Государственная публичная научно-техническая библиотека
Институт химической кинетики и горения
Сибирского отделения Российской академии наук

Серия "Экология"
Издается с 1989 г.
Выпуск 73

В.В. Головко

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АЭРОПАЛИНОЛОГИИ

Аналитический обзор

Новосибирск, 2004

ББК 28.56

Головко В.В. Экологические аспекты аэропалинологии = Environmental aspects of aeropalinology:Аналит. обзор / СО РАН. Ин-т химической кинетики и горения; ГПНТБ. – Новосибирск, 2004. – 107 с. – (Сер. Экология. Вып. 73).

ISBN 5-94560-088-1

В предлагаемом обзоре обобщены данные отечественных и зарубежных исследователей с начала прошлого века о пыльцевой продуктивности растений, дальности переноса пыльцы в атмосфере и динамике содержания пыльцы в воздухе. Приводятся сведения о морфологии пыльцевых зерен. Подробно описаны современные методы отбора пыльцевого компонента атмосферного аэрозоля и различные типы отбирающих устройств. Рассматривается проблема пыльцевой аллергии и организации мониторинга пыльцевых аллергенов.

Обзор предназначен для широкого круга специалистов, занимающихся вопросами продуктивности и пространственной изоляции популяций растений, исследованием фонового атмосферного аэрозоля, проблемой пыльцевой аллергии, а также для широкого круга читателей, интересующихся данными экологическими проблемами.

This review generalizes the data of our and foreign researches since the beginning of the last century on the pollen efficiency of plants, the distance of pollen transfer in the atmosphere, and the dynamics of pollen content in air. Information is given on the morphology of pollen grains. The present methods of collecting the pollen component of atmospheric aerosol and the variants types of collectors are described in detail. The problem of pollen allergy and the organization of the monitoring of pollen allergens is considered.

This review is useful for a wide range of specialists engaged in both the problems of the efficiency and spatial isolation of plant populations and the study of background atmosphere aerosol, the problem of pollen allergy. Besides it can be used by the readers interested in these ecological and environmental problems.

Ответственный редактор д-р физ.-мат. наук К.П. Куценогий
Рецензент д-р геол.-минерал. наук В.С. Волкова

Обзор подготовлен к печати д-р пед. наук О.Л. Лаврик
М.Б. Зеленской
Т.А. Калюжной

ISBN 5-94560-088-1

© Государственная публичная научно-техническая библиотека Сибирского отделения Российской академии наук (ГПНТБ СО РАН), 2004

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы проблемы охраны окружающей среды вошли в число приоритетных. Загрязнение атмосферы, вод суши и океанов, изменения естественного растительного покрова, глобальные изменения климата сделали необходимым значительное расширение экологических исследований. Уже во второй половине прошлого века выброс атмосферного аэрозоля из естественных источников составлял около 2312×10^6 т, а из антропогенных – 296×10^6 т, т. е., соответственно, 88,5 и 11,5% от общего среднегодового количества генерируемого аэрозоля. В зависимости от состава или источников выделяют следующие типа природного аэрозоля: 1) продукты испарения морских брызг, 2) минеральная пыль, поднятая ветром, 3) вулканический аэрозоль, 4) частицы биогенного происхождения, 5) продукты горения биоты на суше, 6) продукты природных газофазных реакций. Антропогенный аэрозоль можно классифицировать следующим образом: 1) непосредственные промышленные выбросы частиц, 2) продукты газофазных реакций (Будыко, 1984; Аэрозоль и климат, 1991).

Из ежегодно образующихся 300×10^6 т аэрозольных органических частиц 220×10^6 т продуцируются быстрыми газообразными превращениями, в то время как на непосредственное поступление в атмосферу «готовых» органических частиц составляет лишь 80×10^6 т в год. (Аэрозоль и климат, 1991). Хотя масса продуцируемого биотой грубодиспестного органического аэрозоля сравнительно невелика, его роль в биоценозах Земли заставляет обратить на него самое пристальное внимание. В приземных слоях воздуха обнаружено около 1200 видов бактерий и актиномицетов; споры примерно 40000 видов грибов, мхов, печеночников и папоротникообразных; пыльца более 100000 видов цветковых растений, из которых примерно 10% опыляются с помощью ветра.

Аэропалинология – область знаний, возникшая на стыке биологии, геологии, медицины, метеорологии и изучающая состав, закономерности формирования и распространения пыльцы в атмосфере. Перед аэропалинологическими исследованиями ставятся следующие задачи: выявление качественного и количественного состава пыльцевого дождя и особенностей его сезонной динамики; выявление суточной ритмики пыления наиболее аллергенных растений; составление календарей пыления; разработка прогнозов пыления с целью принятия профилактических мер.

Содержащиеся в атмосфере пыльцевые зерна составляют лишь малую часть от общего количества частиц биологического происхождения. По данным ежегодных измерений в Кардиффе (Англия), они составляют только 2% аэропланктона. Остальное представлено спорами грибов из различных групп (Нокс, 1985). Однако их место в жизненном цикле растений, способность вызывать аллергические заболевания по всему миру, а также использование пыльцы как руководящего ископаемого обуславливают особое значение данного компонента биоаэрозоля.

О роли пыльцы было известно уже в древности. На стенах дворцов ассирийских царей периода Хаммурапи (800 лет до н. э.) изображены мифологические крылатые существа, опыляющие финиковую пальму (Тахтаджян, 1956). Геродот установил двудомность финиковой пальмы. Другой древнегреческий ученый – Теофраст отметил сходство с древним обычаем – капрификацией фигового дерева, к культурным женским деревьям которого привязывают ветки мужского дикорастущего инжира. Он пришел к выводу, что аналогичный процесс, по-видимому, существует у всех растений (Нокс, 1985). Древнеримский врач Гален (2 в. н. э.) сообщал о насморке, возникающем при вдыхании запаха роз (Адо, 1991).

В эпоху Возрождения половую природу пыльцы предсказал английский ботаник-анатом Неемия Грю. Решающую роль в развитии представлений о пыльце сыграли опыты Рудольфа Камерариуса по кастрации пыльников пролесника (*Mercuriales*) и клещевины (*Ricinus*). В своей книге, опубликованной в 1694 г., он пришел к выводу: «растение не образует семян, если пыльники не подготовят молодое растение. Поэтому просто справедливо рассматривать пыльники как мужскую часть, тогда как завязь с ее столбиком представляет женскую ... тычинки – это мужские половые органы, в которых образуется и собирается пыльца – самая таинственная часть растения» (Нокс, 1985).

В 1739 г. Джеймс Логан, губернатор штата Пенсильвания, провел опыты на кукурузе, показавшие, что пыльца из метелок перемещается к початкам ветром. В 1761 – 1766 гг. Йозеф Кальрейтер, директор ботанического сада в Карлсруэ, впервые достаточно подробно описал пыльцевое зерно и его функцию. Он же выделил три типа опыления: автогамию, анемофилию и энтомофилию. В 1793 г. Христиан Шпренгель исследовал и описал приспособления к опылению (Фегри, ван дер Пейл, 1982). В 1837 г. в одном из изданий Петербургской Академии наук вышла статья Юлиуса Фрицше "О пыльце" – первая в России работа, посвященная строению пыльцевых зерен (Сладков, 1962). В 20-х гг. 19 века французский ботаник Тюрпин и итальянский микроскопист Амичи независимо обнаружили существование пыльцевой трубки. В 1846 г. Амичи открыл трофическую зависимость пыльцевой трубки от пестика. Позднее ее роль в переносе спермиев к семяпочке была продемонстрирована французским ботаником Броньяром. С.Г. Навашин в 1898 г. открыл механизм двойного оплодотворения (Под-

дубная-Арнольди, 1964). В 19-м столетии Луи Пастер наглядно показал существование в атмосфере множества спор и пыльцевых зерен (Ariatti, Comtois, 1993). В 1873 г. Чарльз Блэкли, врач из Манчестера, описал сенную лихорадку и, проведя эксперименты с ингаляцией на себе и других, доказал, что ее причиной является вдыхание пыльцы. Тогда же было высказано предположение, что вдыхание ее может служить причиной бронхиальной астмы (Грегори Ф., 1961).

Заметную роль в развитии наших представлений о закономерностях распространения пыльцы воздушным путем сыграло интенсивное развитие палинологии в первой половине двадцатого века. В этот период количество палинологических работ возрастало в несколько раз каждые десять лет. Уже к 1958 г. сформировалось пять "палинологических школ", которые объединили почти всех палинологов мира: восточноскандинавская, западноскандинавская, германская, русская и американская. (Кремп, 1967). Их виднейшие представители, такие, как Эрдтман (Erdtman, 1937), исследовавший содержание пыльцы в воздухе над Атлантическим океаном, внесли весомый вклад в изучение данного вопроса. Известное значение имели и труды селекционеров, изучавших пространственную изоляцию ветроопыляемых сельскохозяйственных растений (Герман, 1939). В этот период закладываются основы морфографической классификации пыльцы и спор (Faegry, Iversen, 1950; Erdtman, 19..); определяются вес (Erdtman, 1943, Rempe, 1937; Dyakovska, Zurzycki, 1959), скорость седиментации (Dyakovska, 1937) и плотность (Pohl, 1937) пыльцевых зерен некоторых видов растений.

Рост числа заболеваний пыльцевой аллергией (Kimber, 1998) во второй половине 20-го века обусловил всплеск интереса к атмосферному переносу пыльцы по всему миру (Latorre, Perez, 1997; Rutherford et al., 1997; Chakraborty, 1998). После открытия в 1966 г. иммуноглобулина Е в исследованиях атмосферного переноса пыльцы начинается новая эра. В этот период составляются пыльцевые календари для большинства крупных городов Европы, определяются закономерности содержания в атмосфере пыльцы отдельных видов растений (Giner et al., 1999; Laaidi and Laaidi, 1999; Clot 2001; Yoshii et al., 2001; Frenguelli et al., 2002; Jato et al., 2001), влияние метеорологических факторов (Pehkonen, Rantio-Lehtimaki, 1994), постоянно совершенствуется методика отбора атмосферного арозоля (Alcazar, Comtois, 1999), создается сеть постоянно действующих станций для мониторинга пыльцы.

Глава 1. МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

В жизненном цикле растений происходит чередование двух поколений – бесполого, или спорофита, (диплоидная фаза) и полового, или гаметофита, (гаплоидная фаза). Пыльца, или пыльцевые зерна, – это сильно редуцированные мужские гаметофиты, возникающие в результате прорастания микроспоры внутри ее оболочки (как правило, происходящего еще в микроспорангии) и для завершения своего развития нуждающиеся в перенесении в пыльцевую камеру семязачатка (у голосеменных) или на рыльце пестика (у покрытосеменных).

Пыльцевые зерна обычно образуются в количестве 4 (в тетрадах) из материнских клеток. Каждое пыльцевое зерно покрытосеменных состоит из вегетативной клетки, в цитоплазму которой погружена генеративная клетка. При прорастании вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, а ядро генеративной клетки – 2 спермия, принимающие участие в оплодотворении. У некоторых покрытосеменных пыльцевые зерна покидают пыльник в двуклеточном состоянии, и образование спермиев происходит в процессе их прорастания. У других генеративная клетка делится еще внутри пыльника (рис. 1.1). Снаружи пыльцевое зерно окружено многослойной оболочкой – спородермой.

Пыльцевые зерна одного и того же вида почти всегда одинаковые, т. е. мономорфные, а структура их оболочки (спородермы, палинодермы), особенно ее наружного слоя (экзины) – один из самых консервативных систематических признаков. Наличие пыльцевых зерен двух или трех типов (диморфная либо триморфная пыльца) встречается у насекомоопыляемых растений при гетеростилии (рис. 1.2). Явление гетеростилии состоит в том, что у вида имеются две или три формы цветков, находящихся на различных особях и различающихся по длине столбиков и тычинок. Размеры тычинок одной формы соответствуют по длине столбикам других форм. Пыльца более длинных тычинок крупнее и отличается по строению экзины. Опыление эффективно лишь в случае, если на рыльце пестика попадает пыльца из тычинок соответствующей длины.

Одиночные и собранные пыльцевые зерна. Обычно зрелые пыльцевые зерна существуют в виде монад (одиночные), но некоторые остаются и после созревания в тетрадах, диадах, полиадах или поллиниях (рис. 1.3).

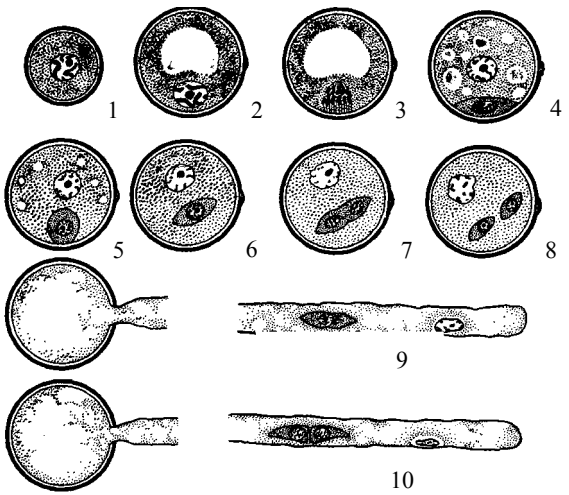


Рис. 1.1. Стадии развития мужского гаметофита покрытосеменных. Схема (по Сладков, 1967):

1 – только что образовавшаяся микроспора; 2 – более поздняя стадия ее развития; 3 – деление ядра микроспоры; 4 – двуклеточная стадия; образование вегетативной и генеративной клеток; 5 – генеративная клетка отходит от оболочки пыльцевого зерна; 6 – генеративная клетка расположена свободно в цитоплазме вегетативной клетки; 7 и 8 – деление генеративной клетки в пыльцевом зерне; 9 и 10 – деление генеративной клетки в пыльцевой трубке.

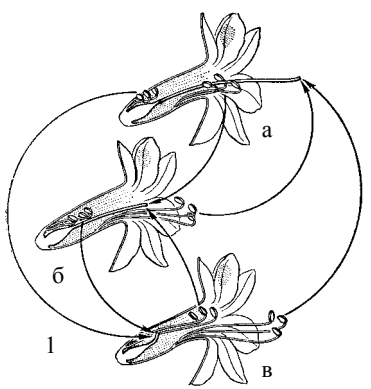


Рис. 1.2. Гетеростилия у понтеридии сердцевидной (*Ponteridia cordata*):

а – длинностолбчатая форма; б – среднестолбчатая форма; в – короткостолбчатая форма. Стрелками показан перенос пыльцы при опылении.

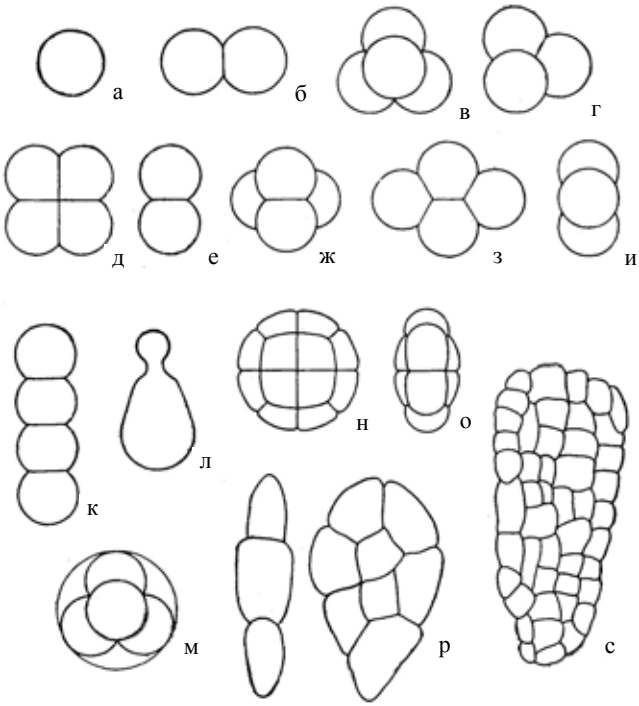


Рис. 1.3. Одиночные и собранные пыльцевые зерна:

а – монада; б – диада; в – м – тетрады: *в, г* – тетраэдрическая; *д, е* – четырехугольная (квадратная); *ж* – крестообразная (перекрестная); *з, и* – ромбическая; *к* – линейная; *л, м* – замкнутые (*л – Cyperaceae, м – Juncaceae);* н – р – полиады; с – поллиний (по Куприянова и Алешина, 1972).

Диады – объединение двух пыльцевых зерен. Встречаются среди покрытосеменных достаточно редко (Scheuchzeriaceae) (рис. 1.3б).

Наиболее часто встречаются объединения четырех пыльцевых зерен – тетрады, но соединение их может быть различным.

В тетраэдрических тетрадах пыльцевые зерна расположены в двух плоскостях, причем каждое зерно контактирует с тремя зернами, расположенными в другой плоскости; тетрада в очертании треугольная (Ericaceae) (рис. 1.3в – г).

В четырехугольных тетрадах пыльцевые зерна расположены в одной плоскости; все четыре контактируют в центре тетрады, тетрада в очертании квадратная (*Tipha latifolia*) (рис. 1.3д – е).

В крестообразных перекрестных тетрадах пыльцевые зерна расположены в двух плоскостях, причем каждое зерно контактирует с соседним, расположенным в той же плоскости, и с двумя другими, лежащими в другой плоскости (Apocynaceae) (рис. 1.3ж).

В ромбических тетрадах пыльцевые зерна расположены в одной плоскости, причем два зерна контактируют в центре тетрады, а два других разъединены и контактируют с соседними; тетрада в очертании ромбическая (Asclepiadaceae) (рис. 1.3з – и).

В линейных тетрадах пыльцевые зерна расположены линейно в одной плоскости, причем каждое зерно контактирует с соседним (Apocynaceae) (рис. 1.3к).

Замкнутая тетрада, или псевдомонада, является особым типом объединения пыльцевых зерен. В этом случае в тетраде развито только лишь одно пыльцевое зерно, а остальные три дегенерированы или почти дегенерированы (Cyperaceae) (рис. 1.3л – м).

Полиада – группа тетрад, состоящая из 8 – 32 зерен. Отмечены у Mimosaceae (рис. 1.3н – р).

Поллиний – группа тетрад половины пыльника, склеенных висцином в общую массу и являющаяся единицей распространения (Orchidaceae) (рис. 1.3с).

Для осоковых (Cyperaceae) характерны ложноодиночные пыльцевые зерна (псевдомонады). В процессе их формирования из тетрады сохраняется и нормально развивается только одна микроспора, которая, помимо собственной оболочки, оказывается окруженной еще и оболочкой материнской клетки (Куприянова и Алешина, 1972; Мейер-Меликян и др., 1999).

Полярность. На стадии тетрад закладываются основные морфологические признаки пыльцевых зерен и спор, в частности определяется их полярность.

Точка, обращенная к центру тетрады, называется проксимальным полюсом; противоположная точка, максимально удаленная от центра тетрады, – дистальным полюсом. Соответственно, часть поверхности пыльцевого зерна или споры, обращенная внутрь тетрады, получила название проксимальной, а противоположная поверхность, обращенная наружу от центра тетрады – дистальной. Воображаемая линия, соединяющая проксимальный и дистальный полюса, называется полярной, или главной, осью. Экваториальная ось (экваториальный диаметр) – линия, расположенная на экваториальной плоскости перпендикулярно полярной оси.

Симметрия. Пыльцевые зерна чаще бывают симметричными, реже асимметричными; симметричные делятся на радиальносимметричные и билатеральносимметричные. Радиальносимметричные зерна имеют больше двух взаимно перпендикулярных плоскостей; они характерны для большинства двудольных. Билатеральные или билатеральносимметричные

пыльцевые зерна имеют только две взаимно перпендикулярные плоскости симметрии.

Размеры. Размеры пыльцы и спор большинства сосудистых растений укладываются в диапазон от 2 – 5 (незабудка) до 250 мкм (тыква) мкм. Доминирующие в растительном покрове внетропической суши ветроопыляемые растения имеют пыльцевые зерна средних размеров 20 – 30 (60) мкм (Фегри, ван дер Пейл 1982). Группы размеров пыльцевых зерен были установлены Эрдтманом (Erdtman, 1945) на основании измерений длины большей оси пыльцевого зерна. Скульптурные образования на поверхности пыльцевого зерна в общий расчет не включаются и измеряются отдельно (табл. 1.1).

Апертуры. Апертуры – отчетливо отграниченные отверстия или утоньшенные участи оболочки, которые служат местом выхода наружу содержимого спор и пыльцевых зерен при прорастании. Характер апертур – их число, положение и строение – один из наиболее существенных признаков пыльцевых зерен и спор.

Апертуры – отчетливо ограниченные, утоньшенные участки в спородерме, их число, характер (строение) и положение – один из наиболее существенных признаков строения пыльцевых зерен. Места расположения и форма апертур определяются на самых ранних стадиях развития микроспор, находящихся в гнезде пыльника. Апертуры многофункциональны и на последующих стадиях служат для выхода живого содержимого пыльцевого зерна при прорастании. Покровная мембрана апертур обычно формируется после заложения первичной эктэкзины, и в ее образовании в основном принимают участие элементы эндэкзины, мезэкзины, интины и нередко отдельные значительно редуцированные элементы эктэкзины. Спородерма в области апертур прежде всего отличается от остальных ее участков тем, что спорополленин здесь никогда не откладывается сплошным слоем, а образует отдельные скопления, покоящиеся на толстом слое

Таблица 1.1

Классификация пыльцевых зерен по их размерам

Размеры пыльцевых зерен, мкм	Название размера пыльцевых зерен
Меньше 10	Очень мелкие
10-20	Мелкие
20-50	Средние
50 – 100	Крупные
100 – 200	Очень крупные
Больше 200	Гигантские

интины, вследствие чего мембраны апертур легко растягиваются, обеспечивая гармомегатную, дыхательную, водообменную функции пыльцевому зерну после его высвобождения из пыльника, а на ранних стадиях формирования они служат местом непосредственного контакта между микроспорами и пропускают питательные вещества, поступающие из клеток тапетума. Таким образом, функции апертур многочисленны и меняются на протяжении жизни пыльцевого зерна (Токарев, 2002).

Апертуры бывают простые и сложные (рис. 1.4). Апертура называется простой, если утоньшение охватывает только один слой оболочки пыльцевого зерна или несколько слоев, но при этом ее форма остается постоянной. Сложная апертура всегда состоит из нескольких несходных в очертании частей, расположенных в разных слоях оболочки, при этом наружная часть сложной апертуры называется экзоапертурой, а внутренняя – эндоапертурой. Тип апертуры определяется ее формой и положением.

Простые апертуры.

Борозда – сильно вытянутая апертура, у которой отношение длины к ширине больше двух. По расположению различают экваториальные (colpus), проксимальные (sinus), дистальные (sulsus) и глобальные (rugae) борозды. Проксимальная борозда у современных покрытосеменных встречается крайне редко.

Пора – округлая или почти округлая апертура, у которой отношение длины к ширине меньше двух. Часто поры имеют ободок, представленный, как правило, утолщением наружных или утоньшением внутренних слоев экзины. По расположению различают проксимальные, дистальные, глобальные и экваториальные поры.

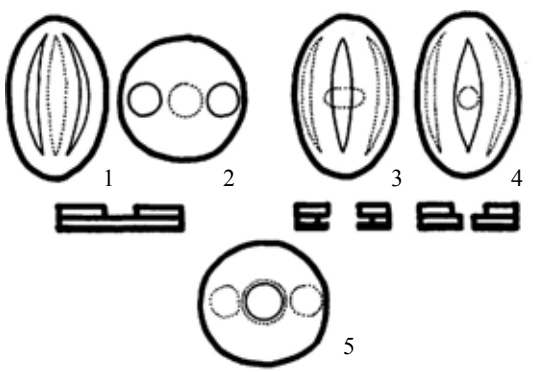


Рис. 1.4. Типы апертур. Пыльцевые зерна с простыми апертурами: 1 – бороздные, 2 – поровые; Пыльцевые зерна со сложными апертурами: 3 – бороздно-оровые, 4 – бороздно-поровые, 5 – порово-оровые (по Мейер-Меликян и др., 1999).

Лептома – неясно очерченное утоньшение оболочки на дистальном полюсе пыльцевого зерна, имеющееся у некоторых хвойных растений (Pinus и др.).

Щель – сквозное отверстие, расположенное на проксимальной поверхности. По форме различают однолучевые и трехлучевые щели разверзания. Такого типа апертуры характерны для моховидных и папоротниковидных. Споры многих моховидных и хвощей имеют округлую (поровидную) щель.

Сложные апертуры встречаются только у пыльцевых зерен. Частями сложной апертуры могут быть: 1) борозда (экзоапертура); 2) ора (эндоапертура); 3) пора (экзоапертура и эндоапертура). К ним относят следующие типы апертур: бороздно-оровые, бороздно-поровые, порово-оровые.

Ора – внутренняя часть сложной апертуры, округлая или экваториально вытянутая, превышающая по диаметру ширину экзоапертуры (поры или борозды).

При определении пыльцевых зерен также важно учитывать такие признаки, как характерные особенности края апертур, наличие или отсутствие арок, онкуса, крышечки, околопорового ободка, скульптуру апертурной мембраны.

Крышечка (оперкулюм) – центральное утолщение бороздной или поровой мембраны.

Арки – утолщенные, изогнутые полосы экзины, протягивающиеся от апертуры к апертуре. Они характерны для пыльцевых зерен многих видов берез и ольх.

Онкус – значительное подпоровое утолщение интины.

Ободок (валик) – утолщение экзины вокруг апертур.

Камера поры – пространство между слоями экзины, окружающей пору.

Межапертурные участки поверхности (рис. 1.5)

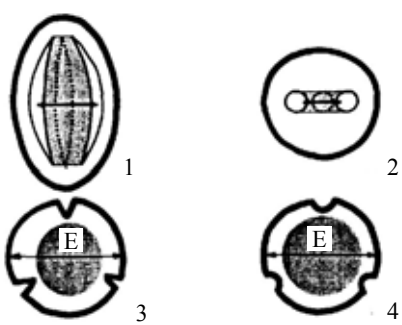


Рис. 1.5. Межапертурные участки:

1 – мезокольпиум; 2 – мезопориум; 3 – апокольпиум; 4 – апопориум; E – экваториальный диаметр (по Мейер-Меликян и др., 1999).

Мезокольпиум (мезопориум) – площадь, ограниченная двумя соседними бороздами (порами) и поперечной линией, проведенной через их концы.

Апокольпиум (апопориум) – площадь, ограниченная полярными концами борозд.

Морфологические характеристики пыльцы, такие, как размер; форма; полярность; симметрия; очертание; характер апертур (их наличие, расположение, число и строение – по этому признаку выделяют более 25 основных апертурных типов пыльцы); особенности строения экзины (скульптура, текстура, наличие воздушных мешков) и др. являются основой идентификации пыльцевых зерен, уловленных из воздуха, и определения их систематической принадлежности (Куприянова и Алешина, 1972). Некоторые из них приведены на рис. 1.6.

Спородерма.

Оболочка пыльцевых зерен и спор – спородерма – представляет собой совокупность морфологически различных слоев: перина (перисporий), экзина (экзоспорий) и интина (эндоспорий) (табл. 1.2), которые защищают цитоплазму пыльцевого зерна (споры) от физических, химических, микробиологических воздействий, обеспечивают дыхание, водообмен и другие функции. Структура слоев спородермы весьма специфична для порядков, семейств, а нередко – родов и видов высших растений.

Наружный слой – перисporий – характерен преимущественно для спор папоротниковидных и мхов; у пыльцевых зерен семенных растений перина встречается крайне редко, у некоторых голосеменных на ее месте формируется орбикулярный слой, состоящий из орбикул – телец Убиша.

Экзина – наружная часть оболочки пыльцевого зерна большинства семенных растений. В состав экзины входит спорополленин – биополимер, выдерживающий действие высоких температур, не растворимый в щелочах

Таблица 1.2

Схема стратификации спородермы (по Мейер-Меликян и др., 1999)

Споры	Пыльцевые зерна	
	Голосеменные	Покрытосеменные
Перисporий (перина)	Орбикулы	Трифина
Экзоспорий наружный	Эктэкзина	
Экзоспорий внутренний	Эндэкзина	
Эндоспорий	Интина	
Цитоплазма	Цитоплазма	

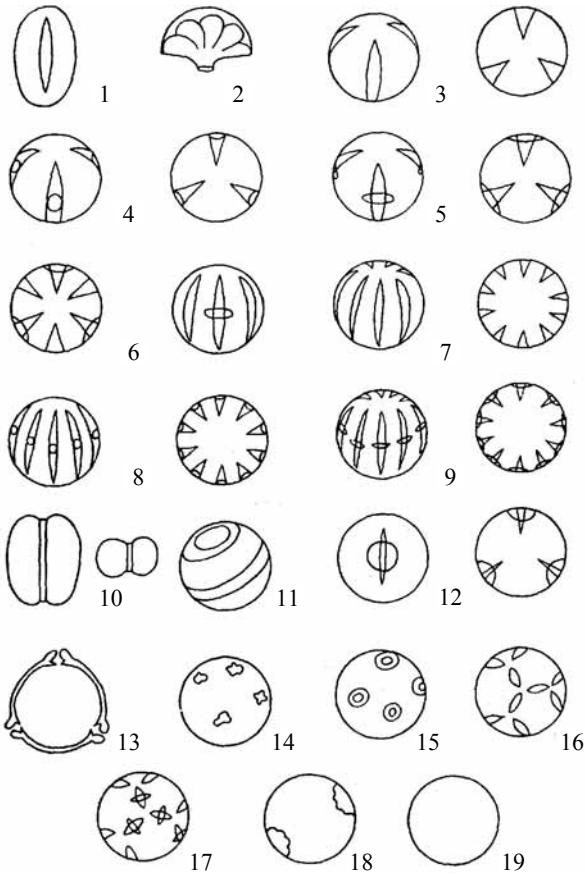


Рис. 1.6. Типы пыльцевых зерен:

1 – дистально-1-бороздный; 2 – проксимально-1-поровый; 5 – 3-бороздный; 4 – 3-бороздно-поровый; 5 – 3-бороздно-оровый; 6 – разнобороздный; 7 – многобороздный; 8 – многобороздно-поровый; 9 – многобороздно-оровый; 10 – слитнобороздный; 11 – спиральнобороздный; 12 – 3-бороздно-оровый, оры камерные; 13 – 3-поровый атриумовый; 14 – многопоровый, поры простые; 15 – многопоровый, поры ободковые; 16 – многобороздковый; 17 – многобороздково-оровый; 18 – лептомный; 19 – безапертурный (по Куприянова и Алешина, 1972).

и кислотах. Экзина подразделяется на экт- и эндэкзину; в эктэкзине многих покрытосеменных выделяют покров, столбики и подстилающий слой. Помимо типичного строения, для некоторых таксонов покрытосеменных

растений характерна гранулярная (Juglandaceae), ячеистая (некоторые Nymphaea) или гомогенная, недифференцированная эктэкзина (Degeneria). Эндэкзина семенных растений может быть ламеллярной, гранулярной, зернистой, гомогенной.

Интина – внутренний слой спородермы, граничащий с цитоплазмой и разрушающийся при ацетолизной обработке.

Трифина формируется только у покрытосеменных растений на последней стадии развития пыльцевого зерна снаружи на эктэкзине. Особенности состава и строения этого слоя определяются способом опыления. У ветроопыляемых растений он тонкий, часто чешуйчатый, плохо заметный; у насекомоопыляемых растений – мощный, клейкий, содержащий много жиров.

Скульптура. Для определения морфологических типов пыльцевых зерен и спор крайне важными представляются признаки скульптуры их поверхности, образованные за счет элементов экзины (покрова, столбиков, подстилающего слоя), надпокрова, перины, причем внешне сходные типы скульптуры могут быть сформированы разными слоями спородермы. Наиболее широко распространены следующие типы скульптуры: шиповатая, бугорчатая, зернистая, морщинистая, сетчатая, ямчатая, струйчатая, гребенчатая и различные их сочетания (рис. 1.7).

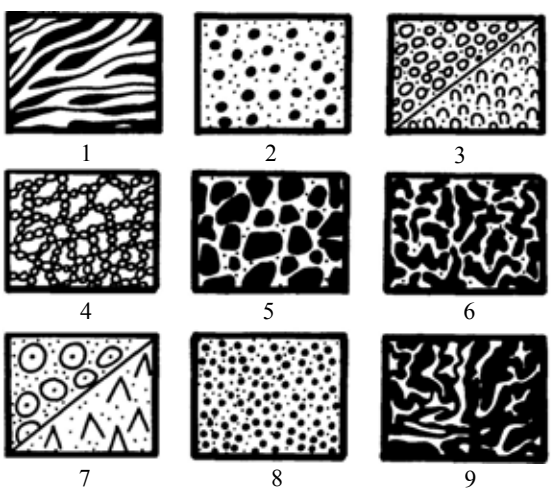


Рис. 1.7. Рисунок поверхности пыльцевых зерен:

1 – струйчатый; 2 – ямчатый; 3 – бугорчатый; 4, 5 – сетчатый; 6 – извилистый; 7 – шиповатый; 8 – зернистый; 9 – морщинистый (по Мейер-Меликян и др., 1999).

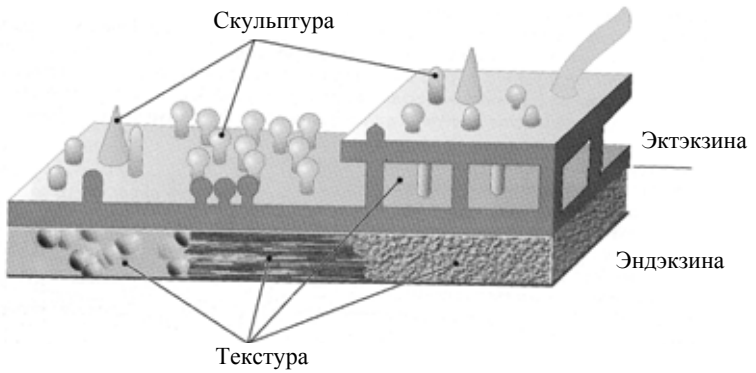


Рис. 1.8. Схема строения спородермы (по Токарев, 2002)

Текстура. Текстура – рисунок поверхности пыльцевого зерна, обусловленный внутренней структурой, т. е. расположением структурных элементов под покровом (рис. 1.8).

Глава 2. ОПЫЛЕНИЕ. ПЫЛЬЦЕВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Опыление – характерное явление в мире растений, позволяющее прикрепленным организмам посредством перемещения в пространстве мужских гаметофитов обмениваться генетической информацией и интегрировать ее в семенном потомстве, обеспечивая тем самым более полное использование растениями среды обитания.

Различают два типа опыления – самоопыление и перекрестное опыление (ксеногамию) и несколько способов опыления. Существуют следующие способы самоопыления: автогамия – опыление пыльцой того же цветка; гейтоногамия – опыление пыльцой других цветков той же особи; клейстогамия – опыление в нераспускающихся цветках.

Перекрестное опыление происходит в том случае, когда перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей. Оно осуществляется следующими способами: с помощью насекомых (энтомофилия), птиц (орнитофилия), летучих мышей (хироптерофилия) или агентов неживой природы – ветра (анемофилия) и воды (гидрофилия). Соответственно различают биотическое и абиотическое опыление (Пономарев и Демьянова, 1980). При аэропалинологических исследованиях особое внимание уделяется пыльце анемофильных видов, поскольку лишь они в значительных количествах образуют пыльцу, содержащую аллергены.

Анемофилия у цветковых растений возникла на основе обоеполого энтомофильного цветка. Она отнюдь не является возвратом к способу опыления, свойственному голосеменным, а представляет собой особую форму адаптации цветковых растений к неблагоприятным условиям, ограничивающим возможности биотического опыления. Переход от зоофилии к анемофилии произошел независимо во многих таксонах растений (например, в семействе Caryophyllaceae он произошел, по меньшей мере, дважды, а в семействах Hamamelidaceae и Fagaceae – трижды) (Barrett, 1998; Culley et al., 2002). Он вызвал глубокую структурную перестройку цветка и соцветия. Типичными чертами ветроопыляемых растений являются: 1) образование большого количества сухой и сыпучей пыльцы с более или менее гладкой экзиной; 2) тычинки обычно большие, на длинных тычиночных нитях, открыто расположенные; 3) пыльники слабо прикреплены к тычи-

ночным нитям, подвижны, могут вибрировать и двигаться в воздушных потоках, что способствует высвобождению пыльцы (рис. 2.1); 4) пыльца обычно высвобождается в сухую, теплую погоду; 5) она быстро распространяется и переносится на большие расстояния; 6) рыльца пестиков открыто расположенные, они относительно долговечны и имеют большую поверхность для улавливания пыльцы из воздуха; 7) цветки часто не окрашены, лишены нектара и запаха, околоцветник, как правило, редуцирован; 8) мелкие невзрачные цветки собраны в соцветия (сережка, кисть, метелка, колосья) (рис. 2.2); 9) цветки нередко однополые в однодомном или двудомном распределении, часто протогиничны, 10) количество семязачатков в завязи уменьшено до одного.

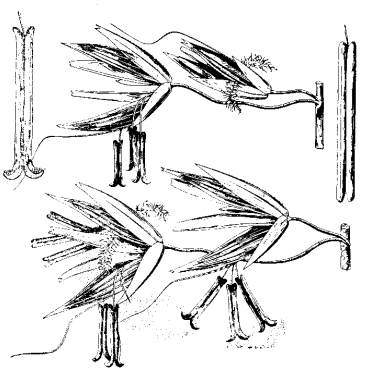


Рис. 2.1. Цветение райграса высокого (Arrhenatherum elatius):

1 – закрытый пыльник; 2 – открытый пыльник; 3 – перистые рыльца; 4 – колоски в холодный день; 5 – рассеивание пыльцы райграса ветром (по Грегори, 1964).

Рис. 2.2. Цветущие побеги березовых:

1 – береза бородавчатая (*Betula pendula*); 2 – лещина обыкновенная (*Corylus avellana*) (по Корчагина, 1980).

Ранее считалось, что при опылении ветром захват растениями пыльцевых зерен не избирателен. Однако результаты последних исследований опровергают это мнение. Исследования ископаемых останков указывают на то, что эволюция мегастробилов хвойных протекала в направлении преимущественного улавливания пыльцы того же вида (Niklas, 1983). Было показано, что у хвойных форма кроющих чешуй открытого, восприимчивого мегастробила создает маленькие вихри, которые обуславливают предпочтительное попадание в микропиле пыльцы собственного вида (Niklas and Paw, 1983; Niklas, 1984; Owens et al., 1998). В экспериментах

Никлса с использованием аэродинамической трубы показана способность анемофильных растений эфедры опыляться преимущественно пыльцой своего собственного вида. Различия в размере и плотности пыльцы двух симпатрических видов (*Ephedra trifurca* и *E. nevoensis*) обуславливают значимые различия аэродинамических характеристик их пыльцевых зерен, что, в сочетании со специфическими аэродинамическими условиями среды вокруг семяпочек каждого вида, обеспечивает некоторую селективность опыления (Niklas, 1987). Результаты опытов, проведенных в полевых условиях, подтверждают то, что имеется определенная избирательность в улавливании пыльцы, но, вероятно, механизмы, ее обеспечивающие, не столь эффективны, как предполагал Никлс (Linder and Midgley, 1996). Исследования захвата пыльцы восприимчивыми мегастробилами сосны Банкса (*Pinus banksiana*), проведенные в аэродинамической трубе, показали, что эффективность улавливания пыльцы и не превышала 12%. Хотя с увеличением скорости ветра и концентрации пыльцы в воздухе количество захваченной пыльцы возрастало линейно, однако эффективность захвата пыльцы семяпочками оставалась примерно одинаковой. Таким образом, форма мегастробилов у сосны Банкса такова, что они с равной эффективностью захватывают пыльцу при всех скоростях ветра, встречающихся в природных условиях, обеспечивая успешное опыление (Roussy and Kevan, 2000). При трехгодичных исследованиях опыления в природной популяции подокарпа удлиненного ни внутри, ни на поверхности семяпочек не было обнаружено чужеродных зерен пыльцы. Хотя одновременно происходило цветение злаков и других растений, 98,9% семяпочек содержали только пыльцу подокарпа. Лишь семь семяпочек содержали чужеродные частицы сажи или песка, тогда как на поверхности экспонировавшихся в этот период липких стекол наблюдался широкий спектр пыльцы и минеральных частиц (Nieuwmeyer, 2002).

Приспособление растений к энтомофилии и анемофилии связано со специфичными, стереотипными признаками строения цветка. Однако эта связь зачастую слабая, особенно в открытых, неспециализированных цветках с редуцированным околоцветником. По этой причине опыление насекомыми отмечено у растений, несущих типичные однополые анемофильные цветки, без какого-либо околоцветника и аттрактантов. У ряда растений с открытыми энтомофильными цветками наблюдается обратная картина. Показано, что у таких энтомофильных видов, как черемуха, розмарин, базилик, амурский бархат и др. опыление в той или иной степени может осуществляться воздушными течениями (Пономарев и Демьянова, 1980). Растения высокогорной, произрастающей на высоте 3130 м над уровнем моря популяции *Hormathophylla spinosa (L.) Kupfer* (семейство Cruciferae) самостерильны, и у них отсутствует апомиксис. Они имеют типичные актиноморфные энтомофильные цветки, однако значительная доля семян у них образуется за счет опыления ветром. В природных усло-

виях семена завязывали 88,6% цветков. В случае, когда исключалась возможность опыления насекомыми, семена завязывали 16,4% цветков. Таким образом, неспециализированная система опыления позволяет этому виду колонизировать высокогорья и поддерживать там жизнеспособные популяции при малой численности насекомых-опылителей (Gomez and Zamora, 1996).

Наличие неспециализированной системы опыления является полезной адаптацией в случае, если растения могут произрастать в условиях, благоприятствующих ветроопылению либо насекомоопылению. Насекомоопыление может обеспечивать репродуктивный успех в закрытых, лесных местообитаниях, в которых насекомые-опылители встречаются в изобилии, тогда как ветроопыление может быть более важным на открытых участках. Например, у *Salix repens* (сем. Salicaceae) в нидерландских дюнах роль ветра в опылении варьировала в зависимости от места произрастания. На открытом участке 70% семян завязывалось вследствие опыления ветром, тогда как на опушке соснового леса за счет ветроопыления образовывалось лишь 20% семян (Culley et al., 2002). У произрастающих на севере Японии двух видов ив (*Salix miyabeana* и *S. sachaliensis*) относительное значение анемофилии определяется погодными условиями в период цветения. В сухую и ясную погоду основная масса пыльцы переносится ветром. При дождливой и ненастной погоде возрастает роль насекомоопыления (Tamura and Kudo, 2000).

Количественное соотношение энтомофильных и анемофильных родов и видов в мировой флоре цветковых растений установлено лишь приблизительно. Лишь около 1/10 из 250000 видов растений анемофильны. Около 30 из более чем 300 семейств цветковых растений имеют приспособления для распространения пыльцы с помощью ветра (Rantio-Lehtimaki, 1995). По другим оценкам, анемофилия найдена у представителей примерно 18% семейств покрытосеменных растений (Culley et al., 2002).

Доля анемофильных растений в растительном покрове определяется климатическими условиями данного района, наличием агентов – опылителей. Ветроопыляемые виды обычны в относительно открытых местообитаниях в условиях сухого климата, при котором переносимая по воздуху пыльца с большей вероятностью может достигнуть воспринимающей поверхности.

Анемофилия относительно редка в тропиках и, прежде всего, – в дождевых тропических лесах. В дождевых тропических лесах, изобилующих животными-опылителями, многие виды растений, в том числе некоторые злаки, опыляемые в умеренном климате ветром, представлены энтомофилами. Мощная завеса листьев, фильтрующая пыльцу, и ежедневные ливневые дожди, вымывающие пыльцу из атмосферы, необычайно разнообразный состав древесных пород (трудно встретить деревья одного и того же вида, растущие по соседству) – неблагоприятны для опыления ветром.

Если в тропиках условия для распространения пыльцы по воздуху неблагоприятны, то в средних и особенно в высоких широтах при недостатке насекомых-опылителей ветер является весьма важным и надежным агентом опыления. Для правильной оценки значения анемофилии необходимо учитывать ее роль в растительных сообществах. Большинство видов, доминирующих в растительном покрове внетропической суши, анемофильны. В Арктике, в степях и пустынях, на болотах и морских побережьях, в листопадных лесах умеренного климата ветроопыляемые растения играют ведущую роль, если не по количеству видов, то по количественному участию их в растительном покрове. Господствуя в растительных сообществах на огромных пространствах, они являются подлинными "победителями в борьбе за существование" и выражают наиболее полное приспособление к современным экологическим условиям внетропических областей. К этой группе относятся практически все доминанты и субдоминанты растительного покрова. Таковы, например, злаки в степях и на лугах, маревые и полыни в пустынях, многочисленные виды осок и пушиц на болотах и морских побережьях, карликовые березки в тундре, лесообразующие породы (береза, осина, дуб, граб, орешник) в листопадных лесах, все хвойные без исключения (Пономарев и Демьянова, 1980). Показано, что частота анемофилии возрастает с географической широтой и высотой над уровнем моря.

Пыльцевая продуктивность растений зависит от типа опыления. Цветки самонесовместимых перекрестноопыляемых видов продуцируют значительно больше пыльцевых зерен, чем близкородственные самосовместимые либо автогамные растения. Переход от ксеногамии к автогамии сопровождается и уменьшением относительной пыльцевой продуктивности, т.е. числа пыльцевых зерен, образующихся на одну семяпочку (табл. 2.1). Данная тенденция наблюдается как у энтомофильных, так и у анемофильных растений. Например, у ржи (Secale cereale) – облигатного ксеногамного вида – отношение числа пыльцевых зерен на семяпочку составляло примерно 57310, тогда как у преимущественно автогамной пшеницы (Triticum aestivum) оно варьировало от 1200 до12000 (Cruden, 1977).

Количества производимых растениями пыльцевых зерен очень велики. В ряде случаев масса продуцируемой пыльцы сопоставима с семенной продуктивностью растений, что обуславливает возможность переноса ветром значительных количеств пыльцы на большие расстояния. Например, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) в годы обильного цветения дает такие количества пыльцы, что вокруг сосновых боров на десятки километров распространяются так называемые сухие туманы, представляющие собой массу пыльцевых зерен, носящихся в воздухе (Гричук, 1956). Так, в 1954 г. урожай пыльцы в Швеции был так велик, что облака пыльцы принимали издали за лесной пожар (Некрасова, 1983).

Таблица 2.1

Типы опыления и число пыльцевых зерен на одну семяпочку
(по Cruden, 1977)

Тип опыления	Число проанализированных видов	Число пыльцевых зерен на одну семяпочку
Клейстогамия	6	4,7 ± 0,7
Облигатная автогамия	7	27,7 ± 3,1
Факультативная автогамия	20	168,5 ± 22,1
Факультативная ксеногамия	38	796,6 ± 87,7
Ксеногамия	25	5859,2 ± 936,5

Переход от качественных оценок к подсчетам количества продуцируемой растениями пыльцы был осуществлен в начале 20-го века. Одними из первых, но также наиболее полных исследований пыльцевой продуктивности растений являются работы Phol (Phol, 1937а; Phol, 1937б). Сведения о пыльцевой продуктивности растений довольно фрагментарны. Как правило, определяется количество пыльцевых зерен на тычинку. Количество пыльцы, продуцируемой цветком, соцветием и растением в целом, находят путем подсчета количества тычинок. Иногда пыльцевую продуктивность оценивают также по количеству пыльцы, осевшей на поверхность почвы или собранной пчелами с единицы площади. Количество пыльцевых зерен, продуцируемых одной тычинкой, у различных видов растений колеблется в широких пределах (табл. 2.2, приводится по Erdtman 1943; Erdtman 1969; Nair and Rastogi, 1963; Сладков, 1967; Глазунова, 1994; Федорова, Вронский, 1980; Molina et al., 1996; Bereterbide et al., 2002).

Количество пыльцы, продуцируемой одной тычинкой, может варьировать у особей, принадлежащих к разным популяциям либо сортам данного вида. Например, Sree Rangaswamy and Raman (1973) показали, что полиплоидия у риса (*Oriza sativa*) вызывает увеличение количества пыльцевых зерен, их размеров и величины пыльника. Значительное варьирование числа пыльцевых зерен в одном пыльнике наблюдалось у различных сортов мягкой (*Triticum aestivum*) и твердой (*T. durum*) пшеницы (Joppa et al., 1968). При этом у близкородственных форм наблюдается четкая корреляция между размерами пыльника и количеством продуцируемой им пыльцы.

Один цветок бука европейского (*Fagus silvanica*) продуцирует 12000, липы сердцевидной (*Tilia cordata*) – 43500, дуба скального (*Quercus sessiliflora*) – 41200 пыльцевых зерен. Особенно много пыльцевых зерен образуется в микростробилах хвойных. Например, у сосны черной австрийской (*Pinus nigra*) – 1480000, у *Piceae excelsa,* по подсчетам разных авторов, – от

Таблица 2.2

Пыльцевая продуктивность некоторых растений

Вид	Число пыльцевых зерен в пыльнике	Число тычинок в цветке	Продуктивность пыльцевых зерен на цветок
Botriochloa pertusa	32	3	97
Chenopodium album	133	5	666
Azadirachta indica	211	9	1900
Trifolium repens	220	10	2200
Tussilago farfara	230	5	1150
Cynodon dactilon	800	3	2400
Amaranthus spinosus	827	5	4136
Acer plantanoides	1000		≈8000
Xanthiutn sirumarium	1056	5	5283
Cedrela toona	1300	5	6500
Malus silvestris	1400 – 6250	–	–
Argemone mexicana	2650	70	185500
Calluna vulgaris	8000 (2000 тетрад)		
Holoptelea integrifolia	8500	7	59500
Fraxinus excelsior	12500		
Secale cereale	19000	3	57000
Morus alba	23388	4	93550
Rumex acetosa	30000	6	180000
Nicotiana tabacum	32000	5	160000
Salmelia malabarica	42000	66	2772000
Cannabis sativa	70000	5	350000

590000 до 1800000, у *Juniperus communis* – 400000, у *Pinus montana* – 300000, у *Pinus silvestris* – 158000, у *Abies alba* – 150000 зерен пыльцы (Erdtman, 1943). По другим данным, в одном микроспорофиловом колоске сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) содержится около 10^6 пыльцевых зерен, и примерно такое же количество пыльцевых зерен дает один побег конопли (Поддубная-Арнольди, 1964).

Соответственно еще большие количества пыльцы производятся соцветиями покрытосеменных или мужскими побегами хвойных. Одно соцветие

дуба скального продуцирует 555000, дуба черешчатого (*Quercus robur*) – 1250000, бука европейского – 175000, березы бородавчатой (*Betula pendula*) – 5450000, березы пушистой (*B. alba*) – 6000000, ольхи черной (*Alnus glutinosa*) – 4445000, лещины или орешника обыкновенного (*Corilys avelana*) – 555000, бука европейского – 175000, клена ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus*) – 25000000, щавеля конского (*Rumex acetosa*) 393000000, рогоза узколистного (*Typha angistipholia*) – 174000000, ржи (*Secale cereale*) – 4250000. Одна корзинка мать-и-мачехи обыкновенной содержит 51750 пыльцевых зерен. Каждый цветущий колос райграса, ежи сборной, бухарника шерстистого и канареечника дает от двух до пяти миллионов пыльцевых зерен. Мужские побеги *Pinus nigra, Pinus montana, Pinus silvestris* производят соответственно 22500000, 7500000 и 5775000 зерен пыльцы (Рыбакова и Смирнова, 1988; Mullins and Emberlin J., 1997; Erdtman, 1943; Глазунова, 1994, Нокс, 1985).

Расчеты показывают, что одна десятилетняя ветвь березы бородавчатой продуцирует 118, дуба скального – 111, липы сердцевидной – 89, клена ложноплатанового – 336, бука европейского – 28, лещины – 244, ольхи серой (*A. incana*) – 302, граба обыкновенного (*Carpinus betulus*) – 95; *Pinus nigra, Picea excelsa, Pinus montana, Pinus silvestris* – соответственно 120, 107, 52 и 346 миллионов пыльцевых зерен (Erdtman 1943; Erdtman 1969).

По разным оценкам, средний выход пыльцы с одного побега кедра сибирского (*Pinus sibirica Du Tour*) составляет 0,1 г. Продуктивность одного модельного дерева кедра сибирского в насаждении составила около 3 кг, сосны обыкновенной (*Pinus silvestris L.*) – до 2 кг за сезон, а в случае отдельно стоящего дерева – до 10 кг. Пыльцевая продукция отдельного взрослого дерева пихты сибирской составляет около 350 – 450 г, дерева березы бородавчатой – около 1,7 кг (Некрасова, 1972; Некрасова, 1983; Поддубная-Арнольди, 1964).

Лиственница европейская, высотой 12 м и диаметром 25 см, в среднеурожайные годы продуцирует около 84 тыс. микростробилов и 0,5 кг пыльцы. Лиственница гибридная (японская и европейская), высотой 15 м, диаметром 18,5 см, – 59 тыс. микростробилов и 0,4 кг пыльцы (Туминаускас, 1974). По оценке некоторых исследователей, одно девятнадцатилетнее дерево *Pinus radiata* в г. Канберра (Австралия) образует около 2,42 кг пыльцы. При четырехстах деревьях на гектар пыльцевая продуктивность составит 970 кг. Один гектар четырнадцатилетних деревьев *P. radiata* в Новой Зеландии образовывал 250 кг пыльцы (Greenfield, 1999). По мнению этого автора, некоторые леса могут образовывать 1 – 3 тонны пыльцы на гектар.

Предпринимались попытки определить количество пыльцы, продуцируемое древесными растениями за многие годы. В 30-е гг. прошлого века Pohl (1937а, 1937б) оценил количество пыльцы, какое обычное лесное дерево продуцирует за пятьдесят лет. Согласно результатам его исследова-

ний образует около 20.450.000.000 за пятидесятилетний период. Если это значение принять за единицу, то получится следующая сравнительная таблица 2.3 (приводится по Erdtman, 1943; Erdtman, 1969).

Нельзя забывать, что пыльцевая продуктивность древесных растений зависит от возраста насаждений и может очень быстро изменяться с возрастом. Например, в Воронежской области на плантации семенного происхождения сосны обыкновенной в 1972 г. образовалось 41,6 тыс., а в 1973 г. – уже 112,5 тыс. мужских побегов (Ефимов и Белобородов, 1975). Кроме того, в разные годы пыльцевая продуктивность одного и того же насаждения может различаться в десятки раз. Например, рассчитанная по данным пыльцеуловителей пыльцевая продуктивность сосны обыкновенной в Республике Коми колебалась за 10 лет с 0,1 до 125 кг/га. В кедровниках Западного Саяна количество пыльцы на одно дерево варьировало от 0,03 до 8,60 кг (Некрасова, 1983). Заметно различается пыльцевая продуктивность в разных пунктах произрастания. В период наблюдения количество пыльцы, образуемой, соответственно, на дерево и на гектар у *Pinus roxburghii* варьировало от 1953,6 до $2727{,}2\times10^{9}$ и от 2,91 до $4{,}26\times10^{14}$ пыльцевых зерен. В популяции, произрастающей на большей высоте, пыльцевая продуктивность варьировала от 1247,5 до $2038{,}9\times10^{9}$ на дерево и от 2,24 до $3{,}18\times10^{14}$ на гектар соответственно (Khanduri and Sharma, 2002).

Зависимость пыльцевой продуктивности отразмеров дерева весьма отчетливо показана в работе Molina et al. (1996). Исследовалась общая пыльце-

Таблица 2.3

Абсолютная и относительная пыльцевая продуктивность древесных растений за 50-летний период (Erdtman, 1943; Erdtman, 1969)

Вид	Количество продуцируемых пыльцевых зерен,	Относительная пыльцевая продуктивность
Fagus silvanica	20.450.000.000	1,0
Quercus sesiliflora	34.410.000.000	1,6
Pinus montana	59.260.000.000	2,9
Carpinus betulus	144.700.000.000	7,7
Picea abies	274.750.000.000	13,4
Betula pendula	278.480.000.000	13,6
Corilys avelana	280.450.000.000	13,7
Tilia cordata	280.490.000.000	13,7
Pinus silvestris	322.750.000.000	15,8
Alnus sp.	362.720.000.000	17,7

вая продуктивность индивидуальных деревьев десяти анемофильных видов растений (*Pinus pinaster, Ulmus minor, Juglans regia, Platanus hispanica, Quercus rotundifolia, Salix atrocinerea, Populus nigra, Acer negundo, Olea europaea* и *Fraximus angustifolia*, табл. 2.4).

Были выбраны по три модельных дерева каждого вида средней высоты, и было оценено число цветов на индивидуальное дерево и число зерен пыльцы на тычинку. Общая пыльцевая продуктивность варьировала от 1000 млн зерен у *Juglans regia* до более чем 500000 млн у *Quercus rotundifolia* на одиночное дерево. Пыльцевая продуктивность на тычинку колебались между 3000 зерен у *Juglans regia* и до 100000 у *Olea europaea*. Общая продуктивность пыльцы с дерева положительно коррелировала с диаметром кроны. Зависимость пыльцевой продуктивности от размеров кроны была кубической (Molina et al., 1996).

Травянистые растения также образуют значительные количества пыльцы. Один экземпляр конопли дает более чем 500 млн пыльцевых зерен, а один экземпляр щавеля – более 400 млн. У некоторых видов маревых (Kochia prostrata, Atriplex verrucifera) один экземпляр может дать от 27,7 до 73,8 млн пыльцевых зерен (Федорова, Вронский, 1980). В период цветения квадратный метр подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata*) за сутки образует 40 млн пыльцевых зерен (Hyde and Williams, 1946). Один гектар плевела многолетнего (*Lolium perene*) за сезон образует $2{,}11\times10^{13}$ пыльцевых зерен или 464 кг пыльцы с гектара (Smart et al., 1979). Кукуруза (*Zea mays*) дает около 50 кг пыльцы с 1 га (Фегри, ван дер Пейл, 1982). Один гектар райграса дает до 210 кг пыльцы с гектара за сезон, если траву не скашивать и не стравливать. Один экземпляр энтомофильного шалфея (*Salvia pratensis*) продуцирует всего до 1 млн пыльцевых зерен. Массовая продукция пыльцы некоторых травянистых растений приводится в табл. 2.5.

Так же, как и у древесных, у травянистых растений наблюдаются значительные колебания пыльцевой продуктивности по годам, обусловленные климатическими факторами (de la Guarda et al., 1998). Наблюдаются также значительные различия по пыльцевой продуктивности даже у видов одного рода. В частности, пыльцевая продуктивность одного растения разных видов борщевиков колеблется от 3,2 мг (борщевик маленький) до 112 мг (борщевик переднеазиатский) (Бородина, 2001, Бабарыкина, 1981). Прослеживается связь между пыльцевой продуктивностью и размерами растений. Например, по наблюдениям в г. Кордова (Испания) многолетние злаки продуцируют больше пыльцы (Prieto-Baena et al., 2003).

Довольно часто встречается утверждение, что у анемофильных растений пыльцевая продуктивность значительно выше, чем у насекомоопыляемых. Показателем может служить число зерен пыльцы, образуемых на одну семяпочку. По мнению Никлса, у ветроопыляемых растений отношение образовавшихся пыльцевых зерен к образовавшимся семяпочкам, как

Таблица 2.4

Данные по измерению пыльцевой продуктивности десяти видов древесных анемофилльных растений (по Molina et al., 1996)

Вид	№	Высота, м	Диаметр кроны, м	Число пыльцевых зерен на пыльник	Число пыльцевых зерен на цветок ($\times 10^3$)	Число пыльцевых зерен на соцветие ($\times 10^3$)	Число пыльцевых зерен на растение ($\times 10^6$)
1	2	3	4	5	6	7	8
Pinus pinaster	1	6,5	4,5	3124	138,4	4497,8	20,9
	2	7,0	5,8	3664	139,2	3968,1	32,3
	3	5,5	7,7	2668	121,9	3596,9	22,2
Ulmus minor	1	4,2	10,5	5076	20,8	462,0	8,0
	2	8,0	5,5	8532	33,3	595,6	5,0
	3	8,0	6,5	7760	31,0	502,8	5,8
Juglans regia	1	5,0	4,5	5628	86,1	21208,5	1,8
	2	6,5	6,8	3264	42,1	7755,9	2,3
	3	6,0	4,3	3344	51,8	9806,6	2,8
Platanus hispanica	1	6,0	6,1	31744	174,6	10353,3	114,9
	2	6,5	5,3	55272	304,0	15321,4	126,3
	3	7,0	8,3	35196	193,6	12853,6	250,6
Quercus rotundifolia	1	4,0	11,2	28168	18,9	343,5	130,1
	2	5,0	10,0	4800	27,4	519,8	109,4
	3	4,5	11,5	6264	54,5	1117,2	633,5

Окончание табл. 2.4

1	2	3	4	5	6	7	8
Salix atrocinerea	1	8,0	7,6	7424	118,0	4709,9	47,7
	2	9,0	6,4	10912	139,7	6159,6	41,3
	3	8,0	8,2	7740	126,9	5978,7	36,0
Populus nigra	1	6,0	5,8	6928	13,9	3301,9	125,8
	2	3,5	5,3	11992	24,0	6710,7	134,7
	3	3,0	6,8	8304	16,6	3416,3	113,0
Acer negundo	1	6,5	7,0	96520	395,7	5298,9	250,1
	2	5,0	5,6	17364	79,9	1109,6	37,0
	3	6,0	5,4	18988	87,3	995,0	15,2
Olea europaea	1	3,5	6,1	94240	188,5	3166,5	108,3
	2	3,5	4,2	104600	209,2	3472,7	40,7
	3	4,0	5,1	83320	166,6	2349,6	29,1
Fraximus angustifolia	1	7,0	8,0	47556	95,1	1436,2	160,7
	2	5,0	6,5	42240	84,5	1132,0	11,2
	3	7,0	7,5	52720	105,4	1792,5	56,5

Таблица 2.5

Пыльцевая продукция некоторых травянистых растений
(приводится по Федоровой и Вронскому, 1980)

Растение	Продукция пыльцы в одном цветке, г
Epilobium angustifolium	0,004
Trifolium repens	Мало (373 цветка весили 0,007 г)
Hypochaeris radicata	0,006
Centaurea nigra	0,0024
Heracleum spondylium	0,0008
Papaver orientale	0,001

правило, в три раза больше, чем у насекомоопыляемых растений (Niklas, 1985). Данное утверждение представляется спорным. Например, число зерен пыльцы, образуемых анемофильной рожью (*Secale cereale*) на один семязачаток (52310), меньше, чем число зерен пыльцы, образуемых энтомофильными конским каштаном (*Aesculus hippocastanum*), кленом явором (*Acer pseudoplatanus*), грушей (*Pyrus communis*) (соответственно 451543, 94078 и 60778), но больше, чем энтомофильная липа (*Tilia cordata*) (43500). В свою очередь, та производит больше пыльцы, чем такие типичные анемофилы, как кукуруза (*Zea mays*) (14636) и береза (*Betula verrucosa*) (6734) (Пономарев, 1964; Пономарев, Демьянова, 1980).

Абсолютные значения пыльцевой продуктивности у ряда энтомофильных видов также весьма высоки. Согласно Erdtman (1943), энтомофильная липа сердцевидная продуцирует больше пыльцы, чем такие анемофильные растения, как береза бородавчатая и дуб скальный (табл. 2.4). Один цветок гречихи (*Fagopiron esculentum*) производит от 0,125 до 0,436 мг пыльцы, а пыльцевая продуктивность гектара посева составляла 68,9 – 308,9 кг/га, что вполне сопоставимо с количеством пыльцы, образуемым такими анемофильными видами, как кукуруза, райграс и плевел многолетний. Таким образом, мнение о более высокой пыльцевой продуктивности анемофильных растений по сравнению с энтомофильными (как абсолютной, так и относительной, по числу пыльцевых зёрен на семяпочку) представляется недостаточно обоснованным.

Глава 3. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВОЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ АЭРОПЛАНКТОНА

Для изучения закономерностей распространения воздушным путем пыльцы и спор применяются различные прямые и косвенные методы. В принципе все косвенные способы исследования переноса пыльцевых зерен по воздуху сводятся к следующим:

1. Постановка экспериментов с перекрестным опылением растений, находящихся на различных расстояниях (метод применяется в основном селекционерами и агрономами). Самой простой и наиболее достоверной его разновидностью является метод "маркирующего гена" (маркирующий ген – доминантный ген с относительно сильно выраженным эффектом). Одно или несколько растений, несущих этот ген, размещают в центре поля с нормальными растениями. Затем собирают семена на разном расстоянии от "маркированных" растений и подсчитывают долю "маркированных" семян и сеянцев. Если "маркирующее" растение гетерозиготно по "маркирующему" гену, то лишь половина его потомства несет "маркирующий" ген. Поэтому в потомстве какого-либо нормального растения частота опыления пыльцой "маркирующего" в два раза больше частоты встречаемости семян или сеянцев с "маркирующем" геном. Метод использовался при изучении опыления кукурузы и других растений (Райт, 1978).

2. Изучение состава пыльцы и спор в поверхностных слоях почвы, снега или льда в районах Арктики, в пробах из поверхностного слоя осадков морских водоемов.

3. Выявление заносных элементов в современных спектрах по ботаническому составу типов растительности и экологии растений (Федорова, Вронский, 1980).

4. Оценка дальности полета пыльцевых зерен по теоретическим подсчетам, основанным на их физических свойствах, величине, удельном весе и скорости седиментации (Giddings et al., 1997а; Giddings et al., 1997б).

Косвенные методы позволяют получать качественную информацию о содержании пыльцы в воздухе, оценить дальность и направление переноса пыльцы. Хотя сведения, получаемые с их помощью, весьма интересны, однако в целом они играют второстепенную роль в изучении пыльцевой составляющей аэропланктона.

Основную массу данных о содержании пыльцы в воздухе получают путем краткосрочного или длительного улавливания пыльцы непосредственно из атмосферы с помощью того или иного прибора. При этом содержащиеся в воздухе частицы переводятся на какую-либо поверхность и затем исследуются либо непосредственно путем микроскопирования, либо при использовании иммунологических методов идентификации пыльцы, после предварительной обработки отобранных проб атмосферного аэрозоля (Грегори, 1964; Morris, 1995).

Устройства, предназначенные для улавливания пыльцы из атмосферы, должны при любой скорости ветра эффективно захватывать все частицы размерами 5 – 50 мкм и отбирать значительные объемы содержащего пыльцу воздуха. Они также должны иметь простую конструкцию, легко устанавливаться и обслуживаться, обладать способностью работать в течение продолжительных интервалов времени и, в идеале, не зависеть от источников питания и быть недорогими (Hyde, 1972). Специально для отбора пыльцы было сконструировано несколько приборов. В то же время создано множество устройств для улавливания грибных спор, бактерий и других частиц биоаэрозоля. Сходство размеров грибных спор и пыльцы позволяет использовать их для улавливания пыльцевых зерен (Mullins, Emberlin, 1997).

Выбор метода анализа пыльцевого компонента аэропланктона и типа отбирающего устройства зависит от целей исследования. В практику постоянно вводятся новые модификации и усовершенствования отбирающих устройств и новые методы отбора. Все они пригодны при определенных обстоятельствах и каждое, в свою очередь, обладает полезными чертами, но в настоящее время все еще нет приборов, которые бы удовлетворяли нуждам всех исследователей (Nevalainen et al., 1992; Griffiths, DeCosemo, 1994). Ниже приводятся краткие описания различных методов улавливания пыльцы из атмосферы и используемых при этом устройств.

3.1. Седиментация из воздушного потока

Метод основан на использовании отложений, образующихся на открытых поверхностях. Обычно в качестве улавливающих поверхностей используют предметные стекла, покрытые липкой смазкой (глицерин-желатин, вазелин, силиконовое масло и др.) (Ермекова, Байтенов, 1988; Гурина, 1994). Большинство исследователей устанавливает стекла горизонтально, липкой поверхностью вверх, в укрытии, которое открыто потокам воздуха, но предоставляет укрытие от дождя. Наиболее часто применяемой разновидностью таких устройств является так называемая споровая ловушка Дурхама (рис. 3.1). Она состоит из двух параллельно расположенных дисков диаметром 22,5 см. Верхний диск поддерживается тремя винтами, с помо-

щью которых можно регулировать расстояние между дисками в пределах 9 – 11 см. В центре нижнего диска закреплена специальная подставка для предметного стекла. Стекла, как правило, экспонируют в течение 24 часов и ежедневно (в течение сезона наблюдений) заменяют новыми. Этот метод широко применяется с 1873 г., когда Блэкли, изучавший сенную лихорадку, использовал его в своих ранних наблюдениях за пыльцой в Манчестере (после экспериментов с другими способами ориентации пластинок) (Durham, 1946).

Данный метод дешев, прост и обеспечивает непрерывность в работе. Он очень широко распространен, и именно ему мы обязаны значительной частью наших знаний о микрофлоре воздуха. Однако как количественный метод забора проб в полевых условиях он имеет значительные недостатки. При его использовании неизбежны сильные искажения из-за преимущественного осаждения более крупных частиц (Грегори, 1964). Эффективность захвата пыльцы горизонтальными стеклянными пластинками крайне низкая. При скорости воздушного потока 0,5 м/с она составляет менее 3% и снижается с ростом скорости потока. Например, при скорости ветра 9,7 м/с она составляет менее 1%. Улавливание обусловлено преимущественно не процессами седиментации, а турбулентным осаждением частиц. Из-за него почти столько же частиц оседают на нижней поверхности пластины, как и на верхней. У передней кромки пластин наблюдается краевой эффект – поток воздуха, направленный вверх, который может полностью перенести пыльцу через стекло (Mullins, Emberlin, 1997). Использование более тонких стекол, толщиной 0,5 мм, увеличивает эффективность осаждения, поскольку снижает влияние передней кромки (Nicholson, 1995). Вследствие указанных выше причин результаты улавливания пыльцы на горизонтальные стекла с трудом поддаются количественной интерпретации (Грегори, 1964). По ним трудно оценить концентрацию пыльцы в атмосфере.

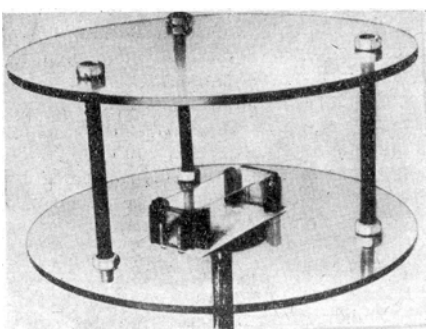


Рис. 3.1. Пыльцеуловитель Дурхама (Durham, 1946, цит. по Лукманова, 1967)

При долгосрочных отборах проб, иногда совпадающих по протяженности с вегетационным периодом, используют ловушку Таубера, состоящую из цилиндрического контейнера высотой 10 см и 10 см в диаметре, закрытого сверху крышкой диаметром 15 см, с отверстием диаметром 5 см в центре (рис. 3.2). Частицы, попадающие в это отверстие, улавливаются тонким слоем глицерина на дне контейнера. Ловушка имеет отверстие, закрываемое рифленым стопором, которое позволяет извлекать ее содержимое. В зависимости от целей исследования ее либо устанавливают открыто, собирая частицы, захваченные каплями дождя, либо снабжают алюминиевым дождевым экраном 45 см в диаметре, поднятым на 12,5 см над отверстием ловушки. Эффективность отбора у ловушки Таубера низкая. Она не зависит от направления ветра, но зависит от скорости оседания частиц и скорости ветра. К достоинствам этого пылеуловителя можно отнести его способность удерживать достаточно большое количество частиц без потерь, а также возможность его эксплуатации в течение длительного времени без обслуживания (Tauber, 1974). В основном ловушку Таубера используют при палеопалинологических исследованиях, в которых определяется относительная доля осевших пыльцевых зерен, а не концентрация пыльцы в воздухе (Lacey, Venette, 1995; Cundill, 1998).

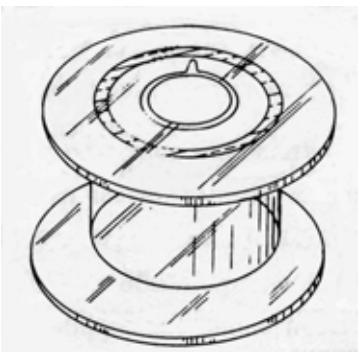


Рис. 3.2. Пыльцевая ловушка Таубера (Tauber, 1974; цит. по Erdtman's Handbook of Palynology, 1992)

3.2. Осаждение спор при помощи ветра

Улавливание спор на вертикальные или наклонные предметные стекла. Метод впервые был применен Блэкли, который экспонировал четыре стекла, обращенные одновременно на четыре стороны света. Обычно в течение 24 часов экспонируют только одно стекло, установленное на флюгере таким образом, чтобы оно все время было обращено липкой поверхностью к ветру (Грегори, 1964). Ориентация стекол под углом к ветру увеличивает

эффективность осаждения, поскольку снижает влияние краевого эффекта, возникающего у передней кромки. Данный метод не позволяет получать количественные результаты, поскольку эффективность улавливания низкая, она подвержена значительным колебаниям, обусловленным изменениями направления и скорости ветра (Mullins, Emberlin, 1997; Lacey, Venette, 1995). При заборе данным методом проб воздуха с самолетов пластинки устанавливали под прямым углом к направлению полета. При скоростях воздушного потока, равных скоростям самолета, данное приспособление служит эффективной ловушкой для любых аэрозольных частиц, за исключением самых мелких (Грегори, 1964).

Улавливание пыльцы на вертикальные цилиндры. У ветроопыляемых растений улавливающая поверхность рыльца представляет собой узкий цилиндр, экспонирующийся в обтекающем воздухе. Эффективность улавливания возрастает с возрастанием длины улавливающего рыльца пестика (Mullins, Emberlin, 1995). Впервые эту систему улавливания пыльцы сымитировал Ремпе, использовав латунный цилиндр диаметром 14 мм и 45 мм длиной, покрытый липкой целлюлозной пленкой (Грегори, 1964). Грегори показал, что с возрастанием диаметра цилиндра снижается его коэффициент захвата им аэрозольных частиц. Коэффициенты захвата частиц цилиндрами снижаются также при уменьшении скорости ветра. Коэффициент захвата пыльцы цилиндром Ремпе при скорости ветра 9,7 м/сек был примерно 36%, но только около 1,2% при скорости ветра 1,1 м/сек. Коэффициент захвата цилиндра диаметром 0,18 мм при скорости ветра 9,7 м/сек был около 94,4% и ≈76,2% при скорости ветра 1,1 м/сек (Mullins, Emberlin, 1995).

Грегори (Gregory, 1951) предложил использовать в исследованиях цилиндр диаметром 0,48 – 0,53 см. Данный цилиндр покрывают целлюлозной пленкой шириной 1,6 см, смазывают глицерин-желатином и устанавливают под навес от дождя, аналогичный таковому в ловушке Дурхама (рис. 3.3). После экспозиции целлофановая лента монтируется на предметное стекло и просматривается под микроскопом.

Минимально возможный диаметр цилиндра и одновременно максимальный коэффициент захвата частиц, пожалуй, достигнут во флажке-заборнике Харрингтона (Harrington, 1959), представляющем собой миниатюрный флюгер из целлулоидной ленты, укрепленный на оси, вращающейся в подшипниках с малым моментом трения. В данном устройстве отбирающим цилиндром служит стеклянная нить диаметром порядка 0,1 мм.

Для долгосрочных наблюдений в удаленных местах может использоваться ловушка, сконструированная Коуром. Она состоит из 400 $см^2$ фильтрующего экрана, который постоянно ориентирован против ветра. При проходе воздушного потока сквозь экран пыльца оседает на нем. Метод используется аэробиологами некоторых областей Европы, например Северной Испании, для построения пыльцевых календарей. Его преимуще-

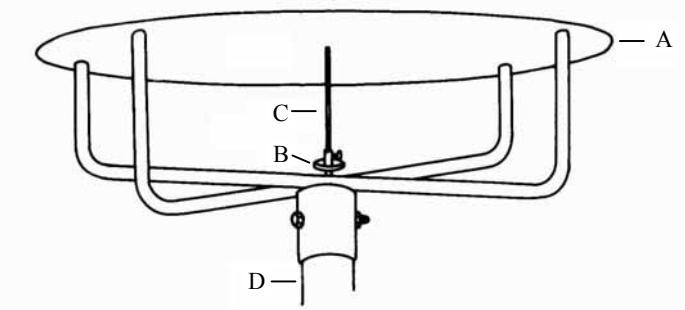


Рис. 3.3. Отбирающий цилиндр:

A – пластина, защищающая от дождя; B – цилиндр, содержащий резервуар с машинным маслом для защиты от заползания насекомых, C – стеклянный стержень, покрытый целлофановой пленкой и смазанный вазелин-парафиновой смазкой либо глицерин-желатином; D – столбик, на который монтируется ловушка (Gregory, 1951, цит. по Lacey, Venette, 1995).

ства – низкая стоимость и отсутствие потребности в источниках питания. Однако обработка образцов занимает много времени и метод непригоден для суточных наблюдений. Кроме того, невозможно определить эффективность отбора пыльцы данным методом (Mullins, Emberlin, 1995).

Общим недостатком методов, перечисленных выше, является то, что эффективность улавливания частиц аэрозоля описанными устройствами зависит от скорости и направления ветра.

3.3. Ловушки с принудительным отбором проб

В настоящее время для исследования атмосферного аэрозоля в полевых условиях применяются устройства с принудительным отбором заданных объемов воздуха, которые могут функционировать в значительной степени независимо от скорости ветра и размера частиц. В данных устройствах частицы задерживаются на фильтрах, плоских поверхностях либо в жидкости. При этом воздух прогоняется сквозь прибор, либо улавливающие поверхности движутся сквозь воздух. В зависимости от физического механизма улавливания частиц среди отбирающих устройств различают импакторы, фильтры, импиджеры, циклоны. Такая группировка отбирающих устройств не вполне обоснованна, но зато, несомненно, удобна.

При отборе проб измеряемая концентрация и распределение частиц по размерам должны как можно точнее соответствовать фактическим концентрации и дисперсности аэрозоля в невозмущенном воздушном потоке.

Есть несколько причин, приводящих к различию измеряемой и фактической концентрации. Одна из них – гравитационное или инерционное осаждение в пробе, поскольку при движении газа в отбирающем устройстве может происходить оседание крупных частиц на стенках прибора (рис. 3.4а). Кроме того, осаждение или селективный отбор на входной части пробоотборника может приводить к увеличению или занижению концентрации крупных частиц (Райст П., 1987). Так, если ось пробоотборного устройства не совпадает с осевой линией потока воздуха, то в силу своей инерции некоторые частицы могут быть потеряны из-за импакции, и измеряемая концентрация окажется заниженной по сравнению с фактической (рис. 3.4б). В случае, когда скорость пробоотбора превышает скорость потока, некоторые частицы вследствие инерции сместятся с линий тока воздуха и не попадут в коллектор (рис. 3.5в). Это также будет приводить к занижению измеряемой концентрации. В случае, если скорость пробоотбора ниже скорости потока, частицы из-за инерции могут сместиться из пограничного слоя воздуха, обтекающего коллектор, и попасть в пробу (рис. 3.5б). В результате проба будет переобогащена крупными частицами (Mitchell, 1995).

Если пробоотборник размещен соосно с потоком и скорость отбора равна скорости потока, то пробоотбор называют изокинетическим, а концентрации частиц аэрозоля в атмосфере и отбираемой пробе воздуха совпадают (рис. 3.5а). Количественный отбор атмосферного аэрозоля в природ-

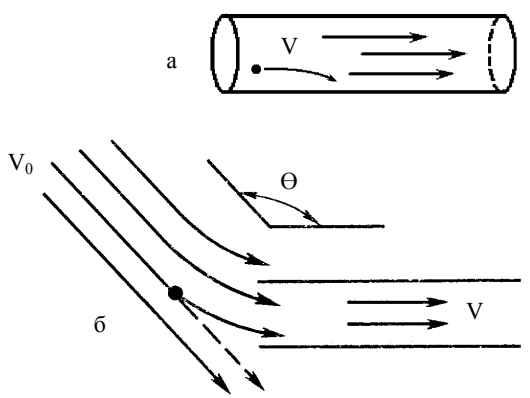


Рис. 3.4. Потери частиц при отборах проб:

а – потери частиц в пробе из-за осаждения на стенки прибора; б – потеря частиц из-за отбора из потока, несоосного отбирающему устройству. V – скорость пробоотбора, V_o – скорость потока воздуха, θ – угол между потоком воздуха и осью отбирающего устройства (по Райст П., 1987).

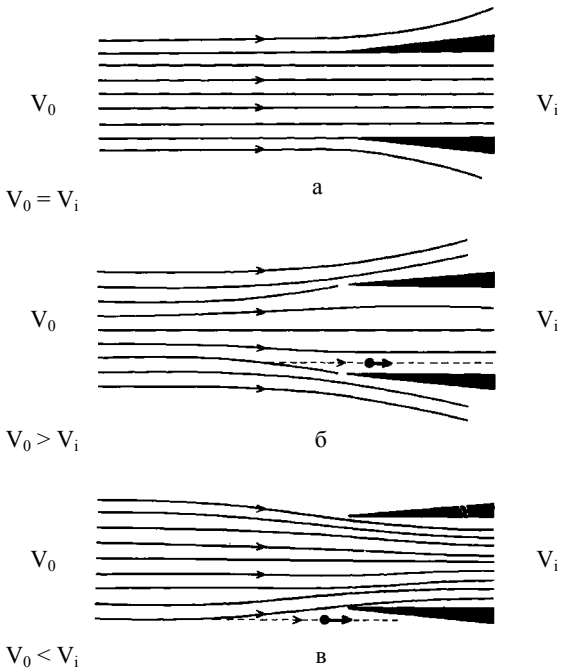


Рис. 3.5. Изокинетический и неизокинетический отборы проб аэрозоля:

V_o – скорость ветра; V_i – скорость отбора пробы аэрозоля.

ных условиях, в которых постоянно изменяются как направление, так и скорость ветра, – крайне сложная задача. Несмотря на попытки многих исследователей сконструировать коллектор частиц, автоматически ориентирующийся по направлению ветра регулирующий скорость потока отбираемого воздуха таким образом, чтобы она было равна локальной скорости ветра в окружающей среде, результаты были разочаровывающими. Поэтому при оценке концентрации аэрозольных частиц зачастую приходится учитывать систематическую ошибку, обусловленную неизокинетическим пробоотбором (Nicholson, 1995).

Важной характеристикой любого отбирающего устройства является "диаметр отсекания" d_{50}, который обозначает диаметр частицы, при котором 50% частиц улавливается и 50% проходит через импактор. С ростом размера частиц эффективность их отбора быстро возрастает. Поэтому при

исследованиях атмосферного аэрозоля обычно предполагают, что улавливаются все частицы размером равным либо выше d_{50} (Nevalainen et al, 1992).

За последние 40 – 60 лет сконструировано множество разнообразных аспирационных устройств для отбора частиц биоаэрозоля, в том числе и обеспечивающих изокинетический или почти изокинетический пробоотбор. Многие из них можно использовать для улавливания содержащейся в атмосфере пыльцы. Однако все они имеют определенные недостатки, например: ограниченную длительность отбора проб из-за проблем с их перегруженностью (у вращающихся плечевых импакторов); проблемы с вымыванием частиц из фильтров (различные фильтрующие отборники); сложность подготовки проб и др. (Hirst, 1995). Ниже приводится краткая характеристика аспирационных устройств, широко используемых при аэропалинологических исследованиях.

Инерционные заборники. В этих устройствах взвешенные в воздухе частицы осаждаются за счет соударения о твердую поверхность. Когда поток аэрозоля обтекает предмет, оказавшийся в потоке, и изменяет направление своего движения, то содержащиеся в нем аэрозольные частицы по инерции продолжают двигаться в прежнем направлении. Это приводит к отклонению их траекторий от линий тока среды в сторону их вогнутости. Отклонение аэрозольных частиц от линий тока воздуха может быть настолько существенным, что их траектории будут пересекать поверхность тела-препятствия. Таким образом, частицы, обладающие значительным импульсом, будут соударяться с препятствием. Этот процесс получил название "импакция" (от английского "impact" – удар, столкновение) (рис. 3.6). Он широко применяется для пробоотбора аэрозолей и лежит в основе работы любого импактора (Волощук В.М., 1971; Райст П., 1987). В инерционных заборниках применяется всасывание с помощью насоса, при этом скорость всасываемого через сопло воздуха возрастает до такой величины, при которой коэффициент захвата частиц достаточно велик (80 – 100%).

Каскадный импактор (рис. 3.7) состоит из разъемного фасонного канала, через который просасывается исследуемый воздух. При этом воздух проходит через ряд последовательно сужающихся щелей, скорость воздушного потока в каждом последующем канале увеличивается, и содержащиеся в нем частицы осаждаются на клейких стеклах, расположенных непосредственно за щелями; первая щель (входное отверстие) обращена навстречу ветру. В первоначальной модели прибора, предложенной Мэем в 1945 г., при просасывании 17,5 л/мин скорость воздушного потока при его прохождении через четыре последовательно расположенные щели составляла 2,2; 10,2; 20,4; 34 м/сек; при прохождении каждой щели с эффективностью 50% оседали частицы, диаметр которых превышал 12, 4, 2, и 1,1 микрона (Грегори, 1964; Lacey and Venette, 1995). Усовершенствованная модель каскадного импактора снабжена движущимися улавливающими

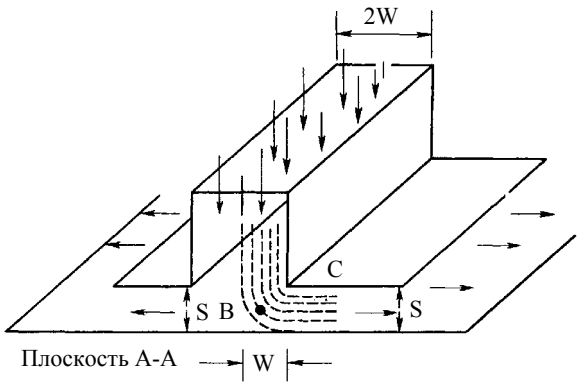


Рис. 3.6. Схема простейшего импактора. Воздух поступает сквозь длинную щель шириной 2W. Плоскость А-А расположена перпендикулярно исходному потоку на расстоянии S от края щели. При прохождении через щель воздушный поток меняет направление на 90°. Частицы, «не вписавшиеся» в поворот, соударяются с поверхностью А-А и остаются на ней (цит. по Райст П., 1987)

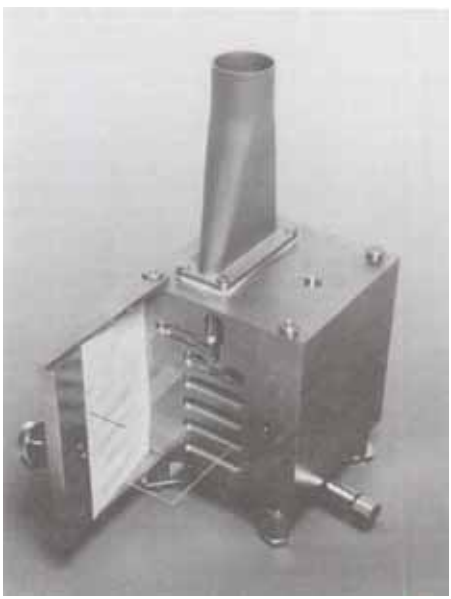


Рис. 3.7. Каскадный импактор (по Lacey, Venette, 1995)

поверхностями. Таким образом, каскадный импактор делит полученную пробу на четыре размерные фракции. Это высокочувствительное устройство, позволившее на Шетландских островах регистрировать крайне низкие концентрации заносной пыльцы из Скандинавии и Великобритании (на расстоянии более 250 км). Он весьма удобен для кратковременных заборов проб. Однако при измерении концентрации пыльцы в летние месяцы осадок на стеклянных пластинах становится слишком плотным для определения частиц методами световой микроскопии (Грегори, 1964; Lacey and Venette, 1995). В настоящее время исходная четырехстадийная модель не выпускается. Ей на смену пришла семистадийная версия каскадного импактора – так называемый "базовый каскадный импактор" ("ultimate cascade impactor"), которая также отбирает частицы на предметные стекла микроскопа (Crook, 1995a).

На основе каскадного импактора был сконструирован ряд устройств (например, различные ловушки Херста-Бурхарда и Крамера-Коллинза), в которых частицы аэропланктона оседают из воздушного потока, проходящего с заданной скоростью через щель, на медленно движущуюся липкую поверхность (Madeling and Madeling, 1995).

Автоматическая споровая ловушка Херста (рис. 3.8, 3.9) широко используется в аэробиологических исследованиях. Отборник принят в качестве стандартного большинством исследователей, отбирающих пыльцу в Европе. Ловушка разработана Херстом на основе четырехступенчатого каскадного импактора. Она состоит из одной ступени (ее параметры соответствуют второму патрубку каскадного импактора – размеры входной щели 2×14 мм, объем прокачиваемого воздуха – 10 л/мин). В качестве стандартной отбирающей поверхности в автоматической споровой ловушке используются предметные стекла микроскопа. Ловушка снабжена механическим приводом и рассчитана на работу в полевых условиях. В пробоотборнике Херста воздух втягивается через щель с теми же характеристиками, что и у второй ступени каскадного импактора, ударяется о липкую поверхность стеклянной пластины, движущейся относительно отверстия со скоростью 2 мм в час (48 мм в сутки). Входное отверстие обращено навстречу ветру и снабжено экраном, защищающим от дождя (по Hirst, 1952).

Широко распространенной модификацией ловушки Херста является споровая **ловушка Бурхарда** (рис. 3.10) (она рекомендована в качестве стандартной в большинстве европейских стран). Отбор частиц осуществляется на покрытую смазкой пластиковую ленту, намотанную на вращающийся барабан. Лента движется относительно отверстия со скоростью 2 мм в час, и полный оборот барабана происходит за 7 дней. Поэтому поверхности, на которые отбираются пробы, можно менять только раз в неделю. Вместе с тем часовой механизм данного устройства можно настроить для проведения суточных наблюдений (Mullins, Emberlin, 1997).

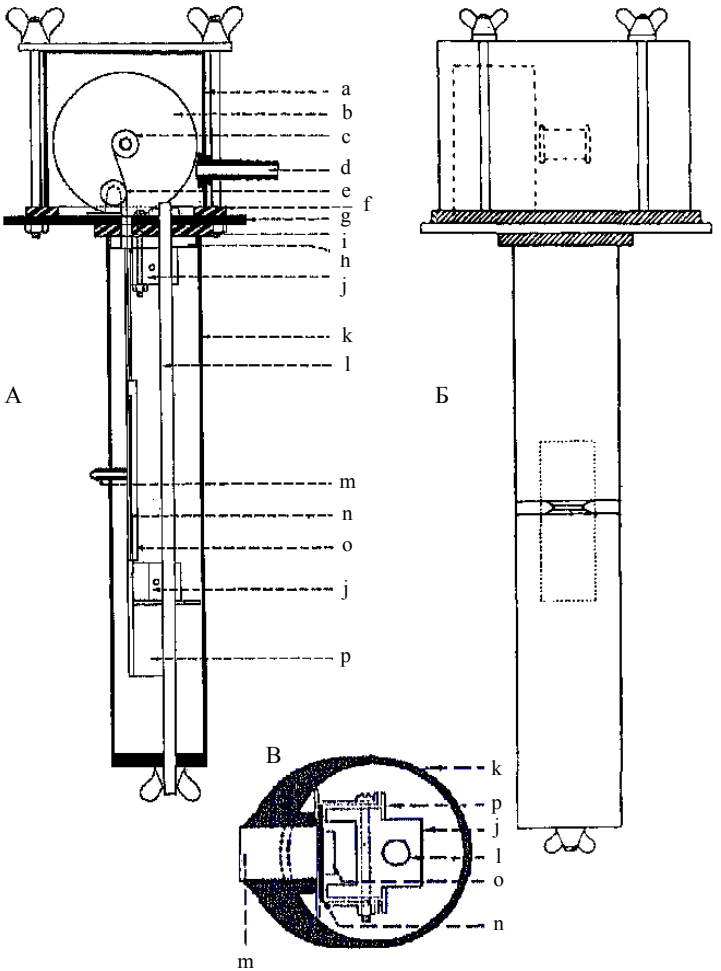
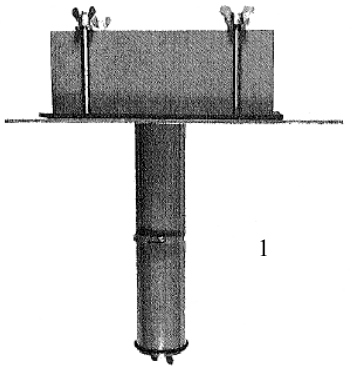
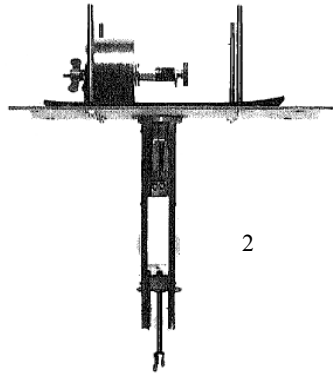


Рис. 3.8. Схема автоматической ловушки Херста:

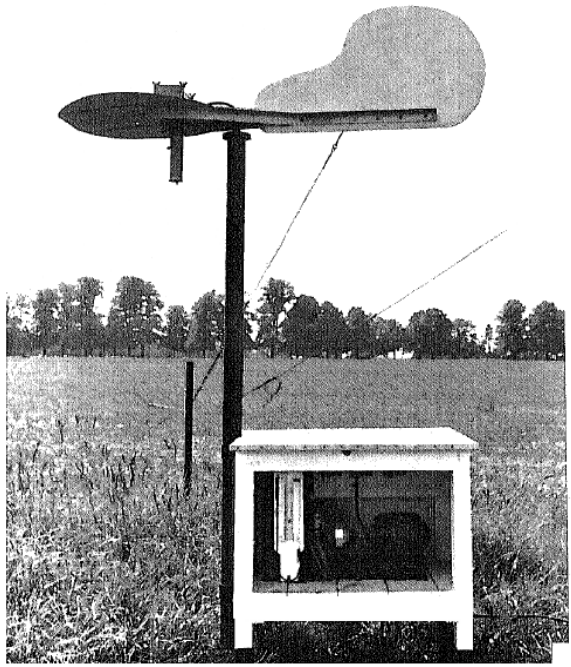
А – вид сбоку, продольный разрез; Б – вид спереди, наветренная сторона; В – поперечное сечение через входную щель; a – верхняя герметичная крышка, b – часовой механизм, c – барабан с нитью, d – патрубок для подсоединения к вакуумному насосу, e – направляющий ролик, f – резиновая прокладка, g – монтажная пластина, h – установочный диск, i – крепежные винты, j – объемная деталь, k – съемный цилиндр с отверстием, l – скрепляющий стержень, m – входная щель, обращенная навстречу ветру, n – стеклянная положка, o – держатель стекол, p – полоз для стекла (по Hirst, 1952).



1



2



3

Рис. 3.9. Ловушка Херста:

1 – внешний вид ловушки Херста с наветренной стороны; 2 – внешний вид ловушки Херста после удаления верхней герметичной крышки и цилиндра с впускным отверстием, стекло заменено белой пластиной; 3 – общий вид работающей ловушки (по Hirst, 1952).

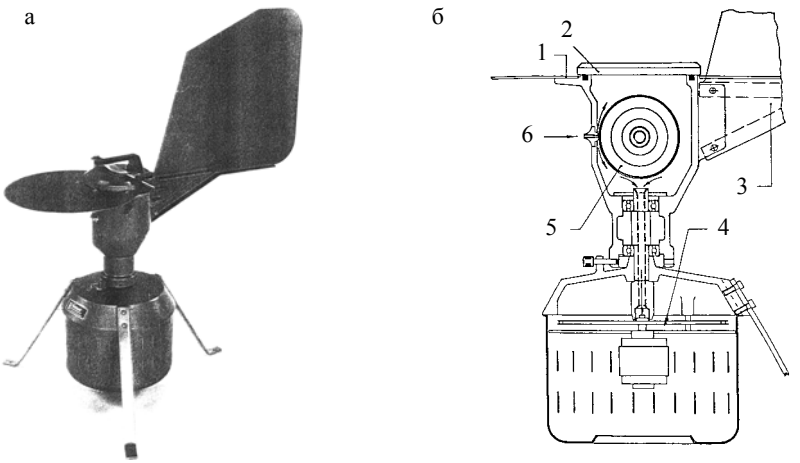


Рис. 3.10. Семидневная автоматическая объемная споровая ловушка Бурхарда:

а – общий вид; б – схема. 1 – дождевой навес, 2 – запирающая крышка, 3 – крыло флюгера, 4 – насос, 5 – вращающийся барабан, 6 – входная щель.

Эффективность улавливания данными устройствами зависит от размеров частиц, скорости ветра и характеристик улавливающей поверхности. В идеале для того чтобы отбор был изокинетическим, его скорость должна равняться скорости ветра. Однако быстрые изменения скорости ветра делают изокинетический отбор труднодостижимым. В экспериментах в аэродинамической трубе при расходе воздуха 10 л/мин и использовании вазелинового покрытия пластин эффективность улавливания спор *Lycopodium* составляла 62,4 – 93,8% при варьировании скорости ветра от 1,5 до 9,3 м/сек, с минимумом при скорости ветра порядка 5 м/сек (Lacey, Venette, 1995). Эффективность отбора, достигнутая этим отбирающим устройством, была близка к 70% при скорости ветра 6 м/с, когда отбор теоретически является изокинетическим (Mullins, Emberlin, 1997).

На основе ловушки Херста Морров Браун разработал ловушку, у которой отверстие ориентировано вверх, а не против ветра, и защищено от дождя экраном. Металлическая сетка закрывает доступ насекомым. Для увеличения эффективности отбора малых частиц ширина отверстия снижена до 0,5 мм. При работе рядом с ловушкой Херста она дает сопоставимые результаты, но, по-видимому, более эффективна при отборе ПЗ (×1,36 для пыльцы злаков). Существуют модификации этой ловушки, позволяющие проводить однодневные и многодневные наблюдения (Mullins and Emberlin, 1997).

Индивидуальный пробоотборник Бурхарда – карманный цилиндрический прибор с прямоугольным, в форме раструба, отверстием 14×2 мм на верхнем конце. Улавливание производится на предметное стекло, вставляемое сбоку и закрываемое вращающимся кольцевым затвором. Забор воздуха (10 л/мин) осуществляется портативным насосом, работающим от аккумуляторов, который может действовать непрерывно в течение восьми часов (Lacey and Venette, 1995).

В коллекторе Крамера-Коллинза улавливание частиц производится на вращающийся цилиндр, покрытый прозрачной лентой, смазанной силиконовым маслом. Воздух поступает в устройство через щель размерами 2×14 мм, причем скорость забора воздуха можно регулировать от 10 до 35 л/мин. Ориентация впускного отверстия прибора по направлению ветра осуществляется с помощью флюгера, соединенного с прибором. Скорость вращения цилиндра регулируется так, что время вращения можно изменять от одного часа до 32 дней. После окончания отбора цилиндр вынимается, и лента разрезается на сегменты, которые просматриваются под световым микроскопом (Cage et al., 1996).

Ловушки Херста, Бурхарда и однотипные им устройства очень удобны при систематических наблюдениях. Они имеют механический привод; забор проб близок к изокинетическому; идентификация спор производится визуально под микроскопом, а дискретность по времени может быть установлена с точностью ±1 ч и даже с большей. Преимуществом являются также простота, надежность и непрерывный режим работы; для их обслуживания достаточно нескольких минут в сутки. К недостаткам относятся значительная стоимость, потребность в питании электроэнергией, трудоемкость просмотра предметных стекол под микроскопом (Грегори, 1964).

Широко используемый в аэробиологических исследованиях **заборник Андерсена** по принципу действия сходен с каскадным импактором. Воздух просасывается через круглое входное отверстие и затем последовательно проходит через шесть круглых пластинок, каждая из которых имеет по 400 отверстий (чем дальше от входа расположена пластинка, тем мельче отверстия). Споры, прошедшие через отверстия, осаждаются на стерильной среде, находящейся в чашках Петри (рис. 3.11). При этом для каждой фракции частиц может быть использована своя особая среда. Расход воздуха в заборнике этого типа составляет 28,3 л/мин; потери на стенках незначительны, а удерживание составляет 100% даже для отдельных бактерий. Этот прибор очень удобен и дает хорошие результаты с бактериями, актиномицетами и плесенями, хотя для частиц, размеры которых превышают 8 – 10 мкм, наблюдаются потери на передней стороне первой чашки (Грегори, 1964; Hensel and Petzoldt, 1995; Madeling and Madeling, 1995).

Улавливание пыльцы на поверхность подложки, свободно вращающейся в атмосфере, является хорошей альтернативой различным ти-

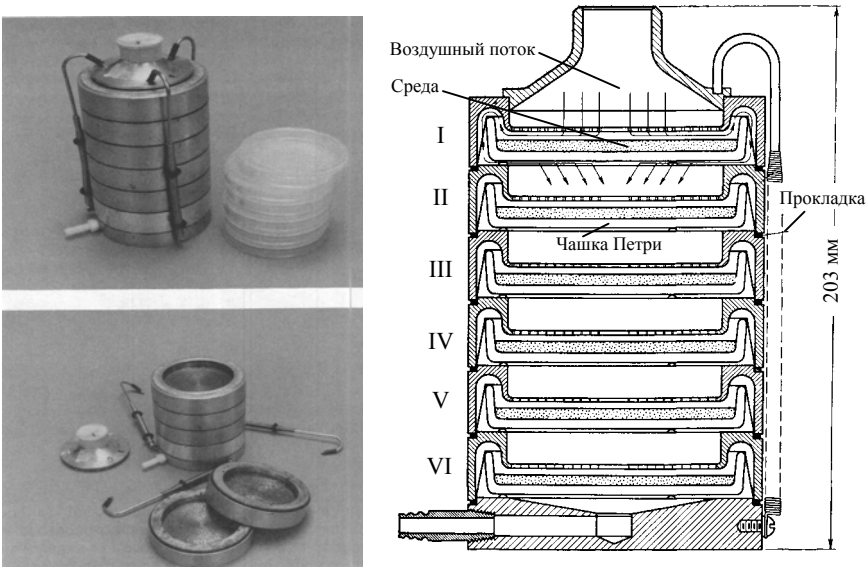


Рис. 3.11. Схема шестиступенчатой ловушки Андерсена:

I – каскад № 1 (1,16 мм; 1,08 м/сек); II – каскад № 2 (0,91 мм; 1,80 м/сек); III – каскад № 3 (0,71 мм; 2,95 м/сек) ; IV – каскад № 4 (0,53 мм; 5,26 м/сек) ; V – каскад № 5 (0,34 мм; 12,42 м/сек); VI – каскад № 6 (0,25 мм; 23,30 м/сек).

пам щелевых импакторов. Данные приборы предназначены для отборов крупных частиц диаметром более 1 мкм. Первым устройством такого типа был "воздушный хлыст" Дархэма – алюминиевый прут длиной 900 мм, закрепленный радиально и несущий на себе стеклянную пластинку с клейкой наружной поверхностью. При помощи этого устройства Дархэм измерил концентрацию пыльцы в воздухе близ цветущей амброзии и установил, что она может быть весьма высокой (Nicholson, 1995; Noll, 1970; Грегори, 1964). Позднее Перкинсом для кратковременных отборов проб аэрозоля атмосферы была сконструирована ловушка с вращающейся вилкой, получившая название "Роторрод" (рис. 3.12). В этом устройстве содержащаяся в воздухе пыльца осаждается на поверхность движущегося U-образного стержня, сделанного из 1,6 мм латунной проволоки квадратного сечения, с плечами 6 см высотой и 8 см в размахе. U-образная вилка крепится к валу миниатюрного двигателя и вращается вокруг вертикальной оси в воздухе со скоростью 2500 – 3000 оборотов в минуту. Отборник относительно легкий и недорогой и может работать от сухого аккуму-

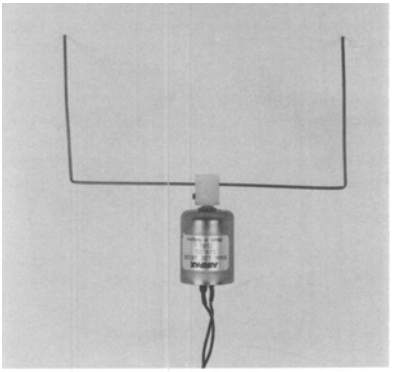


Рис. 3.12. Ротород
(по Lacey and Venette, 1995)

лятора в течение нескольких дней, что позволяет использовать его в полевых условиях. Плечи обматываются прозрачной липкой лентой, покрытой силиконовым маслом или другим клейким веществом, на которую улавливается пыльца (Crook, 1995a). Эффективная скорость отбора при 2520 оборотах в минуту – 120 л/мин, и плечи вращаются с линейной скоростью 10 м/сек, эффективность отбора пыльцы в неподвижном воздухе составляет 92% (Batchelder, 1977; Lacey and Venette 1995). Скорость ветра слабо влияет на эффективность отбора пыльцы данным импактором. Ее можно повысить до 100%, увеличив скорость вращения на 20%, но это влияет на характеристики аккумуляторной батареи. Однако такое изменение скорости вращения можно использовать там, где электроэнергия доступна (Mullins and Emberlin, 1997). Роторрод – второй, после ловушки Херста, стандартный прибор при полевых исследованиях (Nicholson, 1995).

Поскольку удалить липкую ленту с плеч U-образной вилки, не повредив отобранный образец, достаточно сложно, была сконструирована модификация данного прибора, в которой отбор проб осуществлялся на грань вращающихся стандартных предметных стекол – ротосляйд. Поскольку грани даже не вращающихся стекол в наветренном положении эффективно улавливают аэрозольные частицы, различные варианты данного устройства снабжаются защитными экранами, закрывающими отбирающие поверхности, когда отборник не работает (рис. 3.13, 3.14). При запуске ветровые экраны либо опускаются вниз, либо сдвигаются в сторону центробежной силой, а при остановке импактора возвращаются в исходное положение (Ogden and Raynor, 1967; Raynor and Ogden 1970). Эксперименты по улавливанию пыльцы амброзии, проведенные в аэродинамической трубе, показали, что эффективность улавливания у данных устройств колебалась в зависимости от скорости ветра и составляла от 58 до 98% (Raynor and Ogden, 1970).

На том же принципе – улавливание частиц на движущуюся сквозь воздух поверхность – основан сконструированный Янике импактор открытого типа (рис. 3.15). В данном устройстве аэрозольные частицы улавливаются на липкие стеклянные пластины, вращающиеся вокруг горизонтальной оси в плоскости, перпендикулярной направлению ветра. Импактор открытого типа состоит из электромотора переменного тока (50 Hz, 220 V) с редукто-

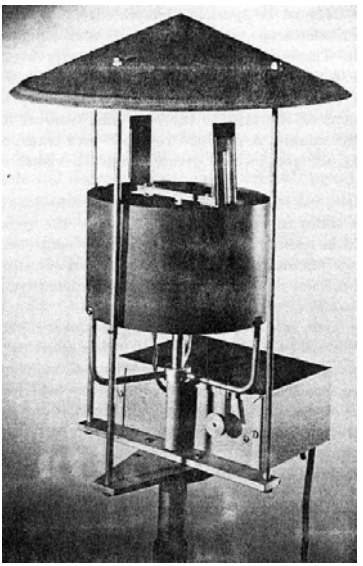


Рис. 3.13. Ротосляйд. Цилиндрический ветровой экран опущен (цит. по Ogden and Raynor, 1967)

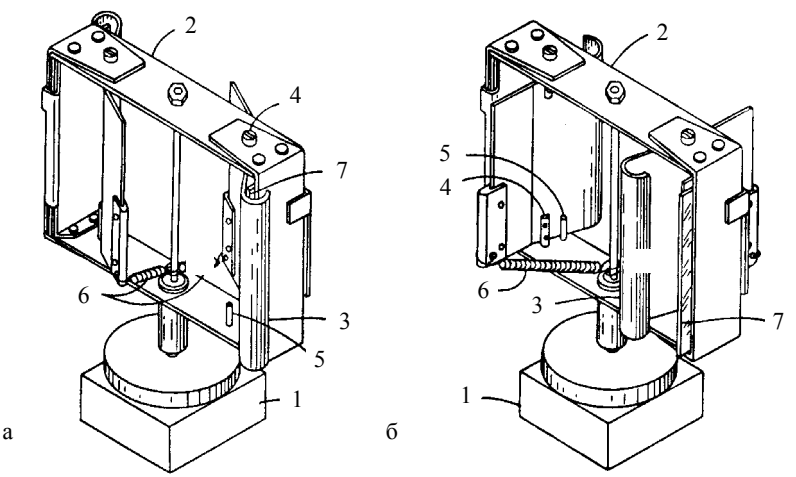


Рис. 3.14. Ротосляйд:

а) в неработающем состоянии, б) во время отбора проб. 1 – мотор, 2 – рамка, 3 – экранирующая пластина, 4 – поворотная ось, 5 – стопорная ось, 6 – пружины, 7 – предметное стекло (цит. по Raynor and Ogden, 1970).

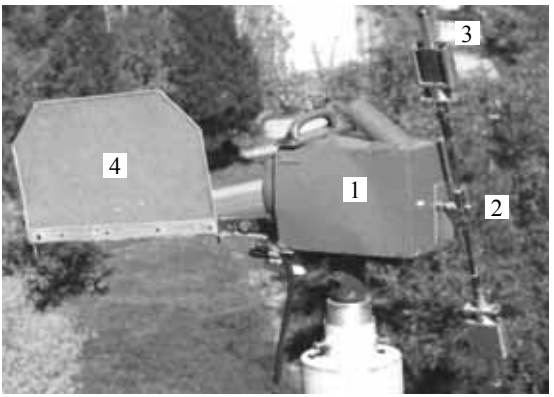


Рис. 3.15. Импактор открытого типа:

1 – электромотор переменного тока с редуктором; 2 – штанга; 3 – защитный экран; 4 – флюгер.

ром для вращения в вертикальной плоскости с частотой ν=6,25 $с^{-1}$, жесткой штанги, длины плеч которой составляют 30 см. На концах плеч имеются защитные экраны (рис. 3.16). При работе импактора из-за них под действием центробежной силы выдвигаются основания с закрепленными на них подложками, на которые улавливаются частицы аэрозоля. Стеклянные пластины закрепляются таким образом, что результирующий поток воздуха перпендикулярен собирающей плоскости. Для ориентации устройства по ветру импактор соединен с флюгером (Matthias-Maser S., 1992; Matthias-Maser S., Jaenicke R., 1994).

Импакторы, улавливающие частицы на подложки, свободно вращающиеся в атмосфере, характеризуются высокой эффективностью улавливания пыльцевых зерен и позволяют проводить близкий к изокинетическому отбор проб аэропланктона. Приборы пригодны для краткосрочных наблюдений и даже при непродолжительном отборе проб позволяют надежно определить текущие концентрации пыльцы в воздухе. Они просты, надежны в работе, их обслуживание не требует много времени. К недостаткам этих импакторов можно отнести значительную стоимость, потребность в питании электроэнергией, необходимость знать точную скорость вращения для оценки отобранного объема воздуха. Они непригодны для долгосрочных наблюдений при высоких счетных концентрациях аэрозоля, поскольку отбирающие поверхности быстро покрываются уловленными частицами и эффективность захвата снижается. Идентификация частиц производится визуально под микроскопом и может быть весьма трудоемкой

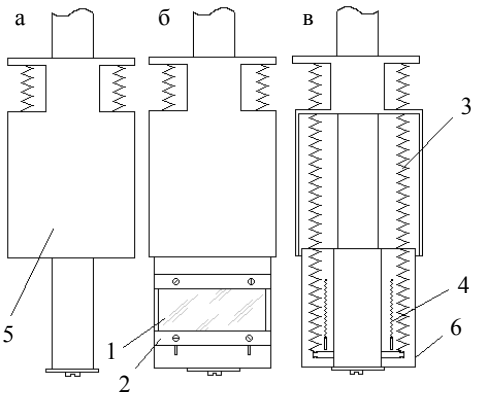


Рис. 3.16. Схема плеча импактора открытого типа:

а – с наветренной стороны в нерабочем положении, б - в – в рабочем положении: б - с наветренной стороны, в – с подветренной стороны. 1 – стекло, на которое производится улавливание; 2 – держатель стекла; 3 – пружина основания; 4 – пружина фиксатора; 5 – защитный экран; 6 – основание.

кой при высоких концентрациях пыльцы в воздухе. При отборе проб необходимо учитывать изменения концентрации пыльцы в атмосфере, обусловленные динамикой цветения растений и погодными условиями (Mullins and Emberlin, 1997).

Для улавливания крупных частиц аэрозоля (30 – 250 мкм) сконструирована ловушка с L-образным улавливающим зондом длиной 50 см от оси вращения до изгиба на конце и внутренним диаметром примерно 2,8 см, уравновешенным балансиром. Зонд вращается в горизонтальной плоскости, причем открытый конец пробоотборника направлен по направлению вращения. Скорость вращения свыше 1250 оборотов в минуту, или 65 м/с для конца зонда. Воздух прокачивается сквозь зонд изокинетически, более 1,3 $м^3$ в минуту. Частицы улавливаются за счет инерционного оседания в колене, вблизи от устья зонда (рис. 3.17). При отборе биологических частиц его покрывают целлюлозной пленкой, которую по завершении отбора просматривают под микроскопом (Lacey, Venette, 1995).

Исследования последних лет показали наличие в атмосфере аэрозольных частиц, несущих растительные антигены, меньших, чем пыльцевые зерна (Schädppi et al., 1997), чья роль в заболеваемости поллинозами и астмой не ясна (Mullins and Emberlin, 1997). Полагают, что пыльцевые аллергены обнаруживаются в субмикронной фракции аэрозоля в результате разрушения зерен пыльцы. Частицы субмикронного размера проникают в са-

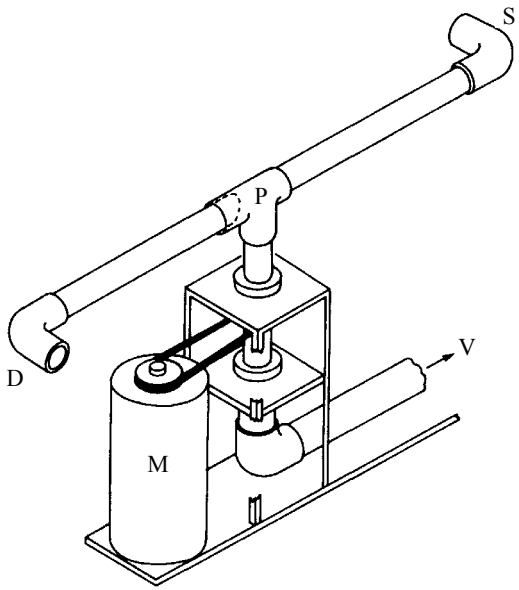


Рис. 3.17. Схема ловушки с L-образным улавливающим зондом:

S – зонд, D – балансир, закупоренный алюминиевой пробкой (P), M – электромотор, V – воздухопровод к воздушному насосу (по Lacey and Venette, 1995).

мые глубокие отделы респираторных путей человека, достигают альвеол и способны незамедлительно вызывать аллергические реакции. Известно, что крупные частицы вымываются дождем, но частицы субмикронного размера даже при неблагоприятных условиях могут оставаться в воздухе в течение месяцев. Поэтому при определении общей концентрации пыльцевых антигенов пробоотборники должны улавливать все частицы, проходящие через отбирающую систему. Это налагает особые требования на аппаратуру, используемую при определении содержания пыльцевых аллергенов в воздухе (Rantio-Lehtimaki, 1995). В исследованиях такого рода используются виртуальные импакторы, высокообъемные отборники и циклоны.

Виртуальные импакторы используются в тех случаях, когда желательно собрать большое количество частиц, которые необходимо исследовать. Данные устройства в плоскости сепарации не имеют поверхности, на которую осаждаются частицы, и после инерционного разделения обе фракции аэрозоля остаются в воздухе (Mitchell, 1995a). Подающийся на

входное отверстие виртуального импактора воздух разделяется на два потока: главный, обтекающий его, и второстепенный, поступающий в него. Таким образом, попадающий в устройство аэрозоль разделяется на две фракции (дихотомический отбор): 1) главный поток воздуха несет основную массу мелких частиц, чьи размеры меньше диаметра отсекания и 2) второстепенный поток воздуха содержит крупные частицы (чей диаметр больше диаметра отсекания), которые проникли сквозь неподвижный слой воздуха вместе с небольшой примесью более мелких частиц (Mitchell, 1995б). Обе фракции затем собираются на отдельных фильтрах или повторно направляются в другие ступени (Laucks and Twohy, 1998).

По существу первым виртуальным импактором была струйная споровая ловушка, отбирающая 400 л/мин и улавливающая частицы в колонну неподвижного воздуха. Для изучения пыльцевых аллергенов в разных размерных фракциях частиц был сконструирован двухстадийный виртуальный импактор (рис. 3.18). Он состоит из впускного отверстия, конструкция которого разработана университетом Миннесоты, предварительной ступени,

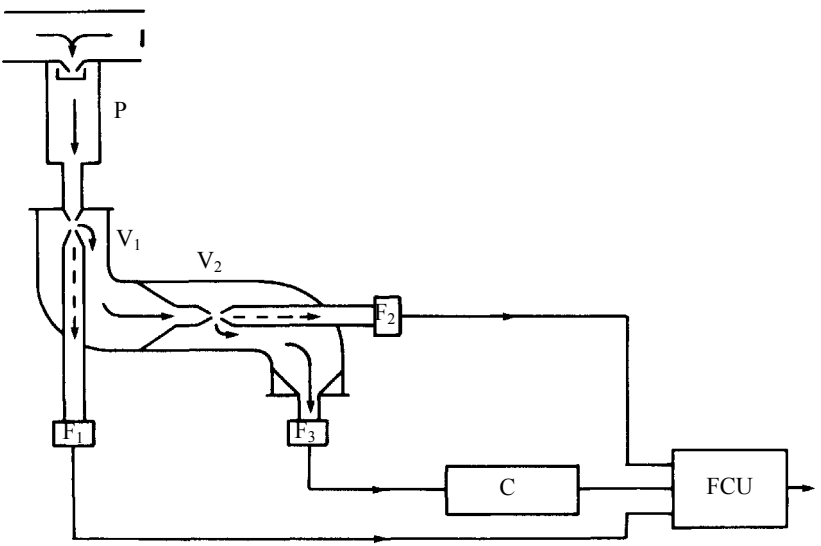


Рис. 3.18. Схема двустадийного виртуального импактора:

P – предварительная ступень с диаметром отсекания 40 мкм; V_1 и V_2 – последовательные виртуальные стадии с диаметрами отсекания 7,2 и 2,4 мкм; F_1, F_2, F_3 – мембранные фильтры; C – холодильник; FCU – устройство, контролирующее интенсивность потока; сплошными линиями показан основной поток, пунктирными – вспомогательные, составляющие 10% основного (по Lacey and Venette J., 1995).

удаляющей крупные частицы, такие, как насекомые и капли воды, двух последовательно установленных виртуальных импакторов, отбирающих на фильтры грубодисперсные и субмикронные частицы, вспомогательного фильтра, конденсатора паров и блока, контролирующего расход воздуха. Второстепенные потоки в обеих виртуальных ступенях импактора составляют менее 10% от общего потока воздуха, проходящего через эту стадию. Частицы отбираются на фильтры диаметром 47 мм. Скорость забора воздуха импактором составляет 18,5 л/мин. Диаметры отсекания предварительной ступени, первой и второй виртуальных ступеней импактора составляют соответственно 40; 7,2; 2,4 микрона (Lacey and Venette, 1995).

Используемые ныне многостадийные виртуальные импакторы позволяют с высокой эффективностью проводить улавливание частиц во всем диапазоне размеров и разделять полученную пробу на размерные фракции. Их несложно обслуживать. Теоретические принципы улавливания частиц виртуальными импакторами разработаны достаточно хорошо, что позволяет предсказывать их эксплуатационные характеристики. В отличие от прочих инерционных импакторов в устройствах данного типа агломераты частиц и сами аэрозольные частицы не разрушаются из-за сильного удара об отбирающую поверхность. Отсутствует также опасность перегрузки отбирающей поверхности уловленными частицами. Вместе с тем устройства данного типа дороги и для своей работы требуют источники электроэнергии. Их конструкция довольно сложная. У ряда устройств этого типа велики потери частиц из-за их оседания на внутренних стенках прибора.

Центробежные заборники (циклоны и воздушные центрифуги) могут использоваться в качестве альтернативы импакторам при отборе частиц аэрозоля, чей аэродинамический диаметр превышает 0,5 – 20 микрон (в зависимости от характеристик отборника) (Mitchell, 1995б). Эти устройства основаны на принципе центробежного осаждения. Проходящий через устройство воздух приходит во вращение, и взвешенные в нем частицы осаждаются на стенках прибора под действием центробежных сил.

Циклоны (рис. 3.19) редко используются для того, чтобы определить, какие именно пыльцевые зерна и споры содержатся в воздухе. Однако их использовали для массовых отборов пыльцы и спор, грибов при выявлении аллергенов и изучении заболеваний растений. Они сильно различаются по своим размерам, скорости отбора и эффективности улавливания частиц, содержащихся в воздухе (Lacey and Venette, 1995). Обычно в этом типе отборников воздух поступает по касательной вблизи верхнего края цилиндрической или обратной конической камеры и отводится через выводное отверстие, расположенное сверху по центру. Поток воздуха спирально опускается вниз, следуя внутренним стенкам камеры, затем поворачивается и по спирали поднимается вверх в центральной ее части и выводится из устройства (рис. 3.20). Достаточно крупные частицы осаждаются инерционными силами на стенках камеры, затем ссыпаются на ее дно. Скорость

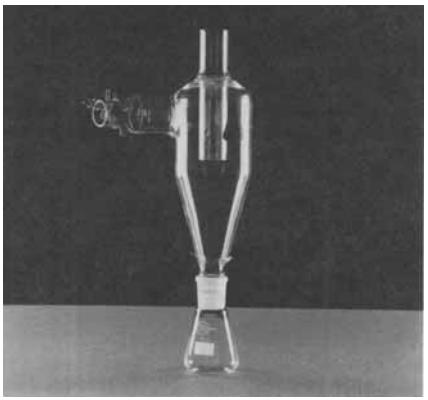


Рис. 3.19. Малый циклонический отборник (по Lacey and Venette, 1995)

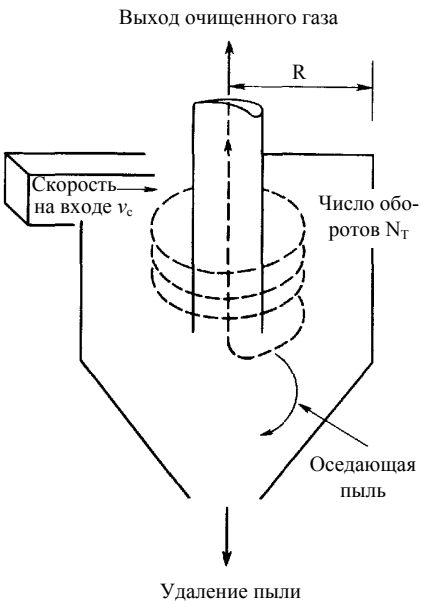


Рис. 3.20. Схема воздушных потоков в циклоне (по Райст, 1987)

отбора варьирует в пределах 1 – 850 (1000) л/мин и более в зависимости от их размеров и конструкции (Crook, 1995a; Crook and Sherwood-Higham, 1997). Они эффективно отбирают частицы, размеры которых превышают 2 – 3 мкм (Lacey and Venette, 1995, Gudmundsson and Liden, 1998).

Данный метод отбора проб пыльцевых аллергенов воздуха был применен Эмберлином для иммунологических исследований. Он использовал малый циклонический отборник с расходом воздуха 16,6 л/мин, смонтированный под дождевым экраном, и с отверстием, ориентированным по ветру. Количество аллергенов в образцах оценивалось иммунологическими методами, что позволяло быстро оценить содержание аллергенов как в пыльцевых зернах, так и в субмикронной фракции аэрозоля. В течение пыльцевого сезона в 1993 г. была показана хорошая корреляция между концентрациями пыльцы, отмеченными споровой ловушкой Бурхарда, и малым циклоническим отборником, что свидетельствует о близкой эффективности улавливания пыльцы данными устройствами (Mullins and Emberlin, 1997).

Другими устройствами, действующими по принципу центробежного осаждения, являются воздушные центрифуги. В этих приборах воздух прогоняется через круговой или спиральный канал ротора, вращаю-

щегося со скоростью несколько тысяч оборотов в минуту. При этом воздух также приходит во вращение и все взвешенные в нем частицы под действием центробежной силы осаждаются на стенках канала. Вдоль внешней стенки канала помещается металлическая фольга или пластиковая лента, покрытая липкой смазкой, на которую оседают частицы аэрозоля. Устройства данного типа различаются по пропускной способности, скорости вращения ротора. Они с высокой эффективностью отбирают частицы грубодисперсной фракции аэрозоля (диаметр отсекания у разных приборов 0,5 – 5 микрон). Существуют модели воздушных центрифуг, предназначенные для сбора пыльцы (Грегори, 1964; Mitchell, 1995б). В отличие от циклонов, позволяющих отбирать значительные количества аэрозоля, воздушные центрифуги имеют сравнительно небольшую пропускную способность (Mullins and Emberlin, 1997).

В ряде случаев при низкой концентрации биоаэрозоля необходимо отбирать значительные объемы воздуха. Такие исследования необходимы при выявлении связей между концентрациями пыльцы и пыльцевых аллергенов в других частицах. Помимо циклонов для отборов значительных количеств пыльцевых аллергенов используются высокообъемные отбирающие устройства, имеющие пропускную способность 1,13 – 1,6 $м^3$/мин (для сравнения, расход воздуха в споровой ловушке Бурхарда 0,01 $м^3$/мин). Данные устройства, подобно каскадным импакторам, разделяют частицы на пять размерных фракций с диаметрами частиц от более 7 микрон до менее 0,5 микрона (Crook, 1995а). Отбор частиц производится на фильтры из стекловолокна. Частицы отбираются с высокой эффективностью (коэффициент захвата для частиц диаметром больше 0,3 микрометра составляет порядка 96 – 99%). Однако отбор неизокинетический и не направленный. Хотя высокообъемные отборники позволяют отобрать достаточное количество аллергена для иммунологического анализа, но некоторые исследователи считают, что высокая скорость потока разрывает пыльцевые зерна и в отобранном образце аэрозоля распределение аллергена по размерным фракциям отклоняется от исходного (Mullins and Emberlin, 1997). Одним из основных недостатков высокообъемного отборника является использование больших фильтров, которые невозможно исследовать целиком, а нужно разделять на несколько частей. Данное устройство требует длительной предварительной подготовки к работе (в течение ночи). Отобранные на фильтр аллергены необходимо перевести в экстрагирующий раствор – длительная (> 60 мин) и отнюдь не простая задача (Crook, 1995б; Mullins and Emberlin, 1997). Вдобавок ко всему метод весьма дорогостоящ. Однако, несмотря на указанные недостатки, он весьма перспективен при исследовании аллергенов в частицах различного размера.

Жидкостные отбирающие устройства (рис. 3.21) – **импинжеры** – отбирают аэрозольные частицы, взвешенные в воздухе, при прохождении воздуха в виде мелких пузырьков через жидкость; при этом имеют место

различные сочетания инерционного, седиментационного и диффузионного осаждения. В жидкость перед началом работы добавляют антипенные вещества. Количество отбираемого данными устройствами воздуха невелико – 28 – 57 л в минуту, а продолжительность работы ограничена из-за испарения жидкости и изменения ее состава. Импинжеры весьма эффективно улавливают субмикронные частицы, однако при использовании их для анализа аэрозолей, содержащих крупные частицы, возможны большие потери вследствие их осаждения на стенках прибора. В связи с этим при исследованиях содержания пыльцы в атмосфере данные устройства практически не используются (Griffiths, DeCosemo, 1994).

Рис. 3.21. Импинжер

Идентификация пыльцевых зерен по особенностям их строения, видимым под световым микроскопом, не лишена недостатков. Морфология пыльцы многих растений выяснена еще не до конца, и в настоящее время идет интенсивное изучение особенностей строения пыльцевых зерен, позволяющих определять их до вида. В ряде случаев некоторые характеристики пыльцевых зерен могут варьировать. Например, у разных рас внутри вида, различающихся по уровню плоидности, отличается величина пыльцевых зерен, а иногда и число апертур (Куприянова и Алешина, 1972). Поэтому при идентификации отобранных пыльцевых зерен необходимо использовать всю совокупность их морфологических характеристик. Кроме того, пыльца близкородственных видов, а иногда и родов, сходна по своей морфологии. Так, вследствие большого сходства пыльцу злаков (сем. Poaceae) методами световой микроскопии можно определить фактически только до семейства (Сладков, 1967). Сходная картина наблюдается в семействе маревых (Chenopodiaceae), у представителей рода береза (*Betula*) и многих других. Лишь у немногих растений пыльца легко определяется до видового уровня. Тем не менее, визуальная идентификация пыльцы в настоящее время широко используется в аэробиологических исследованиях. Она позволяет достаточно полно определять пыльцевой спектр атмосферного аэрозоля (Rantio-Lehtimaki, 1995).

Весьма перспективными для идентификации пыльцевых зерен представляются иммунологические методы и метод амплификации ДНК. Данные методы высокоспецифичны и позволяют идентифицировать отобранную пыльцу до уровня вида (Mullins, Emberlin, 1997). Однако они также не лишены недостатков. Исследования такого рода весьма дорогостоящи и трудоемки. Кроме того, неоднократно отмечалось существование частиц аэрозоля, уступающих размерами пыльцевым зернам (порядка 0,1 микрона), но несущих пыльцевые аллергены. Они могут образоваться при разрушении пыльцевых зерен или из растительных останков (Beggs, 1998; Kimber, 1998). Их наличие в аэрозольных пробах может повлиять на точность идентификации пыльцы.

Глава 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАССЕИВАНИЯ ПЫЛЬЦЫ, ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ РАСТЕНИЙ

Рассеяние воздушным путем пыльцы растений происходит пассивно. Оно зависит от перемещения воздушных масс и описывается теми же физическими законами, что и распространение всех прочих аэрозольных частиц, сходных по размеру. При исследованиях зачастую объединяются представления о пределах распространения пыльцы по воздуху и о количестве пыльцы, заносимой на далекие расстояния, тогда как их следует строго различать. Для решения практических задач важно установление количественных закономерностей процесса рассеивания пыльцы при воздушном переносе. Вопрос о предельном распространении пыльцы имеет второстепенное значение (Федорова, 1952).

По наблюдениям различных авторов, предельные расстояния, на которое переносится пыльца, весьма значительны. Максимальные расстояния, на которые сильные воздушные потоки рассеивают пыльцу *Pinaceae*, составляют порядка 300 – 1300 км и более (Owens et al., 1998). Пыльцу сосны и ели обнаруживали на берегах Гренландии на расстоянии 600 – 1000 км от ближайших сосновых или еловых лесов. Рекордное расстояние, на которое может заноситься пыльца, отмечено Хафстеном. Пыльцевые зерна *Nothofagus* нашли на торфяных болотах острова Тристан-да-Кунья в 4500 км от ближайшего источника этой пыльцы в Южной Америке (Hafstein, 1951; цит. по Дунский, 1982). На Чатамских островах, более чем в 700 км к западу от Новой Зеландии обнаружена пыльца *Podocarpus* и *Dacridium* (Erdtman, 1943). В условиях Южного Казахстана пыльца сосны в небольших количествах встречается на расстоянии 1200 км от ближайших мест ее обитания. Спорово-пыльцевой анализ поверхностных проб из центральных районов Таймыра показал наличие пыльцы сосны на расстоянии 950 – 1000 км от границ ее ареала. В Арктике найдено значительное количество заносной древесной пыльцы, причем для *Pinus silvestris* дальность заноса составляла 1700 – 1775 км, для *P. sibirica* – 1600 км, для *P. pumila* – 1050 км (Федорова, 1952). Пыльца ели может распространяться воздушным путем на расстояние до 300 – 400 км. Перенос ее на большие расстояния представляет исключительное явление. Вместе с тем отмечен

занос пыльцы ели *Picea obovata* на значительное расстояние – до 1450 км от границы лесов (Федорова, 1952). Пыльца *Abies sibirika* и *Larix dahurica* была найдена в спорово-пыльцевых спектрах подзоны мохово-пушициевых тундр в центральных районах Таймыра. Расстояния от северных границ их распространения до мест взятия проб были приблизительно 1250 – 1300 и 250 – 300 км (Некрасова, 1983). Для пыльцы *Betula pubescense* вероятная дальность заноса составляет 600 – 1000 км, для пыльцы *B. verrucosa* – 600 км (Федорова, 1952). Пыльцевые зерна травянистых растений также могут переноситься на сотни километров. Отмечен перенос пыльцы конопли посевной (*Cannabis sativa L.*) через Гибралтарский пролив из Марокко в южную Испанию (Cabezudo B. et al., 1997).

Проблема переноса пыльцы воздушным путем исследовалась довольно интенсивно, поскольку знание дальности распространения пыльцы важно при количественной интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа. Только установив ее, можно выделить пыльцевые спектры, свойственные определенным типам растительности, и подойти к правильному истолкованию ископаемых спектров для реконструкции временной эволюции лесов и смены растительных формаций прошлых геологических периодов. В последние годы особое значение приобрела проблема предотвращения потока генов от трансгенных сельскохозяйственных растений в местные расы данного вида и природные популяции родственных видов. Исследования Гарсия и др. (Garsia et al., 1998) показали, что при выращивании кукурузы в питомниках обычное расстояние изоляции (185 м) не обеспечивает достаточной защиты от заноса пыльцы трансгенных растений. Для обеспечения пространственной изоляции необходимо располагать сведениями о дальности распространения пыльцы.

Биологическими особенностями самих растений, влияющими на дальность распространения пыльцы, являются размер и вес индивидуальных пыльцевых зерен. Основным фактором, определяющим дальность распространения пыльцевых зерен, является их скорость седиментации. Для различных пыльцевых зерен она составляет 1,5 – 39 см/сек (Rantio-Lehtimaki, 1995). Прямая взаимозависимость этих величин наблюдается не всегда. В некоторых случаях ее нарушают морфологические особенности пыльцевых зерен (табл. 4.1). Эта физическая характеристика пыльцы часто используется при теоретической оценке дальности полета пыльцевых зерен. В таблице 4.2 приводится теоретически рассчитанная (на основе скорости их седиментации) дальность полета пыльцевых зерен некоторых древесных растений. Ценность данных, приведенных в данной таблице, относительна, поскольку при их получении не учитывались особенности морфологии пыльцевых зерен. В частности, не учитывалось наличие у пыльцы сосны воздушных мешков, которые способствуют ее распространению на большие расстояния (Федорова Р.В., 1950а, 1950б).

Таблица 4.1

Вес, размер и скорость падения пыльцевых зерен некоторых растений (по Dyakowska 1937; Dyakowska, Zurzycki, 1959)

Вид	Средний вес пыльцевого зерна, нг	Средняя длина диаметра или длинной оси пыльцевого зерна, мкг	Скорость падения в неподвижном воздухе, см/сек
Zea mays	479,50	90 – 100	–
Abies alba	328,00	143,10	38,71
Picea excelsa	93,20	102,00	6,84
Pinus montana subsp. mughus	34,10	66,60	3,21
Pinus silvestris	30,08	59,00	3,69
Carpinus betulus	22,00	35,00	6,79
Dactylis glomerata	21,85	33,30	–
Tilia cordata	21,70	31,00	3,24
Daphne mezereum	19,30	27,10	–
Quercus petraea (= Q. sessilis)	19,20	28,00	–
Quercus robur	18,16	24,80	3,96
Sesleria heufleriana	16,85	–	–
Tradescantia virginica	16,05	–	–
Plantago lanceolata	14,40	23,00	–
Papaver rhoeas	13,00	30,00	–
Populus tremula	12,50	29,00	–
Populus sp.	–	25,40	3,39
Butomus umbellatus	11,20	35,00	–
Ulmus foliacea	9,85	26,90	3,24
Betula verrucosa	9,48	24,00	2,94
Betula oycoviensis	9,45	–	–
Corylus avellana	9,45	24,20	2,90
Alnus glutinosa	9,37	24,60	2,77
Juniperus communis	5,20	26,2 – 31,9	–
Taxus baccata	4,35	25,20	2,30
Salix caprea	3,43	17,20	2,16
Urtica dioica	3,27	10,50	–

Таблица 4.2

Дальность полета пыльцевых зерен (приводится по Федорова Р.В., 1950а)

Древесная порода	Средний диаметр пыльцевого зерна, мкм	Средняя скорость оседания пыльцы, см/сек	Средняя дальность полета пыльцы, км
Abies pectinata	143,1	38,71	0,7
Larix polonica	71,8	12,29	6,7
Picea excelsa	102,3	6,84	21,6
Carpinus betulus	35,4	6,79	22,1
Fagus silvantica	38,4	6,03	27.7
Fraxinus	38,0	5,21	37,5
Pinus cembra	76,2	4,46	51,2
Quercus rodur	27,7	3,96	64,9
Pinus silvestris	59,9	3,69	74,7
Populus	25,4	3,39	88,6
Ulmus glabra	26,9	3,24	97,1
Tilia cordata	31,25	3,24	97,1
Pinus montana	66,6	3,21	98,8
Betula verucosa	24,5	2,94	117,7
B. pubescens	27,5	2,94	117,7
Corylus avellana	24,2	2,90	121,0
Alnus glutinosa	24,6	2,77	132,3
Taxus laccata	25,2	2,30	181,2
Salix carpea	17,2	2,16	218,1

Помимо скорости гравитационного оседания пыльцевых зерен, на перенос пыльцы в атмосфере влияют турбулентное движение воздушных масс в процессе их перемешивания, а также скорость горизонтальных ветровых потоков. Конвекционное перемешивание атмосферы сильнее всего выражено в двухкилометровом пограничном слое атмосферы. В результате нагревания земной поверхности возникают вертикальные потоки воздуха, имеющие скорость 2 – 2,5 м/сек, а иногда до 4 – 8 м/сек (в то время как скорость седиментации пыльцевых зерен составляет лишь несколько сантиметров в секунду) (Сладков, 1967; Nagarajan and Sing, 1990). Они осуществляют вертикальный перенос пыльцы. Как внутри растительного покро-

ва, так и над ним дует ветер, скорость которого может в десятки и сотни раз превосходить скорость гравитационного оседания пыльцы. Поэтому она не падает на землю вертикально, а движется к ней по пологим траекториям (Дунский и др., 1982).

Дальность переноса зависит от того, на какую высоту была поднята пыльца. Интересные данные были получены во время дневных и ночных полетов, проводившихся в весеннее время над лесами Германии с целью определить общее содержание древесной пыльцы в воздухе (Rempe H., 1937). Высота, на которой регистрировалась пыльца, зависела от многих причин, главным образом от погоды, хотя влияли и другие условия: интенсивность эмиссии пыльцы, время суток и др. В целом при слабом или умеренном ветре и кучевой облачности на высоте 2000 м концентрация пыльцы с увеличением высоты до 1000 м падала незначительно. Максимальное количество зерен пыльцы встречалось на высоте от 100 до 500 м. При облачной погоде и сильных ветрах максимальное количество пыльцы не поднимается выше 200 м от поверхности почвы; при умеренной погоде она находится на высоте 200 – 500 м. Максимальное число пыльцевых зерен иногда обнаруживалось на высоте 200 и даже 500 м. В незначительном количестве пыльца поднимается до 2000 м. Ночью концентрация пыльцы обычно падала с увеличением высоты гораздо быстрее, чем днем; общее количество ее (на всех высотах) также было меньше, чем днем. Во время ночных полетов максимальные количества пыльцы часто обнаруживались на высоте около 200 м, т. е. выше температурной инверсии. На основании этого, а также нахождения большого количества заносной пыльцы на острове, считается возможным дальний перенос пыльцы (Грегори Ф., 1964; Федорова Р.В., 1950а; Вронский В.А., 1976).

При увеличении высоты отбора проб уменьшается количество пыльцевых зерен и спор в единице объема воздуха, обедняется их видовой состав. Так, на высоте 2000 – 3000 м пыльцевые и споровые зерна встречаются практически уже в ничтожных количествах. Пробы, взятые на разных высотах днем, богаче пыльцой и спорами, чем взятые на тех же высотах ночью или ранним утром: сказывается влияние дневных вертикальных токов воздуха (Грегори Ф., 1964).

По данным Германа (Герман И.В., 1939), при улавливании пыльцевых зерен на высотах от 10 – 40 до 3000 м максимальное количество пыльцы сахарной свеклы встречается на высотах до 750 м, выше ее количество резко снижается. Количество пыльцы на различных высотах бывает то больше, то меньше в зависимости от фазы цветения и метеорологических условий. Пыльца сахарной свеклы встречалась даже на высоте 2200 м; этим создается возможность распространения пыльцы на большие расстояния также в горизонтальном направлении. Более крупные пыльцевые зерна поднимаются на меньшую высоту, чем мелкие, которые были обнаружены на высоте 2500 м.

Ценные сведения о дальности переноса пыльцы дают работы по определению ее содержания над океанами. Так, Ремпе (Rempe H., 1937) описывает массовый полет пыльцы над островом Гельголанд, почти лишенным растительности и находящимся на расстоянии 51 км от материка и 44 км от ближайшего острова. Наблюдения носили эпизодический характер. Улавливание проводилось во время пыльцевого дождя и показало наличие в воздухе пыльцы в следующих соотношениях (пыльца трав объединена в группу "прочие"): Pinus – 30,4%, Quercus – 35,8%, Betula – 5,9%, Picea – 0,9%, прочие – 27%. Пыльцу отбирали из воздуха на клейкие предметные стекла, установленные в специальные контейнеры. Наблюдения носили эпизодический характер. В целом за 84 ч наблюдений на 1м^2 осело 27 млн пыльцевых зерен, за 12 ч – 15 млн различных пыльцевых зерен; в других опытах за $3^1/_2$ дня на 1 м^2 поверхности выпадало 9,55 млн пыльцевых зерен дуба. Наличие дуба в таких количествах, какие обычно встречаются только в дубравах под пологом, крон трудно объяснимо. По данным других авторов, пыльца дуба не отличается способностью к переносу на большие расстояния (Грегори Ф., 1964, Федорова Р.В., 1950а).

Перенос пыльцы на большие расстояния впервые продемонстрировал шведский ботаник Хессельман. В 1918 г. он поместил клейкие пластинки на двух плавучих маяках в Ботническом заливе (табл. 4.3). На пластинки ближайшего маяка, расположенного в 30 км от берега, осело 100 тыс. пыльцевых зерен. За период улавливания (с 24 мая по 26 июня) выпадало в среднем 16 пыльцевых зерен на 1 мм^2 (16×10^6 зерен пыльцы на 1 м^2). В другом пункте наблюдения, расположенном в 55 км от берега, было уловлено почти вдвое меньше пыльцы, всего 8,8 пыльцевых зерен на 1 мм^2 ($8{,}8\times10^6$ зерен пыльцы на 1 м^2). Состав пыльцы в этих пунктах различался очень незначительно. Преобладала пыльца березы, сосны и ели (Вронский, 1976; Нокс Р.Б., 1985).

Таблица 4.3

Состав пыльцы, собранной на плавучих маяках в Ботническом заливе 16 мая – 25 июня 1918 г. (по Грегори, 1964)

Древесная порода	Скорость оседания, см/сек	Число пыльцевых зерен на 1 см^2		(a/b)×100%
		30 км от берега (a)	55 км от берега (b)	
Ель	8,7	696100	408900	58,6
Сосна	2,5	239000	106900	44,4
Береза	2,4	681000	364900	53,5
Другие	–	4300	1200	27,9

Огромный вклад в развитие наших представлений о переносе пыльцы на значительные расстояния внесли работы Эрдтмана. Улавливание проводилось во время плавания из Швеции в Нью-Йорк с 29 мая по 7 июня 1937 г. (рис. 4.1) путем просасывания воздуха через специальные мешки из фильтровальной бумаги с помощью вакуумного насоса. Ловушка была установлена на топе мачты моторной яхты. Проводился подсчет абсолютного числа пыльцы и спор в 100 м^3 воздуха. В Северном море – 18, В центральной части океана – 0,7, при приближении к берегам Америки возросло до 15 (табл. 4.4). Во всех фильтрах была установлена пыльца сосны, березы, ивы. Было установлено, что они могут переноситься на громадные расстояния. При приближении к Северо-Американскому континенту на расстояние менее 300 км по составу пыльцы отмечалось влияние растительности этого участка суши. Для сравнения были проведены заборы воздуха в 110 км к западу от Стокгольма (в данном районе было обнаружено 18000 зерен пыльцы в 100 м^3) (Erdtman, 1937; Федорова, 1950а; Грегори, 1964).

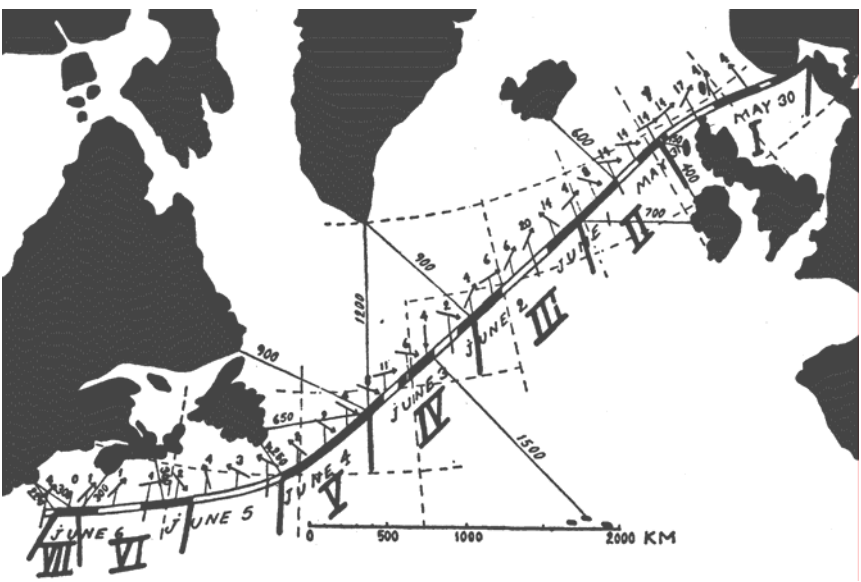


Рис. 4.1. Карта плавания Эрдтмана. С датами, направлением и скоростью ветра каждые 6 ч, номерами фильтрующих мешков (римские цифры) и расстоянием до ближайшей суши в километрах. Закрашенные участки – вакуумный отборник работал, незакрашенные – не работал (по Erdtman, 1937)

Таблица 4.4

Количество пыльцы, уловленной в разных пунктах в опытах Эрдтмана (приводится по Федорова Р.В. 1950а)

Место наблюдения	Число пыльцевых зерен на 1000 м^3
На суше	180000
В воздухе над Северным морем	180
В воздухе над серединой Атлантического океана	70
У берегов Америки	150

Ветры, устойчиво дующие в одном направлении во время массового цветения обильно пылящих растений, могут обусловить занос пыльцы в подветренные районы в значительных количествах (10 – 30, иногда до 50% заносной пыльцы) на относительно большие расстояния (порядка сотен километров). Не случайно в период сильных западных и северо-западных ветров на полпути между Исландией и Ирландией Эрдтман обнаружил пыльцу древесных пород (*Alnus, Betula, Corylus, Juniperus, Myricca, Picea, Pinus, Populus, Qwercus, Salix, Tilia, Ulmus*) и травянистых растений (маревые, крестоцветные, осоковые, вересковые, злаки, *Plantago*, зонтичные и *Urtica*), а также споры Driopteris и Licopodium. Анализы Эрдтмана со всей определенностью свидетельствуют, что в малой, но вполне измеримой концентрации пыльца присутствует на всем протяжении Атлантического океана (Erdtman., 1937; Федорова, 1950а; Грегори, 1964).

Одним из немногих зафиксированных случаев переноса значительных концентраций древесной пыльцы на большие расстояния является занос пыльцевых зерен можжевельника мексиканского (*Juniperus ashei*) в г. Тулса (штат Оклахома), в район, где растения – источники пыльцы отсутствуют (рис. 4.2). Ближайшая популяция можжевельника расположена на расстоянии 140 км от города. Среднесуточные концентрации превышали несколько сотен пыльцевых зерен в кубическом метре. Пики концентрации пыльцы в г. Тулса приходились на те дни, когда пиковые концентрации пыльцы отмечались в Бурнейвиле и Лане, расположенных по соседству с популяциями можжевельника. Они приходились на дни, когда ветер дул с юга, проходил над популяциями можжевельника. В прочие дни пыльцы можжевельника в воздухе Тулса не обнаруживалось (Rogers and Levetin, 1998).

Для оценки рассеивания пыльцы широко используется метод поверхностных проб, при котором анализируются поверхностные пробы почв, хранящие в себе отложения пыльцы за многие годы. Пробы отбирались в ле-

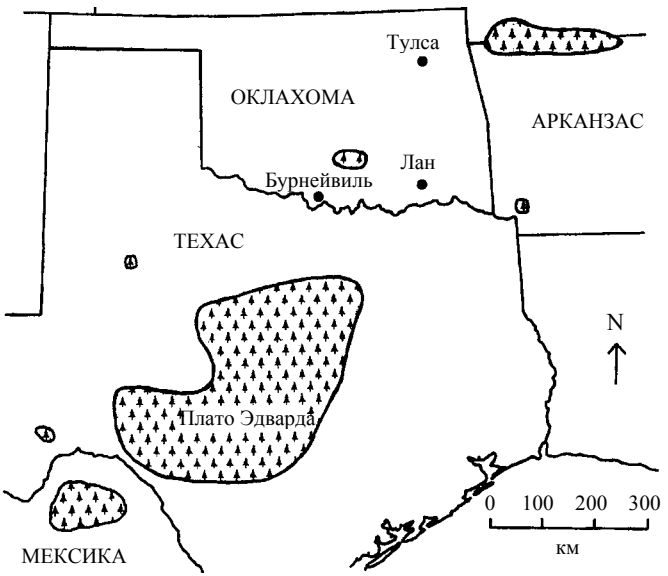


Рис. 4.2. Расположение пунктов наблюдения и мест произрастания можжевельника мексиканского (*Juniperus ashei*)

су, на опушке леса и на прилегающем безлесном пространстве. В лесу и в степи близ опушки сеть проб сгущена. Пробы отбирались в точках, расположенных на расстоянии 50, 100, 200 м одна от другой. В степи расстояния между ними обычно превышают 500 м. Для отбора проб отбирался участок, однородный по растительному покрову. На нем проводилось краткое описание растительного покрова, после чего он выкашивался. Вырезался квадрат почвы 10×10 см, осторожно отрезался верхний слой почвы толщиной в 1 см и вместе с подстилкой отбирался в один пакет. Производился подсчет пыльцевых зерен, содержащихся в образце, и путем пересчета определялось количество пыльцы, встречающейся на площади 1 см^2. Анализ поверхностных проб выявляет результаты переноса пыльцы за несколько лет, предшествовавших времени сбора этих образцов, результаты анализов получаются осредненными (Федорова Р.В., 1950а; 1950б; 1952; 1959а; 1959б). Метод этот не может быть назван точным, пользуясь им можно установить только порядок величин, но все же он позволяет сравнивать пыльцевые спектры различных ценозов.

Для оценки распространения пыльцы широколиственных древесных пород (прежде всего дуба) в 1947 – 1948 гг. исследовался Казацкий лес (Курская область), Шипов лес (Воронежская область), Черный лес (Киро-

вградская область) и Тульские засеки (Тульская область). Пробы отбирались на опушке, в лесу на расстоянии 300 м от опушки и в восьми направлениях от леса соответственно румбам ветров на протяжении до 31 км. Количество пыльцевых зерен широколиственных пород на 1 $см^2$ в лесу и безлесье имеет совершенно различные значения. В лесу оно превышало 2000 пыльцевых зерен, составляя в среднем несколько сотен зерен на 1 $см^2$. Для степи наиболее типичными были количества зерен пыльцы от одного до трех десятков на 1 $см^2$, лишь в редких случаях они достигали больших величин. Во время цветения широколиственных пород пыльца в том количестве, которое может быть учтено при пыльцевых анализах, переносится на небольшие расстояния, выражающиеся в сотнях и реже в тысячах метров (Федорова, 1950а; 1950б). Так:

в Казацком лесу на расстояние до 150 м
» Черном » » » до 100 м
» Шиповом » » » до 1500 м
» Тульских засеках » » до 300 м.

Таким образом, наибольшее расстояние, на которое распространяется пыльца дуба от стены леса, составляет 1,5 км в направлении господствующего ветра. Это касается не только полетов пыльцы дуба, но и других пород: липы, клена, вяза и граба. По мнению Федоровой (Федорова, 1950а; 1950б), пыльца широколиственных пород на большие расстояния не переносится. Согласно Семерикову и Глотову, лишь 4 – 5% дубовой пыльцы поднимается вверх восходящими потоками воздуха (Семериков и Глотов, 1971). Единичные находки пыльцы широколиственных пород вдали от их ареалов не могут служить доказательством закономерности ее распространения, так как в природе не исключена возможность подъема далеко ввысь единичных пыльцевых зерен воздушными токами, благодаря чему они могут быть перенесены на большие расстояния. В количественном отношении это, однако, дает малый эффект – единичные зерна, случайно разбросанные в пространстве (Федорова, 1950а; 1950б).

По данным анализов поверхностных проб, основная масса пыльцы сосны оседает в лесу под кронами деревьев; уже на небольших расстояниях от границ сосняков (порядка 600 – 1000 м) резко снижается содержание пыльцы сосны в поверхностных пробах. Так, в Салтыковском лесу на участке с искусственными насаждениями сосны 50-летнего возраста встречаемость пыльцевых зерен сосны составляла восемьсот на тысячу зерен пыльцы при общем содержании пыльцы 51000 пыльцевых зерен в 1 г почвы. На расстоянии 10 км от леса (с. Таловка) встречаемость сосновой пыльцы составляла только сорок пыльцевых зерен на тысячу при значительно более низком общем содержании пыльцы – 1800 пыльцевых зерен в одном грамме почвы (Федорова Р.В., 1952).

По мнению Кабайлене, предположение о том, что основная масса пыльцевой продукции сосны выпадает в лесу под кронами деревьев, неверно (Кабайлене, 1976). Она указывает, что на основании данных, согласно которым количество пыльцы, выпадающее на единицу площади земной поверхности, на небольшом расстоянии от источника достигает максимума, затем резко уменьшается, а при дальнейшем удалении убывает медленно, нельзя делать вывод, что основная масса пыльцы опадает вблизи от производящего растения. В этом случае не учитывается то обстоятельство, что количество пыльцы, выпавшей на единицу площади, уменьшается вследствие того, что по мере удаления от источника увеличивается территория, на которую она рассеивается, и, следовательно, уменьшается концентрация пыльцы в воздухе. Хотя по мере увеличения расстояния от леса уменьшается количество пыльцы сосны в поверхностных пробах, общее количество пыльцы, выпавшей на определенном расстоянии за пределами леса, может не только не уменьшаться, а даже увеличиваться. По ее подсчетам, на территории до 10 км от источника выпадает лишь меньше половины продуцируемой деревом пыльцы. Очевидно, что вопрос о дальности переноса пыльцы требует дальнейшего изучения, в том числе с использованием современных аспирационных отбирающих устройств.

Не следует забывать, что пыльца сосны по своему строению является природным парашютом, из-за чего она приобретает особо благоприятные условия для своего распространения. Благодаря воздушным мешкам, сильно увеличивающим их поверхность и уменьшающим удельный вес, пыльцевые зерна сосны могут легко подниматься даже самыми слабыми потоками воздуха. Поэтому пыльца сосны относительно легко, по сравнению с пыльцой других пород, переносится ветром. Не случайно в безлесных районах заносная пыльца – это в основном пыльца сосны. Например, в полупустынях процентное содержание пыльцы сосны в спорово-пыльцевых спектрах может достигать 90% и более (Федорова, 1952). Хотя другие хвойные (ель, пихта, кедр) также имеют воздушные мешки, но эти приспособления не переносят пыльцу так далеко, потому что она более крупная и тяжелая (Мордухай-Болотовский, 1934).

По данным Федоровой и других исследователей, пыльца ели выпадает, главным образом, в пределах еловых лесов, уже на расстоянии 1 – 2 км от их границ она встречается лишь в небольшом количестве. За границами ареала ели содержание ее пыльцы в почвенных пробах очень невелико (1 – 2, редко 5% от числа пыльцевых зерен древесных пород), а на расстоянии 300-400 км пыльца ели встречается в поверхностных пробах лишь единичными зернами (Федорова, 1952; Сладков, 1967).

Подобно пыльце сосны, пыльца березы часто (хотя и в меньших количествах, чем сосна) встречается в поверхностных пробах, взятых далеко за пределами ее ареала. Она отмечается почти во всех анализируемых образцах почв независимо от района исследования. На ее долю приходится 1 – 2%

от общего числа пыльцевых зерен в спорово-пыльцевых спектрах пустынь Южного Казахстана и Средней Азии. По данным Р.В. Федоровой, в березовом лесу за один день на 1 $см^2$ оседало более 12000 пыльцевых зерен, а на поляне в 400 м от леса – только 3000 (Федорова, 1959а). В березовом лесу в поверхностных пробах на 1000 пыльцевых зерен приходится 450 – 750 зерен березы при общем содержании пыльцы 22500 – 64500 пыльцевых зерен на один грамм почвенной навески. На расстоянии в сотню метров от леса это количество резко снижается и составляет 40 – 100 зерен при содержании 400 – 500 зерен пыльцы на один грамм почвы (Федорова, 1952; Сладков, 1967).

Для определения характера рассеивания пыльцы производят улавливание пыльцы, рассеиваемой изолированными деревьями. При использовании данного метода выбирают подходящее обособленное дерево – донор пыльцы. Затем размещают серию пунктов улавливания пыльцы по четырем или более трансектам, идущим в разных направлениях (обычно с севера на юг и с востока на запад) от дерева-донора. Пыльцу отбирают на липкие горизонтальные стекла. Пункты наблюдения располагают с интервалами, увеличивающимися в геометрической пропорции (5, 10, 20 м и т. д.). Поскольку все стекла нужно собирать ежедневно в течение относительно коротких промежутков времени, то сеть не может быть слишком обширной, а пункты наблюдения не должны располагаться высоко над землей (Райт, 1978).

С изолированными деревьями работали многие авторы. Данные этих исследователей сведены в табл. 4.5. За исключением данных по ильму американскому, остальные согласуются в том, что преобладающая часть пыльцы оседает в пределах десятков и сотен метров от источника. Там, где упомянутые авторы учитывали скорость ветра, они не обнаружили связи между последней и дальностью рассеивания. Кроме того, они не выявили зависимости дальности рассеивания от высоты дерева или величины пыльцевых зерен (Райт, 1978).

Исследования по рассеиванию пыльцы отдельно стоящей лиственницы европейской высотой 12 м показали, что 82% всей пыльцы было собрано на расстоянии 20 м от дерева, 11% на расстоянии от 20 до 30 м, 5% – далее 30 м. Самое большое количество пыльцы опало на расстоянии 10 м от дерева (Туминаускас, 1974).

Таким образом, по выносу за пределы ареала пыльцевых зерен древесные породы можно подразделить на три группы: 1) пыльца которых выносится в больших количествах (сосна), 2) пыльца которых выносится в меньших количествах (береза, ольха) и 3) пыльца которых выносится в ничтожных количествах (дуб, липа, вяз, граб). К последним можно присоединить бук и лиственницу и, вероятно, пихту, поскольку пыльца этих пород, особенно лиственницы, оседает вблизи деревьев и за пределами ареалов обычно не встречается (Федорова и Вронский, 1980).

Таблица 4.5

Дальность полета пыльцы у лесных деревьев (по Райту, 1978)

Вид дерева	Расстояние, в пределах которого оседает 91% пыльцы, м	Автор
Кедр атласский	73	Wright J.W., 1952
Кедр ливанский	44	Wright J.W., 1952
Ясень пенсильванский	17	Wright J.W., 1952
Ель европейская	38	Wright J.W., 1952
То же	> 91	Strand L., 1957
То же	> 91	Strand L., 1957
Сосна съедобная	17	Wright J.W., 1952
Сосна Элиота	69	Wang C.W. et al., 1960
Сосна обыкновенная	> 61	Strand L., 1957
Дугласия	18	Wright J.W., 1952
То же	> 152	Silen R.R., 1962
Ильм американский	670	Wright J.W., 1952

В силу чисто морфологических особенностей споры большинства папоротников не могу обладать значительной способностью к транспортировке воздухом. Перисporий их обладает весьма сложной и громоздкой структурой, и величина спор даже без перисporия достигает от 45 до 60 мкм. Такое крупное, тяжелое зерно, лишенное специальных летательных приспособлений, не может далеко и длительно переноситься по воздуху. Кроме того, на высоте кроны папоротника скорость ветра колеблется в основном в пределах 0,05 – 0,34 м/с и не превышает 1,6 м/с (Заклинская, 1950).

Опыты по улавливанию спор папоротника *Dryopteris filix-mas* на липкие стекла подтверждают это (Заклинская, 1950). Споры у щитовника мужского крупные, щирокобобовидные (полярная ось 32 – 45 микрометров, большой экваториальный диаметр 40 – 58 микрометров, малый экваториальный диаметр ≈ 40 микрометров). Споры улавливали на покрытые вазелином покровные стекла, установленные на деревянных столбиках на высоте 25 см от уровня почвы. Их расположили по четырем направлениям от центра куртины на расстоянии 0,5 – 20,5 м от ее границы. Длительность экспозиции составляла 8 дней – весь период спороношения. Вся основная масса спор оседала вблизи и непосредственно под растением (плотность осадка доходит до 2625 на 1 $см^2$). Уже на расстоянии от 0,9 до 2 м плот-

ность осадка не превышала 950 спор на 1 см^2, на расстоянии 4 м снижалась до 50 – 25 зерен. В дальнейшем концентрация спор снижалась постепенно, и в конечных точках наблюдения число спор составляет 5 – 3 и меньше на 1 см^2.

Основная масса спор (≈ 60%) оседала в пределах 2 – 5 м от центра кроны, остальные 40% всей продукции распределяются на расстоянии от 3 до 21 м. Таким образом было показано, что споры *Dryopteris filix-mas* на большие расстояния не разносятся. Малый разнос спор папоротника обуславливают, в основном, две причины: 1) ослабление влияния ветра на приземные слои воздуха, вызванное экранирующим эффектом древесных крон; 2) малая способность спор к парению в воздухе (Заклинская, 1950).

Пыльца травянистых растений, как правило, осаждается вблизи от источника. По результатам улавливания на липкие горизонтальные пластинки, пыльца кукурузы (*Zea mays L.*) может разноситься на расстояние примерно до 90 м. Однако при сильных ветрах единичные зерна улавливались на расстоянии в 639 м (Федорова, 1959). Малые расстояния, на которые распространяется пыльца кукурузы, объясняется большими размерами ее пыльцевых зерен (81 – 101 микрометров в диаметре).

Предельная дальность рассеивания пыльцы ржи (*Secale sereale L.*) при скорости ветра от 1 до 9 м/с составляла 1600 м, а основная масса пыльцы (87%) оседала на расстоянии 200 – 300 м по направлению господствующего ветра. В других экспериментах улавливание пыльцы на липкие горизонтальные пластинки показало, что основная масса пыльцевых зерен ржи оседает в пределах ее посевов (до 96% от всего количества). В небольших количествах пыльца может переноситься на расстояние в 500 м. Единичные пыльцевые зерна были уловлены на расстоянии 1,3 км от ее посевов (Федорова Р.В., 1959). Вместе с тем в экспериментах Германа по улавливанию пыльцы с самолета предельная зафиксированная для ржи высота в одном случае составляла 1000, а в другом – 2000 м (Герман, 1939). Это, несмотря на крупные размеры пыльцевых зерен (46 – 60 микрометров длиной, 35 – 43 микрометров шириной), может создавать иногда предпосылки для дальнего переноса пыльцы ржи (Федорова и Вронский, 1980).

По данным Федоровой (Федорова, 1959), отдельные пыльцевые зерна пшеницы были отмечены на 0,6 км от посевов. По данным других экспериментов, пыльца пшеницы рассеивалась на расстояние до 300 м, причем по мере удаления росло число деформированных и лопнувших пыльцевых зерен. Завязывание зёрен у уединённо растущих кастрированных растений пшеницы на расстоянии 300 м от поля было равно всего лишь 3,6% (Федорова, 1959, Сладков, 1967).

Исследования, проведённые с 7 видами перекрёстноопыляемых злаков в штате Небраска (*Bromus inermis, Agropiron cristanum, A. intermedium, Panicum virgatum, Secale sereale, Zea mais, Buchloe dactyloides*), показали, что их пыльца не разносится в сколько-нибудь большом количестве по

направлению господствующего ветра. Пыльцевая нагрузка для них составляла на дистанции 25 м – 31%, 75 м – 10%, 125 м – 4,4%, 200 м – 1,2%, 300 м – 0,8% от той, которая имелась в центре поля (100%) (Федорова, 1959б). Из всего этого следует, что основная масса пыльцы злаков оседает неподалеку от источника распространения.

Исследования, проведенные на сахарной свекле, свидетельствуют, что пыльца распространяется воздушными течениями в горизонтальном направлении на расстояние 4200 – 4500 м (Герман, 1939).

Согласно данным Райнора и др., на расстоянии 55 – 65 м от границы источника в воздухе остается примерно половина пыльцы амброзии. На расстоянии 1 км в воздухе остается около 1% исходного количества пыльцы (Raynor G.S. et al, 1970).

По данным улавливания пыльцы на стеклянные пластинки, покрытые глицерин-желатиновой смазкой, количество оседающих на них пыльцевых зерен прутняка (*Kohia prostrata* (*L.*) *Schard*.) резко падает по мере удаления от источника пыльцы. Если принять их число под пологом растения за 100%, то уже на расстоянии 78,5 м количество их падает до 18,3%, а на расстоянии 800 м составляет лишь 5,3% (Монозсон, 1959).

Приведенные данные указывают на то, что основная масса пыльцы или спор оседает вблизи от цветущих растений (особенно травянистых). Однако имеется множество свидетельств ее переноса на значительные расстояния. Очевидно, что некоторая малая доля пыльцы остается в воздухе в течение длительного времени и разносится воздушными течениями. Это так называемый "региональный" компонент, или "убегающая" фракция, пыльцевой составляющей атмосферного аэрозоля, которая в процессе турбулентного движения воздушных масс подхватывается восходящими токами воздуха, поднимается на высоту нескольких тысяч метров и переносится на сотни и тысячи километров.

В настоящее время можно считать доказанным, что даже на расстоянии в несколько десятков километров от леса в воздухе рассеяно достаточно пыльцы древесных растений для того, чтобы произошло, по крайней мере, незначительное число оплодотворений. Такой перенос пыльцы на большие расстояния очень важен для опыления и завязывания семян у различных растений, а также для переноса на значительные расстояния генетического материала и получения межпопуляционных гибридов (Фегри и ван дер Пейл, 1982).

Вместе с тем степень пространственной изоляции у анемофильных растений изучена недостаточно, данные об эффективности такого рода изоляционных барьеров сравнительно немногочисленны и отрывочны. Примером барьеров такого рода может служить пролив Мэкинак, шириной примерно четыре мили (около семи с половиной километров), разделяющий лесные биоценозы, растущие на Верхнем и Нижнем полуостровах в штате Мичиган. Его ширина оказалась достаточной, чтобы обеспечить

генетические различия между расами у четырех видов хвойных (Райт, 1978). Оценка изоляции в популяциях скального дуба (*Quercus petraea Liebl*.) на склоне хребта Котх в 1970 г. показала, что прогалины до 500 м не являются серьезным изоляционным барьером. Более обширные прогалины на Северо-Западном Кавказе практически не встречаются. Таким образом, деревья, примыкающие к противоположным краям прогалин, необходимо относить к одной популяции (Семериков и Глотов, 1971).

Изоляция расстоянием может функционировать даже внутри непрерывного ареала. Оно само по себе является изолирующим фактором, если дальность полета пыльцы мала. Дальность переноса пыльцы внутри древостоя сильно зависит от его возраста, бонитета, полноты, наличия подроста, подлеска и т. д. Для учета влияния изоляции расстоянием было введено понятие "соседства" – самой большой субпопуляции, внутри которой происходит случайное опыление. Для ясеня американского, сосны съедобной – видов с низким обилием в фитоценозах и со сплошным ареалом – величина соседства составляет от 1 до 25 деревьев. У таких видов, как сосна Банкса и сосна Элиота, которые обычно встречаются в чистых густых насаждениях, величина соседства составляет 200 – 100 деревьев (Райт, 1978). Внутри древостоя распространение пыльцы скального дуба сильно ограничено. Она распространяется на расстояние около 80 м, причем и в этих пределах количество пыльцы резко снижается с увеличением расстояния от отцовского дерева. Это означает, что при количестве деревьев 300 – 400 на гектар пыльца одного дуба может опылить цветки максимум тысячи деревьев (Семериков, Глотов, 1971). У сосны обыкновенной 60% общего опыления осуществляется от 25 ближайших деревьев (Некрасова, 1983).

Помимо расстояния, на которое способна переноситься пыльца, важно определить жизнеспособность анемофильной пыльцы при различных атмосферных условиях. Дальний транспорт пыльцы будет биологически эффективным только при условии сохранения ею жизнеспособности в течение относительно длительного времени. Сроки, в течение которых пыльца сохраняет способность к оплодотворению, различны у разных растений и колеблются в зависимости от внешних условий. Наилучшими условиями для продления жизнеспособности пыльцы являются: отсутствие света, пониженная температура, оптимальная (не одинаковая для разных видов) относительная влажность воздуха. В лабораторных условиях (при низкой температуре над хлористым кальцием) пыльца масличной пальмы сохраняет всхожесть до 12 месяцев (Голубинский, 1974).

Известно, что пыльца таких типичных анемофильных растений, как злаки, в естественных условиях характеризуется короткой продолжительностью жизни. Экзина у пыльцевых зерен утоньшена и в связи с этим они быстро теряют воду и отмирают. Длительность жизни пыльцы в полевых условиях определяется температурой и относительной влажностью воздуха. Высокая температура в сочетании с низкой влажностью губительны. В

этом случае гибель пыльцы происходила в тени через 6 – 8 ч, а на прямом солнечном свету – через 3 ч (по некоторым сообщениям, уже через 10 мин). При среднесуточной температуре 12 – 10°С и ниже и среднесуточной относительной влажности воздуха 67 – 92% продолжительность жизни пыльцы увеличивалась до 6 – 7 суток. В лаборатории пыльца кукурузы оставалась живой в течение 11 суток при хранении её в условиях пониженной температуры (+4°С) и высокой относительной влажности воздуха 80 – 90%. В первые дни хранения жизнеспособность пыльцы мало отличалась от жизнеспособности свежей пыльцы и резко падала на седьмые сутки. Для пыльцы большинства злаков крайне неблагоприятны роса и дождь. Пыльца злаков очень чувствительна к воде и при попадании в воду у большинства видов (за немногими исключениями) отмирает почти мгновенно (Голубинский, 1974).

Таким образом, хотя распространение пыльцы в воздухе описывается законами аэродинамики, перенос генетического материала между популяциями ветроопыляемых растений не является чисто физическим процессом. При оценке пространственной изоляции популяций анемофильных видов следует учитывать как закономерности переноса пыльцы, так и ее жизнеспособность.

Глава 5. ДИНАМИКА ЭМИССИИ ПЫЛЬЦЫ В АТМОСФЕРУ. КОНЦЕНТРАЦИЯ ПЫЛЬЦЫ

Пыльца растений является одним из фоновых компонентов атмосферного аэрозоля, встречающимся в атмосфере практически всех климатических зон. Состав пыльцевого спектра в каждом конкретном пункте наблюдения определяется видовым составом растительности, относительным обилием различных видов растений. Если некоторые сорняки почти вездесущи, то многие виды дикорастущих растений имеют весьма ограниченный ареал.

Пыльцевой компонент атмосферного аэрозоля в зоне умеренного климата резко отличается от пыльцы тропических районов как по видовому составу. так и по срокам поступления в атмосферу. Растения тропиков цветут более продолжительное время, поэтому их пыльца присутствует в атмосфере почти круглый год. В умеренном климате сезон пыления приурочен к теплым месяцам года – с конца зимы вплоть до осени. В ходе вегетационного периода последовательно цветут различные виды растений, т. е. каждому типу пыльцы присуща особая сезонная периодичность (рис. 5.1). В Европе, Северной Америке и Австралии, в соответствии с регулярными аэробиологическими наблюдениями, первой появляется пыльца деревьев – ранней весной. Пыльцевой календарь начинается с пыльцы тополя, березы, ольхи, орешника, дуба и хвойных. Поздней весной и ранним летом начинается сезон злаков, за которыми непосредственно цветут сонные травы или разнотравье – крапива, щавель, подорожник, конопля, различные маревые, полыни. В Северной Америке осенью – различные амарантовые и амброзии.

В лесной и лесостепной зонах бывшего СССР наблюдаются три периода пыления растений. Весенний (апрель – май), когда отмечается пыление ветроопыляемых деревьев. Летом (июнь – июль) наблюдается пыление в основном злаковых трав. Летне-осенний период (июль – сентябрь) – время пыления сложноцветных: полыни, маревых, лебеды. Сроки начала и окончания данных периодов, их продолжительность, а также относительное обилие пыльцы тех или иных видов в спорово-пыльцевом спектре определяются климатическими условиями и видовым составом растительности каждого конкретного региона.

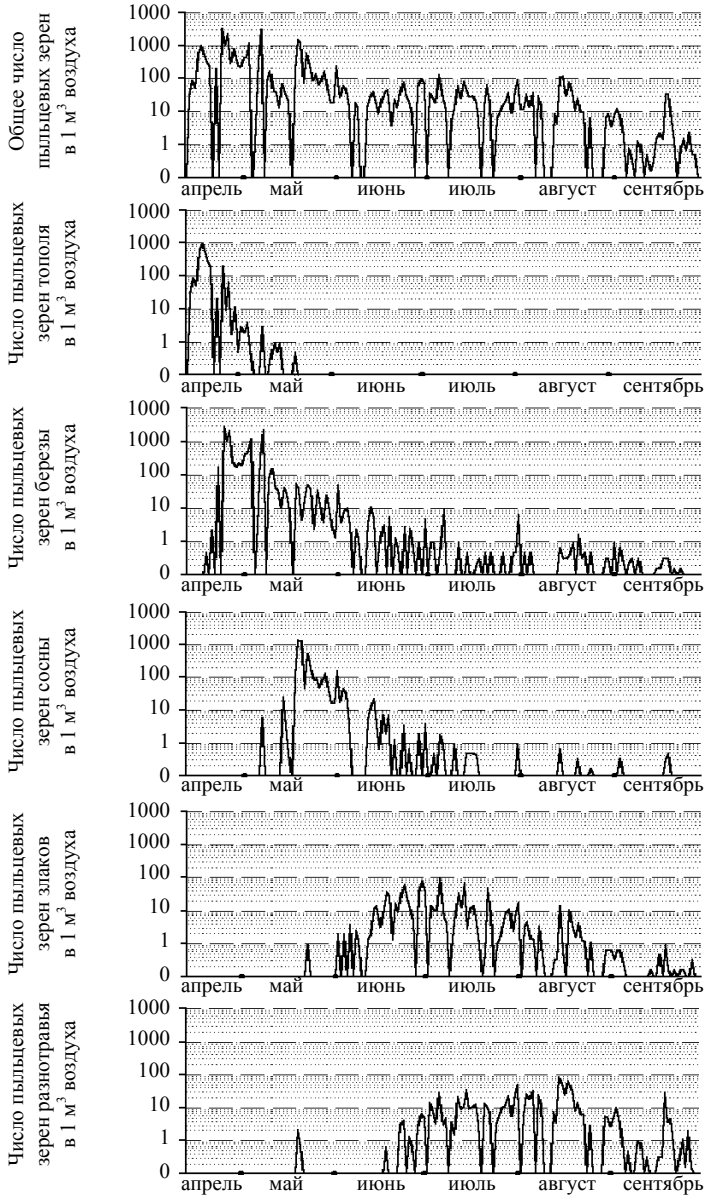


Рис. 5.1. Сезонная динамика содержания пыльцы в атмосфере г. Новосибирска в 1997 г.

Центр европейской части России. Три периода поллинозов: 1) Весенний период – с апреля до конца мая. В это время распространяется пыльца древесных растений, преимущественно ольхи (*Alnus*), орешника (*Corylus*), березы (*Betula*); 2) Летний период – с начала июня до конца июля. В воздухе в больших количествах присутствует пыльца луговых трав тимофеевки (*Phleum*), овсяницы (*Festuca*), мятлика (*Poa*), лисохвоста (*Alopecurus*), ежи (*Dactylis*), житняка (*Agropiron*), костра (*Bromus*); 3) Летне-осенний период – с конца июля до октября. Период цветения полыни (*Artemisia*) и мари (*Chenopodium*). В южных районах России основные источники аллергенной пыльцы – два вида амброзии (*Ambrosia artemisifolia*, *A. trifida*). Кроме того, определенное значение как аллергенные агенты имеют пыльцевые зерна полыни (*Artemisia*), подсолнечника (*Helianthus*) и кукурузы (*Zea*). В Ростове-на-Дону и Донецке наиболее важные и серьезные растительные аллергены – мари (*Chenopodium*) и полыни (*Artemisia*). Виды семейства маревых (*Chenopodiaceae*) образуют аллергенные пыльцевые зерна в дельте реки Волги (Авдеенко, 1989; Savitsky, Kobzar, 1996).

Красноярский край. По данным наблюдений в Академгородке г. Красноярска, массовое появление пыльцы тополя отмечено в середине мая. С 25 мая по 5 – 10 июня преобладает пыльца березы, одновременно улавливаются пыльцевые зерна осоки. Примерно с 7 июня в воздухе появляется пыльца сосны. Ее максимальное количество отмечалось в период с 19 июня по 2 июля. Кроме сосны в изобилии встречалась пыльца ели, пихты.

С 22 июня отмечалась пыльца злаков. Максимальное количество пыльцы злаков выпадало из воздуха в период с 26 июня по 20 июля.

Во второй декаде июля отмечается пыльца маревых, конопли, крапивы, зонтичных, розоцветных, гречишных. В третьей декаде июля в воздухе преобладает пыльца маревых и конопли. Начиная с 6 августа, атмосфера насыщена пыльцой полыни. Наибольшее ее количество отмечается 13 – 15 августа.

В сентябре количество пыльцы, выпадающей на подложки из атмосферы, резко снижается. Пыльца представлена зернами, вторично поднятыми с поверхности почвы (Савина, Эпштейн, 1989).

Новосибирская область. Пыльцевые зерна в атмосфере г. Новосибирска присутствуют с начала апреля до конца сентября. Основными источниками пыльцы в Новосибирске являются представители семейств: Salicaceae, Betulaceae, Aceraceae, Pinaceae, Poaceae, Cannabaceae; Urticaceae, Chenopodiaceae, и Asteraceae. Количество продуцируемой пыльцы и сроки ее поступления в атмосферу определяются погодными условиями. В зависимости от погодных условий сроки поступления пыльцы в атмосферу могут сдвигаться почти на месяц. В весенне-летний период наблюдаются три пыльцевых волны: апрель – начало июня – эмиссия пыльцы древесными растениями; вторая декада июня – вторая декада июля –

пыление злаков; конец июля – начало сентября – цветение Urtica, Cannabis, Chenopodiaceae, Artemisia (Головко и др., 1998; Головко, 1991).

Грузия. В Грузии отмечены три пиковых периода содержания пыльцы в атмосфере: 1) Ранне-весенний период: пыльцевые зерна платана (*Platanus*), тополя (*Populus*), шелковницы (*Morus*) и ясеня (*Fraxinus*). 2) Весенне-летний период: пыльцевые зерна видов семейства мятликовых (*Poaceae*). 3) Осенне-летний период: пыльцевые зерна полыни (*Artemisia*) и видов семейства маревых (*Chenopodiaceae*) (Savitsky and Kobzar, 1996).

Украина. Исследования содержания пыльцы в воздухе были проведены в Киеве в 1991 – 1993 гг. При аэробиологическом мониторинге использовались как седиментационные, так и аспирационные методы. Результаты показали, что в Киеве наблюдается отчетливая периодичность содержания пыльцы. Концентрация пыльцы в воздухе колеблется в очень широком диапазоне. Максимальные концентрации пыльцы и спор отмечались в апреле – начале мая и с конца июля до конца августа. Были отмечены высокие концентрации пыльцы видов ильмовых (Ulmaceae), капустных (Brassicaceae), липовых (Tiliaceae), коноплевых (Cannabaceae), березовых (Betulaceae), ивовых (Salicaceae), конскокаштановых (Hippocastanaceae), сосновых (Pinaceae), бобовых (Fagaceae), маревых (Chenopodiaceae), орешниковых (Corylaceae), астровых (Asteraceae), розоцветных (Rosaceae) и мятликовых (Poaceae) (Savitsky V.D., Kobzar V.N., 1996).

Белоруссия. По содержанию в воздухе выделяются три пыльцевые волны: весенняя, летняя и летне-осенняя.

В ходе весенней в осадках преобладает пыльца берез, сосны обыкновенной, тополей, ив, граба обыкновенного, вяза обыкновенного, кленов, лещины, ольхи, ясеня обыкновенного, ели, каштана. Встречались единичные пыльцевые зерна дуба, одуванчика, крапивы, крестоцветных, бобовых.

Летняя пыльцевая волна характеризовалась преобладанием пыльцы злаков, конопли. По-прежнему встречалась пыльца сосны, ивы, дуба, каштана, берез, крапивы. Появляется пыльца полыней, лебеды, мари. Отмечается большое разнообразие пыльцы бобовых, зонтичных, крестоцветных, розоцветных, сложноцветных, хотя суммарная их доля в летнем пыльцевом спектре не велика.

Летне-осенняя пыльцевая волна – с 25 июля по 15 – 20 сентября – отличается обилием пыльцы полыней, маревых. По-прежнему высоко содержание пыльцы злаков. Встречаются единичные пыльцевые зерна розоцветных, крапивы, конопли, бобовых, подорожника (Гурина, 1994).

Узбекистан. В Узбекистане также были отмечены три периода высокой концентрации пыльцы: 1) В конце февраля и начале марта – преобладает пыльца береста пробкового (*Ulmus suberosa*), тополя (*Populus*), клена (*Acer*), ясеня (*Fraxinus*). 2) С конца апреля до середины июня – преобладает пыльца ореха грецкого (*Junglans regia*), шелковницы (*Morus*), платана (*Platanus*), мальвы (*Malva*), акации (*Robinia*), гибискуса (*Hibiscus*), хлоп-

чатника (*Gossypium*) и видов семейства мятликовых (*Poaceae*). 3) В августе и сентябре преобладает пыльца кохии (*Kohia*) и различных видов полыни (*Artemisia*) (Savitsky and Kobzar V.N., 1996).

Несколько иная картина наблюдалась в населенных пунктах **Киргизии**. В г. Бишкек на основе многолетних наблюдений можно выделить два пыльцевых сезона: весенне-летний и летне-осенний (Kobzar, 1999). Первый имеет место в конце апреля, а второй – в конце августа. В весенне-летний период преобладала пыльца древесных растений и злаков. Наиболее обильно представленные таксоны – Ulmus, Populus, Cupressaceae, Betula, Fraxinus, Acer, Quercus, Juglans и Morus. Осенний пыльцевой сезон намного более интересен для аллергологов из-за цветения травянистых растений – Artemisia, Plantago, Chenopodiaceae/Amaranthaceae, Cannabaceae (рис. 5.2).

В отличие от сезонного, суточный ход эмиссии пыльцы изучался довольно редко. При расположении отбирающего устройства вне локального источника место происхождения и время переноса пыльцы от растения до отбирающего устройства неизвестны и, стало быть, данные такого рода неадекватно описывают характер суточной эмиссии пыльцы (Ogden et al., 1969). Кроме того, эффективность отбора проб колеблется в зависимости от скорости ветра и размера частиц. Тем не менее, начиная с 60-х гг. XX века, такого рода исследования проводились в Национальной лаборатории Буркхавена (США).

В течение нескольких пыльцевых сезонов были проделаны почасовые наблюдения за поступлением пыльцы в воздух от делянок амброзии (*Ambrosia*), тимофеевки (*Phleum*), кукурузы (*Zea*) и клещевины (*Ricinus*) (рис. 5.3). Для каждого рода был найден характерный суточный ход эмиссии

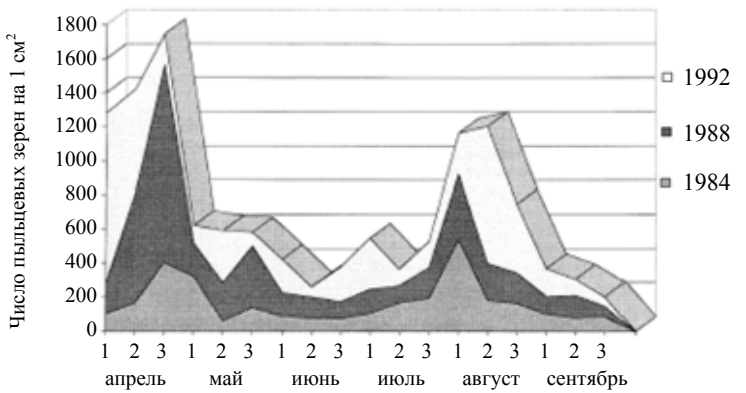


Рис. 5.2. Десятидневные вариации содержания пыльцы в атмосфере г. Бишкека

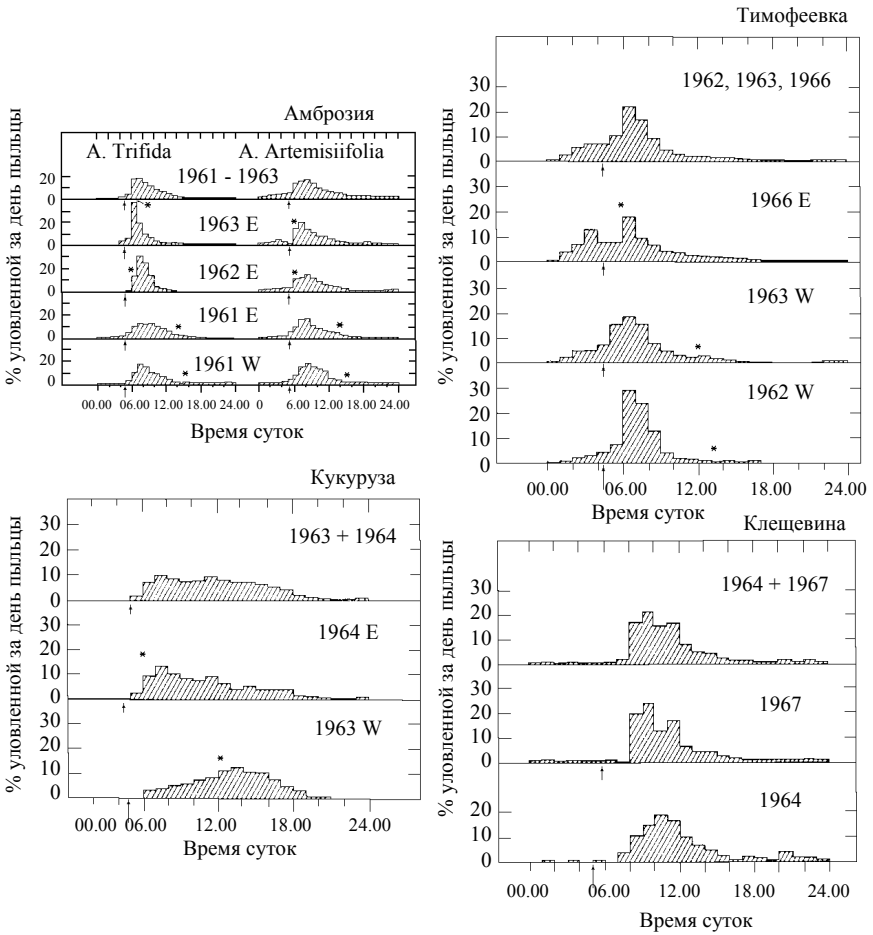


Рис. 5.3. Суточная динамика эмиссии в атмосферу пыльцы амброзии (*Ambrosia*), тимофеевки (*Phleum*), кукурузы (*Zea*) и клещевины (*Ricinus*):

Стрелка указывает время восхода солнца в период цветения, звездочка – время замены стекол в споровой ловушке Херста. Буквы E и W обозначают соответственно восточное или западное поле (приводится по Ogden E.C. et al., 1969).

пыльцы. Эмиссия пыльцы Ambrosia обычно начинается через час или два после восхода солнца, достигает максимума двумя часами позже и после

полдня снижается. У Phleum начинается ночью, достигает максимума примерно через два часа после восхода солнца и медленно снижается в течение дня. Кукуруза выбрасывает пыльцу крайне равномерно, с двух часов пополудни до захода солнца, тогда как пыльца Ricinus отбиралась в течение нескольких часов после восхода солнца и до второй половины дня с пиком в середине утра. Из-за воздействия метеорологических факторов суточный ход часто отклоняется от среднесезонного (Ogden et al., 1969).

По данным наблюдений в окрестностях Калькутты (Chakraborty P. et al. 1998), у разных растений наблюдалось несколько типов суточной динамики содержания пыльцы в воздухе: а) послеполуночный – максимальная концентрация в 1.00 – 4.00 часа (Datura sp.); б) раннеутренний – в 4.00 – 6.00 часов (Amarantaceae, Justicia sp.); в) утренний – в 6.00 – 8.00 часов (Areca sp., Croton sp., Eucayptus sp., Lagerstroemia sp.); г) дополуденный – в 8.00 – 11.00 часов (Asteraceae, Azadirachta sp., Cocos sp., Peltophorum sp.); д) полуденный – в 11.00 – 15.00 часов (Bombax sp., Delonix sp., Mangifera sp., Phoenix sp.); е) послеполуденный – в 15.00 – 19.00 часов (Carcia sp., Catharathus sp., Lantana sp.); ж) Вечерний – в 19.00 – 21.00 час (Borassus sp., Moriga sp., Tamarindus sp.); з) бимодальный – два пика в разное время дня (Cyperaceae – максимумы в 6.00 и 9.00 часов; Poaceae – максимумы в 5.00 и 11.00 часов; Trema sp. – максимумы в 8.00 и 11.00 часов).

Суточная динамика содержания пыльцы в воздухе может сильно варьировать под влиянием метеорологических условий. По этой причине за 13 лет наблюдений в г. Кордова (юго-запад Испании) не удалось получить четкой картины содержания пыльцы кипарисовых (Cupressaceae) в течение суток. В контрастные по климатическим условиям годы она получалась совершенно различной (Galan C. et al., 1998).

Для понимания суточного хода содержания пыльцы в воздухе необходимо использовать данные о суточной динамике цветения растений, поскольку оба эти процесса связаны неразрывно. Сроки наступления, продолжительность и особенно суточный ритм цветения зависят главным образом от наследственных особенностей растения и метеорологических условий во время цветения. Суточный ритм цветения выработан в результате длительного приспособления данного вида к определенным и конкретным условиям обитания. Если погодные условия не соответствуют требованиям цветения, то этот процесс может задержаться на несколько часов и даже дней (Кириллов, 1972).

В СССР было проведено значительное количество работ по экологии цветения анемофильных растений. Исследования, посвященные суточной динамике цветения злаков (Пономарев, 1954, 1960, 1964, 1966, 1968), полыней (Пономарев, Лыкова, 1966), осок (Амосова, 1980), древесных растений (Некрасова, 1983), позволяют оценить сроки поступления пыльцы в атмосферу. В качестве примера можно привести сведения о динамике

эмиссии пыльцы амброзии карликовой (Ambrosia artemisiifolia L., A. pumila), которая является основным аллергенным агентом в Северной Америке.

У амброзии выдвижение и растрескивание пыльников происходит исключительно рано утром и индуцируется преимущественно изменениями температуры и относительной влажности, каковые обычно наблюдаются в полевых условиях после восхода солнца. Пыльца высвобождается в виде влажных агломератов, оседающих, в основном, на соседних частях растения. После высыхания агломераты распадаются на отдельные зерна, которые могут сдуваться ветром с поверхности растений. Таким образом, у амброзии эмиссия пыльцы происходит фактически в два этапа: 1) высвобождение из пыльников (обусловлено временем суток, температурой и относительной влажностью); 2) собственно перенос с поверхности растений (обусловленный скоростью ветра и турбулентностью атмосферы) (Ogden et al., 1969).

В целом суточный ход эмиссии пыльцы в атмосферу у амброзии следующий: эмиссия начинается примерно во время восхода солнца, через несколько часов достигает пика, в послеполуденные часы наблюдается постепенное снижение, и минимальные концентрации зарегистрированы ночью. В отдельные дни могут наблюдаться отклонения, обусловленные тем, что при соответствующих метеорологических условиях (высокой температуре, низкой относительной влажности и значительной скорости ветра) пыльца амброзии может высвобождаться между полуночью и 4.00 (Ogden et al., 1969).

Весьма сложная картина цветения наблюдается у злаков. В этом семействе с некоторой условностью можно различить по характеру суточного ритма цветения следующие группы: 1) утренние злаки; 2) предвечерние (послеполуденные) злаки; 3) околополуденные злаки; 4) злаки с двухразовым (утренним и вечерним) цветением в течение суток; 5) ночные злаки; 6) круглосуточно цветущие злаки. Каждому виду злаков свойственен свой особый суточный режим цветения; он определяется внутренними (генетическими) причинами, но регулируется в своем проявлении факторами внешней среды (Пономарев, 1954, 1960, 1964, 1966, 1968).

Пыльца злаков очень чувствительна к сухости воздуха и высокой температуре. В природных условиях, под действием солнечных лучей и низкой влажности воздуха она утрачивает способность к прорастанию уже через десять минут (хотя в темноте, в эксикаторах при влажности 90% может сохранять жизнеспособность в течение двух дней) (Голубинский, 1974). У послеполуденных злаков выработалась тончайшая экологическая регуляция одиночных и порционных взрывов цветения, обеспечивающая тонкую синхронизацию их на значительной территории. При этом одновременно зацветает практически все поле, а сам процесс цветения занимает буквально несколько минут (рис. 5.4). Основным триггером для массово-

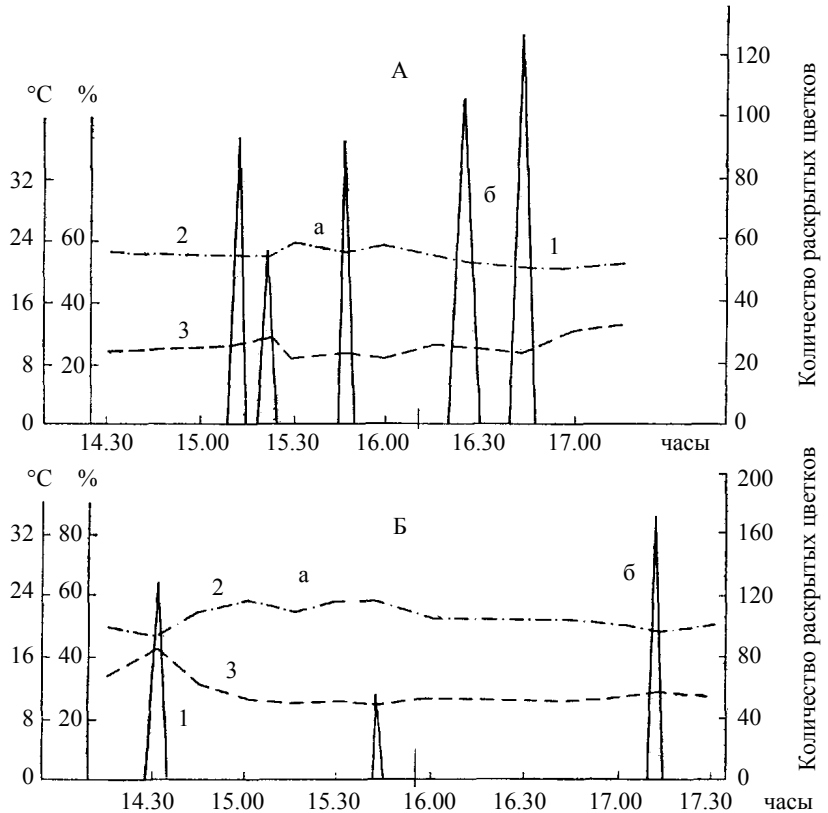


Рис. 5.4. Суточная периодичность цветения и опыления Festuca sulcata s.l. 10 VI 1965 (А) и 13 VI 1965 (Б):

а – ранняя диплоидная (2n = 14) антэкологическая раса (F. psevdovinna Hack); б – поздняя гексаплоидная (2n =42) антэкологическая раса (F. sulcata Hack s. str.). Температура воздуха (°С) и относительная влажность воздуха (%); 1 – взрывы цветения (число одновременно и стремительно раскрывшихся цветков); 2 – температура воздуха (°С); 3 – относительная влажность воздуха (%).

го цветения злаков служит резкое уменьшение солнечной радиации, в естественных условиях связанное с прохождением облаков (Пономарев, 1966).

Суточная периодичность цветения и опыления свойственна и другим анемофилам. Степные и лесостепные виды полыни – Artemisia glauca Pall.,

A. dracunculus L., A. marschalliana Spreng., A. sericea Web., A. austriaca Jacq., A. latifjlia – цветут с 7 до 10 – 11 ч (Пономарев и Лыкова, 1966).

По данным фенологических наблюдений, у сосны обыкновенной максимум пыльцы летит в дневные часы, ранним утром вылет слабый, а ночью он почти прекращается в связи с понижением температуры и повышением влажности воздуха (Некрасова, 1983).

К сожалению, фенологические наблюдения за цветением растений, как правило, не сопровождались отборами проб атмосферного аэрозоля и определением концентраций пыльцевых зерен в воздухе. Это значительно снижает ценность такого рода исследований, поскольку они не позволяют судить о содержании пыльцы в атмосфере.

Концентрация пыльцы в атмосфере определяется характером растительности данной местности, наличием заносной пыльцы, а также и погодными условиями. В периоды цветения анемофильных растений содержание пыльцы в воздухе может быть весьма значительным, достигая в отдельные дни нескольких тысяч пыльцевых зерен в $м^3$ (Нокс, 1985). Так, например, в г. Картахена наиболее обильно представлена группа *Urticaceae*, в целом 18479 пыльцевых зерен в кубическом метре воздуха. Другими обильными таксонами были *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*, *Cupressaceae*, *Olea*, *Quercus*, *Pinaceae*, *Poaceae*, *Plantago*, *Platanus*, *Zygophyllum* и *Arecaceae* (Moreno-Grau et al., 1998). Массовая концентрация пыльцы также может быть весьма существенной. В районе Кристального озера в Северном Висконсине среднесуточная массовая концентрация пыльцы в воздухе в течение двухнедельных периодов распространения пыльцы составляла в 1979 и 1981 гг. соответственно 18 и 25 микрограмм в 1 $м^3$ (Doskey and Ugoagwu, 1989).

По содержанию в воздухе спор папоротникообразных имеется мало данных. В Ротамстеде, где отсутствуют большие массивы орляка и имеются лишь небольшие заросли в пределах километра, в воздухе находят споры *Pteridium*. Они часто встречаются в теплую сухую погоду с конца июля до середины сентября. В среднем насчитывают 4 споры на 1 $м^3$ воздуха при максимальной концентрации 36 спор на 1 $м^3$ (Грегори, 1964).

С увеличением расстояния от источника содержание пыльцы в воздухе снижается, однако в настоящее время нет оснований сомневаться в том, что микрофлора, обычно присутствующая в воздухе над сушей, распространяется во все части земного шара (Rantio-Lehtimaki, 1995). В пробах пыльцы, отобранных из воздуха на находящихся в море судах, по мере удаления мест взятия проб от берега содержание пыльцы и спор в определенном объеме воздуха падает, а затем постепенно увеличивается по мере приближения к другому берегу; при этом меняется и состав пыльцевых зерен, характеризуя соответственно флору той или иной прибрежной территории. По данным Эрдтмана, проводившего заборы атмосферного воздуха при помощи вакуумного фильтра-ловушки в Северном море, содер-

жание зерен пыльцы *Pinus* составляло 0,13/м^3; на расстоянии 250 – 600 км от Ньюфаундленда *Alnus viridis* – 0,045/м^3, *Ciperaceae* – 0,006/м^3; в 220 – 300 км от Массачусетса общее количество зерен пыльцы *Plantago* и *Rumex* – 0,1/м^3 (Erdtman, 1937).

На содержание пыльцы в атмосфере большое влияние оказывают погодные условия. При сопоставлении концентрации пыльцы в воздухе с метеорологическими параметрами коэффициент регрессии был 0,22. Таким образом, по данным многофакторного регрессионного анализа, до 22% вариации концентрации пыльцы в воздухе может быть обусловлено метеорологическими параметрами (количеством осадков, влажностью и количеством часов солнечного сияния) (Herrero, 1997; MorenoGrau et al., 1998). Влияние погодных условий на содержание пыльцы в воздухе сложно и неоднозначно. Известно, что продолжительные дожди полностью вымывают пыльцу из атмосферы. Общая концентрация пыльцы отрицательно коррелирует с количеством осадков, влажностью и давлением воздуха (Rantio-Lehtimaki A., 1995). Сразу после поступления в атмосферу содержимое пыльцевых зерен начинает терять влагу вследствие ее испарения, причем скорость высыхания, а также количество утраченной воды зависят от относительной влажности воздуха. Потеря воды приводит к уменьшению веса пыльцевых зерен, их объема, изменению размера и формы зерен пыльцы, их удельной плотности, в результате чего изменяется скорость седиментации. Известно, что при 100% относительной влажности плотность пыльцы амброзии (*Ambrosia artemisiifolia*) составляла 1,28 г/см^3, а при влажности воздуха менее 52% – 1,05 г/см^3 (Harrington J.B., Metzer K., 1963). Колебания скорости седиментации, обусловленные изменением скорости оседания пыльцы, влияют на концентрацию пыльцы в атмосфере (MorenoGrau S. et al., 1998).

Влияние метеорологических параметров на содержание пыльцы в воздухе сложно и неоднозначно, т. к. они сказываются не только на условиях распространения пыльцы, но и на пыльцевой продуктивности растений. Причем важны погодные условия не только в год цветения, но и в предыдущие годы. Например, Некрасова показала, что у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris L.)* и сибирского кедра (*P. sibirica Mayr.*) количество микроспорофиловых колосков (мужских стробилов) тесно связано с погодными условиями в период закладки их зачатков, т. е. в год, предшествующий году "цветения" (Некрасова, 1960, 1972, 1983). Сильная засуха в Картахене – средиземноморском городе в Мурции (Испания, 37°37′08″ с. ш., 0°59′11″ з. д.) в 1994 – 1995 гг. привело к снижению на 46% общего числа уловленных пыльцевых зерен в 1995 г. по сравнению с 1993 г. Такое снижение числа уловленных пыльцевых зерен обусловлено тем, что количество осадков определяет процессы роста и развития растений (MorenoGrau et al., 1998).

Влияние скорости ветра на концентрацию пыльцы также двойственно. С одной стороны, доля образованной растениями пыльцы, которая поступает в воздух, помимо других параметров, определяется еще и скоростью ветра. С другой стороны, с ее увеличением концентрация пыльцы может снижаться в результате выноса ветром пыльцевых зерен (эффект «выметания») (MorenoGrau et al., 1998).

Глава 6. ПОЛЛИНОЗЫ. МОНИТОРИНГ АЭРОАЛЛЕРГЕНОВ

Находящиеся в атмосфере пыльцевые зерна оседают в носоглоточной части респираторного тракта, воздействуя на мембраны слизистых оболочек верхних дыхательных путей. Аллергены, содержащиеся в пыльце некоторых растений, вызывают сезонные вспышки различных аллергических заболеваний, в том числе и бронхиальной астмы. Наиболее частые клинические проявления: аллергические риниты или конъюнктивиты, для которых характерны насморк, слезящиеся глаза, закупорка носа, зуд в носу и глазах и кашель. Обусловленные попаданием в организм пыльцы аллергические реакции принято называть поллинозом. Поллиноз (от лат. pollen – пыльца) – поражение дыхательных путей, конъюнктивальной оболочки, кожи, нервной, пищеварительной систем и других внутренних органов аллергическим воспалением в тканях при повышенной чувствительности к пыльце растений. Устаревшие названия этой болезни – летний катар Востока, сенная лихорадка (Спурный и др., 1964; Ratio-Lehtimaki A., 1995).

Поллиноз является одним из самых распространенных аллергических заболеваний. Около 15% населения США подвержено поллинозу, вызываемому пыльцой амброзии (Нокс, 1985). Его доля составляет 14,5 – 26% от общего числа регистрируемых случаев аллергических заболеваний (Roberts, 1970). Пик заболеваемости поллинозом приходится на возраст от 10 до 40 лет. Суммарная заболеваемость лиц мужского и женского пола приблизительно одинакова. У детей до 3 лет заболевание поллинозом крайне редко. До 14 лет в 2 раза чаще заболевают мальчики, а в возрасте от 15 до 50 лет – лица женского пола. Среди горожан заболеваемость в 4 – 6 раз выше, чем у сельских жителей. Аллергологическое обследование чешских школьников в возрасте от 6 до 14 лет показало, что 11,8% детей, проживающих в городе, и 4,8% детей, живущих в сельской местности, страдают поллинозом. В России, по данным эпидемиологических исследований, им болеют от 3 до 5 – 6% городского населения (Украинцева, 1998).

Распространенность поллиноза у детей и взрослых варьирует в значительных пределах – от 0,2% до 39% (табл. 6.1, приводится по Астафьева и Горячина, 1998). При этом можно констатировать, что число зарегистрированных больных, страдающих пыльцевой аллергией, в последние десятилетия постоянно растет (Адо и Астафьева, 1991). Увеличение распростра-

Таблица 6.1

Распространенность поллиноза в разных странах мира в середине и конце XX в.

Страна изучения	Распространенность пыльцевой аллергии в 50 – 60-е гг., %	Распространенность пыльцевой аллергии в 80 – 90-е гг., %
Финляндия		6 – 14
Франция		5,9 – 18,5
Германия	1	9,5 – 18,6
Великобритания	1 – 3,2	10,9 (взрослые) 16,5 (студенты)
Норвегия		11,9 (дети)
Швейцария	1 – 3	10
Португалия		6,3 – 7,3 (дети)
Испания	0,1 – 3	4,9 (школьники)
Швеция	4	5,5 (дети 7 – 9 лет) 1,4 (юноши 14 – 16 лет)
Швейцария	1 – 3	10
Италия		13,1
Мексика	3,91	
США	16,7 – 19,2	До 39
Прибалтийские страны	0,05 – 0,07	
	Россия	
Ростовская область	0,7*	1,2*
Саратовская область	0,2*	1,4* – 5,7**
Краснодарский край	0,2*	1,5 – 5,5** и выше

* Изучение по обращаемости.
** По опроснику.

ненности в Европе и США астмы и иных аллергических заболеваний невозможно объяснить только совершенствованием методов диагностики и охватом более широких слоев населения. При этом отмечается роль загрязнения окружающей среды, индуцирующего либо усиливающего сенсибилизацию пыльцевыми аллергенами (Kimber, 1998).

Из-за того, что пыльцевые аллергены содержатся не только в пыльце, но и в субмикронной фракции атмосферного аэрозоля, связь между кон-

центрацией пыльцы в воздухе и числом больных аллергией не всегда очевидна. В Дерби (Англия), в Квебеке (Канада), в Северной Калифорнии (США), Мельбурне (Австралия) и многих других местах наблюдалась тесная корреляция между содержанием пыльцы в атмосфере и количеством больных либо тяжестью протекания заболевания. Однако ее не удалось обнаружить при исследованиях в Кувейте и в Осло (Beggs, 1998; Kimber, 1998).

Пыльца растений, вызывающая поллиноз, характеризуется следующими свойствами (постулаты Томмена):

1. Принадлежит ветроопыляемым растениям, продуцирующим ее в больших количествах (исключение составляют некоторые виды насекомоопыляемых растений, например подсолнечник). Отдельные группы людей, например цветоводы, садовники, могут быть сенсибилизированы к пыльце насекомоопыляемых растений при массивном контакте с ними.

2. Если пыльца не принадлежит ветроопыляемым растениям, то она должна продуцироваться в достаточно больших количествах, чтобы вызвать сенсибилизацию организма.

3. Пыльца должна быть легкой и летучей, чтобы распространяться ветром на большие расстояния.

4. Пыльца должна принадлежать широко распространенным в данной географической зоне растениям.

5. Пыльца должна обладать выраженными аллергенными свойствами (Астафьева и Горячина, 1998).

Известно, что важными источниками поллинозов являются менее 100 видов растений, чья роль подтверждена аллергологическими исследованиями. Часть из них распространена по всему миру (некоторые злаки), другие имеют ограниченный географический ареал (подобно березам в бореальной зоне) (Rantio-Lehtimaki A., 1995).

Лишь немногие из голосеменных содержат в пыльце аллергены. Из них наиболее важна Cryptomeria (японский кедр), но также опубликованы данные о роли Junipersus (горный кедр) и Cupressus. Ранее полагали, что растения рода Pinus, хотя и продуцируют огромные количества пыльцы, не способны вызывать аллергию, поскольку их пыльцевые зерна крупные, гидрофобные и содержат мало протеина. Однако недавно было показано, что пыльца новозеландской Pinus radiata D. Don способна вызывать аллергические реакции (Rantio-Lehtimaki A., 1995).

Из покрытосеменных аллергию вызывают растения, относящиеся к следующим родам и семействам: Hamamelidaceae (*Platanus*, платан, сикамор), Urticaceae (*Ulmus*, ильм; *Moris*, тутовое дерево; *Parientaria*, постенница), Fagaceae (*Fagus*, бук; *Quercus*, дуб; *Alnus*, ольха; *Betula*, береза; *Carpinus*, граб; *Corylus*, лещина), Salicaceae (*Populus*, тополь), Caryophylaceae (*Chenopodium*, марь белая; *Kochia*; *Salsola*, солянка; *Amaranthus*, аксирис), Aceraceae (*Acer*, клен), Oleaceae (*Fraxinus*, ясень;

Olea, олива), Plantaginaceae (*Plantago*, подорожник), Asteraceae (*Ambrosia*, амброзия; *Artemisia*, полынь; *Chrysanthemum*; *Taraxacum*, одуванчик; *Xantthium*, дурнишник; *Parthenium*, гваюла), Poaceae (*Agrosnis, Alopecurus, Anthoxanthum, Avena, Bromus, Dactylis, Festuca, Holcus, Lolium, Phleum, Poa, Secale, Phragmites, Paspalum, Sorghum, Zea, Bouteloua, Cynodon*). Род *Betula* играет важную роль в Северном полушарии, *Parientaria* – в Южной Европе, *Ambrosia* – в центральной части Северной Америки, тогда как *Parthenium* играет особую роль в Индии.

Наиболее сильными аллергенными свойствами обладает пыльца амброзии. Для проявления заболевания в среднем нужно около 40 – 50 зерен пыльцы, но иногда достаточно 4 – 5 зерен, попавших на слизистую носоглотки или конъюнктиву глаз. Амброзийный поллиноз широко распространен в США, на юге Франции, в Бельгии, Югославии, описаны случаи амброзийного поллиноза в Японии. В России пыльца амброзии является причиной поллиноза в южных районах. Так, в г. Краснодаре в сезон цветения концентрация пыльцы амброзии в различные годы в августе – сентябре колебалась от 216 до 632 пыльцевых зерен в 1 $м^3$, что в 11 – 25 раз превышает пороговую концентрацию, вызывающую поллиноз (Астафьева и Глазьева, 1998).

Аллергологическое значение семейства Betulaceae обусловлено тем, что эти древесные растения (береза Betula, ольха Alnus, лесной орех Corylus) широко распространены и производят громадные количества переносимой ветром пыльцы, содержащей аллергенный материал (Rantio-Lehtimaki A., 1995).

Лишь немногие из возделываемых растений вызывают аллергические заболевания. В Европе это рожь и кукуруза – единственные из хлебных злаков, которые опыляются ветром. Из энтомофильных растений лишь немногие имеют какое-либо аллергологическое значение. Помимо подсолнечника, следует отметить отдельных представителей рода *Salix*, способных опыляться как энтомофильно, так и анемофильно (Rantio-Lehtimaki, 1995).

Различают следующие основные группы аллергенных растений: древесные, злаковые и сорняки. Пыльца деревьев (различных видов дуба, платана, ореха, вяза, ясеня, березы, тополя, клена, орешника, ольхи, вяза) вызывает первый – весенний – пик заболеваемости поллинозом.

Второй, весенне-летний период поллинозов обусловлен цветением злаков. Наибольшей аллергенной активностью обладают мятлик, пырей, костер, овсяница, ежа, лисохвост. Известна доминирующая роль этих трав в возникновении поллиноза в Африке, Индии, Австралии, Англии, Израиле, Венгрии, Франции, Румынии, Югославии, Болгарии, Японии.

Летне-осенний период (июль – сентябрь) – время пыления полыни, маревых. В клинической аллергологии последние объединяются под термином «сорные травы».

Спектр пыльцевой сенсибилизации при поллинозах обуславливается зональностью растительности. В Москве и Московской области преобладает поллиноз, обусловленный поливалентной сенсибилизацией к пыльце злаковых трав (86,7%), деревьев (81,2%) и сложноцветных (56,6%) (Балаболкин и Гусева, 1986). В Ростовской области ведущую роль в развитии поллиноза у детей играют аллергены пыльцы лебеды, полыни, подсолнечника и райграса. Амброзийный поллиноз является краевым заболеванием в районах Северного Кавказа. В Ставропольском крае значение амброзийной сенсибилизации в развитии болезни подтверждается у 63,7% детей с поллинозом (лебеды – 54,5%, полыни – 52%, подсолнечника – 40,6% детей) (Садовничая, 1989). Лишь у 32,6% больных выявляется сенсибилизация к пыльце злаковых трав и совсем редко (0,9 – 1,8% детей) обнаруживается повышенная чувствительность к пыльце деревьев. В Саратовской области у 95% больных поллинозом выявляется сенсибилизация к пыльце сорных трав: маревых, конопли, циклахены (Астафьева и др., 1986). В Кузбассе у больных поллинозом наиболее часто выявляется сенсибилизация к пыльце полыни, злаковых и березы (Сандлер, 1980). В г. Красноярске у 60% больных поллинозом установлена сочетанная сенсибилизация к пыльце злаковых (тимофеевка, ежа, овсяница, мятлик) и сорных трав – полыни, лебеды (Сизых и др., 1977). Ведущей причиной развития поллиноза у детей в Центральной Сибири со второй декады мая до середины июня является пыльца березы и душеникии, а в период с середины июня до конца июля – пыльца злаковых трав (полевица, ежа, бекмания, мятлик, лисохвост, житняк, овсяница, тимофеевка, пырей, вейник); с конца июля до начала сентября возникновение поллиноза обусловливается пыльцой мари, лебеды, полыней (Коротков и Рыкова, 1987).

Распространенность поллиноза во многом определяется воздействием климатогеографических факторов. В условиях влажного и прохладного климата Прибалтики распространенность поллиноза сравнительно невелика, и показатель составляет 0,5 – 0,7 на 1000 обследованного населения (Богова и др., 1980). Наибольшую заболеваемость регистрируют в регионах с пышным растительным покровом, сухим и жарким климатом. В этих условиях создаются предпосылки для образования больших количеств пыльцы в сезон цветений и тесного контакта с ней, что способствует развитию сенсибилизации к пыльцевым аллергенам (Балаболкин, 1998). В Италии поллинозом страдает 10% населения (Moro, 1992), в Испании – 23% (Vilches,1992). Значительная распространенность поллиноза констатирована в южных регионах Российской Федерации, где им страдает 3,5 – 4,4% школьников (Бойко и Щербак, 1978), и в Восточной Сибири. Из 1600 четырех-, шестилетних детей, посещающих дошкольные учреждения г. Иркутска, сенсибилизацию к пыльце растений выявили у 81 ребенка (5,1%) (Машуков, 1987). Сравнительно редко регистрируют заболевания поллинозом в районах Крайнего Севера. Суровый климат этих широт и

скудный растительный покров являются причиной рассеивания в окружающей среде сравнительно малых количеств пыльцы растений, что и обусловливает редкое развитие пыльцевой сенсибилизации. Отмечается снижение заболеваемости поллинозом по мере увеличения высоты расположения местности над уровнем моря (Джураев, 1984), что может быть связано с уменьшением там концентрации пыльцы в воздухе.

Одно из первых исследований, которое позволило связать количественные характеристики содержания в атмосфере пыльцы с обострениями аллергических заболеваний, провел в 1939 – 1941 гг. в Норвегии O. Andrup. Он исследовал содержание пыльцы в воздухе, используя вакуумную споровую ловушку, которая была сконструирована для этих целей в 30-х гг. XX века шведским ученым Г. Эрдтманом, и нашел, что пыльца березы преобладает в мае и в начале июня, а пыльца злаковых трав – в конце июня и в июле. При сопоставлении числа пациентов с симптомами сенной лихорадки с количеством пыльцы в воздухе было установлено, что пики содержания пыльцы совпадают с периодом возрастания заболеваемости сенной лихорадкой в исследуемой группе пациентов. O. Andrup удалось также сопоставить сезонное появление симптомов в группе из 35 больных сенной лихорадкой с периодами пыления трав. Период максимальной заболеваемости соответствовал периоду цветения ежи сборной и тимофеевки – хорошо известных источников аллергенной пыльцы, используемой для клинических тестов (Нокс, 1985).

Рост числа аллергических заболеваний во второй половине двадцатого века обусловил всплеск интереса к содержанию пыльцы в атмосфере. Такого рода исследования ведутся по всему земному шару (Latorre and Perez, 1997; Rutherford et al., 1997; Chakraborty, 1998). В ряде пунктов наблюдения за переносимой по воздуху пыльцой проводятся непрерывно, в течение многих лет, например: в Кардифе – с 1957 г., в Лондоне – с 1961 г. и в Дерби – с 1970 г. (Pehkonen and Rantio-Lehtimaki, 1994; Mullins and Emberlin, 1997). В последние десятилетия разрозненные пункты наблюдения объединяются в локальные и континентальные сети (Rantio-Lehtimaki, 1995).

В Северной Америке сеть мониторинга пыльцы включает десятки станций наблюдения. Она управляется Комитетом по пыльце и плесневым грибам Американской академии аллергии и иммунологии (the American Academy of Allergy and Immunology's Pollen and Mold Committee). Академия публикует ежегодный отчет. Ежедневные сообщения о счетной концентрации пыльцы в воздухе распространяются по специализированным информационным каналам (Rantio-Lehtimaki A., 1995).

Начало создания такой сети станций в Западной Европе было положено в 70-х гг. XX века. Аллергенная роль пыльцы была признана столь существенной, что в десяти странах были созданы информационные службы для получения информации о содержании в воздухе пыльцы и прочих аэ-

роаллергенов. Была создана аллергологическая справочная служба туризма (Traveler's Alergy Servise Guide). В конце 80-х гг. XX века аэропалинологи большинства европейских стран объединились для разработки единой программы исследований, создания международной службы и единого банка аэропалинологических данных. На III Международном съезде аэробиологов в Базеле (1986 г.) под эгидой Международной ассоциации аэробиологов (International Association of Aerobiologist, IAA) было принято решение о создании Европейской аэропалинологической службы (European Aeroallergen Network, EAN). Все пункты отбора EAN используют автоматические ловушки Херста. С 1988 г. при университете г. Вены (Австрия) начал функционировать Общеевропейский банк аэропалинологических данных (The European Pollen Databank), объединивший информацию более 100 национальных станций из большинства европейских стран. В настоящее время в него присылаются ежедневные подсчеты пыльцы со всех станций Европы. Принимаемые банком данные основываются на аспирационных измерениях, что позволяет сравнивать сведения с разных мест отбора. Для уменьшения влияния местной растительности (с целью стандартизации участков отбора) ловушки принято располагать на открытых участках, на высоте по меньшей мере 10 – 15 м над уровнем почвы. Рекомендуемое максимальное расстояние между станциями отбирания проб в сети – 170 км. Но сейчас сеть заметно реже, особенно в редконаселенных районах Северной Европы (Rantio-Lehtimaki, 1995; Mullins and Emberlin, 1997).

Начиная с 1993 г. Общеевропейский банк аэропалинологических данных предоставляет информацию о пылении растений на территории Европы и разрабатывает прогнозы пыления наиболее аллергенных таксонов на основе многолетних данных. Благодаря Аэроаллергенной службе Европы население большинства европейских стран получает полную информацию по радио и телевидению (рис. 6.1), через газеты, специальные календари и публикации, такие, как «Travellers Allergy Service Guide» (Traveller's Allergy Service Guide, 1992), «Allergy Service Guide in Europe» (Allergy Service Guide in Europe, 1994). В 90-х гг. прошлого века в Европе насчитывалось 264 станции мониторинга пыльцы, включенные в EA. Согласно данным «Allergy Service...», 25 стран Европы имеют станции мониторинга пыльцы и спор аллергенных растений. Наибольшее число станций имели Германия (61), Италия (59) и Франция (47), несколько меньше Великобритания (25), Австрия (24), Швейцария (14), Польша (12), Швеция (10), Финляндия (6), Греция (4), Бельгия (3), Болгария (1). Число станций наблюдения, входящих в EAN, непрерывно растет, а сама сеть охватывает новые страны. В 2000 г. число пунктов мониторинга достигло 400 в 28 странах мира (табл. 6.2, приводится по http://www.univie.ac.at/ean/public/stations.html).

В настоящее время в России подобной аэропалинологической службы пока не существует. Вместе с тем в СССР, а затем в Российской Федерации

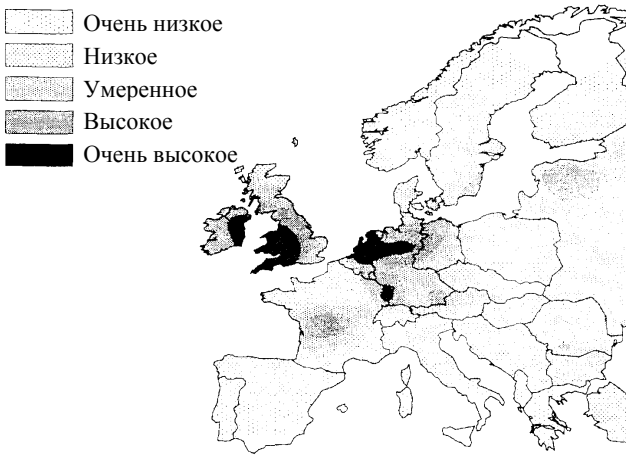


Рис. 6.1. Содержание пыльцы трав в воздушном бассейне стран Европы в течение 1 – 7 июля 1991 г.

Таблица 6.2

Число станций EAN в странах Европы

Страна	Число станций	Страна	Число станций
Австрия	34	Венгрия	17
Бельгия	6	Исландия	2
Болгария	1	Италия	81
Швейцария	18	Нидерланды	2
Чешская республика	12	Норвегия	5
Германия	76	Польша	5
Дания	3	Португалия	2
Эстония	1	Румыния	1
Ирландия	1	Российская Федерация	2
Испания	50	Швеция	13
Финляндия	8	Словения	1
Франция	49	Словакия	5
Великобритания	31	Украина	2
Греция	3	Югославия	1

частные исследования, наиболее полные из которых были выполнены в Аллергологическом центре под руководством профессора Ф.Д. Адо, ведутся с начала 70-х гг. XX века. Как правило, в данных исследованиях применяются ловушки гравиметрического типа. Вместе с тем в 1992 г. на базе Московского государственного университета (МГУ) по инициативе профессора Сиверта Нильсона (S. Nilsson, Palynological laboratory, Swedish Museum of Natural History) была организована первая аэропалинологическая станция, работающая по методике, предложенной Международной ассоциацией аэробиологов (IAA) и входящая в состав единой европейской аэропалинологической сети (EAN). Благодаря помощи и поддержке президента Аэроаллергенной службы Европы S. Nilsson (Швеция), в июле и августе 1993 г. начаты наблюдения за содержанием пыльцы в атмосфере в г. Санкт-Петербурге (Ukraintseva et al., 1994).

С 1 апреля 2001 г. проводится программа определения и анализа пыльцевых аллергенов в окружающей среде на территории Москвы. С 25 июня информация пыльцевого мониторинга стала доступна жителям Санкт-Петербурга. С 1 июля 2003 г. программа пыльцевого мониторинга начала свою работу в Восточной Сибири (г. Иркутск). В 2003 г. наблюдения по методике IAA проводились в пяти городах: Москве, Санкт-Петербурге, Смоленске, Краснодаре, Красноярске. В период эмиссии пыльцы ежедневная информация о качественном и количественном содержании пыльцы в воздухе, а также комментарии и рекомендации врача-аллерголога ежедневно публикуются на сайтах: www.allergology.ru и www.kestine.ru. Данный проект стал возможен благодаря совместной работе специалистов Государственного научного центра Института иммунологии Министерства здравоохранения РФ, биологического факультета МГУ, Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И.П. Павлова и компании Никомед, Россия, СНГ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование закономерностей содержания и распространения пыльцы в воздухе – сложная, комплексная задача, при решении которой требуется анализ множества подчас противоречивых факторов. Вместе с тем роль пыльцевых зерен в жизненном цикле растений, видоспецифичность и консервативность морфологического строения пыльцевых оболочек, их вездесущность и хорошая сохранность в ископаемом состоянии, содержание аллергенов в пыльце ряда видов обуславливают актуальность данной проблемы для таких далеких научных дисциплин, как систематика растений, экология популяций, геология, аллергология и др.

Последние десятилетия отмечены ростом интереса к вопросам, связанным с качественным и количественным составом фонового атмосферного аэрозоля, в частности, с сезонными и суточными циклами содержания пыльцы в атмосфере, ее переносом на большие расстояния. Сведения о концентрации и систематической принадлежности содержащихся в воздухе пыльцевых зерен позволяют определить сроки цветения растений, оценить степень изоляции удаленных популяций. Данные многолетних наблюдений дают возможность отслеживать изменения в составе растительного покрова, обусловленные долгосрочными изменениями климата. Особое внимание в настоящее время привлекают исследования пыльцевых аллергенов и и распространенности поллинозов. Таким образом, аэропалинологические исследования позволяют решать широкий спектр экологических проблем. Предлагаемая работа, в которой автор попытался обобщить имеющиеся литературные данные, является кратким и неполным отражением этих проблем.

Осознание актуальности аэропалинологических исследовании при решении многих экологических задач за последние годы привело к созданию сети станций мониторинга пыльцевого компонента атмосферного аэрозоля, охватывающей большинство стран Европы. Полученные данные обобщаются, анализируются и широко используются органами здравоохранения. туристическими фирмами и другими учреждениями. К сожалению, принятые во второй половине 80-х гг. XX века решения о создании в СССР аналогичной сети станций мониторинга пыльцевого аэрозоля по ряду объективных причин не были реализованы. Тем отраднее наблюдать рост числа пунктов отбора проб пыльцевого аэрозоля в современной России.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеенко И.В. Экологические факторы и аллергия у детей: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. – М., 1989. – 21 с.

Адо В.А., Астафьева Н.Г. Поллинозы. – М.: Знание, 1991. – 224 с.

Амосова Н.Н. Экология опыления некоторых видов осок восточного Памира // Экология опыления. – Пермь: Перм. ун-т, 1980. – С. 120 – 133.

Астафьева Н.Г., Адо В.А., Горячкина Л.А. Растения и аллергия. – Саратов, 1986.

Астафьева Н.Г., Горячкина Л.А. Полиноз – пыльцевая аллергия // Аллергология. – 1998. – № 2. – С. 34 – 40.

Аэрозоль и климат / Под ред. акад. К.Я. Кондратьева. – Л.: Гидрометеоиздат, 1991. – 540 с.

Бабарыкина А.Н. Биология цветения, опыления и медоносное значение видов борщевика Heracleum L., интродуцированных на северо-западе нечерноземной зоны РСФСР: Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Петрозаводск, 1981. – 17 с.

Балаболкин И.И., Гусева Н.В. Лечение поллинозов у детей // Педиатрия, акушерство и гинекология. – 1986. – № 5. – С. 29 – 31.

Балаболкин И.И. и др. Влияние экологических факторов на распространенность и течение аллергических заболеваний у детей / И.И. Балаболкин, А.А. Ефимова, М.М. Бржзовский и др. // Иммунология. – 1991. – № 4. – С. 34 – 37.

Балаболкин И.И. // Распространенность, диагностика и лечение полиноза у детей // Аллергология. – 1998. – № 2. – С. 41 – 45.

Бобров А.Е. и др. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР / А.Е. Бобров, Л.А. Куприянова, М.В. Литвинцева, В.Ф. Тарасевич. – Л.: Наука, 1983. – 208 с.

Богова А.В. и др. Медико-географическое районирование поллинозов в СССР / А.В. Богова, Г.И. Маврина, А.И. Кудрявцева, А.И. Прощалыкина // Иммунитет и аллергия в инфекционной и неинфекционной патологии. – Фрунзе, 1980. – С. 11 – 14.

Бойко А.Н., Щербак Л.С. Эпидемиологические исследования поллинозов у детей г. Ростова-на-Дону // Аллергические заболевания у детей. – Саратов, 1978. – С. 31 – 33.

Бородина Л.Л. Борщевики // Пчеловодство. – 2001. – № 8. – С. 20.

Будыко М.И. Эволюция биосферы. – Л.: Гидрометеоиздат, 1984. – 488 с.

Волощук В.М. Введение в гидродинамику грубодисперсных аэрозолей. – Л.: ГИМИЗ, 1971. – 208 с

Вронский В.А. "Пыльцевой дождь" над акваторией Азовского моря // Океанология. – 1970. – Т. 10, вып. 4. – С. 732 – 733.

Вронский В.А. Маринопалинология южных морей. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1976. – 200 с.

Герман И.В. Распространение пыльцы сахарной свеклы в вертикальном направлении при помощи воздушных течений // Доклады Академии наук СССР. – 1939. – Т. 24, № 1. – С. 76 – 79.

Глазунова К.П. Изменение количества стерильных пыльцевых зерен Tussilago farfara L. как реакция растений на негативные факторы // Материалы междунар. аэрозольного симпоз. "Атмосферные аэрозоли" 21 – 25 марта 1994 г. – М., 1994. – Т. 2. – С. 56 – 59.

Головко В.В. и др. Пыльцевая компонента атмосферного аэрозоля в окрестностях Новосибирска / В.В. Головко, К.П. Куценогий, Е.И. Киров и др. // Оптика атмосферы и океана. – 1998. – Т. 11, № 6. – С. 645 – 649.

Головко В.В. Исследование пыльцевой компоненты атмосферного аэрозоля юга Западной Сибири: Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Новосибирск, 2001. – 16 с.

Голубинский И.Н. Биология прорастания пыльцы. – Киев: "Наукова думка", 1974. – 368 с.

Грегори Ф. Микробиология атмосферы. – М.: Мир, 1964. – 372 с.

Гричук В.П. Пыльцевой анализ как метод восстановления растительных формаций геологического прошлого // Вопросы географии: Сб. статей для XVIII Междунар. геогр. конгр. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – С. 52 – 58.

Гурина Н.С. Палинологический метод изучения поллинозов // Палинология в стратиграфии. – М.: Наука, 1994. – С. 16 – 17.

Гурина Н.С. Ботанические аспекты изучения поллинозов: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. – М., 1994. – 36 с.

Джураев М.Н. Особенности течения аллергических заболеваний у детей в условиях горного климата // Педиатрия. – 1984. – № 4. – С. 53 – 54.

Дунский В.Ф. Аэромикробиология и прогнозирование болезней растений // Аэрозоли в защите растений. – М., 1982. – С. 166 – 191.

Дунский В.Ф., Никитин Н.В., Соколов М.С. Пестицидные аэрозоли. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Ермекова Р.К., Байтенов М.С. Аллергенные растения Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 160 с.

Ефимов Ю.П., Белобородов В.М. Влияние методов создания плантаций на плодоношение сосны обыкновенной // Генетика, селекция и семеноводство лесных пород. – Воронеж: Изд-во ЦНИИЛГиС, 1975. – Вып. 2. – С. 32 – 37.

Заклинская Е.Д. Опыт определения дальности воздушной транспортировки спор папоротника Driopteris filix masculinum // Конф. по спорово-пыльцевому анализу: труды. – М., 1950. – С. 211 – 225.

Кобзарь В.Н., Харитонова Э.П. Аэропалинологический метод исследования как способ прогнозирования и профилактики поллинозов // Здравоохранение Киргизии. – 1990. – № 2. – С. 15 – 19.

Кобзарь В.Н., Харитонова Е.П., Пересадин Н.А. Циркадные ритмы в содержании пыльцы и спор // Актуальные вопросы аллергологии и иммунологии в аридной зоне. – Ашхабад: Наука, 1991. – С. 23 – 24.

Кирилов Ю.И. Биология цветения некоторых видов верховых злаковых трав в Ленинградской области // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1972. – Т. 47, вып. 3. – С. 197 – 209.

Коротков Н.В., Рыкова Н.Е. Этиология паллинозов у детей Центральной Сибири // Актуальные проблемы аллергии в педиатрии. – Кобулети, 1987. –Ч. 1. – С. 50.

Корчагина А.И. Сем. березовые (*Betulaceae*) // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5(1). – С. 311 – 323.

Кремп Г.О.У. Палинологическая энциклопедия. – М.: Мир, 1967. – 412 с.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры двудольных растений флоры европейской части СССР. – Л.: Наука, 1978. – Т. 1. – 174 с.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. – Л.: Наука, 1972. – Т. 1. – 172 с.

Лукманова Ф.Ф. Пыльца растений как причина аллергических заболеваний // Растит. ресурсы. – 1967. – № 3. – С. 255 – 260.

Машуков И.И. Распространенность поллиноза среди детей дошкольного возраста // Актуальные проблемы аллергии в педиатрии. – М., 1987. – С. 59.

Мейер-Меликян Н.Р. и др. Принципы и методы аэропалинологических исследований / Н.Р. Мейер-Меликян, Е.Э. Северова, Г.П. Гапочка и др. – М., 1999. – 48 с.

Монозсон М.Х. Рассеивание воздушным путем пыльцы маревых // Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР, работы по спорово-пыльцевому анализу: Труды ин-та географии / АН СССР. – 1959. – Вып. 77. – С. 157 – 165.

Мордухай-Болотовский Д. О парашютах и планерах в растительном и животном царствах // Учен. записки Ростовского гос. ун-та. – 1934. – Вып. 1. – С. 1 – 15.

Наумкин В.П. Оценка пыльцевой продуктивности гречихи // Пчеловодство. – 1998. – № 6. – С. 18 – 19.

Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. – Новосибирск: Наука, 1972. – 274 с.

Некрасова Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 132 с.

Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. – Новосибирск: Изд-во "Наука", 1983. – 168 с.

Нокс Р.Б. Биология пыльцы. – М.: Агропромиздат, 1985. – 83 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений // М.: Наука, 1964. – 470 с.

Пономарев А.Н. Экология цветения злаков и люцерны // Ботанический журн. – 1954. – Т. 39, № 5. – С. 706 – 719.

Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. – М.-Л., 1960. – Т. 2. – С. 9 – 19.

Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Учён. записки (Биология). – Пермь: Пермский ун-т, 1964. – Т. 114. – С. 115 – 180.

Пономарев А.Н. Некоторые приспособления злаков к опылению ветром // Ботанический журн. – 1966. – Т. 51, № 1. – С. 28 – 39.

Пономарев А.Н., Лыкова Е.И. О цветении и опылении полыней // Учён. записки (Биология). – Пермь: Пермский ун-т. – 1966. – Т. 130. – С. 46 – 60.

Пономарев А.Н., Русакова М.Б. Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков // Ботанический журн. – 1968. – Т. 53, № 10. – С. 1371 – 1383.

Пономарев А.Н., Русакова М.Б. Суточная ритмика цветения и опыления у аллопатрических таксонов некоторых полиморфных злаков // Топологические исследования степного ландшафта: Материалы к семинару-конф. 18 – 19 февраля 1971 г. – Иркутск: Ин-т географии Сибири и Дальнего Востока, 1971. – С. 122 – 127.

Пономарев А.Н., Банникова В.А., Русакова М.Б. О суточной периодичности опыления близких аллопатрических таксонов злаков // Ботанический журн. – 1973. – Т. 58, № 4. – С. 484 – 493.

Пономарев А.Н., Прокудин Ю.Н. Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд. биологии. – 1975. – Т. 80, № 4. – С. 93 – 104.

Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Опыление // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5(1). – С. 55 – 80.

Райст П. Аэрозоли. Введение в теорию. – М.: Мир, 1987. – 280 с.

Райт Д.В. Введение в лесную генетику. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 470 с.

Рыбакова Н.О., Смирнова С.Б. Основы палинологии. – М.: Изд-во МГУ, 1988. – 99 с.

Садовничая Л.Т. Поллинозы у детей Ставропольского края (Клиника, диагностика, лечение): Автореф. дис. … канд. мед. наук. – М., 1979. – 16 с.

Сандлер Б.Б. К вопросу о поллинозах у детей в Кузбассе // Педиатрия. – 1980. – № 9. – С. 55 – 56.

Семериков Л.Ф., Глотов Н.В. Оценка изоляции в популяциях скального дуба (Quercus petraea Liebl.) // Генетика. – 1971. – Т. 7, № 2. – С. 65 – 71.

Сизых Т.П., Полищук Т.П., Бакланова К.Н. Распространенность лекарственной аллергии в различных районах г. Красноярска // Аллергия в клинике и эксперименте. – Тбилиси, 1977. – С. 323 – 325.

Сладков А.Н. Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. – М.: МГУ, 1962. – 256 с.

Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. – М.: Наука, 1967. – 268 с.

Тахтаджян А.Л. Высшие растения. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – Т. 1. – 460 с.

Токарев П.И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. – М.: Изд-во КМК, 2002. – 51 с.

Туминаускас С.А. Особенности цветения и рассеивания пыльцы у лиственницы // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. – Рига: Латвийский гос. ин-т науч.-техн. пропаганды, 1974. – С. 230 – 232.

Украинцева В.В. Аэроаллергены и аэроаллергенная служба // Аллергология. – 1998. – № 2. – С. 26 – 31.

Фегри К., Л. ван дер Пэйл Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982. – 377 с.

Федорова Р.В. Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба // Труды Академии наук СССР (Труды Ин-та географии): Материалы по геоморфологии и палеостратиографии. Работы по спорово-пыльцевому анализу. – 1950. – Вып. 46. – С. 203 – 255.

Федорова Р.В. Распространение ветром пыльцы дуба // Труды конф. по спорово-пыльцевому анализу. – М., 1950. – С. 197 – 208.

Федорова Р.В. Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // Труды Академии наук СССР (Труды Ин-та географии). – 1952. – Вып. 52. – С. 91 – 103.

Федорова Р.В. Распространение пыльцы березы воздушным путем // Труды Академии наук СССР (Труды Ин-та географии): Материалы по геоморфологии и палеостратиографии. Работы по спорово-пыльцевому анализу. – 1959. – Вып. 77. – С. 139 – 144.

Федорова Р.В. Рассеивание воздушным путем пыльцы злаков // Там же. – С. 145 – 156.

Федорова Р.В. Некоторые особенности морфологии пыльцы культурных злаков. // Труды Академии наук СССР (Труды Ин-та географии): Материалы по геоморфологии и палеостратиографии. Работы по спорово-пыльцевому анализу. – 1959. – Вып. 77. – С. 166 – 169.

Федорова Р.В., Вронский В.А. О закономерностях рассеивания пыльцы и спор в воздухе // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. – 1980. – № 50. – С. 153 – 165.

Частная аллергология / Под ред. А.Д. Адо. – М.: Медицина, 1976. – 511 с.

Alcazar P, Comtois P. A new adhesive for airborne pollen sampling // Aerobiologia. – 1999. – Vol. 15. – P. 105 – 108.

Allergy Service Guide in Europe / Ed.: S. Nilsson, F.Th.M. Spieksma; Swedish Museum of Natural History. – Sweden, 1994.

Ariatti A., Comtois P. Louis Paster: the first experimental aerobiologist // Aerobiologia. – 1993. – Vol. 9, N 1. – P. 5 – 14.

Barrett S.C.H. The evolution of mating strategies in flowering plants // Trends in Plant Science. – 1998. – Vol. 3, N 9. – P. 335 – 341.

Batchelder G.L. Sampling characteristics of the Rotorod, Rotoslide and Andersen machines for atmospheric pollen and spores // Ann. Allergy. – 1977. – Vol. 39, N 1. – P. 1827.

Beggs P.J. Pollen and pollen antigen as triggers of asthma – what to measure? // Atmospheric Environment. – 1998. – Vol. 32, N 10. – P. 1777 – 1783.

Bereterbide A. et al. Restoration of stamen development and production of functional pollen in a alloplasmic CMS tobacco line by ectopic expression of the Arabidopsis thalina SUPERMAN gene / A. Bereterbide, M. Hernould, I. Farbos et al. // The Plant Journal. – 2002. – Vol. 29, N 5. – P. 607 – 615.

Cabezudo B. et al. Atmospheric transportation of marihuana pollen from North Africa to the southwest of Europe / B. Cabezudo, M. Recio, J.M. SanchezLaulhe et al. // Atmospheric Environment. – 1997. – Vol. 31, Iss 20. – P. 3323 – 3328.

Cage B.R. et al. Evaluation of four bioaerosol samplers in the outdoor environment / B.R. Cage, K. Schreiber, C. Barnes, J. Portnoy // Annals of allergy asthma and immunology. – 1996. – Vol. 77, N 11. – P. 401 – 406.

Chakraborty P. et al. Airborne allergenic pollen grains on a farm in West Bengal, India / P. Chakraborty, S. Gupta-Bhattacharya, C. Chakraborty et al. // Grana. – 1998. – Vol. 37, Iss 1. – P. 53 – 57.

Clot B. Airborne birch pollen in Neuchatel (Switzerland): onset, peak and daily patterns // Aerobiologia. – 2001. – Vol. 17. – P. 25 – 29.

Crook B. Inertial Samplers: Biological Perspectives // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 247 – 267.

Crook B. Non-Inertial Samplers: Biological Perspectives // Ibid. – P. 269 – 283.

Crook B., Sherwood-Higham J.L. Sampling and assay of bioaerosols in the work environment // J. Aerosol Sci. – 1997. – Vol. 28, N 3. – P. 417 – 426.

Cruden R.W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. – 1977. – Vol. 31, N 1. – P. 32 – 46.

Culley T.M., Weller S.W., Sakai A.K. The evolution of wind pollination in angiosperms // Trends in Ecology and Evolution. – 2002. – Vol. 17, N 8. – P. 361 – 369.

Cundill P. A comparison of results from two designs of sedimentation pollen trap // Grana. – 1998. – Vol. 37, Iss 1. – P. 49 – 52.

Durham O.C. The volumetric incidence of atmospheric allergens. IV. A proposed standard method of gravity sampling and volumetric interpolation of results // J. Allergy. – 1946. – Vol. 17. – P. 79 – 86.

Dyakovska J. Researches on the rapidity of the falling down of pollen of same trees // Bull. Internat. l'Acad. Polon. sci. et lettr.; Cl. des sci. math. et nat., Ser. B. – 1937. – P. 25 – 33.

Dyakovska J., Zurzycki J. Gravimetric studies on pollen // Bull. de l'academie polonaise des science. – 1959. – Cl. 2, Vol. 7, N 1. – P. 11 – 16.

Erdtman G. An introduction to pollen analysis // Chronica Botanica. – Waltham, Mass., 1943. – P. 185 – 196.

Erdtman G. Handbook of Palynology. – Copenhagen: Munksgaard, 1969. – 487 p.

Erdtman G. Pollen grains recoverred from the atmosphere over the atlantic // Acta. Hort. Gortoburg. – 1937. – Vol. 12. – P. 185 – 196.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. III Morina L. With an addition on pollen-morphological terminology // Svensk. Bot. Tidskr. – Bd 39, Hf. 2. – S. 187 – 191.

Erdtman's Handbook of Palynology / Eds.: S. Nilsson, J. Praglowski. – Copenhagen: Munksgaard, 1992. – 580 p.

Faegry K. Iversen J. Text-book of modern pollen analyses // Copenhagen. – 1950. – 420 p.

Frenguelli G. et al. Airborne pine (Pinus spp.) pollen in the atmosphere of Perugia (Central Italy): Behaviour of pollination in the two last decades / G. Frenguelli, E. Tedeschini, F. Veronesi, E. Bricchi // Aerobiologia. – 2002. – Vol. 18. – P. 223 – 228.

Garsia M.C. et al. Pollen Control During Hybrid Maize Development in Mexico / M.C. Garsia, J.M. Figueroa, R.L. Gomez et al. // Crop Sci. – 1998. – Vol. 38, N 6. – P. 1597 – 1602.

Giddings G.D., Hamilton N.R.S., Hayward M.D. The release of genetically modified grasses. Part 1: pollen dispersal to traps in Lolium perene // Theor. Appl. Genet. – 1997. – Vol. 94, N 8. – P. 1000 – 1006.

Giddings G.D., Hamilton N.R.S., Hayward M.D. The release of genetically modified grasses. Part 2: the influence of wind direction on pollen dispersal // Ibid. – P. 1007 – 1014.

Giner M.M. et al. Aerobiology of Artemisia airborne pollen in Murcia (SE Spain) and its relationship with weather variables: annual and intradiurnal variations for three different species. Wind vectors as a tool in determining pollen origin / M.M. Giner, S. Jose, C. Garcia, J.G. Selles // Int. J. Biometeorol. – 1999. – Vol. 43. – P. 51 – 63.

Gomez J.M., Zamora R. Wind pollination in high-mountain populations of Hormathophylla spinosa (Cruciferae) // American J. of Botany. – 1996. – Vol. 83, Iss 5. – P. 580 – 585.

Greenfield L.G. Weight loss and release of mineral nitrogen from decomposing pollen // Soil Biol. and Biochem. – 1999. – Vol. 31, N 3. – P. 353 – 351.

Gregory P.H. Deposition of air-borne Lycopodium spores on cylinders // Ann. Appl. Biol. – 1951. – Vol. 38. – P. 357 – 376.

Griffiths W.D., DeCosemo G.A.L. The assessment of bioaerosols: a critical review // J. Aerosol Sci. – 1994. – Vol. 25, N 8. – P. 1425 – 1458.

Gudmundsson A., Liden G. Determination of Cyclone Model Variability Using a Time-of-Flight Instrument // Aerosol Sci. Technol. – 1998. – Vol. 28, N 3. – P. 197 – 214.

de la Guarda D.C. et al. An aerobiological study of Urticaceae pollen in Granada? (S. Spain) correlation with meteorological parameters / de la D.C. Guarda, F. Alba, F. Giron, S. Sabariego // Grana. – 1998. – Vol. 37. – P. 298 – 304.

Hafstein U. A pollen-analytic investigation of two peat deposit from Tristan da Cunha // Resalts Norvweg. Exped. T. da. Cunha, 1937-1938. – 1951. – N 22. – P. 1 – 42.

Harrington J.B., Gill G.C., Warr B.R. High efficiency pollen samplers to use in clinical allergy // J. Allergy. – 1959. – Vol. 30. – P. 357 – 375.

Hensel A., Petzoldt K. Biological and Biochemical Analysis of Bacteria and Viruses // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 335 – 360.

Hirst J.M. An automatic volumetric spore trap // The Annals of Applied Biology. – 1952. – Vol. 39, N 2. – P. 257 – 265.

Hirst J.M. Bioaerosols: Introduction, retrospect and prospect // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 5 – 14.

Hyde H.A. Atmospheric pollen and spores in relation to allergy // Clinical allergy. – 1972. – Vol. 2. – P. 153 – 179.

Hyde H.A., Williams, D.A. Studies in atmospheric pollen III. Pollen production and pollen incidence in ribowert plantain (*Plantago lanceolata*) // The New Phytologist. – 1946. – Vol. 45. – P. 271 – 277.

Ickovic M.R. The French Aerobiological Monitoring Network: two years of clinical experience (1986 – 1987) // Aerobiologia. – 1988. – Vol. 4. – P. 12 – 15.

Ickovic M.T., Sutra J.P., Thibaudon M. Hay fever symptoms compared to atmospheric pollen counts and floral phenology within Paris suburban area in 1987 and 1988 // Aerobiologia. – 1988. – Vol. 5. – P. 30 – 36.

Jato V., Dopazo A., Aira M.J. // Airborne pollen data of Platanaceae in Santiago de Compostela (Iberian Peninsula) // Aerobiologia. – 2001. – Vol. 17. – P. 143 – 149.

Joppa I.R., McNeal F.H., Berg M.A. Pollen production and pollen shedding of hard red spring (Triticum aestivum L. em. Thell.) and durum (T. durum Desf.) Wheats // Crop Science. – 1968. – Vol. 8, N 4. – P. 487 – 490.

Khanduri V.P., Sharma C.M. Pollen productivity variations. Pollen-ovule ratio and sexual selection in *Pinus roxburghii* // Grana. – 2002. – Vol. 41. – P. 29 – 38.

Kimber I. Allergy, asthma and the environment: an introduction // Toxicology Letters. – 1998. – Vol. 102 – 103. – P. 301 – 306.

Kobzar V.N. Aeropalynological monitoring in Bishkek, Kyrgyzstan // Aerobiologia. – 1999. – Vol. 15, N 2. – P. 149 – 153.

Laaidi K., Laaidi M. Airborne pollen of Ambrosia in Burgundy (France) 1996 – 1997 // Aerobiologia. – 1999. – Vol. 15. – P. 65 – 69.

Lacey J., Venette J. Outdoor Air Sampling Tecniques // Bioaerosols Handbook/ Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 407 – 471.

Latorre F., Perez C.F. One year of airborne pollen sampling in Mar Del Plata (Argentina) // Grana. – 1997. – Vol. 36, Iss 1. – P. 49 – 53.

Laucks M.L., Twohy C.H. Size-Dependent Collection efficiency of an Airbone Counterflor Virtual impactor // Aerosol Sci. Technol. – 1998. – Vol. 28, N 1. – P. 40 – 61.

Linder H.P., Midgley J. Anemophilous plants select pollen from their own species from the air // Oecologia. – 1996. – Vol. 108, Iss 1. – P. 85 – 87.

Madeling T.M., Madeling M.F. Biological analysis of fungi and associated molds // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 361 – 386.

Matthias-Maser S. Entwicklung einer Methode zur Identifizierung von biologischen Aerosolpartikeln mit Radius r > 0.2/zm zur Bestimmung ihrer atmospherischen Größenverteilung: Dissertation zur Erlangung des Grades Doktor der Naturwissens-

chaften am Fachbereich Physik der Johannes Gutenberg-Universitдt in Mainz. – 1992. – 114 p.

Matthias-Maser S., Jaenicke R. Examination of atmospheric bioaerosol particles with radii > 0.2 μm // J. Aerosol Sci. – 1994. – Vol. 25, N 8. – P. 1605 – 1613.

Mitchell J.P. Aerosol generation for Instrument Calibration // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 101 – 175.

Mitchell J.P. Particle size Analyzers: Practical Procedures and Laboratory Techniques // Ibid. – P. 177 – 246.

Molina R.T. et al. Pollen production in anemophilous trees / R.T. Molina, A.M. Rodriguez, I.S.Palacios, F.G. Lopez // Grana. – 1996. – Vol. 35, Iss 1. – P. 38 – 46.

Moreno-Grau S. et al. Statistical evaluation of three years of pollen sampling in Cartagena, Spain / S. Moreno-Grau, J. Bayo, B. Elvira-Rendueles et al. // Grana. – 1998. – Vol. 37, Iss 1. – P. 41 – 47.

Moro A. Pollen data processing and dissemination in Italy // Aerobiologia. – 1992. – Vol. 8, N 2/1. – P. 68 – 69.

Morris K.J Modern microscopic methods of bioaerosol analysis // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 285 – 316.

Mullins J., Emberlin J. Sampling pollen // J. Aerosol Sci. – 1997. – Vol. 28, N 3. – P. 365 – 370.

Nagarajan S., Sing D.V. Long-distance dispertion of the rust pathogens // Annu. Rev. Phytopathology. – 1990. – Vol. 28. – P. 139 – 153.

Nair P.K., Rastogi K. Pollen production in some allergenic plants // Current Science. – 1963. – Vol. 32, N 12. – P. 566 – 567.

Nevalainen A. et al. Bioaerosol sampling / A.Nevalainen, K. Willeke, F. Liebhaber, et al. // Aerosol measurement, principles, techniques, and application. – N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1992. – P. 471 – 492.

Nicholson K.W. Physical aspects of bioaerosol sampling and deposition // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 27 – 53.

Nieuwmeyer H. The aerodinamics of wind pollination // Veld and Flora. – 2002. – Vol. 88, Iss 2. – P. 73 – 78.

Niklas K.J. The aerodynamics of pollen capture two sympatric Ephedra species // Evolunion. – 1987. – Vol. 41. – P. 104 – 123.

Niklas K.J. The influence of Paleozoic ovule and cupule morphologies on wind pollination // Evolution. – 1983. – Vol. 37. – P. 968 – 986.

Niklas K.J. The motion of windborne pollen grains around conifer ovulate coners: implication of wind pollination // Am. J. Bot. – 1984. – Vol. 71, N 3. – P. 356 – 374.

Niklas K.J. Wind pollination – a study in controlled chaos // American Scientist. – 1985. – Vol. 73, N 4. – P. 462 – 470.

Niklas K.J., Paw U.K.T. // Conifer ovulate cone morphology: implications on pollen impaction patterns // Am. J. Bot. – 1983. – Vol. 70, N 5. – P. 568 – 577.

Nilsson S. Regional and global distribution of aeroallergens // Rev. Palaeobotany and Palynology. – 1990. – Vol. 64. – P. 29 – 43.

Nilsson S. Preliminary inventory of Aerobiological monitoring stations in Europe // Aerobiologia. – 1988. – Vol. 4. – P. 4 – 7.

Noll K.E. A rotary inertial impactor for sampling giant particles in the atmosphere // Atmospheric Environment. – 1970. – Vol. 4. – P. 9 – 19.

Ogden E.C., Haes J.V., Raynor Gilbert S. Diurnal partens of pollen emision in Ambrosia, Pleum, Zea, and Ricinus // Amer. J. Bot. – 1969. – Vol. 56, N 1. – P. 16 – 21.

Ogden E.C., Raynor G.S. A new sampler for airborne pollen: The rotoslide // J. Allergy. – 1967. – Vol. 40, N 1. – P. 1 – 11.

Owens J.N., Takaso T., Runions C.J. Pollination in conifers // Trends in plant science. – 1998. – Vol. 3, N 12. – P. 1360 – 1385.

Pehkonen E., Rantio-Lehtimaki A. Variations in airborne pollen antigenic particles caused by meteorologic factors // Allergy. – 1994. – Vol. 49, N 6. – P. 472 – 477.

Pohl D. Die Pollenerzeugung der Windblütler. Eine vergleichende Untersuchung mit Ausblicken auf die Bestaubung der tierblütigen Gewächse un die pollenanalytische Waldgeschichte. Zur Morphologic und Biologic des Pollen // Beih. Bot. Zentralbl. – 1937. – VI., Abt. A, Bd 56. – S. 365 – 470.

Pohl D. Die Pollenkorhgewichte einiger windblütiger Pflanzen und irhe ökologsche Bedeutung // Beih. Bot. Zentralbl. – 1937. – Abt. A, Bd 57. – S. 112 – 172.

Prieto-Baena J.C. et al. Pollen production in the Poaceae family / J.C. Prieto-Baena, P.J. Hidalgo, E. Domínguez, C. Galán et al. // Grana. – 2003. – Vol. 42, N 3. – P. 153 – 159.

Rantio-Lehtimaki A. Aerobiology of Pollen and Pollen Antigens // Bioaerosols Handbook / Boca Raton. – Florida: Lewis Publishers Inc., 1995. – P. 387 – 406.

Raynor G.S., Ogden E.C. The swing-shield: An improved shielding device for the intermittent roroslide sampler // J. Allergy. – 1970. – Vol. 45, N 6. – P. 329 – 332.

Raynor G.S., Ogden E.C., Haes J.V. Dispersion and deposition of Ragweed Pollen from Experimental Sources // J. Appl. Meteorol. – 1970. – Vol. 9, N 6. – P. 885 – 895.

Rempe H. Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenareales durch die Luftsche Bedeutung // Beih. Bot. Zentralbl. – 1937. – Abt. A, Bd 27, H. 1.

Roberts T. Einige epidemiologische Aspekte des nenfers bei schula fargera // Allergy, Immunology. – 1972. – Vol. 18, N 1. – P. 68.

Rogers C.A., Levetin E. Evidence of long-distance transport of mountain cedar pollen into Tulsa, Oklahoma // Inter. J. of Biometerology. – 1998. – Vol. 42, N 2. – P. 65 – 72.

Roussy A.M., Kevan P.G. How accessible are receptive megastrobili to pollen? The example of jack pine (Pinus banksiana) // Am. J. Bot. – 2000. – Vol. 87, N 2. – P. 215 – 220.

Rutherford S., Owen J.A.K., Simpson R.W. Survey of airspora in Brisbane, Queensland, Australia // Grana. – 1997. – Vol. 36, Iss 2. – P. 114 – 121.

Savitsky V.D., Kobzar V.N. Aerobiology in Russia and neighbouring countries, 1980 – 1993: A bibliographic review // Grana. – 1996. – Vol 35, Iss 5. – P. 314 – 318.

Schädppi G.F. et al. Source of Bet v 1 loaded inhalable particles from birch revealed / G.F. Schädppi, Ph.E. Taylor, I.A. Staff et al. // Sexual Plant Reproduction. – 1997. – Vol. 10, N 6. – P. 315 – 323.

Smart I.J., Tuddenham W.G., Knox R.B. Aerobiology of grass pollen in the city atmosphere of Melbourne: Effects of weather parameters and pollen sources // Australian J. of Botany. – 1979. – Vol. 27. – P. 333 – 342.

Spieksma F.Th.M. Retrospective and predictive systems of information on airborne pollen concentrations in relation to hay fever // Aerobiologia. – 1988. – Vol. 4. – P. 8 – 11.

Sree Rangaswamy S.R., Raman V.S. Pollen production in diploids and autotetraploids of rice *(Oryza saliva* L.) // Pollen et Spores. – 1973. – Vol. 15, N 2. – P. 189 – 193.

Tamura S., Kudo G. Wind pollination and insect pollination of two temperate willow species / *Salix miyabeana* and *Salix sachaliensis* // Plant Ecol. – Vol. 147, Iss 2. – P. 185 – 192.

Tauber H. A static non-overload pollen collector // New Phytol. – 1974. – Vol. 73. – P. 359 – 369.

Traveller's Allergy Service Guide / Ed.: S. Nilsson, F.Th.M. Spieksma. – The Netherlands; Palynological laboratory; Swedish Museum of Natural History and Fisons. – Sweden AB, 1992. – 118 p.

Ukraintseva V., Khomutova V., Kultin N. Study of airborne pollen and spores in St.-Petersburg (Russia) // 5-th Inter. Conf. of Aerobiology. – Bangalore-India, August 10 – 15. – 1994. – P. 204.

Vilches E.D. The Spanish aerobiology network (REA) // Aerobiologia. – 1992. – Vol. 8, N 2/1. – P. 45 – 46.

Yoshii E. et al. Observations of airborne Cryptomeria japonica pollen in the summer / E. Yoshii, H. Taira, H. Teranishi et al. // Allergology International. – 2001. – Vol. 50. – P. 171 – 177.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Головко Владимир Викторович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института химической кинетики и горения СО РАН, тел. раб. 33-34-99

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3
Глава 1. МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН 6
Глава 2. ОПЫЛЕНИЕ. ПЫЛЬЦЕВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ 17
Глава 3. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВОЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ АЭРОПЛАНКТОНА 30
3.1. Седиментация из воздушного потока 31
3.2. Осаждение спор при помощи ветра 33
3.3. Ловушки с принудительным отбором проб 35
Глава 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАССЕИВАНИЯ ПЫЛЬЦЫ, ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ РАСТЕНИЙ 57
Глава 5. ДИНАМИКА ЭМИССИИ ПЫЛЬЦЫ В АТМОСФЕРУ. КОНЦЕНТРАЦИЯ ПЫЛЬЦЫ 74
Глава 6. ПОЛЛИНОЗЫ. МОНИТОРИНГ АЭРОАЛЛЕРГЕНОВ 86
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 95
ЛИТЕРАТУРА 96
СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ 105

Головко Владимир Викторович

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АЭРОПАЛИНОЛОГИИ

Аналитический обзор

Компьютерная верстка выполнена Т.А. Калюжной

Лицензия ИД № 04108 от 27.02.01

Подписано в печать 15.07.2004. Формат 60x84/16.
Бумага писчая. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 6,5. Уч.-изд. л. 5,5. Тираж 300 экз.
Заказ N 247.

ГПНТБ СО РАН. Новосибирск, ул. Восход, 15, комн. 407, ЛИСА.
Полиграфический участок ГПНТБ СО РАН. 630200, Новосибирск,
ул. Восход, 15.