

Род *Quercus* L. включает около 400–500 видов, экологические предпочтения которых чрезвычайно разнообразны. Это обуславливает актуальность более детального определения пыльцевых зёрен дубов в дисперсном состоянии. Зачастую в спорово-пыльцевых спектрах определение пыльцевых зёрен вечнозелёных и листопадных видов дубов проводилось на основании их размера и формы. Эти признаки нельзя признать удачным ввиду высокой степени их изменчивости. Можно приблизительно оценивать соотношение вечнозелёных и листопадных дубов в регионах с небольшим числом видов, но очевидно, что достоверность этих данных может быть поставлена под сомнение. Это подтверждается и исследованиями границ морфологической внутривидовой изменчивости у современных видов дубов.

В течение последнего десятилетия резко возросло число работ, посвящённых изучению скульптуры экзины видов дубов в связи с вопросами систематики этого рода (см. обзор в Tekleva et al., 2014). Данные по современным видам стали всё шире применяться для интерпретации ископаемых (в основном кайнозойских) спорово-пыльцевых спектров, во многих из которых пыльцевые зёрна дубов зачастую являются доминирующими. Очевидно, что применение данных СЭМ значительно повышает достоверность интерпретации спорово-пыльцевых спектров. Помимо скульптуры экзины, для дисперсных пыльцевых зёрен необходимо последовательное исследование в световом (СМ), сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) электронных микроскопах. Это позволяет получить достоверную и детальную информацию о конкретном пыльцевом зерне, т.к. в случае дисперсного материала мы должны рассматривать каждое из них как уникальное. Дополнительный вопрос, возникающий при изучении пыльцевых зёрен видов дуба — природа так называемого «геникулюса» (*geniculum*, или *geniculus*), считающегося характерным для большинства дубов и выражающегося в некоем изгибе в экваториальной области борозды.

В данных материалах и будут затронуты эти вопросы. Для этого были проанализированы оригинальные данные, полученные по морфологии и ультраструктуре зрелой спородермы 40 современных видов из всех секций и подсекций рода *Quercus*, рассматриваемых в рамках следующих таксонов: *Q. Group Ilex*, *Q. Group Cerris*, *Q. Group Cyclobalanopsis*, *Q. Group Protobalanus*, *Q. Group Quercus*, *Q. Group Lobatae* (Denk, Tekleva, 2014) и голоценовым пыльцевым зёрнам из России, США и Японии (Tekleva et al., 2014, Tekleva, Haselwander, 2014; неопубликованные данные). Проведено сравнение с литературными данными.

Исследование современных видов подтвердило систематическую значимость признаков скульптуры у видов *Quercus*. Кроме того, было показано, что строение покрова и подстилающего слоя также различается у разных групп видов (Denk, Tekleva, 2014). Эти данные совместно с литературными были успешно применены для интерпретации дисперсных ископаемых пыльцевых зёрен дубов. При этом данные по скульптуре поверхности позволяют определить пыльцевые зёрна до группы видов (реже — до вида), в то время как внутреннее строение оболочки в ряде случаев помогает детализировать сравнение. В результате на основании морфологии и ультраструктуры спородермы было выделено три скульптурных типа для американского материала (относящихся к листопадным из *Q. Group Quercus* и *Q. Group Lobatae* и к вечнозелёным из *Q. Group Lobatae* (*Q. myrtifolia* Willd.)), десять — для японского (*Q. semecarpifolia* Sm., *Q. gilva* Blume, *Q. aliena* Blume, 2 морфотипа для *Q. dentata* Thunb. и *Q. mongolica* Fisch. ex Turcz., *Q. variabilis* Blume, *Q. serrata* Thunb., *Q. crispula* Blume), один — для российского (*Q. robur*). Показано, что морфологическая внутривидовая изменчивость признаков скульптуры наиболее выражена у листопадных видов с бугорчатой скульптурой поверхности. В связи с этим для интерпретации этих видов важно применение ультраструктурных данных. Скульптура поверхности может рассматриваться как система элементов разного порядка (например, разделяться на основные и вспомогательные, как сделано Н. Н. Нарышкиной (2013)): основной скульптурный тип (бородавчатый, палочковидный, морщинистый, гранулярный) характеризует подроковую группировку; особенности морфологии скульптурных элементов позволяют определять пыльцевые зёрна до более низкого таксономического ранга. К сожалению, наши данные по ультраструктуре ископаемых дисперсных пыльцевых зёрен

дубов пока единственные, и накопление аналогичных данных по другим регионам позволит расширить их применение в будущем.

Rowley & Gabaraeva (2004), исследуя развитие спородермы *Q. robur* L., показали, что после применения 0,5% водного раствора перманганата калия изначально бугорчатая скульптура пыльцевых зёрен *Q. robur* в СЭМ напоминала палочковидную, характерную для ряда видов дубов (*Q. Group Pex*). Rowley & Gabaraeva пришли к выводу, что бородавчатый тип скульптуры дуба образован в онтогенезе вторично, а палочковидный тип — первично откладывающимся спорополленином. Эти результаты, с одной стороны, чрезвычайно интересны, с другой — требуют аналогичных экспериментов на других видах дуба для подтверждения этого вывода, а также для выяснения формирования разных скульптурных типов. Мы попытались повторить этот опыт, применив раствор той же концентрации и исследовав оболочку не только в СЭМ, но и в ТЭМ. Был исследован не только *Q. robur*, но и *Q. ilex* как пример пыльцевых зёрен с палочковидной скульптурой. После обработки перманганатом калия как в течение получаса, так и в течение суток, скульптура *Q. robur* совершенно не напоминала палочковидную. Это может быть связано с тем, что Rowley & Gabaraeva использовали не 0,5%, а более высокую концентрацию, т.к. в тексте статьи упоминается и 1% раствор. К сожалению, при обсуждении результатов и подписи к иллюстрациям, авторы не приводят конкретную концентрацию, что заставляет нас рассматривать её как данную в методах (т.е. 0,5%). Интересно, что по нашим данным в ТЭМ заметно, что процесс деградации у двух видов происходит немного по-разному, хотя под СЭМ поверхность обоих видов выглядела сходно после деградации. Возможно, это может также свидетельствовать о различной природе спорополленина.

Для выяснения природы геникулуса были проведены детальные исследования апертурной области у видов дуба (свежий материал *Q. robur* на стадии молодых микроспор и зрелых пыльцевых зёрен с применением различных фиксаторов: глутар-альдегидный на фосфатном и какодилатном буферах, глутар-альдегидный на какодилатном буфере с добавлением таниновой кислоты, гербарный материал 25 видов дубов из разных секций, ископаемый материал). Надо сказать, что под СМ и даже СЭМ зачастую хорошо заметен экваториальный изгиб борозды, однако на исследованных нами в ТЭМ пыльцевых зёрнах дубов не удалось обнаружить каких-либо однозначных следов

эндоапerture. При изучении ультраструктуры спородермы выяснилось, что эндэкина дубов малококонтрастна, к апertureм утолщается постепенно. В связи с этим были применены разные варианты фиксации свежего материала, различающиеся деталями проработки разных частей изображения на срезах. Фиксация на какодилатном буфере лучше выявляет мембраны и рибосомы. Танин на какодилатном буфере подчёркивает структуры липидной и белковой природы, но маскирует разницу между энд- и эктэкиной на стадии молодой микроспоры. Контрастирование уранилацетатом и свинцом также отличается для какодилатного буфера без танина. Отличия энд- и эктэкины на стадии молодой микроспоры при фиксации на какодилатном буфере хорошо подчёркивает свинец по Рейнольдсу и хуже — водный уранилацетат. Субклеточные структуры также особенно хорошо контрастирует свинец и хуже — уранилацетат, но лучше, чем совсем без контрастера. Изучение эндэкины в апerture на стадии средней микроспоры показало, что она выглядит как типичная апertureрная пробка, линзовидное тело которой расширено и пронизано ламеллами. При созревании пыльцевого зерна эндэкина спрессовывается, интина утолщается в апerture, но оба эти слоя очень постепенно меняют свою толщину. Поэтому внешний контур возможной эндоапerture (оровидная структура) не всегда можно определить, а из-за недостаточной общей (экт- и эндэкины) толщины её внутренний край на ацетализованном материале легко сминается, теряет прижизненную форму и становится труден для описания. На ископаемом материале эндэкина плохо сохраняется и в основном представлена в области апerture. Эти результаты поддерживают точку зрения о возможной промежуточной (в эволюционном смысле) между простой и сложной бороздами природе геникулюса, как было предположено Stanley & Krimp (1959).

Исследование поддержано РФФИ (грант 12–04–01740) для М. В. Теклёвой (морфология, ультраструктура и деградация пыльцевых зёрен) и РФФИ (грант 13–04–00624) для С. В. Полевой (строение апerture).