

СОСТАВ ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ СЕРЁЖЕК И РЫЛЕЦ У ИВЫ КОЗЬЕЙ, ОСИНЫ И ГИБРИДНОГО ТОПОЛЯ

С.В. Полева, М.В. Теклёва

Polevova S.V., Tekleva M.V. POLLEN SPECTRUM COMPOSITION OF AMENTS AND STIGMAS IN WILLOW, ASPEN AND HYBRID POPLAR

Pollen spectra of washouts from inflorescences and stigmas of *Populus tremula*, *P. deltoides* × *sibirica* and *Salix caprea* were studied by means of light microscopy, and the pollen spectra from stigma surfaces were additionally studied by means of scanning electron microscopy. All studied pollen spectra are shown to be mostly formed by a total aeropalynological spectrum for 3–6 days before the day the studied spectrum is sampled. A relative dominance of conspecific pollen was shown only in pollen spectra of wilted stigmas of *Populus tremula*. Heterospecific pollen grains of *Betula*, *Acer*, *Populus*, and *Salix* with well-developed pollen tubes were observed on stigmas of *Populus* and *Salix* species.

Keywords: pollen grains, *Populus*, *Salix*, pollen incompatibility, pollen spectrum of the stigma, pollen spectrum of the inflorescence.

Воздушные потоки несут пыльцевые зёрна на цветки всех видов: ветро- и насекомоопыляемых растений, одно- или двудомных растений, на однополые и обоеполые цветки, на открытые блюдцевидные и закрытые трубчатые или мотыльковые цветки. Попадание чужеродной пыльцы на рыльца пестика – широко распространённое явление как среди ветроопыляемых растений, так и среди насекомоопыляемых (Linder, Midgley, 1996). Насекомые переносят пыльцевые зёрна непосредственно от цветка к цветку, но работают они нечисто и часто приносят на пестик целый спектр пыльцы от тычинок цветков разных видов растений и захваченной из воздуха (Levin, 1972; Campbell, Motten, 1985; Arceo-Gómez et al., 2016). Поэтому чужеродная пыльца не только регулярно встречается, но часто и преобладает на рыльце даже у высокоспециализированных энтомофильных видов с закрытым околоцветником, например, у *Delphinium* и некоторых видов Fabaceae (McLernon et al., 1996; Arceo-Gómez et al., 2016). Ещё менее специфично опыление анемофильных растений. Логично предположить, что осаждение пыльцы из воздуха на различные части этих растений в значительной степени зависит от состояния окружающей атмосферы, т.е. от состава аэропалинологического спектра.

Перед растениями встаёт задача предотвратить слияние яйцеклетки со спермием несвоего вида и способствовать слиянию со спермиями своего вида, в первую очередь, с гаметами соседних растений, но в крайнем случае, – с соседних цветков или от тычинок в пределах одного обоеполого цветка. Известно несколько селективных барьеров на пути спермиев к яйцеклетке. Первый – избирательное осаждение исключительно пыльцы своего собственного вида на рыльца. Следующий барьер включает подавление прорастания пыльцевых трубок чужеродных видов на рыльце, следующий рубеж – подавление роста чужих пыльцевых трубок и стимуляция роста пыльцевых трубок своего вида. Последний барьер – предотвращение слияния яйцеклетки со спермием чужого вида.

Первый вариант – недопущение чужой пыльцы ещё только на подлёте к рыльцу пестика – является наименее энергозатратным для растения реципиента, поскольку он обеспечивается агентами опыления, т.е. насекомыми или ветром. Интересно, что

в экспериментальных и естественных условиях было показано, что существует некоторая селективность в улавливании собственной и чужой пыльцы рыльцами даже ветроопыляемых растений. Однако наблюдаемый процент своих пыльцевых зёрен в экспериментальных работах был выше (Niklas, 1985, 1987), чем при наблюдении в природе (Linder, Midgley, 1996).

Существуют работы по чужеродной пыльце на рыльцах пестика, которые демонстрируют важность подобных исследований, но таких работ до сих пор немного (например, McLernon et al., 1996; Neiland, Wilcock, 1999; Fang, Huang, 2013; Arceo-Gómez et al., 2016). В этих исследованиях анализировали травянистые, в основном энтомофильные виды. Не исследовано присутствие чужеродной пыльцы на рыльцах цветков у древесных видов и влияние состояния воздушного спектра на пыльцевой спектр рылец. В данной работе мы изучили пыльцевые зёрна, смытые с серёжек и рылец и прочно удерживаемые на рыльцах у двух видов *Populus* и одного вида *Salix*.

Виды родов *Populus* и *Salix* входят в состав семейства Salicaceae (Chase et al., 2002). В Центральной России виды рода *Salix* широко распространены, в городах особенно часто встречаются три древесных ивы: *S. caprea* L., *S. fragilis* L. и *S. alba* L. Помимо дикорастущих тополей (*Populus nigra* L., *P. tremula* L.), в городских насаждениях во множестве культивируют сложные гибридные формы и сорта тополя центрально-азиатского и американского происхождения.

Виды родов *Populus* и *Salix* являются одними из самых распространённых древесных растений Московского региона, которые цветут примерно в одно и то же время. Тополя – ветроопыляемые двудомные растения, цветут до распускания листьев, пыльцевые зёрна безапертурные (Boes, Strauss, 1994). Женские цветки разных видов тополя имеют сухие и/или влажные рыльца (Villar et al., 1987; Li et al., 1995). Для некоторых видов изучены механизмы предотвращения межвидовой гибридизации (Guries, Stettler, 1976). *Salix* – крупный род, разным видам которого свойственно разное соотношение ветро- и насекомоопыления (Скворцов, 1968; Sacchi, Price, 1988; Fox, 1992; Tamura, Kudo, 2000). Интересно, что для альпийских и арктических ив показан переход от ветроопыления к опылению насекомыми (Peeters, Totland, 1999), но полный переход к энтомофилии в неустойчивых погодных условиях высокогорья или Арктики не происходит (Totland, Sottocornola, 2001). Ива козья (*S. caprea*), выбранная объектом данного исследования, – двудомное древесное растение с полным синдромом энтомофильных растений: её цветки выделяют нектар, имеют запах и активно посещаются пчёлами; пыльцевые зёрна трёхбороздные с сетчатой скульптурой (Dötterl et al., 2014). Однако она опыляется и насекомыми, и ветром (Vroegea, Stelleman, 1990; Tollsten, Knudsen, 1992; Culley et al., 2002; Füssel, 2007).

В задачу данного исследования входил поиск рациональных подходов к оценке эффективности функционирования цветков и компактных соцветий древесных растений как пыльцевых ловушек в условиях естественной аэропалинологической обстановки. Интересно также сравнить пыльцевые спектры цветков и соцветий (серёжек) близких родов: ветроопыляемых тополей и частично насекомоопыляемой ивы. Сравнение двух видов тополей, цветущих в разное время, а значит, в разной аэропалинологической обстановке, даст дополнительную оценку генеративных структур как пыльцевых ловушек.

В качестве исходной гипотезы мы предположили, что рыльца будут лучше удерживать пыльцу своего вида, чем другие части растения, в том числе соцветия.

Соответственно пыльцевые спектры рылец будут обогащены пылью своего вида особенно по сравнению с воздушным спектром. Кроме того, генеративные структуры (цветки и соцветия) насекомоопыляемых растений будут иметь больший процент своей пыли, чем подобные органы у ветроопыляемых видов.

Для достижения этих целей были проанализированы по три варианта проб у каждого изученного вида.

- смыв с серёжек (СС), проанализированный под световым микроскопом;
- смыв с рылец (СР), проанализированный под световым микроскопом;
- поверхность рылец (СЭМР), проанализированная под сканирующим электронным микроскопом (СЭМ).

Логично предположить, что соответственно селективности к своей пыли пробы продемонстрируют следующее:

- ❖ поверхность рылец (СЭМР) ивы должна оказаться наиболее обогащённой пылью ивы, которая, помимо ветра, доставляется сюда целенаправленно насекомыми и хорошо удерживается рыльцевой поверхностью;
- ❖ смыв с рылец (СР) ивы должен быть беднее пылью ивы, чем поверхность рылец, вследствие довольно прочного удержания её рыльцем;
- ❖ смыв с серёжек (СС) ивы должен оказаться обогащённым пылью ивы по сравнению с воздушным спектром и немногим отличаться от смыва с рылец (СР) ивы;
- ❖ поверхность рылец (СЭМР) ветроопыляемых тополей должна оказаться менее богатой пылью своего вида, чем поверхность рылец у насекомоопыляемой ивы, вследствие избирательного перенесения пыли насекомыми-опылителями;
- ❖ смыв с рылец (СР) тополей должен содержать примерно тот же пыльцевой спектр, что и воздушный спектр и смыв с серёжек (СС) тех же тополей.

Материалы и методы

По две цветущих ветви с дерева *Salix caprea* и двух разных женских деревьев *Populus tremula* были срезаны 27 апреля 2016 г. на юго-восточной окраине Москвы, в Северном Бутово на территории питомника саженцев для озеленения города. 29 апреля 2016 г. по две цветущих ветви с двух деревьев гибридных тополей *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall × *P. sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov (Насимович, 2012) были срезаны на севере Москвы, в районе Петровско-Разумовское. Растения были определены специалистами по микросистематике тополей М.С. Паршевниковой и М.В. Костиной, гербарные образцы с этих растений хранятся в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, Москва (МНА).

С каждой ветви ивы были срезаны по десять серёжек, а с каждой ветви осины и тополя – по девять серёжек. С каждой серёжки были взяты три-четыре рыльца от цветков из средней части серёжки. Половина рылец была зафиксирована для исследования воспринимающей поверхности (СЭМР), со второй половины рылец были получены смывы поверхности (СР). Всего с ивы козьей было отобрано 20 рылец для исследования смыва (СР) и 21 рыльце – для изучения поверхности (СЭМР). Для осины было отобрано 20 рылец на смыв (СР) и 18 – для изучения поверхности

(СЭМР). У тополя отобрано 10 рылец для исследования смыва (СР) и 7 – для исследования поверхности рыльца (СЭМР). С оставшихся после сбора рылец серёжек каждого вида были сделаны смывы (СС).

Для получения смывов (СС) серёжки помещали в пластиковые пробирки с дистиллированной водой и подвергали ультразвуковой обработке (20 минут при 50 Гц), осадок осаждали центрифугированием и обрабатывали щелочным методом (10% КОН 20 минут на водяной бане при 94–96°C). Для получения смывов с рылец (СР) их обрабатывали щелочным методом аналогично смывам серёжек. Осадок отмывали от щёлочи и рассматривали в глицериновых препаратах под световым микроскопом Nikon Eclipse Si. Рыльца, предназначенные для изучения поверхности (СЭМР), фиксировали 2% глутаровым альдегидом, проводили через серию спиртов и ацетонов, из абсолютного ацетона высушивали в критической точке в аппарате Hitachi HCP-2 и исследовали под сканирующими электронными микроскопами CamScan и JSM-6380LA в общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ.

Пыльцевые зёрна определяли до родового уровня, не различая виды, даже если сроки цветения последних заметно различались, как в случае осины и гибридных тополей.

Для сопоставления использовали данные станции аэропалинологического мониторинга, расположенной на территории МГУ на Воробьёвых горах. Мы исходили из предположения, что эти аэропалинологические данные отражают региональный спектр и могут быть распространены на территорию Москвы (Romano et al., 1991; Северова и др., 2017). Аэропалинологические данные по пылению тополя и ивы любезно предоставлены Е.Э. Северовой и О.А. Волковой (биологический факультет МГУ).

Результаты

На серёжках и рыльцах были идентифицированы восемь пыльцевых типов: *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Picea*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*.

Ива Salix caprea (табл. 1)

У ивы козьей были исследованы 21 рыльце (СЭМР) из 20 серёжек с двух ветвей одного дерева. Рыльца находились на разных стадиях развития. Семь из них оказались ещё очень молодыми и не были готовы воспринимать пыльцу. На них не было обнаружено ни одного пыльцевого зерна, на других было от одного-двух до 15 пыльцевых зёрен разных видов.

СС. В смывах с серёжек доминировали пыльцевые зёрна тополя, немногим меньше было пыльцевых зёрен берёзы и ивы, попадались единичные пыльцевые зёрна ольхи, ели и вяза.

СР. В спектрах пыльцы, смывтой с рылец ивы, также доминировал тополь, немногим ему уступала ива, а пыльцевых зёрен берёзы было меньше, попадались единичные пыльцевые зёрна ольхи, орешника и вяза.

СЭМР. На поверхности рылец ивы абсолютно доминировали пыльцевые зёрна тополя, пыльцевые зёрна ивы попадались редко, а берёзы и вяза – единично. Многие пыльцевые зёрна тополя, ивы и берёзы имели хорошо развитые пыльцевые трубки. У пыльцевых зёрен вяза пыльцевые трубки не были обнаружены.

Осина *Populus tremula* (табл. 1)

С двух рядом расположенных деревьев осины были собраны по две ветви. На четырёх ветвях располагались 9 серёжек, с каждой из которых было отобрано по 2 рыльца на анализ смыва и ещё по два рыльца – для сушки в критической точке. Все 18 исследованных под СЭМ рылец осины были вполне развитыми или уже увядали. Только на одном из них не было обнаружено ни одного пыльцевого зерна. Остальные несли на рыльцевой поверхности от двух до 14 пыльцевых зёрен.

СС. Смыв с серёжек осины содержал большое число пыльцевых зёрен тополя, гораздо меньше было пыльцевых зёрен берёзы и совсем немного – ивы. Пыльцевые зёрна ольхи, орешника, ели и вяза встречались единично.

СР. В смыве с рылец осины также доминировали пыльцевые зёрна тополя, гораздо меньше встречено пыльцевых зёрен берёзы, пыльцевые зёрна ольхи, ели, ивы и вяза встречались единично.

Таблица 1

Число пыльцевых зёрен разных пыльцевых типов в исследованных пробах

Пыльцевые типы Пробы	Acer	Alnus	Betula	Corylus	Picea	Populus	Salix	Ulmus
	Смыв с серёжек <i>Salix caprea</i> (СС)	–	3	29	–	3	39	23
Смыв с рылец <i>Salix caprea</i> (СР)	–	4	21	2	–	36	34	2
Поверхность рылец <i>Salix caprea</i> (СЭМР)	–	–	4	–	–	84	10	2
Смыв с серёжек <i>Populus tremula</i> (СС)	–	5	20	3	1	55	11	4
Смыв с рылец <i>Populus tremula</i> (СР)	–	6	22	–	1	66	3	1
Поверхность рылец <i>Populus tremula</i> (СЭМР)	–	–	–	–	–	96	3	2
Смыв с серёжек <i>Populus deltoides</i> × <i>P. sibirica</i> (СС)	13	1	65	–	–	16	3	1
Смыв с рылец <i>Populus deltoides</i> × <i>P. sibirica</i> (СР)	–	9	41	–	–	13	19	16
Поверхность рылец <i>Populus deltoides</i> × <i>P. sibirica</i> (СЭМР)	30	–	63	–	–	6	–	1

СЭМР. На поверхности рылец осины абсолютно доминировали пыльцевые зёрна тополя, единично встреченные пыльцевые зёрна ивы и вяза не имели пыльцевых трубок, а многие зёрна тополя имели хорошо различимые пыльцевые трубки.

Тополь гибридный *Populus deltoides* × *sibirica* (табл. 1)

Рыльца *Populus deltoides* × *sibirica*, собранные по два-три с 9 серёжек с четырёх ветвей и двух деревьев, имели значительно большие размеры, чем рыльца ивы и осины, и зрелую воспринимающую поверхность. На каждом из семи изученных СЭМР рылец удалось обнаружить от 15 до 45 пыльцевых зёрен.

СС. В смыве с серёжек доминировали пыльцевые зёрна берёзы, многочисленны пыльцевые зёрна тополя и клёна, встречались единичные пыльцевые зёрна ольхи, ивы и вяза.

СР. Смыв с рылец тополя также содержал больше всего пыльцевых зёрен берёзы, но много было и зёрен ивы, тополя и вяза, немного меньше – ольхи.

СЭМР. Поверхность рылец тополя также оказалась сильно обогащена пыльцой берёзы, немного меньше оказалось там клёна. Пыльцевые зёрна тополя и вяза встречались лишь спорадически. Пыльцевые зёрна берёзы, клёна и тополя дали хорошо развитые пыльцевые трубки.

Обсуждение

Сопоставление спектров репродуктивных структур ивы, осины и гибридного тополя с воздушным спектром

В третьей декаде апреля 2015 г. было похолодание, на сутки даже устанавливался снежный покров (21 апреля). До этого события было зафиксировано начало пыления тополя (*Populus*, 27 марта) и ивы (*Salix*, 8 апреля), которые в этот сезон запылили раньше средних многолетних дат соответственно на 15 и 7 дней. Пик пыления тополя пришёлся на 12 апреля (что связано, вероятнее всего, с цветением осины). Пыление вяза (*Ulmus*) и клёна (*Acer*) в 2015 г. началось соответственно 11 и 25 апреля. Начало пыления берёзы было зафиксировано 28 апреля, что на 5 дней позже средних сроков начала пыления этого вида (Северова и др., 2016). В результате апрельского похолодания пыление берёзы приобрело взрывной характер, и пик пыления пришёлся на 29 апреля (табл. 2).

Таблица 2

Апрельский эропалинологический спектр г. Москвы 2015 г. (с любезного разрешения Е.Э. Северовой и О.А. Волковой)

Даты	Acer	Alnus	Betula	Corylus	Populus	Salix	Ulmus
20 апреля	–	1	2	2	23	26	5
21 апреля	1	2	4	4	102	11	8
22 апреля	–	1	3	–	65	10	4
23 апреля	–	–	14	1	26	25	13
24 апреля	2	1	4	3	54	31	18
25 апреля	19	–	19	1	18	34	14
26 апреля	13	–	14	1	18	4	6
27 апреля	61	–	51	–	17	3	10
28 апреля	171	–	2042	–	31	3	7
29 апреля	268	–	9824	–	75	16	–

Все исследованные пыльцевые спектры хорошо согласуются с воздушным спектром не даты сбора образцов, а с суммированным за несколько предыдущих дней. Спектры *Salix caprea* и *Populus tremula*, собранные 26 апреля, больше всего сходны с аэропалинологическими данными в период с 23 по 25 апреля, а спектры *Populus deltoides* × *sibirica* – с аэропалинологическими спектрами в период с 25 по 27 апреля (рис. 1).

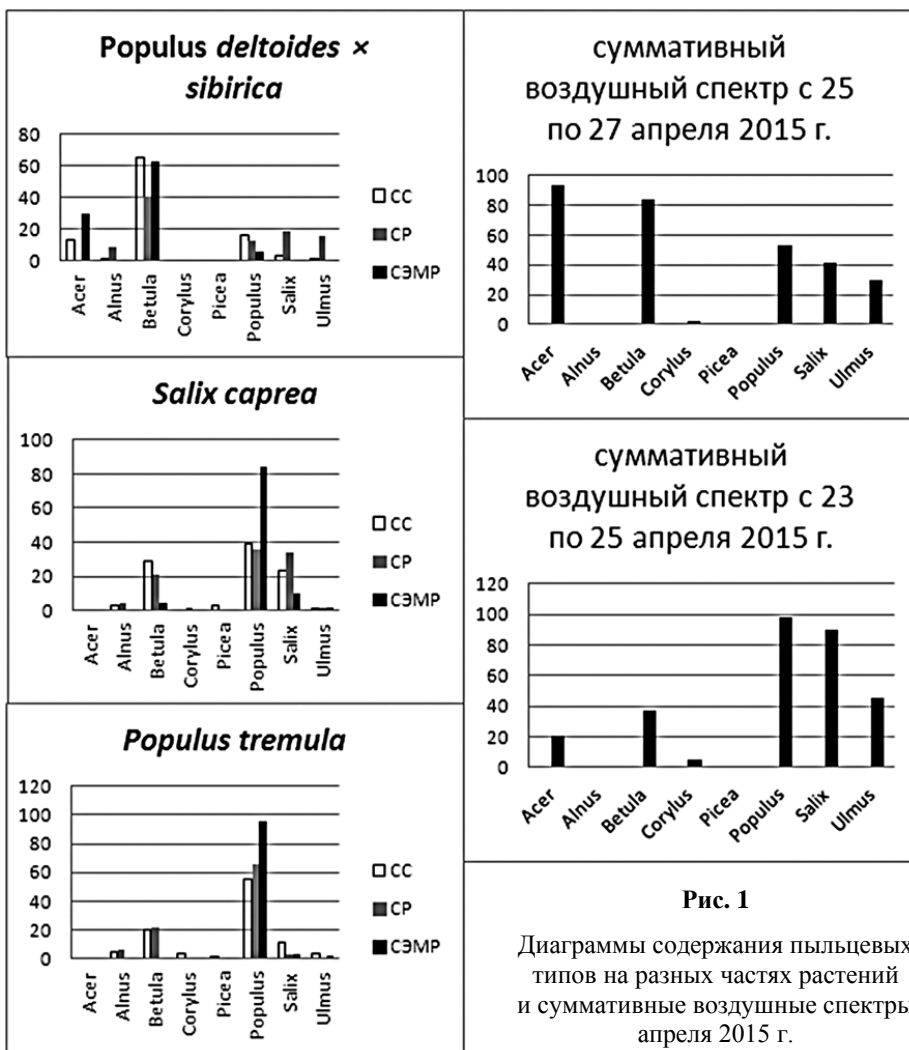


Рис. 1

Диаграммы содержания пыльцевых типов на разных частях растений и суммативные воздушные спектры апреля 2015 г.

В аэропалинологических спектрах уже с 21 апреля была зарегистрирована пыльца клёна, тогда как все пыльцевые спектры ивы и осины, собранные 27 апреля, не содержали пыльцевых зёрен клёна. Однако на рыльцах гибридного тополя, собранных 29 апреля, пыльцевые зёрна клёна присутствовали и уже имели пыльцевые трубки. Другим качественным отличием всех пыльцевых спектров с репродуктивных структур ивы и обоих видов тополя от воздушных спектров, даже суммированных, оказалось присутствие в них пыльцевых зёрен ольхи, хотя в воздушном спектре таковые были в последний раз замечены 22 и 24 апреля и притом – в единичном числе.

Значения Евклидовых расстояний между исследованными пыльцевыми спектрами с ивы и накопленными аэропалинологическими спектрами за разное число дней, предшествующих сбору образцов, минимальны для спектров, накопленных соответственно за 4 (CP), 5 (CC) и 6 (СЭМП) дней. Минимальны Евклидовы расстояния между всеми пыльцевыми спектрами с осины и воздушным спектром, накоп-

ленным за 6 дней. Этот результат принципиально не менялся даже после исключения из расчётов пыльцевых зёрен доминирующего таксона – тополя. Минимальны значения Эвклидовых расстояний между пыльцевыми спектрами с гибридного тополя и воздушными пыльцевыми спектрами, накопленными за 10 и 11 предшествующих сбору дней. Однако при изъятии данных по пыльцевым зёрнам берёзы (доминирующий таксон) или данных за 28 мая (пыльцевых зёрен берёзы на два порядка больше, чем остальных пыльцевых типов), минимальные расстояния сильно и по-разному меняются для каждого случая. Такая нестабильность ставит под сомнение данный способ анализа материала.

Пыльцевые спектры с осины и ивы очень похожи по составу и структуре. Они собраны в один день, 27 апреля 2015 года, с растений, растущих на близком расстоянии (около 100 м), и могут считаться сравнимыми с пыльцевыми ловушками несмотря на разные типы опыления (осина – анемофил, ива – частичный энтомофил). Однако на серёжки и рыльца женских цветков осины налипло меньшее абсолютное количество пыльцы ивы (примерно в два раза), чем на аналогичные структуры ивы. Значит, некоторая специфичность ивы к своей пыльце зафиксирована, но неясно, чем она обусловлена. Возможно, дополнительное количество пыльцы ивы принесено на женские растения опылителями, но не попало на рыльца цветков и было сброшено на серёжки.

Учитывая частичную энтомофилию ивы и бóльшую специфичность энтомофилии, чем анемофилии, можно было ожидать, что репродуктивные структуры ивы более эффективно улавливают конспецифичную пыльцу. Однако в пыльцевых спектрах с репродуктивных структур анемофильного тополя своей пыльцы больше, чем чужеродной: 55% своей пыльцы в СС, 66% в СР и 96% на поверхности рылец (СЭМР), тогда как соответствующие структуры ивы несут 23% своей пыльцы в СС, 34% в СР и 10% в СЭМР. К этому следует ещё добавить, что рыльца тополя начали уже увядать, т.е. прошли все стадии развития и собрали на свою поверхность всё, что смогли. Рыльца же ивы имели гораздо более свежий вид, вероятно, не до конца пройдя стадию активной аккумуляции пыльцы и не успев поймать всё, на что были способны.

Интересно, что все пыльцевые зёрна всех типов кроме вяза, обнаруженные на рыльцах всех трёх изученных видов, имели хорошо развитые пыльцевые трубки. Это наблюдение предполагает наличие внутренних барьеров против гибридизации. Одновременно это даёт основание быть осторожными при интерпретации таксономической идентичности ископаемого палинологического материала, даже если пыльцевые зёрна обнаружены налипшими на рыльце *in situ*.

При анализе литературных данных мы не смогли найти каких-либо исследований присутствия неспецифической пыльцы на рыльцах и цветках древесных покрытосеменных растений. Однако имеется обстоятельная литература о соотношении своей и чужеродной пыльцы на рыльцах травянистых растений. В таких исследованиях обычно не учитывали состояние воздушного бассейна и анализировали наличие и спектр неспецифической пыльцы в контексте факторов, характерных для энтомофильных растений: случайные визиты неспецифических опылителей, посещение опылителями нескольких видов растений за короткое время, наличие или отсутствие нектара в цветках, зигоморфное или актиноморфное строение цветка, положение рыльца в цветке, размер пыльцевых зёрен, а также плотность популяции и

оказывающие виды (Levin, Kerster, 1967; Levin, 1972; Brown, Kodric-Brown, 1979; Campbell, Motten, 1985; Dafni, Calder, 1986; Feinsinger et al., 1986; McLernon et al., 1996; Neiland, Wilcock, 1999; Fang, Huang, 2013; Arceo-Gómez et al., 2016).

Для травянистых растений характерны небольшие размеры, поэтому при прочих равных условиях занос неспецифической пыльцы потоками воздуха на них менее вероятен, чем на крупные древесные растения. В нашем случае мы наблюдаем хорошее отражение воздушного спектра пыльцы в пыльцевых спектрах с репродуктивных структур древесных растений. Очевидно, растения в данном случае работают как пыльцевая ловушка ёмкостью 3–5 дней (при отсутствии дождей). По такому характерному спектру репродуктивных структур древесных растений можно отличить от аналогичных структур травянистых растений.

Исследование численных показателей и соотношения чужеродной и собственной пыльцы на рыльцах и соцветиях чрезвычайно важно для интерпретации подобных находок в ископаемом материале. Пыльцевые зёрна, обнаруженные на женских репродуктивных органах ископаемых растений, довольно трудно интерпретировать и связать с тем растением, на котором они были найдены. На настоящий момент в основном документируют единичные прилипшие пыльцевые зёрна одного – трёх палинотипов. Гипотетически предполагают, что при прочих непротиворечащих условиях доминирующий палинотип скорее всего и продуцировался растением, на котором он был найден. Благодаря данному исследованию можно видеть, что это далеко не всегда соответствует действительности.

Полученные данные также дают дополнительные основания для предположений о возможной форме роста ископаемого растения, что представляет значительный интерес для палеоботаников. Например, при изучении ископаемых видов *Friisicarpus sarbaensis* N. Maslova et Tekleva (Platanaceae) были обнаружены многочисленные пыльцевые зёрна по меньшей мере девяти видов, прилипшие к соплодиям. Столь большое число разных палинотипов может свидетельствовать в пользу предположения, что это были древесные растения (Tekleva, Maslova 2016).

Количество пыльцы (в том числе неспецифической), найденной на рыльцах, может быть очень разным, однако в целом наш материал показывает меньше пыльцы, чем аналогичные данные по некоторым травянистым растениям (например, Neiland, Wilcock, 1999). Этот показатель, вероятно, зависит от вида и его стратегии опыления. В нашем случае большее количество пыльцы на рыльцах гибридного тополя связано с большей их площадью по сравнению с рыльцами ивы и осины (сходных по размерам).

Наши исследования проходили в период пика цветения весенних ветроопыляемых растений и максимального количества пыльцы в воздухе. Вероятно, что при снижении абсолютного количества пыльцы в воздухе снизится и занос ветром неспецифической пыльцы на рыльца. В таком случае увеличатся факторы, связанные с переносом неспецифической пыльцы насекомыми. Безусловно, на эффективность рылец как пыльцевых ловушек влияет и стадия развития гинецея, готовность рыльцевой поверхности к восприятию пыльцы.

Наша гипотеза о том, что доля пыльцы своего вида будет возрастать в ряду смыв с серёжек (СС) – смыв с рылец (СР) – поверхность рылец с прочно удерживаемыми пыльцевыми зёрнами (СЭМР), подтверждена лишь частично. Во всех трёх случаях все исследуемые спектры были обогащены своей собственной пыльцой по сравнению с актуальным пыльцевым спектром воздуха. Однако даже самые обогащённые

своей пылью образцы (поверхность рылец СЭМР) были сильно загрязнены чужими пыльцевыми зёрнами, большинство из которых имели хорошо развитые пыльцевые трубки. Насекомые показали едва заметный вклад в обогащение пылью ивы репродуктивных структур частично энтомофильной ивы козьей. Такая ситуация позволяет предположить, что преобладание вклада насекомых или ветра в опыление значимо только в критических экологических условиях, например, при неблагоприятной погоде для опылителей или – в случае ветроопыления – мелком размере растений (Vroegea, Stelleman, 1990; Tollsten, Knudsen, 1992; Totland, Sottocornola, 2001). Среди видов тополя есть только крупные деревья или кустарники, и это, вероятно, привело к доминированию ветроопыления в данном роде.

Выводы

1. Пыльцевые спектры серёжек и рылец трёх изученных видов формируются на основе суммирования воздушных спектров от двух до шести дней до увядания рылец как для ветроопыляемых осины и гибридного тополя, так и для частично насекомоопыляемой ивы козьей;

2. Пыльцевые спектры серёжек и рылец слегка обогащены пылью своего вида по сравнению с накопленным воздушным спектром;

3. Менее зрелые серёжки и рыльца в большей степени отражают пыльцевой спектр воздуха, чем увядающие рыльца, где пыльца своего вида обнаружена с некоторым доминированием;

4. На изученных рыльцах ивы, осины и гибридного тополя пыльцевые зёрна *Salix*, *Populus*, *Betula* и *Acer* имели хорошо развитые пыльцевые трубки.

Список литературы

Насимович Ю.А. 2012. Тополя (*Populus* L.) // Ред. Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. – М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 79–108.

Северова Е.Э., Волкова О.А., Полева С.В. 2016. Особенности динамики аэропалинологического спектра атмосферы // Ред. Шиловцева О.А. Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2015 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ имени М.В. Ломоносова. – М.: МАКС Пресс. С. 194–199.

Северова Е.Э., Барышникова А.М., Боголюбова-Кузнецова А.В., Мамонтова Е.Д., Николаева А.М., Панова О.С., Туфанова Е.Ю., Швыркова А.А. 2017. Весенний аэроботанический спектр Москвы и Подмоскovie: сопоставление качественного и количественного состава // Ред. Болиховская Н.С., Ключиткина Т.С. Актуальные проблемы современной палинологии: Материалы XIV Всероссийской палинологической конференции, посвящённой памяти Владимира Поликарповича Гричука (Москва, 5–8 июня 2017 г.). – Москва: Географический факультет МГУ. С. 317–319.

Скворцов А.К. 1968. Ивы СССР. – М.: Наука. – 259 с.

Arceo-Gómez G., Abdala-Roberts L., Jankowiak A., Kohler C., Meindl G.A., Navarro-Fernández C.M., Parra-Tabla V., Ashman T.-L., Alonso C. 2016. Patterns of among- and within-species variation in heterospecific pollen receipt: The importance of ecological generalization // Amer. J. Bot. Vol. 103. No 3. P. 396–407.

Boes T.K., Strauss S.H. 1994. Floral phenology and morphology of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Salicaceae) // Amer. J. Bot. Vol. 81. No 5. P. 562–567.

Brown J.H., Kodric-Brown A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers // Ecology. Vol. 60. No 5. P. 1022–1035.

Campbell D.R., Motten A.F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs // Ecology. Vol. 66. No 2. P. 554–563.

Chase M.W., Zmarzty S., Lledó M.D., Wurdack K.J., Swensen S.M., Fay M.F. 2002. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: A molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcL* DNA sequences // Kew Bull. Vol. 57. No 1. P. 141–181.

Culley T.M., Weller S.G., Sakai A.K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms // Trends Ecol. Evol. Vol. 17. No 8. P. 361–369.

Dafni A., Calder D.M. 1986. Pollination by deceit and floral mimicry in *Thelymitra antennifer* (Orchidaceae) // Plant Syst. Evol. Vol. 158. No 1. P. 11–22.

Dötterl S., Glück U., Jürgens A., Woodring J., Aas G. 2014. Floral reward, advertisement and attractiveness to honey bees in dioecious *Salix caprea* // PLoS ONE. Vol. 9. No 3: e93421.

Fang Q., Huang S.-Q. 2013. A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community // Ecology. Vol. 94. No 5. P. 1176–1185.

Feinsinger P., Murray K.G., Kinsman S., Busby W.H. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species // Ecology. Vol. 67. No 2. P. 449–464.

Fox J.F. 1992. Pollen limitation of reproductive effort in willows // Oecologia. Vol. 90. No 2. P. 283–287.

Füssel U. 2007. Floral scent in *Salix* L. and the role of olfactory and visual cues for pollinator attraction of *Salix caprea* L. – Bayreuth: Universität Bayreuth. – [Dissertation.]

Guries R.P., Stettler R.F. 1976. Pre-fertilization barriers to hybridization in the poplars // Silvae Genetics. Vol. 25. No 2. P. 37–44.

Levin D.A. 1972. Pollen exchange as a function of species proximity in *Phlox* // Evolution. Vol. 26. No 2. P. 251–258.

Levin D.A., Kerster H.W. 1967. An analysis of interspecific pollen exchange in *Phlox* // Amer. Natur. Vol. 101. No 921. P. 387–399.

Li W.-d., Sun F.-s., Cheng X.-f., Zhu T. 1995. The secretory stigmas in *Populus*: Development, cytochemistry, ultrastructure and their relation to intersectional incompatibility // Acta Bot. Sin. Vol. 37. No 7. P. 514–521.

Linder H.P., Midgley J. 1996. Anemophilous plants select pollen from their own species from the air // Oecologia. Vol. 108. No 1. P. 85–87.

McLernon S.M., Murphy S.D., Aarssen L.W. 1996. Heterospecific pollen transfer between sympatric species in a midsuccessional old-field community // Amer. J. Bot. Vol. 83. No 9. P. 1168–1174.

Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1999. The presence of heterospecific pollen on stigmas of nectariferous and nectarless orchids and its consequences for their reproductive success // Protoplasma. Vol. 208. No 1–4. P. 65–75.

Niklas K.J. 1985. The aerodynamics of wind pollination // Bot. Rev. Vol. 51. No 3. P. 328–386.

Niklas K.J. 1987. Pollen capture and wind-induced movement of compact and diffuse grass panicles: implications for pollination efficiency // Amer. J. Bot. Vol. 74. No 1. P. 74–89.

- Peeters L., Totland Ø.* 1999. Wind to insect pollination ratios and floral traits in five alpine *Salix* species // *Can. J. Bot.* Vol. 77. No 4. P. 556–563.
- Romano B., Bricchi E., Fornaciari M., Frenguelli G., Mincigrucci G.* 1991. One year of pollen monitoring in an urban network, Perugia, Central Italy // *Grana.* Vol. 30. No 1. P. 242–247.
- Sacchi C.F., Price P.W.* 1988. Pollination of the Arroyo willow, *Salix lasiolepis*: Role of insects and wind // *Amer. J. Bot.* Vol. 75. No 9. P. 1387–1393.
- Tamura S., Kudo G.* 2000. Wind pollination and insect pollination of two temperate willow species, *Salix miyabeana* and *Salix sachalinensis* // *Plant Ecol.* Vol. 147. No 2. P. 185–192.
- Tekleva M.V., Maslova N.P.* 2016. A diverse pollen assemblage found on *Friisicarpus* infructescences (Platanaceae) from the Cenomanian–Turonian of Kazakhstan // *Cretaceous Research.* Vol. 57. P. 131–141.
- Tollsten L., Knudsen J.T.* 1992. Floral scent in dioecious *Salix* (Salicaceae) – a cue determining the pollination system? // *Plant Syst. Evol.* Vol. 182. No 3/4. P. 229–237.
- Totland Ø., Sottocornola M.* 2001. Pollen limitation of reproductive success in two sympatric alpine willows (Salicaceae) with contrasting pollination strategies // *Amer. J. Bot.* Vol. 88. No 6. P. 1011–1015.
- Villar M., Gaget M., Said C., Knox R.B., Dumas C.* 1987. Incompatibility in *Populus*: Structural and cytochemical characteristics of the receptive stigmas of *Populus alba* and *P. nigra* // *J. Cell Sci.* Vol. 87. No 3. P. 483–490.
- Vroegea P.W., Stelleman P.* 1990. Insect and wind pollination in *Salix repens* L. and *Salix caprea* L. // *Isr. J. Bot.* Vol. 39. No 1–2. P. 125–132.