1. Primexine development in *Passiflora racemosa* Brot.: overlooked aspects of development // Plant. syst. evol. DOI 10.1007/s00606-013-0757-2 Print ISSN 0378-2697 Online ISSN 1615-6110.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Kosenko Y. 2012b. 2. Exine development in *Passiflora racemosa* Brot.: overlooked aspects of development // Plant. syst. evol. DOI 10.1007/s00606-013-0756-3 Print ISSN 0378-2697 Online ISSN 1615-6110
- Hess M.W. 1993. Cell-wall development in freeze-fixed pollen: intine formation of *Ledebouria socialis* (Hyacinthaceae) // Planta. V. 189. P. 139–149.
- Hess M.W., Frosch A. 1994. Subunits of forming pollen exine and Ubish bodies as seen in freeze substituted *Ledebouria socialis* (Hyacinthaceae) // Protoplasma. V. 182. P. 10–14.
- Horner H.T., Pearson C.B. 1978. Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus* (Compositae: Heliantheae) // Amer. j. bot. V. 65. № 3. P. 293–309.
- Jimenez J.U., Fernandez P.H., Schlag M.G., Hesse M. 1996. Pollen and tapetum development in male fertile *Rosmarinus officinalis* L. (Lamiaceae) // Grana. V. 34. P. 305–316.

- Kreunen S.S., Osborn J.M.* 1999. Pollen and anther development in *Nelumbo* (Nelumbaceae) // *Am. j. bot.* V. 86. № 12. P. 1662–1676.
- Firon N., Nepi M., Pacini E.* 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning // *Ann. bot.* V. 109. № 7. P. 1–13.
- Osborn J.M., El-Ghazaly G., Cooper R.L.* 2001. Development of exineless pollen wall in *Callitriche truncata* (Callitrichaceae) and the evolution of underwater pollination // *Plant. syst. evol.* V. 228. P. 81–87.
- Owens S.J., Dickinson H.G.* 1983. Pollen wall development in *Gibasis* (Commelinaceae) // *Ann. bot.* V. 51. № 1. P. 1–15.
- Polowick P.L., Sawnhay V.K.* 1992. An ultrastructural study of pollen development in tomato (*Lycopersicon esculentum*). 1. Tetrad to early binucleate microspore stage // *Can. j. bot.* V. 71. P. 1039–1047.
- Romero A.T., Fernandez M.C.* 2000. Development of exine and apertures in *Fumaria densiflora* DC. from the tetrad stage to maturity / Eds M.M. Harley, C.M. Morton, S. Blackmore. *Pollen and spores: morphology and biology*. Roy. bot. gardens, Kew. P. 45–56.
- Rowley J.R., Skvarla J.J.* 2004. Pollen development in *Epilobium* (Onagraceae): early microspore stages // *Rev. palaeob. pal.* V. 132. P. 237–260.
- 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.
- Rowly J.R., Skvarla J.J., Gabaraeva N.I.* 1999. Exine development in *Borago* (Boraginaceae) 2. Free microspore stages // *Taiwania.* V. 44. № 2. P. 212–229.
- Saad-Limam S.B., Nabli M.A., Rowley J.R.* 2002. Exine ontogeny in *Borago officinalis* pollen // *Grana.* V. 41. P. 216–226.
- Stone D.E., Sellers S.C., Kress W.J.* 1979. Ontogeny of exineless pollen in *Heliconia*, a banana relative // *Ann. miss. bot. gard.* V. 66. P. 701–730.
- Takahashi M.* 1987. Development of omniaperturate pollen in *Trillium kamschaticum* (Liliaceae) // *Amer. j. bot.* V. 74. № 12. P. 1842–1852.
- Takahashi M.* 1989a. Development of the echinate pollen wall in *Farfugium japonicum* // *Bot. mag. Tokyo.* V. 102. P. 219–234.
- Takahashi M.* 1989b. **Pattern determination of the exine in *Caesalpinia japonica* (Leguminosae: Caesalpinioideae)** // *Amer. j. bot.* V. 76. № 11. P. 1615–1626.
- Takahashi M., Kouchi J.* 1988. Ontogenetic development of spinous exine in *Hibiscus syriacus* (Malvaceae) // *Amer. j. bot.* V. 75. № 10. P. 1549–1558.
- Taylor M.L., Osborn J.M.* 2006. Pollen ontogeny in *Brasenia* (Cabombaceae, Nymphaeales) // *Amer. j. bot.* V. 93. № 3. P. 344–356.
- Weber M., Ulrich S.* 2010. The endexine: a frequently overlooked pollen wall layer and a simple method for detection // *Grana.* V. 49. P. 83–90.
- Zavada M.S., Anderson G.J.* 1997. The wall and aperture development of pollen from dioecious *Solanum appendiculatum*: What is inaperturate pollen? // *Grana.* V. 36. P. 129–134.

Zolala H., Polevova S. 2009. Sporoderm development in *Pratia begonifolia* Lindl. (Lobeliaceae, Asterales) // Wulfenia. V. 16. P. 51–60.

IMPORTANT STAGES OF FORMATION OF DIFFERENT LAYERS AND SPORODERM AREAS IN ANGIOSPERMS

S.V. Polevova

Morphological regularities of sporoderm are considered on an example of pollen grains of different types of aperture on the published results of transmission electron microscopy. It is noted that all the studied pollen grains is characterized by the formation of the periplasmic space between the plasma membrane and callose, in which primexine matrix and primexine begin to form. Aperture areas remain almost unchanged during marking and formation of ectexine. The formation of an aperture bung and endexime occurs before dissolving callose. Microspore is surrounded by a thick membrane around the perimeter during the dissolution of callose. Intine begins to form in the aperture during the pollen grain maturation. Intine displaces the aperture bung from seedling pores (pollen tube exit site) at the time of opening the anthers. The direct conversion of the aperture bung in the hard-organized multilayer intine occurs only during the formation of the outer layer of intine of some monocots.