

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«РЯЗАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ П.А. КОСТЫЧЕВА»

АКАДЕМИЯ ПЧЕЛОВОДСТВА И СОВРЕМЕННЫХ BIOTECHNOLOGIЙ

Л.А. Редькова, Е.А. Шашурина

Методические указания к самостоятельной работе  
по дополнительной профессиональной программе –  
программе повышения квалификации

Пыльцевой анализ мёда, мелиссопалинология  
(наименование ДПП)

Рязань, 2019

Методические указания к самостоятельной работе составлены с учетом требований Федерального государственного образовательного стандарта среднего профессионального образования по специальности 35.02.13 Пчеловодство, утвержденного 07.05.2014 N 462 (ред. от 09.04.2015);

Методические указания разработаны кандидатом сельскохозяйственных наук Редьковой Л.А. и кандидатом сельскохозяйственных наук Шашуриной Е.А. предназначены для обучающихся по дополнительной профессиональной программе – программе повышения квалификации «Пыльцевой анализ мёда, мелиссопалинология»

Рецензенты:

Доктор биологических наук,  
профессор кафедры зоотехнии  
и биологии ФГБОУ ВО РГАТУ

 А. А. Коровушкин

Кандидат сельскохозяйственных наук,  
доцент кафедры зоотехнии и биологии  
факультета ветеринарной медицины и  
биотехнологии ФГБОУ ВО РГАТУ

 Е.А. Мурашова

Методические указания к самостоятельной работе. Составитель Л.А. Редькова, Е.А. Шашурина – Рязань, Издательство учебной литературы и учебно-методических пособий ФГБОУ ВО РГАТУ, 2019.

В методических указаниях представлены материалы по разведению содержанию пчелиных семей и охране труда в пчеловодстве

Методические указания рассмотрены и утверждены на расширенном заседании академии пчеловодства и современных биотехнологий «09» января 2019 года, протокол № 1.

Директор академии пчеловодства  
и современных биотехнологии



С.А.Нефедова

## **ВВЕДЕНИЕ**

*Основная цель вида профессиональной деятельности* организация технологического процесса разведения, содержания и использования пчелиных семей в целях производства меда и других продуктов пчеловодства (воск, прополис, маточное молочко, цветочная пыльца-обножка, перга, пчелиный яд)

Область профессиональной деятельности слушателей.

Организация и выполнение работ по обеспечению продуктивной жизнедеятельности пчелиной семьи, получению и переработке продукции пчеловодства.

Объекты профессиональной деятельности слушателей:

- технологии получения и переработки продукции пчеловодства;

Виды профессиональной деятельности слушателей:

- Управление работами по производству продукции и деятельностью по оказанию услуг в области пчеловодства.

Программа направлена на совершенствование профессиональных компетенций ПК 4.1. необходимых для профессиональной деятельности в области пчеловодства на крупных и средних пасеках по производству и переработке и экспертизе продукции пчеловодства.

Программа является преемственной к образовательной программе среднего профессионального образования по профессии 35.02.13 Пчеловодство.

Процесс изучения дисциплины направлен на формирование следующих компетенций

Компетенции		Знать	Уметь	Иметь навыки (владеть)
Индекс	Формулировка			
ПК 4.1.	Планировать основные показатели производства продукции и оказания услуг в области пчеловодства	Задачи стандартизации, ее экономическую эффективность; формы подтверждения качества	Применять требования нормативных документов к основным видам продукции (услуг) и процессов; оформлять технологическую и техническую документацию в соответствии с действующей нормативной базой	Методами планирования основных показателей производства продукции и оказания услуг в области пчеловодства

Результатом освоения дополнительной профессиональной программы – программы повышения квалификации «Пыльцевой анализ мёда, мелиссопалинология» является получение новой компетенции – необходимой для профессиональной деятельности и выдача удостоверения о повышении квалификации.

## 2. ОРГАНИЗАЦИЯ И КОНТРОЛЬ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

Самостоятельная работа способствует активизации познавательной деятельности обучающихся. Она включает в себя следующие виды:

Самостоятельная внеаудиторная учебная работа обучающихся.

Основными видами и формами контроля самостоятельной работы во время обязательных тестирование в форме зачета.

## РАЗДЕЛ 1. Пыльца

### Тема 1. Пыльца её значение и морфология.

*Цветочная пыльца* – это мужские клетки растений, которые в огромном количестве находятся на их цветках, т.е. являются производной органов размножения растений. По внешнему виду представляют собой маленькие зернышки, покрытые оболочкой. У разных растений пыльца отличается по цвету, форме и величине. Часто цветочную пыльцу называют обножкой, поскольку пчелы её собирают в корзинки, которые расположены на самых задних «ножках» пчелы.

Пчелы собирают ее в соты ульев, в дальнейшем используя ее в качестве

пропитания. Обработанная пчелиным нектаром цветочная пыльца, применение которой в последние годы становится все популярней, в дальнейшем превращается в пергу. Ее активно используют пчеловоды, поскольку она богата различными микроэлементами и витаминами. Исследования последних лет показали, что этот прекрасный натуральный продукт содержит около 500 различных веществ.

Из пыльцы, собираемой с цветущих растений, пчелы получают белки, жиры, ферменты, гормоны, нуклеиновые кислоты, минеральные соли, витамины, т. е. все вещества, необходимые для выращивания расплода, выделения воска, переработки нектара и т. д.

В пчелиной семье пыльцу потребляют молодые пчелы, вырабатывающие личиночный корм, строящие соты, перерабатывающие вносимый в улей нектар.

При недостатке пыльцы или перги в гнездах семей у пчел-кормилиц снижается активность глоточных желез, выделяющих маточное молочко, что приводит к резкому уменьшению количества выращиваемого расплода. При дефиците пыльцы у пчел слабо развиваются и довольно быстро перестают функционировать глоточные железы, что приводит к значительному снижению их возможностей по переработке нектара в мед. Недостаток пыльцы снижает степень развития восковыделительных желез и жирового тела пчел, что, в свою очередь, влияет на количество выделяемого ими воска; кроме того, если пчелы выделяют воск и строят соты, расход меда возрастает в 2 раза и более.

При недостатке пыльцы пчелы меньше или вовсе не выращивают трутней и изгоняют их даже среди лета. Трутни, испытывающие белковое голодание в течение первых 6–7 дней жизни, не вырабатывают достаточного количества спермы, необходимого для полноценного осеменения матки. При белковом голодании из-за истощения организма достоверно снижается продолжительность жизни рабочих пчел.

Пыльца состоит из пыльцевых зерен, являющихся мужскими половыми клетками семенных растений и развивающихся в пыльниках тычинок. Когда пыльник достигает зрелости, он раскрывается, и развившаяся в нем пыльца освобождается. Сформировавшееся пыльцевое зерно состоит из двух клеток – генеративной и вегетативной. Клетки окружены тонкой оболочкой – интиной, покрытой сверху более толстой оболочкой – экзиной. Экзина имеет поры, через которые выходит пыльцевая трубочка при прорастании пыльцы на рыльце пестика. По этой трубочке ядро генеративной клетки проникает до яйцеклетки завязи и сливается с ней. Происходит процесс оплодотворения цветка.

Различают два вида пыльцы – *анемофильную* (ветроопыляемую) и *энтомофильную* (насекомоопыляемую).

*Анемофильная* пыльца более мелкая, с гладкой поверхностью, сухая и легкая. Она производится в большом количестве цветками ветроопыляемых растений и легко переносится ветром на большие расстояния. По своему химическому составу *анемофильная* пыльца беднее *энтомофильной*, и поэтому часто непригодна для корма пчел. Тем не менее, пчелы собирают пыльцу с некоторых видов ветроопыляемых растений (орешника, кукурузы, каштана) и используют ее в качестве белкового корма.

*Энтомофильная* пыльца крупнее, тяжелее, с разными отростками. Она лучше усваивается пчелами. На поверхности экзины у пыльцы насекомоопыляемых растений под микроскопом можно увидеть утолщения, узоры, гребешки, шипики. Эти выросты способствуют прилипанию пыльцевых зерен к волоскам, покрывающим тело насекомых – переносчиков пыльцы.

По характерному строению пыльцевых зерен можно довольно точно определить, какие растения пчелы посещают, по цвету обножек (комочков пыльцы) – с какого растения принесена пыльца. Так, обножка с одуванчика имеет ярко-желтую окраску, с белого клевера – коричневую, с липы – нежно-зеленую, со спаржи – красную, с гречихи – грязно-желтую, с малины – серовато-белую, с подсолнечника – зеленоватую, с черемухи – почти белую, с синяка – темно-синюю, с иссопа – фиолетовую, с иван-чая (кипрея) – зеленую и т. д..

Небольшое количество пыльцевых зерен всегда попадает в мед, где они хорошо сохраняют свою форму и окраску.

При работе на цветке пыльцевые зерна обсыпают тело пчелы (главным образом голову и грудь). Кроме того, язычком и челюстями пчела прокусывает пыльники, отчего пыльцевые зерна прилипают к ротовым органам и увлажняются нектаром и секретом желез пищеварительной системы. В результате пыльцу можно собрать в клейкие комочки. В то же время большая часть пыльцы высыпается из пыльников и задерживается на волосках туловища и ножек пчелы. Разветвленные волоски, покрывающие ее тело, прекрасно удерживают сухую мелкую пыльцу. Более того, тело пчелы, вылетающей из улья, имеет слабый отрицательный заряд. Пыльцевые зерна цветков, имеющие положительный заряд, прилипают к нему. Масса обножек пчел – сборщиц пыльцы зависит от величины электрического заряда.

Пыльцу пчелы начинают собирать в возрасте 10 дней, но чаще – с 14–17-го дня жизни. В период от 14 до 30 дней жизни пчела совершает в день 3–5 вылетов за пыльцой. При благоприятных условиях она может совершать

20–50 полетов в день. В зависимости от уровня медосбора и расстояния от источника нектара и пыльцы до улья продолжительность полета пчелы составляет 10–60 мин для сбора нектара и 6–30 мин для сбора пыльцы.

Наибольшее количество обножек пчелы приносят в утренние часы (с 7 до 11 ч), когда легко лопаются созревшие пыльники.

Отбор запасов пыльцы из ульев повышает активность пчел –сборщиц пыльцы – количество приносимой пчелами пыльцы возрастает на 85 % по сравнению с контрольными семьями (без отбора).

Пыльца попадает в мед различными путями. В первую очередь, вместе с нектаром, который пчелы-фуражиры доставляют в улей в своем медовом зобике и на волосках, покрывающих их тела. Пыльца ветроопыляемых злаковых и других культур заносится в ульи ветром.

До 90% пыльцы, «складируемой» пчелами-фуражирами вместе с нектаром в медовом желудочке, на обратном пути в гнездо в течение всего 10 минут отфильтровывается ими в органе, именуемом *proventriculus*. Этот орган устроен так, что, отфильтровывая всевозможный растительный «мусор» и пыльцу, он не пропускает нектар в пищеварительную систему пчелы. При этом вначале отфильтровываются крупные пыльцевые зерна (иван-чай, жимолость), а затем – более мелкие (эспарцет, клевер, эвкалипт и т.д.).

Преобладание в меде зерен пыльцы какого-то одного растения еще не свидетельствует о том, что мед был собран именно с этого растения. Цветки вереска, черники, липы, авокадо, цитрусовых, чертополоха, мяты, белой акации и многих других растений выделяют много нектара, но имеют ограниченное количество пыльцы. В то же время цветки других растений отличаются обилием пыльцы. В силу морфологических особенностей цветков некоторых растений (например, люцерны), пчелы не собирают их пыльцу.

Пыльца энтомофильных растений отличается по многим показателям, в том числе и по размерам пыльцевых зерен. В 10 граммах меда можно обнаружить всего 2- 3000 пыльцевых зерен иван-чая и в то же время – до 1,5 млн. мелких пыльцевых зерен незабудки.

Около полувека тому назад Международная пчелиная комиссия (The International Bee Commission) утвердила стандарт для монофлерных медов: наличие 45% пыльцы этого растения в меде. Однако для кипрейного меда это требование неприемлемо. Пример, доказывающий это: в одном из тестируемых медов Аляски доминировала пыльца рапса, а пыльца кипрея составляла 6,3%. Но в той местности, где был собран этот мед, кипрей составлял 95% медоносов, а рапс – всего 1,9%.

В силу перечисленных и других причин возникла необходимость в разработке корректирующего коэффициента определения ботанического происхождения меда с помощью анализа пыльцы (далее КП).

Традиционный способ выделения пыльцы из меда с помощью растворения его в дистиллированной воде, центрифугирования и т.д. не гарантирует стопроцентной точности исследования. Около 5% зерен пыльцы имеют жировую оболочку или содержат воздух, а потому не тонут и могут быть утрачены в процессе центрифугирования. Более эффективным считается метод, когда для извлечения пыльцы используется этанол. В отдельных случаях для уточнения результатов анализов требуется применение электронного микроскопа.

Изотопный метод определения ботанического происхождения меда доказал свою надежность, и в отдельных странах созданы такие базы данных. В частности, на Канарских островах. Однако международная база данных такого рода отсутствует, и неизвестно, когда она появится.

В настоящее время разработаны компьютерные программы идентификации пыльцы в меде; намечаются встречи специалистов для обсуждения программы по подсчету количества пыльцевых зерен. Но компьютер пока не в состоянии распознать пыльцу по ее фрагментам. В обозримой перспективе человеческий глаз останется наиболее надежным «инструментом» в этой области.

Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) и Европейская комиссия заявили, что отсутствие пыльцы в меде не позволяет определить «законность и источник происхождения этого меда». В ЕС невозможно продать мед, в котором отсутствует цветочная пыльца. В США тоже ведется работа в этом направлении. В штате Флорида принято регулирование, требующее, чтобы в продаваемом меде обязательно присутствовала цветочная пыльца. Аналогичное регулирование действует и в штате Северная Каролина.

Вопрос о том, с каких именно медоносных трав собран пчелиный мёд с собственной пасеки волнует многих пчеловодов. Как быть, если кругом леса и луга, а медоносных трав десятки?

Можно, разумеется, назвать мёд цветочным или разнотравным, но хочется же выделить несколько основных медоносов. Поэтому и считают, что каких трав в местности окружающей пасеку больше, такой мёд и будет.

Пыльцевой анализ мёда — это микроскопическое исследование с целью установления принадлежности пыльцевых зёрен растениям.

Всем, кто связан с производством, сбытом и потреблением меда, важно знать его ботаническое (флористическое) происхождение. Когда



пчеловодство базируется на производстве меда с посевных культур, а пасеки вывозят для опыления и получения меда с конкретных видов растений, то определить ботаническое происхождение продукта не составляет большого труда.

Если по органолептическим и некоторым физико-химическим параметрам мед соответствует, например, липовому, гречишному или подсолнечниковому, то естественно он будет монофлорным — липовым, гречишным или подсолнечниковым. Но как быть с полифлорными медами, произведенными пчелами с диких медоносов, когда характер медосбора меняется из года в год по причине изменчивости погодных условий и ежегодной смены доминирующей растительности? В этом случае органолептические и физико-химические способы определения ботанического происхождения меда очень ненадежны.

Актуальность данного вопроса возрастает в связи с тем, что большинство потребителей обращают внимание не только на вкусовые качества, но и на лечебные свойства меда. Полифлорные меда представляют собой кладезь целебных веществ, переданных дикими медоносами. Зная ботанический состав предлагаемых медов, покупатель может отбирать наиболее подходящие ему сочетания.

Многие меда реализуют под определенной маркой монофлорных сортов с указанием их географического происхождения, что часто повышает цену продукта. Компетентность в данном вопросе позволяет продавцам не стать жертвой чьего-либо обмана и не вводить в заблуждение потребителей. Поэтому ботанический анализ (палинологический) — один из основных способов проверки подлинности видового и территориального происхождения меда.

Но наиболее важно знать ботаническое происхождение меда пчеловодам. Для них мед — конечный продукт, и знание того, какими медоносами он представлен, — дело чести всякого уважающего себя хозяина пасеки. Кроме того, выявление и всестороннее изучение источников медосбора позволяют наиболее полно использовать медоносные ресурсы, а также являются необходимым условием увеличения производства меда.

Как можно определить ботаническое происхождение меда? Наиболее простой способ — визуальное наблюдение за работой пчел и цветением медоносной растительности. Начало продуктивного медосбора всегда сопровождается изменением поведения пчел. Наблюдая за цветением медоносов в радиусе лёта пчел, можно установить источник продуктивного взятка. Но подобные сведения все же не дают точной информации о происхождении меда. Источников медосбора в один и тот же момент может

быть несколько, и в каком соотношении нектар с тех или иных растений поступает в улей, определить визуально довольно затруднительно. Для выявления источника медосбора можно исследовать содержимое медового зобика у возвращающихся в улей пчел (см. ж-л «Пчеловодство» №1, 2016), тогда информация о заготавливаемом меде будет более достоверной. Огромным подспорьем также служит контрольный улей. Показания прибавки и убыли его массы ежедневно фиксируют на соответствующем графике. Анализируя изменения массы контрольного улья, соотнося их с периодами цветения медоносов, можно прогнозировать примерную ботаническую принадлежность меда.

В основе перечисленных выше способов контроля ботанического происхождения меда лежат наблюдения за процессами его производства пчелами. Другой способ, позволяющий понять сущность ботанического состава, — изучение самого меда. Для этого применяют органолептические и физико-химические исследования, определяя в меде цвет, запах, консистенцию, кислотность, диастазную активность, соотношение глюкозы, фруктозы и сахарозы и т.д. Для каждого из перечисленных показателей существуют известные параметры. Но определить сложный полифлорный состав меда при помощи органолептических и физико-химических анализов невозможно. В этом случае единственный способ, позволяющий разобраться в составе меда, — микроскопический анализ: надо подсчитать и идентифицировать определенное количество пылевых зерен, выявить их процентное соотношение. Однако мед может быть получен не только из нектара растений, нормально представленных своей пылью (когда соотношение количества пыли между собой соответствует соотношению нектара), но и с растений, содержащих пыльцу в нектаре в избытке, перепредставленных или имеющих ее в очень малых количествах — недопредставленных. В данном случае некоторые исследователи предлагают использовать пылевые коэффициенты (ПК), призванные урегулировать соотношение пыли и нектара, при ботаническом анализе.

Понятие ПК было введено М.Девисом (1963) и получило популярность благодаря Ц.Демьянович (1964). Она опытным путем установила оптимальное содержание пыли в некоторых монофлорных медах и на основании этого разработала таблицы со значениями ПК по каждому изученному растению. Р.Сойер (1988) с учетом накопленного опыта разработал свои значения ПК (ПК Сойера) и методику расчета процентного содержания нектара по видам растений в медах.

Применение ПК делает палинологический анализ меда более ярким и аргументированным. Однако многие отечественные и зарубежные

исследователи скептически относятся к результатам, полученным с помощью ПК, и считают, что такой способ не выявляет реального ботанического спектра полифлорных медов.

### Развитие пыльников и пыльцы

Растения которые размножаются при помощи семян называют семенными: голосеменными и покрытосеменными.

Примером *голосеменного растения* может служить представитель хвойных – сосна. На ветвях ее образуются мужские и женские шишки, несущие микро- и: мегаспорангии (рис. 5). Мужские шишки сидят группами (так называемые «мужские соцветия»). На оси мужской шишки расположены микроспорофиллы, несущие на нижней поверхности микроспорангии. Внутри микроспорангиев дифференцируется археспориальная ткань, деление клеток которой приводит к возникновению материнских клеток микроспор, претерпевающих редукционное деление и дающих начало четырем микроспорам каждая. Микроспоры начинают прорастать внутри микроспорангия; при этом у внутренней стороны оболочки микроспоры образуются две мелкие вегетативные (проталлиальные) клетки, быстро разрушающиеся, и одна антеридиальная, или генеративная клетка. К моменту раскрытия микроспорангия мужской гаметофит (мужской заросток) состоит из двух клеток: генеративной и клетки пыльцевой трубки (сифоногенной клетки), так как проталлиальные клетки дегенерировали. В такой двухклеточной стадии мужской заросток покидает микроспорангий, и, в отличие от мужских заростков рассмотренных выше растений, не существует самостоятельно, продуцируя гаметы. Для дальнейшего развития мужского гаметофита, предшествующего образованию мужских гамет, необходимо, чтобы он был перенесен на мегаспорангии, что осуществляется у сосны воздушными течениями; мужские заростки, не попавшие на мегаспорангии, погибают. Здесь мы встречаемся с явлением переноса проросшей микроспоры, т. е. мужского заростка (мужского гаметофита), на женский спорангий (мегаспорангии). Явление это называют *опылением*, а мужской гаметофит, начавший развиваться внутри оболочки микроспоры и для продолжения своего развития нуждающийся в переносе на мегаспорангии, – *пыльцевым зерном* или *пылинкой*.

Поэтому и микроспорангии голосеменных часто называют *пыльниками*, так как в них образуется пыльца (пыльцевые зерна).

На оси женской шишки сосны располагаются двоякого рода чешуи – мелкие, называемые кроющими, и сидящие в пазухах последних более крупные семенные чешуи. На верхней стороне семенной чешуи близ места прикрепления ее находятся два семезачатка («семяпочки»), представляющие собой видоизмененные мегаспорангии. Семезачаток одет сверху интегументом (покровом), внутри которого заключен массивный нуцел-лус – собственно мегаспорангии. На вершине семезачатка интегумент не смыкается полностью, оставляя канал – пыльцевход (микропиле), через

который пыльцевые зерна, втягиваемые каплей жидкости, попадают в пыльцевую камеру (расширение пыльцевхода над нуцеллусом). В нуцеллусе после редукционного деления материнской клетки мегаспор образуются четыре лежащие одна под другой мегаспоры. Три ближайшие к пыльцевходу мегаспоры разрушаются, четвертая прорастает в многоклеточный гаметофит (женский заросток), находящийся внутри нуцеллуса и называемый здесь первичным эндоспермом. В ткани женского гаметофита под пыльцевходом возникают обычно два архегония, в каждом из которых находится по одной крупной яйцеклетке.

Пыльцевое зерно (мужской гаметофит), покинувшее в двухклеточной стадии пыльник (микроспорангий), попав на нуцеллус (мегаспорангий), продолжает свое развитие. Генеративная клетка делится, образуя две:

спермагенную (или спермиогенную) клетку и клетку-ножку. Оболочка сифоногенной клетки образует пыльцевую трубку – узкий вырост (выходящий через разрыв наружной оболочки пылинки), вторгающийся в ткань нуцеллуса и доходящий до архегония. Спермиогенная клетка входит в пыльцевую трубку и претерпевает там деление, в результате которого возникают мужские гаметы – спермии. От другого типа мужских гамет – сперматозоидов – спермии отличаются отсутствием жгутиков. Через разрыв на конце пыльцевой трубки спермии попадают в архегоний, где один из них осуществляет оплодотворение. Из зиготы развивается зародыш, а весь семезачаток превращается в семя. Развивающиеся семена лежат свободно на семенных чешуях женской шишки и по созревании рассеиваются. Из семян вырастают молодые растения – сосны. Поскольку здесь семена лежат на семенных чешуях, а не находятся внутри плода, сосну, а равно и другие хвойные, относят к классу голосеменных растений.

Циклы развития других современных голосеменных (цикадовые, гинкговые, оболочкосеменные) в основном сходны с рассмотренным циклом развития хвойного (сосны). Цикадовые и гинкговые отличаются в первую очередь тем, что мужские гаметы у них не спермии, а сперматозоиды, и пыльцевая трубка не прорастает через нуцеллус, а лишь незначительно внедряется в него; ткань нуцеллуса над архегониями разрушается, благодаря чему сперматозоиды могут достичь яйцеклеток. У оболочкосеменных семезачаток устроен сложнее, чем у сосны, он имеет два покрова, а у некоторых из них (вельвичия, гнетум) женский гаметофит до оплодотворения находится в ядерной стадии, не образуя клеточной ткани и типичных архегониев.

*Покрытосеменные* растения, как и голосеменные, размножаются не спорами, а семенами, но созревшие семена покрытосеменных лежат внутри плода. Семена у них также возникают из семязачатков, расположенных на мегаспорофиллах, называемых плодолистиками, но в отличие от голосеменных мегаспорофиллы здесь срастаются, образуя пестик. Пестик может быть образован одним плодолистиком, края которого срослись, а также несколькими или многими плодолистиками, сросшимися между собой

краями или даже частями наружных поверхностей каждого из плодолистиков. В типичном пестике различают завязь, столбик и рыльце. В полости завязи или в гнездах ее, если она разделена перегородками на гнезда, развиваются семязачатки; ко времени превращения семязачатков в семена завязь превращается в плод. Пестик, как известно, занимает центр типичного цветка; у некоторых покрытосеменных в центре цветка на цветоложе располагается несколько или даже много пестиков. Кнаружи от пестика или пестиков в цветке расположены тычинки (микроспорофиллы), имеющие пыльники, состоящие из гнезд (микроспорангиев). Относительно немногие покрытосеменные обладают однополыми (женскими или пестичными и мужскими или тычиночными) цветками, расположенными либо на одном растении (однодомность), либо на разных особях (двудомность).

*Покрытосеменное растение* – спорофит (рис. 6). В гнездах его пыльников, т. е. в микроспорангиях, закладывается археспориальная ткань, клетки которой, претерпев ряд делений, образуют материнские клетки микроспор, делящиеся редуциционно на четыре микроспоры каждая. Прорастание микроспор, или образование мужского гаметофита, начинается еще в микроспорангии. В результате деления микроспоры образуются две клетки – сифоногенная и генеративная, находящиеся внутри оболочки микроспоры. Следующее деление в мужском гаметофите (деление генеративной клетки на два спермия) у одних видов происходит также еще внутри микроспорангия, у других уже в пыльцевой трубке, о чем речь будет далее.

Семезачаток («семяпочка») покрытосеменных одет снаружи одним или двумя покровами (интегументами), оставляющими на вершине семезачатка канал – пыльцевход, или микропиле, доходящий до расположенного в центральной части семезачатка нуцеллуса или собственно мегаспорангия. В нуцеллусе субэпидермально обособляются немногочисленные

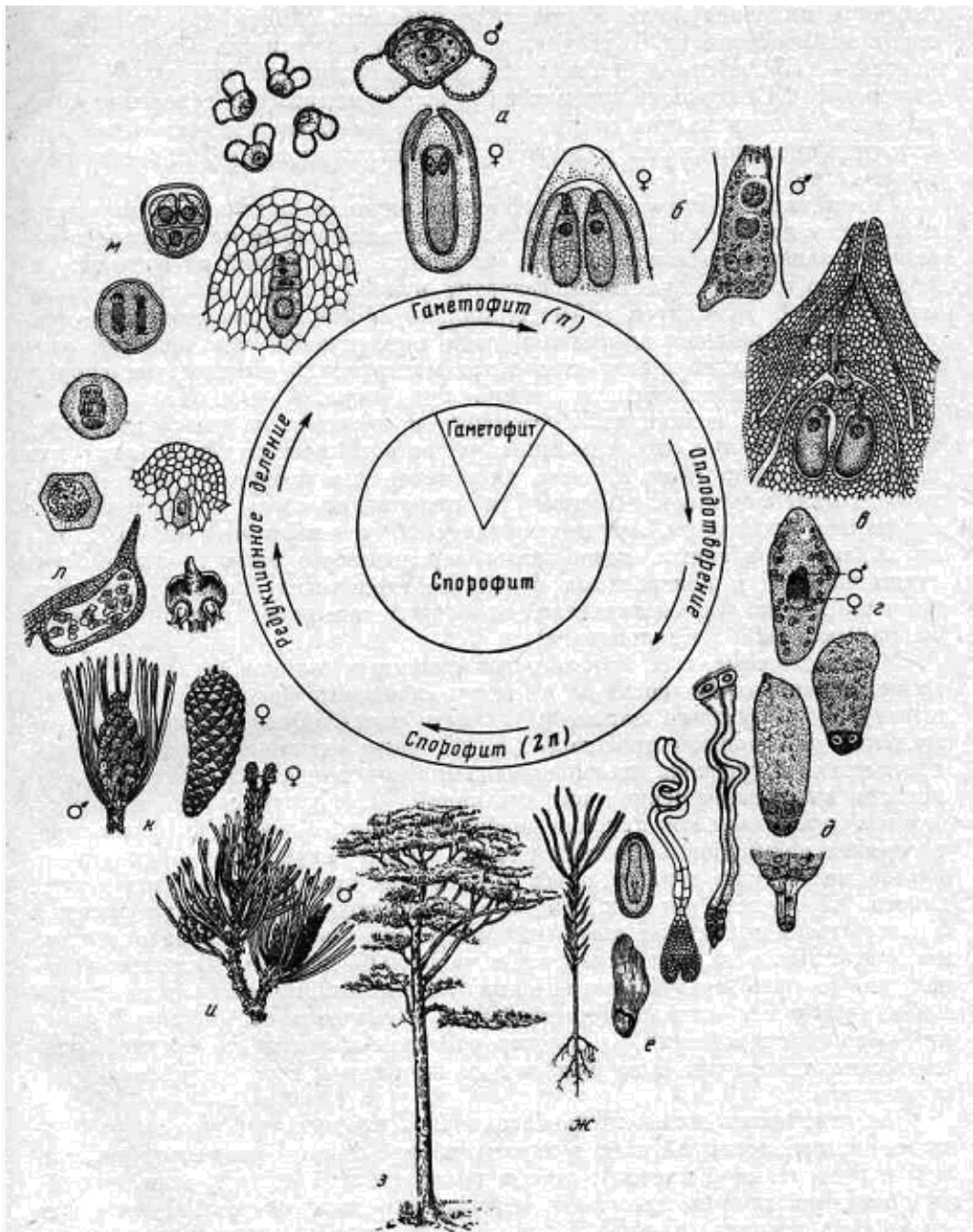


Рис. 5. Цикл развития голосеменного *Pinus silvestris* (по Поддубной-Арнольди, 1958)  
 а — мужской гаметофит — пыльцевое зерно (♂) и женский гаметофит — первичный эндосперм с архегониями (♀), находящийся внутри семезачатка; б — микропиллярная часть семезачатка, вмещающая участок первичного эндосперма с архегониями (♀), и кончик пыльцевой трубки со спермиями (♂); в — пыльцевая трубка в микропиллярной части семезачатка; г — оплодотворение; д — различные фазы развития зародыша; е — семена (верхнее — в разрезе; виден сформировавшийся зародыш); ж — молодое растение; з — взрослое растение; и — ветва с мужскими (♂) и женскими (♀) шишками; к — шишки: женская (♀) и собрание мужских (♂); л — спорофиллы с микро- (слева) и мегаспорангиями (справа); м — различные фазы развития микро- (слева) и мегаспор (справа)

археспориальные клетки или даже одна клетка. Как правило, одна из археспориальных клеток становится материнской клеткой мегаспор и, редукционно делясь, образует четыре мегаспоры. Не останавливаясь на многочисленных вариантах образования и строения женского гаметофита покрытосеменных, отметим лишь, что он возникает из одной, двух или

четырёх мегаспор (этот признак характерен для представителей определенных таксономических единиц) и представлен здесь так называемым зародышевым мешком. Археогониев женский гаметофит покрытосеменных не образует; главные компоненты зародышевого мешка – яйцеклетка (гаплоидная) и центральная клетка со вторичным ядром (чаще всего диплоидным, но у представителей некоторых таксонов гаплоидным, тетраплоидным и даже октоплоидным).

У покрытосеменных, как и у голосеменных, начавшие прорасти в микроспорангиях микроспоры не могут образовывать самостоятельно существующие мужские заростки (гаметофиты). Завершение развития мужского гаметофита происходит лишь после опыления; следовательно, проросшая микроспора, покидающая микроспорангий, здесь также становится пыльцевым зерном или пылинкой. Если у голосеменных опыление мы определяем как явление переноса мужского гаметофита из микроспорангия на микропиле мегаспорангия, то для покрытосеменных это определение не будет верным: здесь пыльца, как правило, на мегаспорангий попасть не может, так как семезачатки заключены в полости завязи. У покрытосеменных при опылении пыльцевые зерна переносятся не непосредственно на мегаспорангий, а на рыльце пестика. Агентами переноса могут быть воздушные течения (анемофилия), насекомые (энтомофилия), реже – птицы (орнитофилия), у некоторых водных растений – вода (гидрофилия); у многих растений имеет место и самоопыление: попадание пыльцы на рыльце того же цветка, в котором эта пыльца образовалась.

Как отмечалось выше, пыльцевое зерно (проросшая микроспора) покидает микроспорангий либо в двухклеточной стадии (стадии сифоногенной и генеративной клеток), либо в трехклеточной стадии, если деление генеративной клетки привело к образованию двух спермиев. Попавшее на рыльце пестика пыльцевое зерно начинает образовывать пыльцевую трубку. Пыльцевая трубка внедряется в ткань рыльца, растет внутри нее, переходя в ткань столбика, или растет по каналу столбика, если он имеется. Если пыльцевое зерно попало на рыльце пестика, будучи в трехклеточной стадии развития мужского гаметофита, то оба спермия, а у большинства покрытосеменных и ядро вегетативной клетки, перемещаются вместе с протоплазмой из оболочки микроспоры в пыльцевую трубку и продвигаются по ней; если же к моменту опыления мужской гаметофит был двухклеточным, то в пыльцевую трубку входят ядро сифоногенной клетки и генеративная

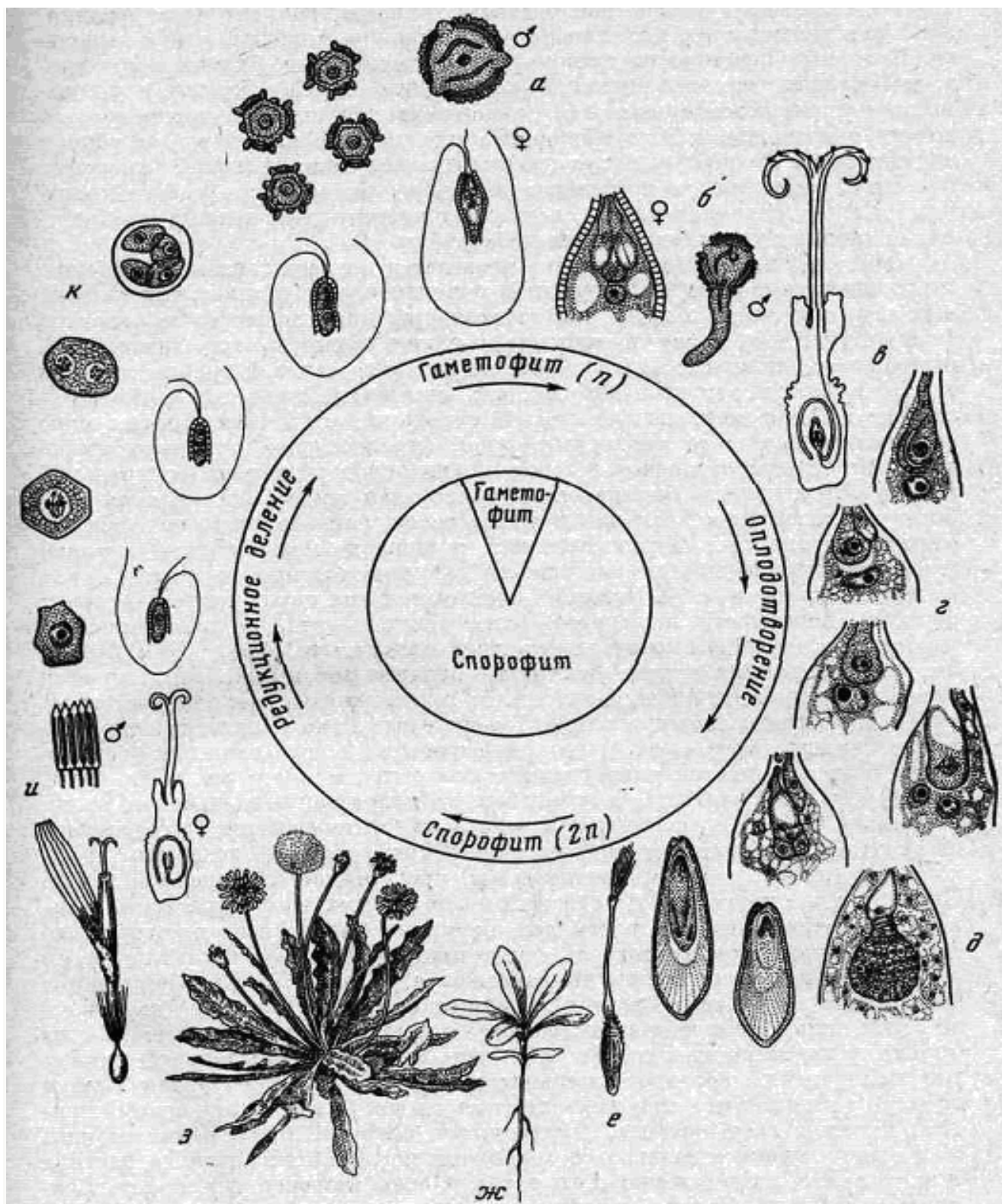


Рис. 6. Цикл развития покрытосеменного — *Taraxacum kok-saghyz*  
(по Поддубной-Арнольди, 1958)

а — мужской гаметофит — пыльцевое зерно (♂) и женский гаметофит — зародышевый мешок, находящийся внутри семязачатка (♀); б — микропиллярная часть зародышевого мешка с яйцевым аппаратом (♀) и прорастающая пыльинка со спермиями (♂); в — прорастание пыльцы на рыльце и вхождение пыльцевой трубки в семязачаток и зародышевый мешок; г — оплодотворение; д — разные фазы развития зародыша и вторичного эндосперма; е — плод (семянка); ж — молодое растение; з — взрослое растение, слева — цветок; и — тычинки (♂) и пестик в продольном разрезе (♀); к — развитие микро- (слева) и мегаспор (справа)



клетка, последняя претерпевает деление и образует два спермия уже внутри пыльцевой трубки.

Из столбика пыльцевая трубка вырастает в полость завязи, где обычно продолжает свой рост по внутренней поверхности ее стенки; затем конец пыльцевой трубки входит в семезачаток, как правило, через пыльцевход (микропиле), дорастает до нуцеллуса и внедряется в зародышевый мешок близ яйцеклетки. Через разрыв на конце пыльцевой трубки спермии входят в полость зародышевого мешка; один из них сливается с яйцеклеткой, другой – с центральной клеткой зародышевого мешка, причем ядро спермия сливается со вторичным ядром (процесс двойного оплодотворения). Из зиготы развивается зародыш, из оплодотворенной центральной клетки зародышевого мешка – многоклеточная ткань, называемая вторичным эндоспермом, так как и по происхождению и цитологически она отлична от эндосперма голосеменных, и лишь по назначению – питание формирующегося или прорастающего сформированного зародыша – она отчасти аналогична ему. Полной аналогии нет, так как основная (первая) функция первичного эндосперма голосеменных – это функция женского заростка, т. е. образование гаметангиев с гаметами, без осуществления которой немислима вторая функция – питание зародыша. Лишь по этой второй функции первичный эндосперм голосеменных и вторичный эндосперм покрытосеменных аналоги. По мере развития зародыша семязачаток превращается в семя; из семян вырастают новые растения – спорофиты. Так замыкается цикл развития покрытосеменного растения.

Следует отметить, что обычно говорят о прорастании пыльцевого зерна на рыльце пестика (у покрытосеменных) или в семязачатке (у голосеменных). В связи с этим необходимо подчеркнуть, что надо четко различать понятия: прорастание микроспоры и прорастание пыльцевого зерна. Прорастание микроспор у представителей разных типов растений охарактеризовано выше при рассмотрении циклов развития всех разноспоровых форм; при этом отмечалась также прогрессирующая от низших форм к высшим редукция мужского гаметофита. Что же такое прорастание пыльцевого зерна, если принять во внимание, что определение пыльцевого зерна включает в себя представление о проросшей микроспоре? Как мы видели, у голосеменных пыльцевое зерно, попавшее в пыльцевую камеру микроспорангия, образует пыльцевую трубку, а генеративная клетка мужского гаметофита при этом делится на две, из которых спермиогенная, делясь в свою очередь, продуцирует спермии или сперматозоиды. У покрытосеменных пыльцевое зерно при попадании на рыльце пестика или только образует пыльцевую трубку (если мужской гаметофит трехклеточный) или (если гаметофит двухклеточный) образованию и росту пыльцевой трубки сопутствует деление генеративной клетки на два спермия. Таким образом, прорастание пыльцевого зерна всегда связано с образованием пыльцевой трубки. Образование гамет – признак не постоянный, как и число предшествующих ему в пыльцевом зерне делений, и зависит от степени редукции мужского

гаметофита (голосеменные – покрытосеменные) и от числа клеток в пыльцевом зерне покрытосеменных (двухклеточные пыльцевые зерна – трехклеточные пыльцевые зерна). Таким образом, в общем виде под прорастанием пыльцевого зерна следует понимать лишь образование им пыльцевой трубки. Если же прорастание пыльцы понимать шире, т. е. включая в это понятие и деления клеток, имеющие место в пыльцевых зернах многих растений, то всякий раз следует уточнять, о пыльце какого растения идет речь.

Пыльцевая трубка, возникшая, вероятно, как орган закрепления пыльцевого зерна на мегаспорангии, как, например, у голосеменных, обладающих сперматозоидами, у высших форм кроме первоначальных функций, т. е. кроме закрепления пыльцевого зерна на мегаспорангии или на рыльце пестика и гаусториальной, приобрела и функцию проведения мужских гамет к яйцеклеткам.

В приведенном выше обзоре мы касались лишь растений, существующих в настоящее время, и на рассмотренных примерах циклов развития представителей основных групп их проследили переход от изоспории к гетероспории, а также выяснили различия между микроспорой и пыльцевым зерном и отметили, что пыльцевые зерна свойственны лишь семенным растениям. Вполне очевидно, что вымершие семенные растения также обладали пыльцевыми зернами.

Подводя итог сказанному, можно коротко ответить на поставленный в начале этой главы вопрос. Таким образом,

*споры* – это клетки бесполого размножения, могущие дать начало гаметофиту (заростку, гаметофору) высших растений;

*изоспоры* – это споры, одинаковые по форме и размерам, прорастающие в обоеполые гаметофиты;

*гетероспоры* – это споры, различающиеся морфологически и физиологически и дающие при прорастании раздельнополые заростки: *мегаспоры* – женские, *микроспоры* – мужские;

*пыльцевые зерна* – это мужские гаметофиты, возникающие в результате прорастания микроспор (внутри оболочек последних), начинающегося в микроспорангиях (пыльниках) и для завершения своего развития нуждающиеся в перенесении в пыльцевую камеру мегаспорангия (у голосеменных растений) или на рыльце пестика (у покрытосеменных).

*Пыльцевое зерно* мужской гаметофит, возникающий в результате прорастания микроспоры (происходящего еще в микроспорангии), и для завершения своего развития нуждающийся в перенесении в пыльцевую камеру семязачатка (у голосеменных) или на рыльце пестика (у покрытосеменных).

Находясь внутри микроспорангия, мужской гаметофит не выходит за пределы оболочки микроспоры (случаев клейстогамии мы здесь не касаемся), хотя развитие его и сопровождается делением клеток. Нельзя считать выясненным вопрос о том, происходят ли изменения в строении оболочки

микроспоры в течение относительно непродолжительного времени, протекающего с момента прорастания микроспоры (т. е. с начала деления в ней) до момента выхода мужского гаметофита (пыльцевого зерна) из микроспорангия (пыльника).

## Голосеменные растения

Развитие пыльцы и пыльников голосеменных представлены на примере представителя хвойных – сосны.

Микроспорофиллы сосны собраны в мужские шишки. На нижней поверхности микроспорофилла из участка эпидермической и субэпидермической ткани в виде небольших бугорков закладываются два микроспорангия. По мере роста каждого бугорка в нем дифференцируются стенка будущего микроспорангия, состоящая из нескольких слоев клеток, однослойный тапетум и группа археспориальных клеток (рис. 9, 1). Последние, оставаясь соединенными одна с другой, интенсивно делятся, но затем, округляясь и обособляясь, становятся микроспороцитами, т. е. материнскими клетками микроспор, которые претерпевают редукционное деление, и при этом каждая дает начало тетраде микроспор (рис. 9, 2). Клетки тапетума расплываются в периплазмодий.

Наружная оболочка каждой микроспоры, формируясь, расслаивается по сторонам продолговатого тела споры и образует два воздушных мешка. По созревании микроспор тетрады распадаются.

Прорастание микроспор происходит еще внутри микроспорангия (рис. 9, 3).

При этом микроспора делится, образуя крупную клетку, почти равную по объему исходной, и линзообразную маленькую, возникающую у стенки. Затем большая из них делится, снова отделяя маленькую клетку, образующуюся поверх первой линзообразной. Это – проталлиальные или заростковые вегетативные клетки; обе они вскоре отмирают и сплющиваются, а остатки их бывают заметны близ оболочки пыльцевого зерна.

Крупная же клетка делится еще раз. В результате этого деления образуются антеридиальная (или генеративная) клетка, прилегающая к проталлиальным, и крупная клетка пыльцевой трубки (сифоногенная). В таком двухклеточном состоянии пыльцевое зерно покидает пыльник.

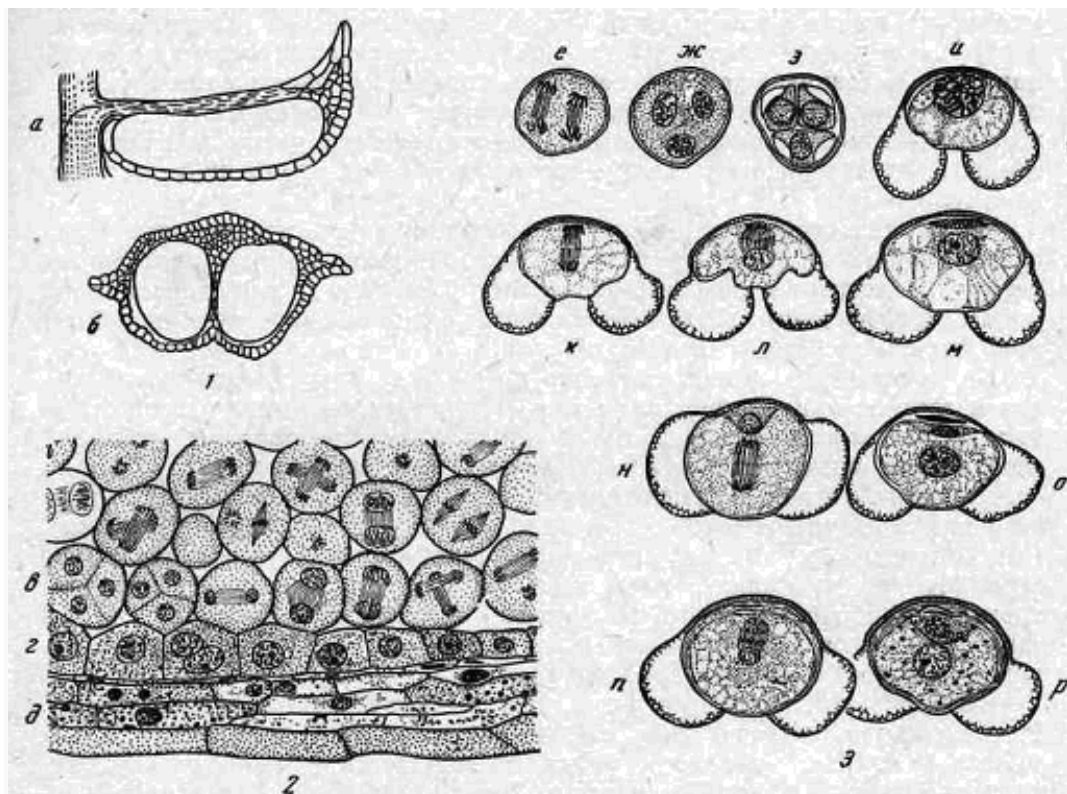


Рис. 9. Микроспорангии, микроспорогенез и прорастание микроспоры сосны  
 1 — продольный (а) и поперечный (б) срезы микроспорофилла с микроспорангиями *Pinus montana* Mill.; 2 — часть микроспорангия *P. laricio* Poir.; редукционное деление в материнских клетках микроспор, е — тетрада, з — тапетум (выстилающий слой), д — эпидермис микроспорангия; 3 — микроспорогенез (е — и) и прорастание микроспоры, т. е. образование мужского гаметофита (к — р) у *P. laricio* Poir. (1 — по Strasburger из Firbas, 1958; 2 и 3 — по Chamberlain, 1935)

## Покрытосеменные растения

Микроспорофиллы покрытосеменных, называемые обычно тычинками, возникают на цветоложе в виде бугорков, состоящих из эпидермических и глубже лежащих клеток. Типичный микроспорофилл состоит из пыльника, две половины которого соединены связником, переходящим в тычиночную нить. Обе половины пыльника имеют по два гнезда, каждое из которых — гомолог микроспорангия прочих гетероспоровых высших растений. Следовательно, пыльник представляет собой синангии из четырех микроспорангиев.

На ранних стадиях развития пыльник состоит из меристематических клеток, покрытых снаружи эпидермисом. Несколько позже он становится четырехлопастным в поперечном сечении (рис. 10). В этих лопастях начинают дифференцироваться субэпидермические продольные тяжи более крупных клеток. Это — археспорий.

На поперечных срезах пыльника видно, что клетки археспория делятся тангентальными перегородками, т. е. более или менее «параллельными» поверхности пыльника, в результате чего возникает внутренний слой

(спорогенный) и наружный (стенной или париэтальный). Клетки спорогенного слоя после ряда делений, а у некоторых растений не делясь, становятся материнскими клетками микроспор (микроспороцитами). Клетки париэтального слоя, претерпевая ряд делений, образуют несколько слоев стенки пыльника, из которых самый внутренний в дальнейшем становится тапетумом, а самый наружный (прилегающий к эпидермису) – так называемым фиброзным слоем или эндотецием, играющим важную роль при вскрывании зрелого пыльника.

Микроспороциты делятся редукционно, образуя по тетраде микроспор. Различают два основных вида деления спорозитов: *сукцессивный* и *симультанный*. Как известно, редукционное деление (мейоз) осуществляется путем двух следующих друг за другом делений; в результате первого (гетеротипного) из диплоидного ядра возникают два гаплоидных, которые претерпевают второе (гомеотипное) деление, приводящее к возникновению гаплоидных же ядер четырех спор. Но разделение протоплазмы спорозита (плазмотомия) может совершаться различно. В случае сукцессивного типа деления клеточные перегородки закладываются как после первой фазы мейоза (возникают две клетки), так и после второй (образуется тетрада).

Этот тип делений обычен для большинства однодольных покрытосеменных. В случае симультанного типа деления клеточные перегородки образуются лишь после второй фазы мейоза (сразу возникает тетрада). Симультанный тип деления характерен для большинства двудольных покрытосеменных. Нередко в эмбриологии растений выделяют третий тип деления – так называемый *промежуточный*. В этом случае протоплазма спорозита после гетеротипного деления ядра перешнуровывается без заложения клеточной перегородки, то же происходит и после гомеотипного деления. Промежуточный тип деления считают характерным для некоторых примитивных двудольных.

Клетки тапетума лишь у относительно немногих покрытосеменных образуют периплазмодий (тапетум амебоидный); у большинства покрытосеменных клетки тапетума ко времени обособления микроспор разрушаются, не расплываясь в плазмодий, а сохраняя положение клеток внутреннего слоя оболочки микроспорангия. Такой тапетум называют секреторным (железистым).

Микроспоры прорастают в мужские гаметофиты, т. е. превращаются в пыльцевые зерна, еще внутри микроспорангия. Они увеличиваются

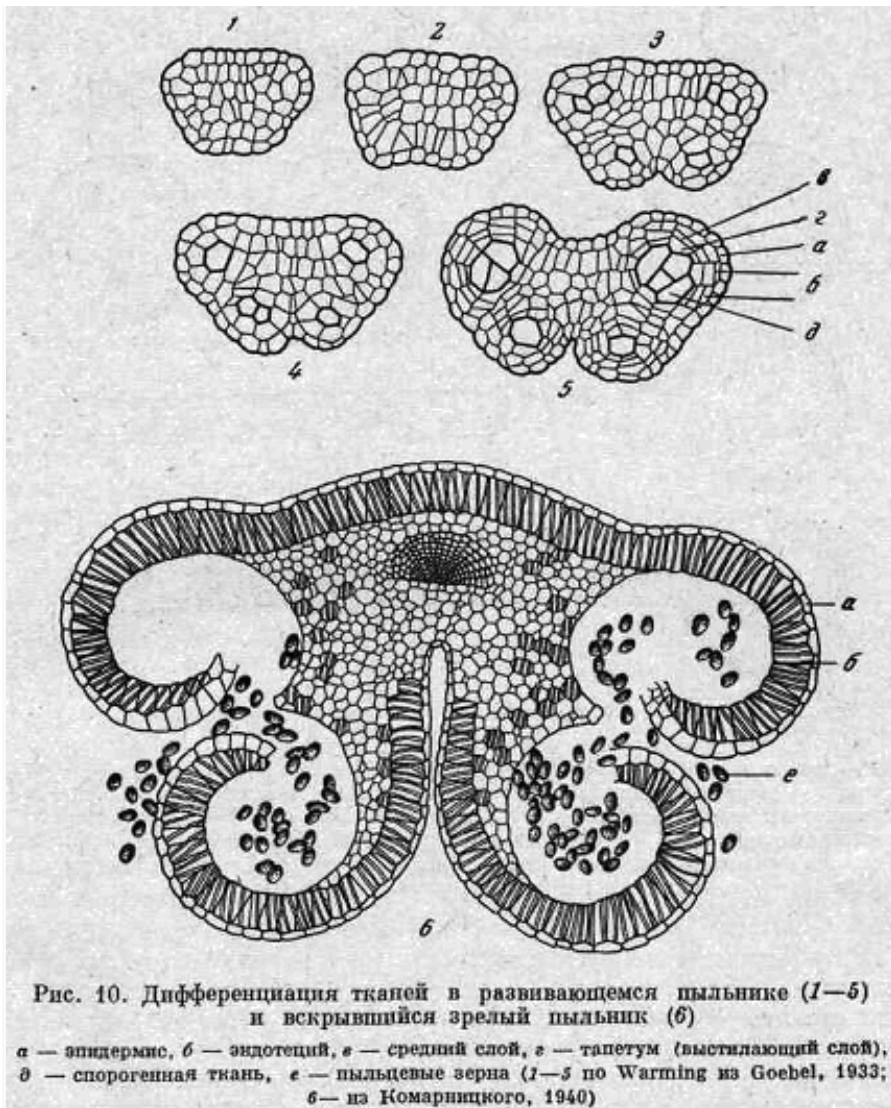
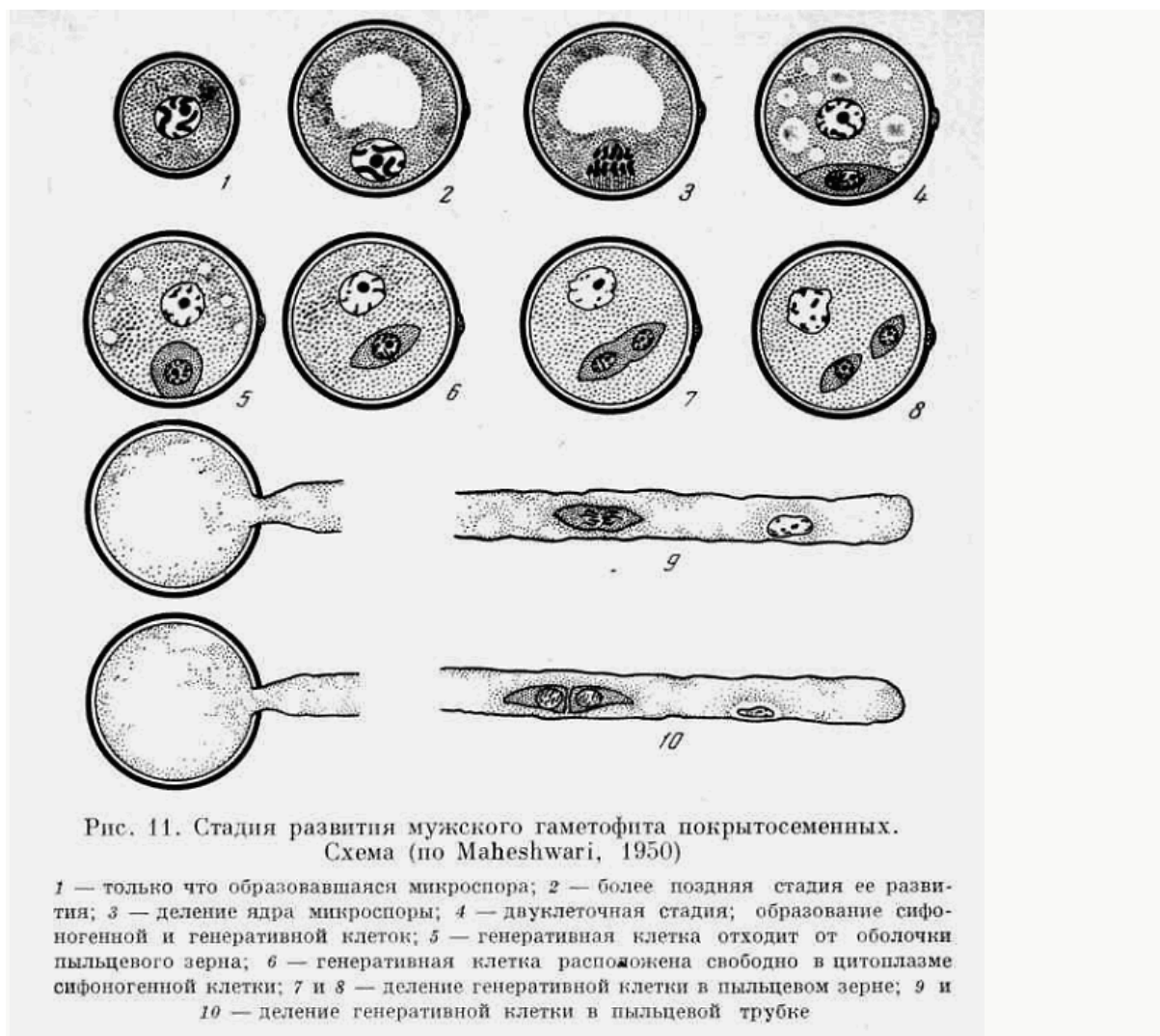


Рис. 10. Дифференциация тканей в развивающемся пыльнике (1—5) и вскрывшийся зрелый пыльник (6)  
 а — эпидермис, б — эндотеций, в — средний слой, г — тапетум (выстилающий слой), д — спорогенная ткань, е — пыльцевые зерна (1—5 по Warming из Goebel, 1933; 6 — из Комарицкого, 1940)

в размерах и содержимое их делится. В результате этого деления возникают две клетки: сифоногенная (или клетка пыльцевой трубки), большая, и образующаяся у оболочки линзовидная генеративная, меньшая (рис. 10.) Генеративная клетка постепенно отходит от оболочки пыльцевого зерна и оказывается погруженной в цитоплазму клетки пыльцевой трубки. Как отмечалось выше, у некоторых покрытосеменных пыльцевые зерна покидают пыльник в таком двухклеточном состоянии. У других покрытосеменных генеративная клетка пыльцевого зерна, находящегося еще внутри пыльника, делится, образуя два спермия (трехклеточная пыльца).

По созревании пыльцы гнезда типичного пыльника соединяются парно в результате разрушения перегородки между ними. Щель в стенке пыльника вскрывает сразу оба соединившихся гнезда (рис. 11). Пыльцевые зерна высеиваются.

У ряда покрытосеменных развитие и строение пыльников отличаются от описанных выше.



Так, у мальвовых и некоторых представителей других семейств в пыльниках образуется лишь по два гнезда, которые ко времени созревания пыльцы объединяются. А у валлиснерии известны все переходы от четырехгнездного пыльника к одногнездному.

Наблюдается и образование перегородок в спорогенной ткани в результате стерилизации части спорогенных клеток; у мимозовых, например, возникают поперечные перегородки, а у ремнецветниковых — продольные или продольные и поперечные одновременно (например, у омелы).

У некоторых горечавковых и взморниковых часть микроспороцитов сминается и используется для питания продолжающими развитие спорозитами, а у бигнониевых подобный процесс наблюдался на более поздних стадиях (тетрады микроспор).

Можно отметить также недоразвитие или отсутствие в пыльниках ряда растений фиброзного слоя, например, у клейстогамных форм, а также у видов, пыльники которых вскрываются верхушечными отверстиями, а не щелями.

## Деление спорозитов и микроспорозитов «сборная пыльца»

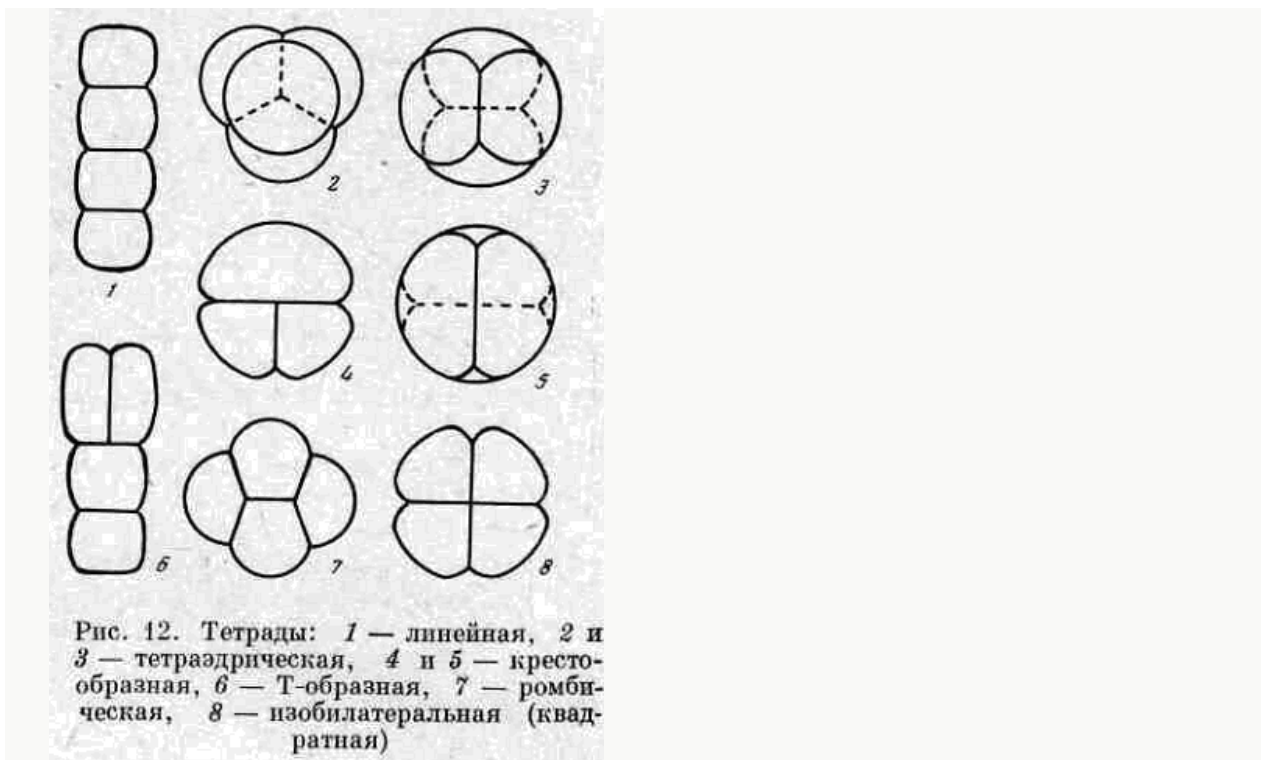
В приведенном выше кратком обзоре развития спорангиев и спор постоянно отмечалось образование тетрад при делении спорозитов. У всех высших растений диплоидное ядро спорозита образует при этом четыре гаплоидных ядра (редукционное деление), а из одной диплоидной клетки образуются, как правило, четыре гаплоидные клетки. Редукционное деление – один из узловых моментов в цикле развития растения; здесь спорозит сменяется гаметофитом.

Для общей морфологии пыльцы, а следовательно, и для спорово-пыльцевого анализа, образование тетрад представляет особый интерес, так как деление материнской клетки изо- и микроспор на четыре споры нередко обуславливает важные морфологические особенности последних.

При редукционном делении спорозитов могут возникать тетрады нескольких типов, различающихся взаимным расположением клеток. Последнее зависит от того, как ориентированы клеточные перегородки внутри тетрады, что в свою очередь определяется, по-видимому, ориентировкой мейотических полюсов деления а в конечном счете – взаимным расположением гаплоидных ядер.

Типы тетрад изображены на рис. 12. Как правило, видам, родам и даже таксонам более высоких рангов свойствен определенный тип тетрад изо- или микроспор, возникающих при мейозе. Наиболее распространенные типы тетрад – тетраэдрический, крестообразный, квадратный (или изобилатеральный). Остальные типы встречаются реже. Так, например, ромбические тетрады отмечены у рогозов (наряду с обычными квадратными), у вереска (наряду с обычными тетраэдрическими), Т-образные – у кирказона, линейные – у некоторых видов семейства ластовневых и семейства водокрасовых. У таких растений, как *Agave*, *Typha*, *Laurus*, *Musa*, *Batomopsis* и других нередко можно обнаружить в одном микроспорангии тетрады разных типов.





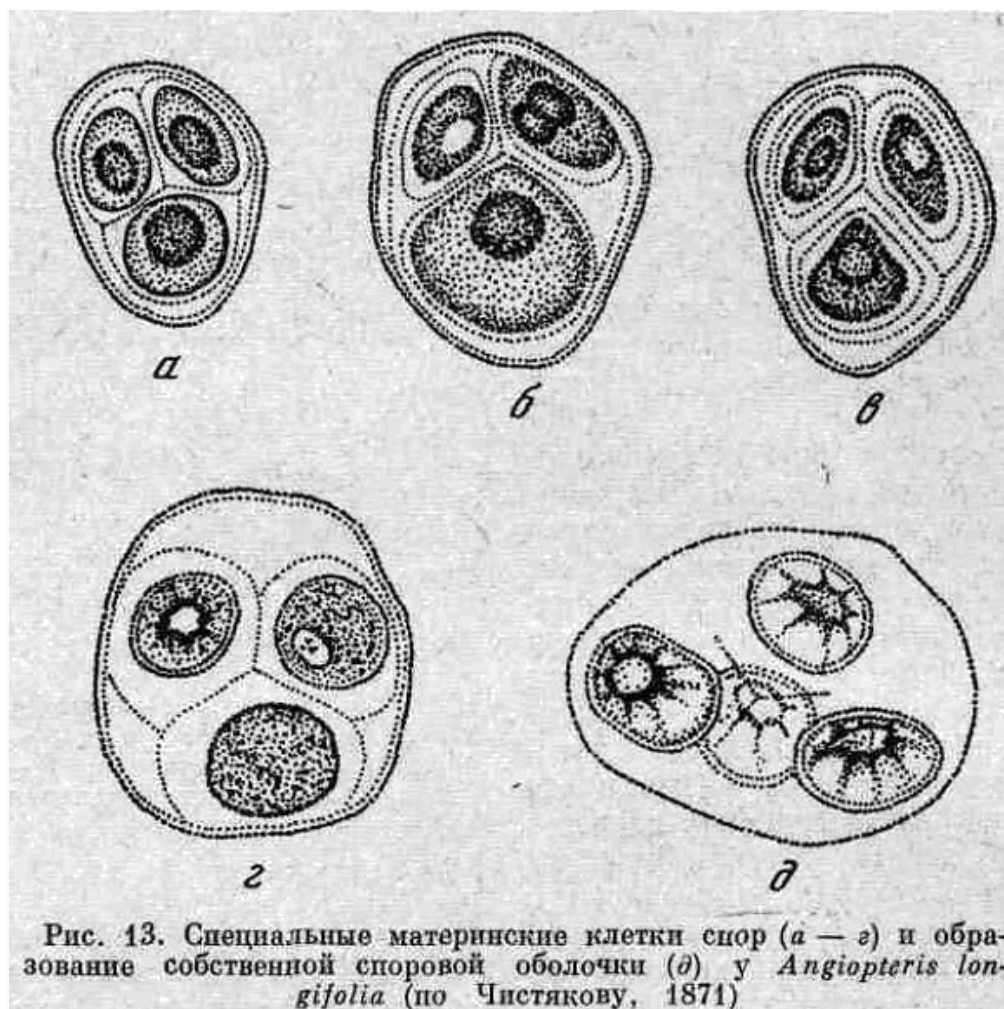
Вытянутая форма спорозита, будучи обусловленной пространственными возможностями развития его внутри спорангия, определяет расположение дочерних клеток. Однако деление сильно вытянутых материнских клеток микроспор у взморника иное: клетки эти делятся не поперек, а вдоль, образуя по четыре нитевидные дочерние клетки каждая

Обычно, описывая коротко изо- или микроспорогенез, отмечают, что спорозит, делясь, образует тетраду спор. Однако теперь необходимо отметить, что это не вполне точно.

Диплоидная материнская клетка действительно делится на четыре гаплоидные, но последние — не споры, а так называемые специальные материнские клетки спор или, проще, специальные клетки.

Процесс спорообразования идет так, что специальные клетки не становятся изо- или микроспорами, т. е. не превращаются в них, а изо- или микроспоры формируются внутри этих специальных клеток. При этом протопласт специальной клетки в той или иной степени отходит от ее стенок и начинает формировать на своей поверхности новые оболочки; так возникают собственно споры (рис. 14).

По мере формирования и созревания спор у большинства видов растений происходит разрушение стенок материнской и специальных клеток, и только тогда тетрада распадается на четыре споры («монады»).



Среди покрытосеменных, однако, известны растения, обладающие «сборной» или «сложной» пылью. Наиболее обычный случай «сборной» пыли — это тетрады, т. е. пыльцевые зерна, возникающие из одного микроспороцита и оставшиеся в связи по четыре. Такая пыльца возникает, если не происходит (или происходит не полностью) исчезновение оболочек микроспороцита и специальных клеток микроспор. Тетрады пыльцевых зерен присущи многим грушанковым, вересковым, брусничным, видам рогаза, росянкам, некоторым орхидным, ситниковым и др.

Комплексы из большого числа пыльцевых зерен, так называемые «массулы» или «полиады» описаны, например, у некоторых орхидных. Здесь остаются связанными не только микроспоры, происшедшие из одного микроспороцита, но и сами микроспороциты, возникшие из одной археспориальной клетки. Утолщенная оболочка такой археспориальной клетки заметна уже на более или менее ранних стадиях развития археспория;

в дальнейшем она окружает комплекс дочерних, а затем и внучатых и т. д. клеток. Перед созреванием массулы эта оболочка утопается, теряя наружные слои, но не исчезает вовсе.

Еще более крупные комплексы пыли — «поллинии» — представляют собой остающиеся соединенными пыльцевые зерна целого гнезда пыльника. Поллинии характерны, например, для некоторых орхидных и ластовневых.

Редкий случай «сборной» пыльцы – это диады. Диада включает в себя два пыльцевых зерна (например, у шейхцериевых, у рябчика – *Fritillariaeuardi*).

Установлено, что в случае образования «сборной» пыльцы оболочки собственно микроспор (соответственно – пыльцевых зерен) недоразвиваются или не развиваются совсем, а сохраняющиеся оболочки микроспороцитов или даже археспориальных клеток при созревании «сборной» пыльцы приобретают признаки и свойства, характерные для стойких оболочек собственно пыльцевых зерен.

В заключение следует остановиться на своеобразном развитии пыльцевых зерен у осоковых. Здесь ядро микроспороцита делится редукционно, в результате чего возникают четыре гаплоидных ядра. Но клеточные стенки, разбивающие микроспороцит на тетраду специальных клеток, по-видимому, не образуются. Три из гаплоидных ядер, сближаясь между собой, отходят к стенке спороцита, где постепенно разрушаются; у некоторых видов было отмечено, что перед дегенерацией эти ядра все-таки претерпевают деление, и разрушаются уже шесть дочерних ядер.

Одно из четырех гаплоидных ядер, возникших после мейоза, растет и далее ведет себя как ядро микроспоры, делясь на два: ядро сифоногенной клетки и генеративное. Таким образом, «микроспорой» здесь становится микроспороцит после редукционного деления его ядра и отмирания трех из четырех гаплоидных ядер. Столь своеобразно возникают пыльцевые зерна у осоковых – так называемые «редуцированные тетрады», «псевдомонады» или «криптотетрады».

Такой ход микроспорогенеза у осоковых очень интересен и потому, что он весьма схож с ходом мегаспорогенеза подавляющего большинства покрытосеменных, а именно всех, имеющих моносиорические зародышевые мешки. Там три из четырех мегаспор тетрады отмирают, а четвертая разрастается и, прорастая, образует женский гаметофит (зародышевый мешок).

#### Формирование оболочек пыльцы

Протопласт каждой из специальных клеток, возникающих после редукционного деления материнских клеток изо- и микроспор, более или менее отходя от стенки специальной клетки, формирует собственную оболочку. Эта оболочка не дает реакции на клетчатку, а обнаруживает присутствие спорополленинов, т. е. кутинообразных, но еще более высокомолекулярных веществ (полимерных терпенов), обладающих исключительной стойкостью. Стойкость спорополленинов и обуславливает хорошую сохранность ископаемых оболочек пыльцы.

Эту оболочку называют экзиной, у пыльцевых зерен. По мере развития споры экзина дифференцируется на отдельные слои и составляющие их структурные элементы. В итоге формируется более или менее сложно устроенная оболочка, наружная поверхность которой может быть или

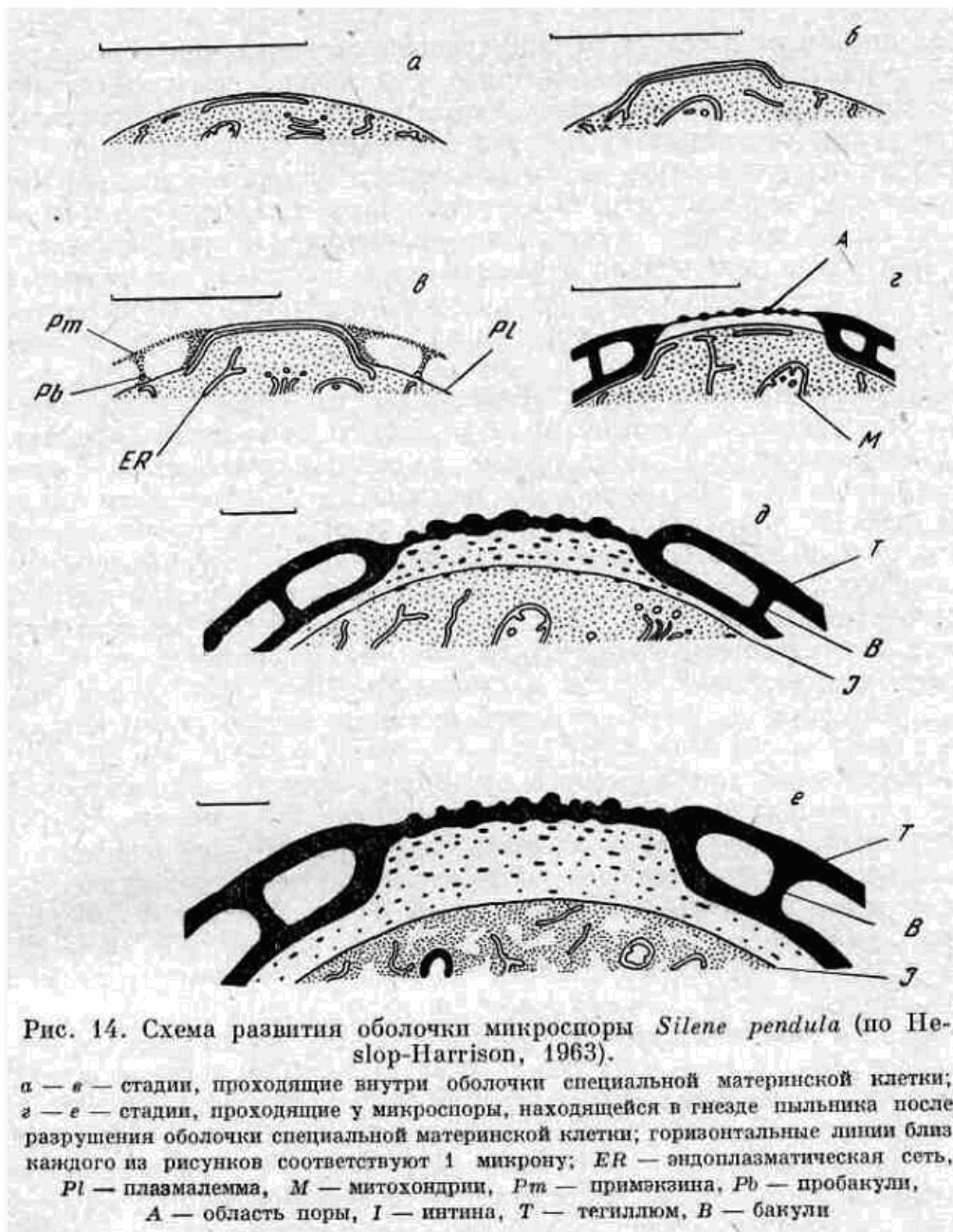
гладкой, или различным образом скульптурированной (бугорчатой, шиповатой, ямчатой и т. д.).

Уже на ранних стадиях развития экзины в их толще начинают формироваться так называемые *апертуры*, т. е. места, через которые в будущем при прорастании пыльцевых зерен их содержимое будет выходить наружу – *пыльцевые трубки*. *Апертуры* обычно имеют вид либо борозды, либо поры.

Сущность самого процесса формирования экзоспория (соответственно – экзины) окончательно еще не выяснена. По данным одних исследователей – это превращение в споровую оболочку самого наружного слоя протопласта, по другим данным – это образование протопластом оболочки на его поверхности. Существуют указания на активное участие в этом процессе хондриосом и, возможно, пластид (элайопластов) самой споры. Обращают на себя внимание также данные о роли внепластидных каротиноидов при формировании пыльцы и спор.

*Внутренняя оболочка – эндоспорий* (соответственно – *интина*) – по мнению большинства исследователей возникает позже экзоспория (экзины). Эта оболочка эластична, легко разрушается химическими реагентами, не имеет в своем составе спорополленинов. Обычно ее считают целлюлозной, но у некоторых объектов реакции на клетчатку она не обнаруживает, может быть в силу того, что ее целлюлозная основа сильно пропитана пектиновыми веществами. При прорастании пыльцы эндоспорий (интина), растягиваясь, одевает протопласт, выходящий из экзины (первые клетки заростков, пыльцевые трубки). При фоссилизации интина (эндоспорий) разрушается.

У спор многих растений, например, папоротниковидных, имеется наружная оболочка, откладываемая на поверхность экзоспория периплазмодием, в который погружены созревающие споры. Обычно она резко отличается по своему строению от экзоспория, неплотно с ним соединена и более или менее легко утрачивается. Такую оболочку, наложенную на собственную оболочку споры извне, называют периспорием. Есть указания на то, что вещества периплазмодия могут принимать непосредственное участие и в формировании оболочки пыльцевых зерен. В этих случаях следует говорить о наличии перины. Морфологи, не учитывающие принципиального различия между спорой и пыльцевым зерном, во всех случаях употребляют термины *экзим*, *интина*, *перина*.



Если понимать эндоспорий и экзоспорий (соответственно — интину и экзину) как слои спородермы, т. е. оболочки, образованной самим протопластом споры (соответственно—будущего пыльцевого зерна), то периспорий (перину), учитывая его происхождение, следует считать особой оболочкой, а не третьим слоем спородермы.

Как упоминалось выше, в случаях образования «сборной» пыльцы собственно споровая оболочка, а именно экзина, недоразвивается; и кутинизация, а вернее — отложение спорополленинов, происходит здесь, по-видимому, в сохранившихся оболочках микроспороцитов или даже археспориальных клеток (например, массулы орхидных).

Схема формирования оболочек дана на рис. 14. Оказалось, что на самых ранних стадиях развития микроспоры голые, плазмалемма (наружный

слоем цитоплазмы) каждой из спор примыкает к оболочке специальной материнской клетки, эндоплазматическая сеть (система вакуолярных каналов) местами прилегает к плазмалемме. Затем вокруг протопласта каждой споры появляется узкий ободок (возможно, целлюлозный), который, однако, не образуется там, где участки эндо-плазматической сети (эндоретикулюма) примыкают к плазмалемме. Этот узкий ободок, т. е. начавшая формироваться оболочка (так называемая *примэкзина*, т. е. *предэкзина*) утолщается, а участки плазмалеммы, до которых доходит эндоплазматическая сеть,— это места *будущих апертур* (рис. 8, б, в).

Примэкзина межапертурных областей растет неравномерно; здесь из тонкого гранулированного материала формируются колонки (пробакули), причем их расположение, по-видимому, зависит от расположения элементов эндоплазматической сети близ подстилающей примэкзину плазмалеммы (рис. 14, б). Дальнейшее развитие примэкзины идет таким образом, что материал, ее слагающий, добавляется на наружных сторонах пробакулярных столбиков и изнутри кольцевых щелей между плазмалеммой апертурных областей и окружающей примэкзиной межапертурных участков. Все описанное выше происходит внутри специальных материнских клеток, т. е. *до распада тетрады*. Иными словами, еще внутри тетрады формируются основные черты будущего морфологического строения экзины.

Затем, после быстрого разрушения стенок специальных материнских клеток, микроспоры оказываются в полости гнезда пыльника; здесь начинается отложение спорополленина на верхней поверхности примэкзины, сперва в виде отдельных островков в межапертурных областях<sup>21</sup>. Примерно в это же время в области каждой поры образуется тонкий слой вещества, никогда не соединяющийся с примэкзиной; этот слой можно рассматривать как появляющуюся интину (рис. 14, г). Спорополленин на ее поверхности откладывается беспорядочно, в виде отдельных глыбок, которые затем сливаются между собой и соединяются по краям апертуры со спорополленином межапертурных областей, где отложение спорополленина сначала завершается на наружной стороне примэкзины. Затем спорополленин отлагается по всем структурным элементам примэкзины; в экзине зрелой споры пространства между бакулями практически пусты.

Что же касается интины, то отложение ее, начавшееся под апертурами (порами), далее идет над всей поверхностью плазмалеммы.

Таким образом, результаты исследования с применением электронного микроскопа, подтверждают мнение большинства морфологов о том, что протопласт формирует оболочку на своей поверхности, а не в своем на-

ружном слое, что экзина возникает раньше интины, и что большую роль при формировании споровой оболочки играют внепластидные каротиноиды.

### *Морфология пыльцы*

Каждое пыльцевое зерно всегда несет признаки семейства или рода, и в некоторых случаях можно отметить видовые отличия; последние, надо заметить, бывают обыкновенно количественными. И это относится не только к *однодольным*. Характер пыльцевых зерен в рамках семейства в большинстве случаев является постоянным и отчетливым. Есть все основания предполагать, что большое разнообразие морфологических типов пыльцы в границах одного семейства указывает на сборность его и наличие здесь нескольких естественных групп.

В последнее время сведения о строении пыльцы, а также рисунки их, включаются в определители наряду с описанием других морфологических признаков растений.

Морфологическая консервативность пыльцевых зерен и, естественно, имеет первостепенное значение и для пыльцевого анализа; более того, она обуславливает возможность его существования и развития как метода палеоботанического исследования. Определение пыльцы под микроскопом основывается исключительно на выявлении морфологических особенностей их стойких оболочек, в частности и строения последних.

Иными словами, наличие определенного и устойчивого комплекса морфологических признаков пыльцевых зерен у представителей тех или иных таксонов, а равно и знание аналитиком сравнительной морфологии пыльцы позволяет отнести ископаемые пыльцевые и споровые зерна к соответствующим таксонам, т. е. определить их с возможной степенью точности.

### **Полюсы, полярные оси, экваториальные плоскости и симметрия пыльцевых зерен.**

У пыльцевых зерен, формирующихся в тетраэдрических, изобилатеральных и крестообразных тетрадах (а таких огромное большинство), можно различить две стороны – *проксимальную* и *дистальную*.

Своими *проксимальными* сторонами пыльцевые зерна обращены при развитии внутрь тетрады, *дистальными* – наружу. Проксимальная сторона каждого пыльцевого зерна, находящегося в тетраде, более или менее сближена с проксимальными сторонами остальных трех компонентов

тетрады, причем форма проксимальной стороны может быть обусловлена этим тесным соседством.

Пыльца, образуемая в тетрадах упомянутых трех типов, обладает полярностью. Через каждое пыльцевое зерно, находящееся еще в тетраде, а нередко и после распада тетрады, можно провести так называемую *полярную ось*. Эта воображаемая линия проходит через тело пыльцевого зерна, пересекая его поверхность в двух точках: в геометрическом центре дистальной стороны (дистальный полюс) и в центре проксимальной стороны (проксимальный полюс). Четыре полярные оси тетрады сходятся в ее геометрическом центре (рис. 15).

Взаимное расположение четырех полярных осей спор в тетрадах разных типов различно.

В тетраэдрической тетраде пары осей лежат в двух взаимно перпендикулярных плоскостях (рис. 16, *A*), причем любая ось может быть парной любой второй оси, то есть будет лежать в одной плоскости с ней, а третья и четвертая оси будут находиться в перпендикулярной плоскости. Углы между осями равны приблизительно  $109^{\circ}28'$  каждый.

В крестообразной тетраде (рис. 16, *B*) пары осей также лежат в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, но парными в этом случае будут лишь оси одинаково ориентированных в тетраде спор. Угол между парными осями, лежащими в одной плоскости, здесь равен  $90^{\circ}$ . Оси двух различно ориентированных в тетраде спор, поскольку они сходятся в одной точке (в центре тетрады), также лежат в одной плоскости, но последняя не будет перпендикулярна плоскости, в которой расположатся оси двух других также различно ориентированных спор, хотя и будет пересекать ее.

В изобилатеральной тетраде (рис. 15, *B*) все полярные оси лежат в одной плоскости, а угол между соседними осями составляет  $90^{\circ}$ . Здесь полярные оси спор, не примыкающих одна к другой проксимальными поверхностями, взаимно продолжают одна другую.



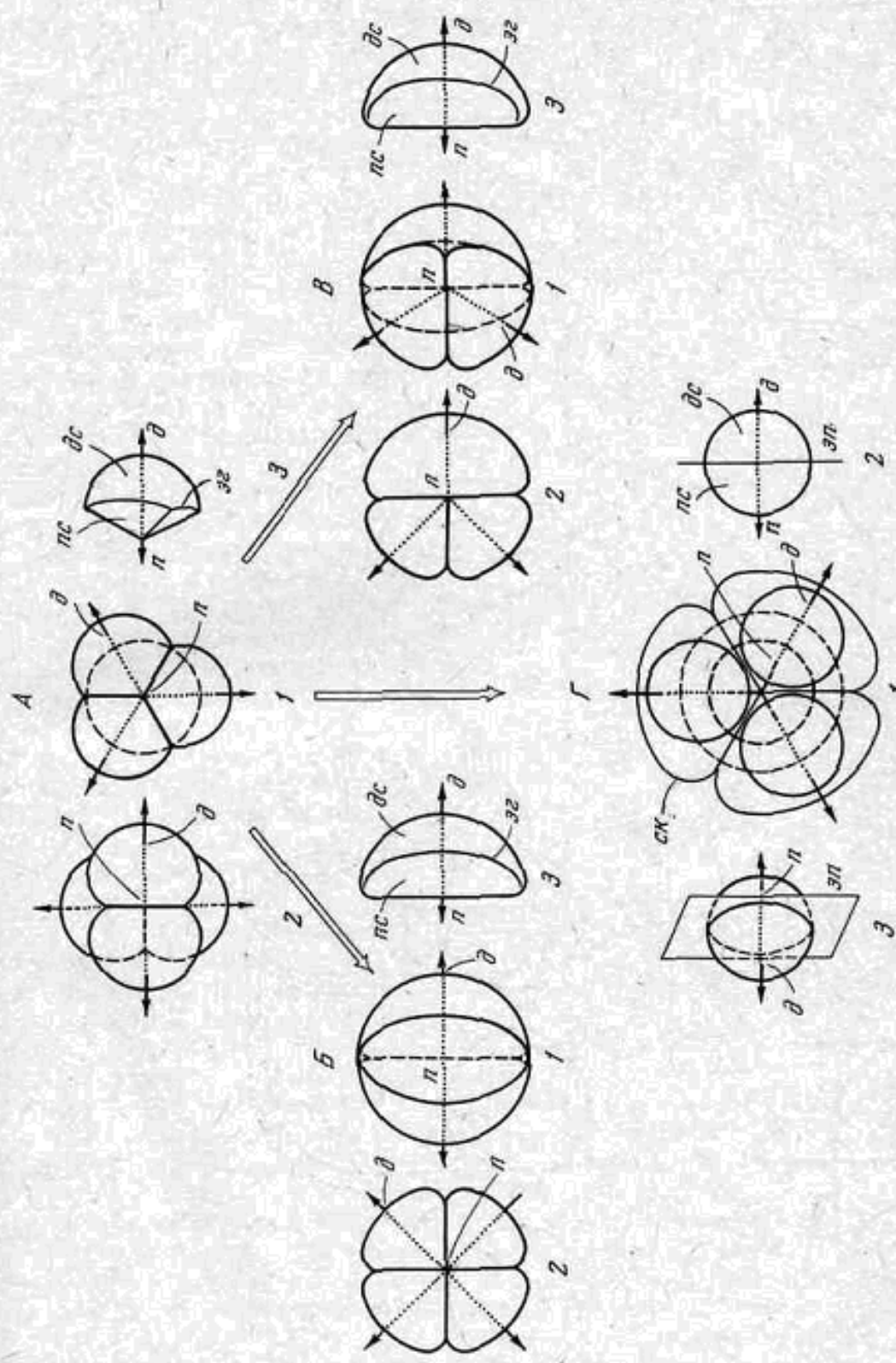


Рис. 15. Полярные оси спор и пыльцевых зерен в тетрадах. Схема.

А — тетраэдрическая, В — изобилатривальная, Г, 1 и 2 — тетрады в различных положениях, 3 — споры этих тетрад в экваториальных положениях. Г, 1 — тетраэдрическая тетрада сферических пыльцевых зерен; 2 — пыльцевое зерно в экваториальном положении; 3 — пыльцевое зерно в положении, не — промежуточном между экваториальным и полярным. Буквами обозначены: n — проксимальный полюс; d — дистальный полюс; дс — дистальный полюс, пс — проксимальный полюс; эп — экваториальная плоскость, эз — экваториальная плоскость, так как граница между этими спорами частично совпадает на чертеже с полярной осью. 1 и 2 для большей наглядности контуры нижних спор помещены не полностью, так как граница между этими спорами частично совпадает на чертеже с полярной осью. На всех фигурах точечным пунктиром показаны полярные оси внутри тела споры или пыльцевого зерна.

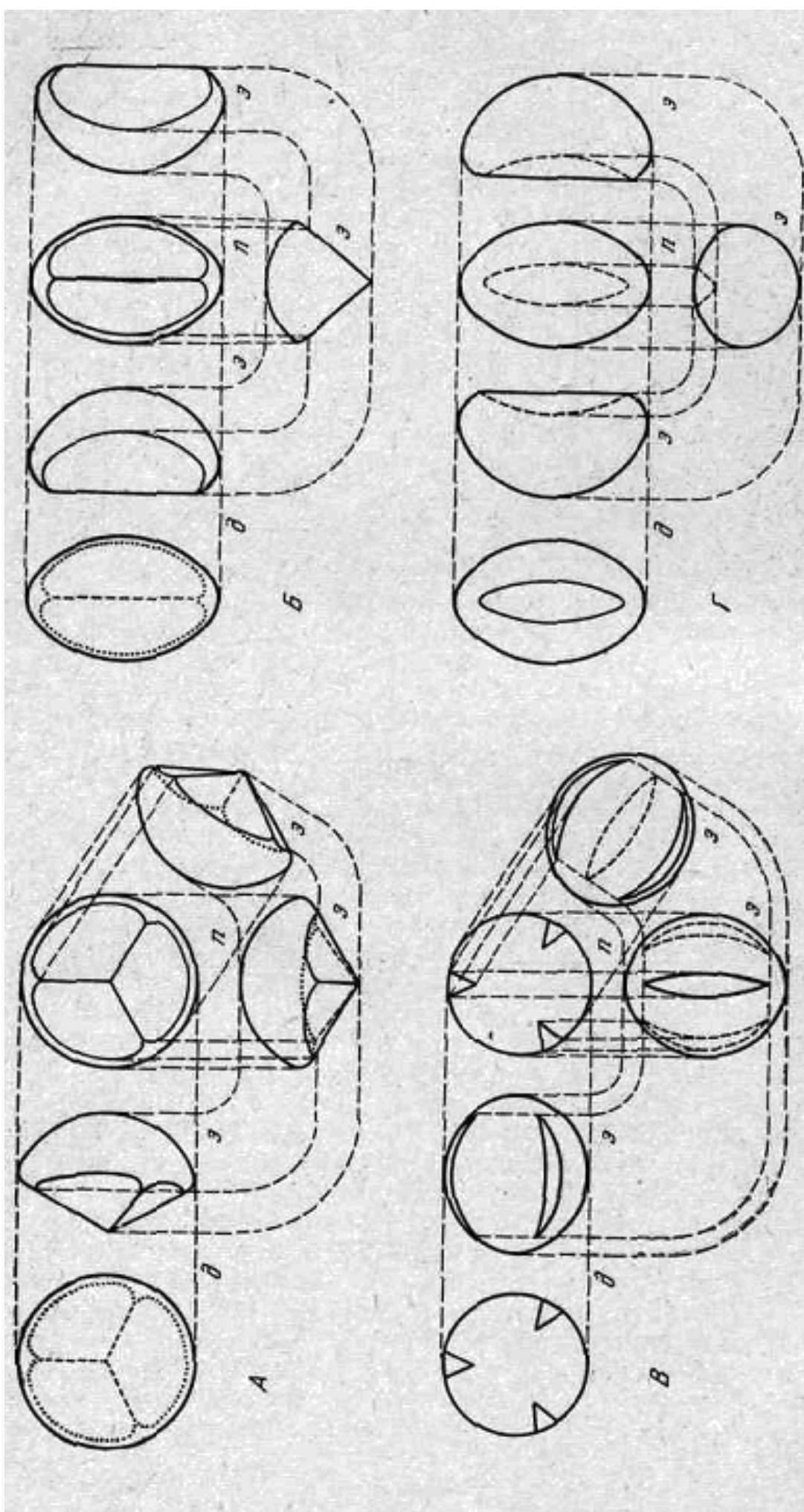


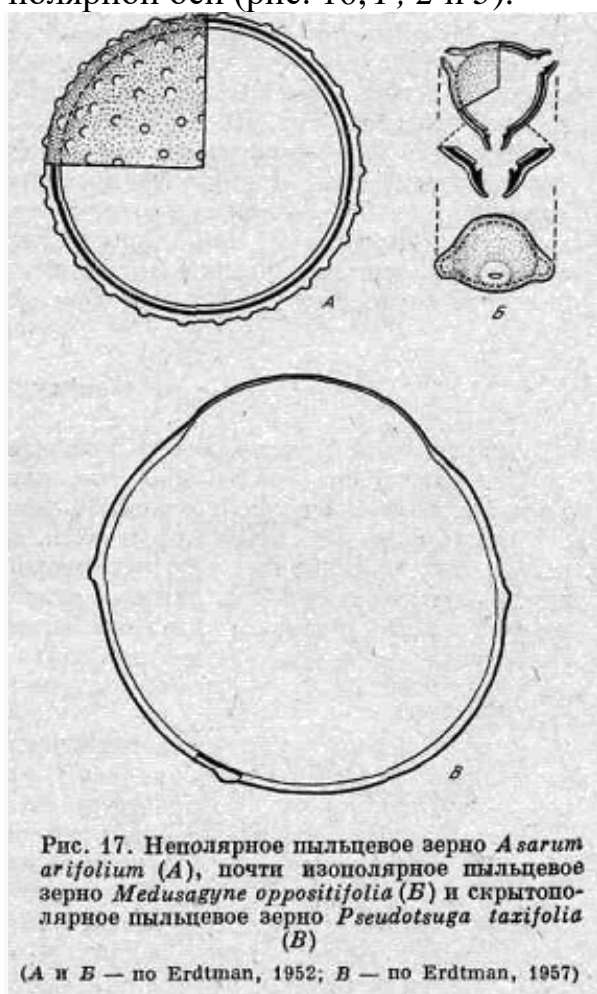
Рис. 16. Основные морфологические типы пыльцевых зерен и спор. Схема

Споры (А и Б) и пыльцевые зерна (В и Г) гетерополярные (А, Б и Г) и ипополярные (В), радиально-симметричные (А и В) и билатерально-симметричные (Б и Г). Положения пыльцевых зерен и спор:  $\delta$  — дистально-полярное,  $\alpha$  — проксимально-полярное,  $\beta$  — экваториальное

Проксимальные полюсы компонентов нераспавшейся тетрады практически могут почти совпадать с геометрическим центром тетрады, что особенно характерно для спор (рис. 16, А, Б, В), или более или менее отстоять от него, что характерно преимущественно для пыльцевых зерен (рис. 16, Г).

В первом случае возникают споры, дистальная и проксимальная стороны которых различаются уже по форме, во втором – могут возникать и такие пыльцевые зерна или споры, общая форма дистальной и проксимальной сторон которых одинакова, например, шарообразные, сфероидальные и эллипсоидальные зерна.

Через тело такого шарообразного, сфероидального или эллипсоидального пыльцевого зерна (или споры) можно провести экваториальную плоскость, которая, естественно, будет перпендикулярна его полярной оси (рис. 16, Г, 2 и 3).



Через тело споры (или пыльцевого зерна), дистальная и проксимальная стороны которой различаются по форме (рис. 16, А, Б, В, 3), по правилам геометрии провести экваториальную плоскость, конечно, нельзя. Однако и в этом случае в палиноморфологии говорят об экваториальной границе, понимая под этим термином границу между дистальной и проксимальной сторонами, которая у многих спор бывает хорошо выражена именно благодаря различиям в форме сторон споры, а также в строении оболочки.

Пыльцевые зерна называют *изополярными*, если дистальная и проксимальная стороны их оказываются как бы зеркальным отображением одна другой; в этом случае одинаковы

Форма и характер поверхности дистальной и проксимальной сторон, а апертуры на них расположены симметрично по отношению к экваториальной плоскости (рис. 17, В). Пыльцевые зерна или споры, не отвечающие этому условию, называют *гетерополярными* (рис. 17, А, Б, Г).

Г. Эрдтман (Erdtman, 1952) называет *полярными* (изополярными и гетерополярными) те пыльцевые зерна, полярность которых легко обнаруживается и после распада тетрады. Те пыльцевые зерна и споры, у которых после распада тетрады не удастся обнаружить полюсы, он называет *неполярными* (рис. 17, Л), а те, у которых полярность не сразу заметна, а установление области полюса требует тщательного рассмотрения оболочки пыльцевого зерна или споры (например, споры хвощей, пыльца лиственницы), – *скрытополярными* (рис. 17 В).

Если же между дистальной и проксимальной сторонами пыльцевого зерна имеется незначительная разница в форме (но не расположении апертур), то такое пыльцевое зерно называется *почти изополярным* (рис. 11, Б).

Пыльцевые зерна почти всех растений обладают симметрией. Симметричными называют те пыльцевые зерна, которые могут быть разделены плоскостями, проходящими через оба их полюса (полярная ось лежит, естественно, в этих плоскостях), на половины, оказывающиеся зеркальным отображением одна другой; в противном случае пыльцевые зерна или споры называют *асимметричными*.

Среди симметричных спор и пыльцевых зерен различают *билатерально-симметричные* и *радиально-симметричные*.

Билатерально-симметричные пыльцевые зерна могут быть рассечены лишь двумя взаимно перпендикулярными плоскостями симметрии, пересекающимися по полярной оси, причем экваториальные диаметры таких пыльцевых зерен и спор, лежащие в этих плоскостях симметрии, неравновелики (рис. 17, Б, Г).

Радиально-симметричные споры и пыльцевые зерна могут быть рассечены двумя (редко), тремя и большим числом взаимно пересекающихся по полярной оси плоскостей симметрии (рис. 17. А, В). Радиально-симметричные пыльцевые зерна с двумя плоскостями симметрии отличаются от билатерально-симметричных тем, что у них экваториальные диаметры, лежащие в этих плоскостях симметрии, равновелики.

## Апертуры

*Апертурами* (от латинского *apertura*, мн. *Aperturae* – отверстие) называют те участки стойкой оболочки пыльцевого зерна т. е. *экзины*, которые благодаря своему особому строению приспособлены для выхода живого содержимого пыльцы, одетого эндоспорием соответственно – *интиной*, при их прорастании. *Апертуры* могут быть или настоящими отверстиями, или более тонкими участками оболочки, имеющими обычно определенные очертания. Пыльцевые зерна, не имеющие апертур, называют *безапертурными* в отличие от имеющих апертур.

Если длина апертуры более чем вдвое превышает ширину, то апертуру называют *бороздой*, если отношение длины к ширине равно двум или менее, то апертуру называют *порой*. Из-за того, что имеется множество переходов между типами апертур, некоторые из апертур рекомендуют именовать *бороздовидными*.

Апертуры (как борозды, так и поры) пыльцевых зерен различных растений могут иметь разное строение, в связи с чем, их в основном можно разделить на *простые* и *сложные*.

*Простые апертуры* образованы последовательным рядом совпадающих отверстий в разных слоях споровой оболочки.

*В сложных апертурах* эти последовательные отверстия (обычно их лишь два) не совпадают.

Такие сложные апертуры (борозды с устьем) изображены на рис. 18.

Пыльцевые зерна немногих растений имеют так называемые *сложные борозды*, представляющие собой бороздовидные желобки, не функционирующие как апертуры (рис. 18, *Б*).

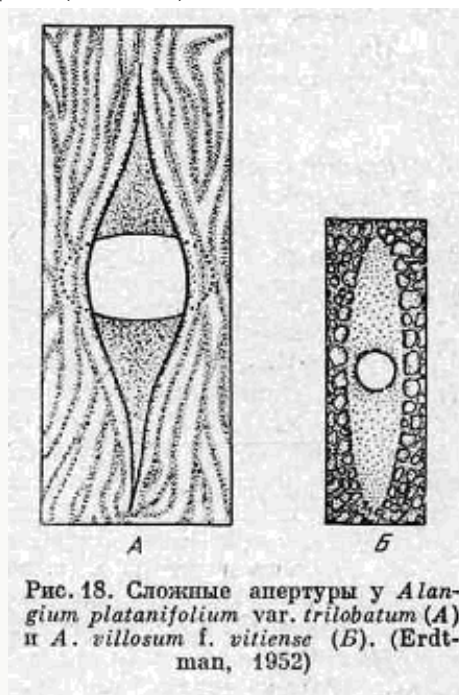
### Форма, размеры

Несмотря на то, что пыльцевые зерна некоторых растений имеют довольно сложную *форму*, которую трудно охарактеризовать каким-либо одним словом (термином) и приходится более или менее пространно описывать, большинство *покрытосеменных* (особенно двудольных) обладает радиально-симметричными пыльцевыми зернами, в общем представляющими собой тела, которые геометрически могут быть охарактеризованы как эллипсоиды вращения, шары или сфероиды вращения.

Для определения и наименования формы таких пыльцевых зерен предложена классификация, основанная на отношении длины полярной оси к длине экваториального диаметра зерна. Такая классификация, приведенная

ниже в табл. 1, может быть полезна для составления кратких диагнозов пыльцевых зерен при их описании.

*Размеры* пыльцевых зерен экземпляров одного вида растений варьируют незначительно, но разные растения характеризуются пыльцевыми зернами, весьма отличными по размерам. Размеры пыльцы огромного большинства высших растений укладываются в диапазон от 10 до 200 мк; крайние величины, естественно, редки. В связи с этим различают следующие классы размеров (табл. 2).



В описании пыльцы обычно приводятся минимальные и максимальные (а иногда и преобладающие) размеры. Таким образом, размеры конкретных пыльцевых зерен, как правило, несколько отклоняются от средних в ту или иную сторону. Эти отклонения могут быть более или менее значительными, поэтому сами по себе размеры часто не могут быть диагностическим признаком при определении видовой и родовой принадлежности спор или пыльцевых зерен.

Таблица 1

Классификация пыльцевых зерен по отношению длины полярной оси (P)  
к экваториальному диаметру (E)  
(по Erdtman, 1952)

Форма	P : E	100 · (P : E)
Сверхсплюснутая (peroblate) . . . . .	< 4 : 8	< 50
Сплюснутая (oblate) . . . . .	4 : 8—6 : 8	50—75
Почти сфероидальная (subspheroidal) . . . . .	6 : 8—8 : 6	75—133
почти сплюснутая (suboblate) . . . . .	6 : 8—7 : 8	75—88
сплюсненно-сфероидальная (oblate spheroidal) . . . . .	7 : 8—8 : 8	88—100
продолговато-сфероидальная (prolate spheroidal) . . . . .	8 : 8—8 : 7	100—114
почти продолговатая (subprolate) . . . . .	8 : 7—8 : 6	114—133
Продолговатая (prolate) . . . . .	8 : 6—8 : 4	133—200
Сверхпродолговатая (perprolate) . . . . .	> 8 : 4	> 200

Выявление причин большего или меньшего отклонения размеров пыльцы от средних величин представляет немалый интерес для пыльцевого анализа.

Таблица 2

Классы размеров пыльцевых зерен, определяемые по максимальной длине (оси или диаметра) зерна  
(по Erdtman, 19456)

Классы	Размеры, мк
Очень мелкие п. з. (p. perminuta)* . . . . .	< 10
Мелкие п. з. (p. minuta) . . . . .	10—25
Средние п. з. (p. media) . . . . .	25—50
Крупные п. з. (p. magna) . . . . .	50—100
Очень крупные п. з. (p. permagna) . . . . .	100—200
Гигантские п. з. (p. gigantea) . . . . .	> 200

\* п. з. — пыльцевые зерна; p — pollina.

Эти сведения содержатся главным образом в работах селекционеров, а также ботаников, специально изучавших медоносные и перганосные растения, т. е. касаются лишь некоторых покрытосеменных.

Растения, обладающие гетеростилией, имеют и пыльцевые зерна разных размеров. Например, у гречихи, характеризующейся диморфной гетеростилией, пыльцевые зерна из пыльников длинных тычинок, т. е. из короткостолбчатых цветков, более крупные и удлиненные, чем пыльцевые

зерна из пыльников коротких. Такое же различие в размерах пыльцы отмечено и у примулы и медуницы, также обладающих диморфной гетеростилией. У дербенника, отличающегося триморфной гетеростилией, обнаружены пыльцевые зерна трех размеров, соответствующих трем формам цветков.

Т а б л и ц а 3

*Числа хромосом и размеры пыльцевых зерен некоторых злаков  
(по Соколовской, 1955; таблица приводится с сокращениями)*

Вид	Число хромосом (2n)	Длина и ширина пыльцевых зерен, мк	Диаметр поры, м
<i>Agrostis canina</i> . . . . .	14	23—22,5	3
<i>A. trinii</i> . . . . .	28	30—27	3
<i>A. borealis</i> . . . . .	56	40,5—37	4,5
<i>A. alba</i> . . . . .	28	25,5—24,5	3,5
<i>A. alba</i> var. <i>gigantea</i> . . . . .	42	30,5—29,5	3,5
<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .	28	38,5—34,5	3
<i>A. alpinus</i> . . . . .	100	48—43	4,5
<i>Anthoxanthum odoratum</i> . . . . .	20	35—32	4,5
<i>A. alpinum</i> . . . . .	10	25—24	3,5
<i>Elymus giganteus</i> . . . . .	28	43—39	4
<i>E. arenarius</i> . . . . .	56	52,2—50	4,5
<i>E. villosissimus</i> . . . . .	28	43,5—43	4
<i>Trisetum sibiricum</i> . . . . .	14	22,5—20,8	3
<i>T. spicatum</i> . . . . .	28	32—27	3

В пределах одного растения размеры пыльцевых зерен могут зависеть от положения соцветия на растении и цветка на побеге, от положения цветка в соцветии, от положения тычинки в цветке, от положения пыльцевых зерен в пыльнике, от относительного времени цветения данного растения (начало цветения или конец его).

У белой акации и конского каштана пыльца цветков из соцветий, сидящих ниже на растении, крупнее пыльцы цветков из соцветий с верхних его частей; сходная картина обнаружена у персиков и абрикосов. У ржи более крупные колосья на основных побегах формируют, как правило, и более крупную пыльцу, чем колосья подгонов.

В нижних цветках соцветий белой акации и конского каштана пыльцевые зерна крупнее, чем в верхних цветках; у пшеницы пыльцевые зерна из средней зоны колоса крупнее, чем из верхней и нижней его зон.

У ячменя и кукурузы средний размер пыльцы оказался наибольшим в средней части соцветия; у овса же наиболее крупная пыльца находится в цветках самой верхней части метелки, а наиболее мелкая — в цветках нижней ее части; у подсолнечника наибольший средний размер пыльцы отмечен в тычинках из цветков периферических частей корзинки. Интересно, что



наибольшее число пыльцевых зерен у ячменя оказалось в пыльниках тычинок из цветков средней части колоса, а у овса – в пыльниках тычинок из цветков верхней части метелки, т. е. там, где у этих растений преобладает наиболее крупная пыльца.

Средние размеры пыльцевых зерен могут быть различными и в пыльниках одного цветка; так, у ржи пыльца тычинки, расположенной против нижней цветковой чешуи, имеет несколько большие средние размеры, чем пыльца тычинок, находящихся против верхней цветковой чешуи.

Средняя величина пыльцевых зерен в разных частях одного пыльника также может быть различной. Например, в средней части пыльника у конопли, тыквы, кукурузы, пшеницы и ржи образуется наиболее крупная пыльца, а в пыльниках подсолнечника и ячменя размер пыльцы постепенно уменьшается от верхушки к низу пыльника.

У абрикоса, роз и душистого табака в конце цветения резко падает число крупных пыльцевых зерен и увеличивается число средних по размеру и мелких.

Отметим также, что пыльцевые зерна культурных растений (горох, чина, фасоль) обычно крупнее пыльцевых зерен своих дикорастущих сородичей; пыльца гибридных растений пшеницы и кукурузы крупнее пыльцы родительских форм; тетраплоидные растения гречихи имеют более крупную пыльцу, чем диплоидные, хотя и морфологически неоднородную. Полиплоидные виды злаков также имеют более крупные пыльцевые зерна, чем родственные диплоидные виды.

Морфографическая классификация пыльцевых зерен и спор по Эрдтману

*Общая классификация пыльцевых зерен* основывается на особенностях их строения, в первую очередь на характере апертур, на расположении апертур и числе их.

Характер и расположение апертур отражены в терминах морфографических классификационных систем пыльцевых зерен и спор, опубликованных Эрдтманом (Erdtman, 1952).

В 1957 г. Эрдтманом и Вишну-Миттре была разработана опубликованная несколько позже (Erdtman, Vishnu-Mittre, 1958) морфографическая система классификации пыльцевых зерен, преследующая цель создать терминологический порядок, согласованность и упрощение в морфологии пыльцы. Этой цели авторы достигли; система эта крайне проста (рис. 19). Основа ее – положение и характер апертур.

По характеру апертуры здесь разделены на борозды и поры. По положению они могут быть *полярными, зональными и глобальными*.

*Полярными* апертурами названы такие, центр которых совпадает с полюсом пыльцевого зерна; соответственно эти апертуры могут быть *дистально-полярными* и *проксимально-полярными*.

*Зональные* апертуры – апертуры, центры которых находятся на экваторе пыльцевого зерна или на одной или нескольких линиях, параллельных экватору; таким образом, *экваториальные апертуры* – это частный, хотя и обычный случай зональных апертур.

*Глобальные* апертуры более или менее равномерно рассеяны по всей поверхности пыльцевого зерна.

В остальных случаях полярного расположения апертур употребление греческого префикса «cata» (внизу) указывает на проксимальный полюс, а «ana» (вверх) на дистальный, например, *anacolpate*, т. е. пыльцевое зерно с бороздой на дистальном полюсе. Транслитерация этих обозначений для введения в русскую терминологию возможна. Однако существуют обозначения: *проксимально-поровые, дистально-бороздные, дистально-поровые* пыльцевые зерна. Дистально-бороздные и дистально-поровые пыльцевые зерна характерны для голосеменных растений и для многих однодольных из покрытосеменных.

Для *двудольных покрытосеменных* характерны зонально-апертурные и глобально-апертурные пыльцевые зерна. Среди зонально-апертурных различают *зонально-* (чаще экваториально-) *поровые* и *зонально-* (чаще экваториально-) *бороздные* пыльцевые зерна. Для пыльцевых зерен с глобально расположенными апертурами Эрдтман и Вишну-Миттре употребляют названия *rancolpate* и *ranporate*. Если и здесь воздерживаться от транслитерации, то следует применять привычные русские обозначения: *рассеянно-бороздные* и *рассеянно-поровые* (или *глобально-бороздные* и *глобально-поровые*) пыльцевые зерна.

Если положение апертуры (или апертур) неизвестно, то в зависимости от их характера пыльцевые зерна называют просто *бороздными* (*colpate*) или *поровыми* (*porate*), а пыльцевые зерна или споры без апертур – *безапертурными* (*inaperturate*).

Если пыльцевое зерно имеет не простые, а сложные апертуры, то это отражается в его наименовании. Выше отмечалось, что внутреннюю часть сложной апертуры Эрдтман называет «os» (мн. oga) – рот, устье. Пыльцевое зерно со сложными апертурами обозначается вставкой в его название

Основные подразделения <i>Fægri and Iversen, 1960</i> <i>Iversen and Tvedtsmith, 1958</i>	Положение апертур			Основные подразделения по <i>Erdtman and Vishnu-Mittre, 1958</i>	Растения
	Поры (отсут.)	Зонильные (отсут.)	Не известны		
<i>monolete</i>				Однолучевые или однорубчатые ( <i>monolete</i> )	Многообразные паротинно- образные
<i>trilete</i>				Трелучевые или трехрубчатые ( <i>trilete</i> )	
<i>hilate</i>				Проксимально - поровые ( <i>catarogate</i> )	
<i>sulcate p.p.</i>				Дистально - бороздные ( <i>apalcolrate</i> )	Голосеменные однодольные
<i>porate p.p.</i>				Дистально - поровые ( <i>aparogate</i> )	
<i>colpate p.p.</i>				Зонально - бороздные ( <i>zonicolrate</i> )	Двудольные
<i>sterhanicolrate</i>				Зонально - поровые ( <i>zoniporogate</i> )	
<i>pericolrate</i>				Расеянно - бороздные ( <i>rapcolrate</i> )	
<i>periporate</i>				Расеянно - поровые ( <i>rapporate</i> )	
<i>colpate</i>				Бороздные ( <i>colrate</i> )	
<i>porate</i>				Поровые ( <i>porate</i> )	

Рис. 19. Морфологическая система классификации спор и пыльцевых зерен (по Erdtman and Vishnu-Mittre, 1958).

частицы «ог». Например, пыльцевое зерно со сложными бороздами называется *colporate*, пыльцевое зерно со сложными бороздовидными апертурами – *colporogate*, пыльцевое зерно со сложными порами – *porogate* («ог» указывает на присутствие внутренней части апертуры). Если известно положение сложных апертур, то при наименовании пыльцевого зерна, конечно, учитывается и это, например: *zonicolporogate*. Из русских названий можно употреблять: *зонально-сложнобороздные*, *зонально-сложнопоровые* и т. п.

В русской палиноморфологии существует и иной способ наименования сложных апертур. Так, вместо терминов «сложнобороздный» и «сложно-поровый» употребляют названия «борозднооровый» и «поровооровый», т. е. транслитерируют частицу «ог». Даже не принимая во внимание, что словосочетание «поровооровый» звучит для русского уха несколько громоздко, придется отметить, что такую «полутранслитерацию» (особенно в слове «борозднооровый»), приводящую к соединению русского и греческого слов в одном термине, нельзя признать безупречной.

Не отдавая предпочтения ни одной из пар этих терминов (т. е. сложнобороздный – сложнопоровый и борозднооровый – поровооровый) и соответствующим производным от них, мы полагаем, однако, что наиболее удачной, пожалуй, была бы полная транслитерация ряда терминов, например, кольпатный, кольпоратный, поратный, пороратный, анакольпатный, анапоратный и т. п..

По-видимому, со временем такая терминология будет принята. Но ниже мы применяем более привычные термины: *бороздный*, *сложнобороздный*, *поровый*, *сложнопоровый*, *дистально-бороздный* и т. д.

В 1961 г. Эрдтман и Страка (Erdtman and Straka, 1961) опубликовали более развернутую морфографическую классификационную систему пыльцевых зерен, базирующуюся на числе, положении и характере апертур, что и отражено в ее названии: «NPC-system» (N-number, число; P – position, положение; C – character, характер).

На первый взгляд, эта NPC-система довольно сложна и, кроме того, изобилует новыми терминами. Однако при ближайшем рассмотрении можно убедиться в том, что система построена весьма логично и пользоваться ею сравнительно легко. То же следует сказать и о созданных новых терминах. Остановимся на основных положениях NPC-системы; при этом не будем пояснять термины, значение которых ясно из изложенного выше.

Эрдтман и Страка вводят для обозначения различных подразделений NPC-системы синоним термина «апертура», называя апертуры «*treinata*».

По-видимому, это вызвано желанием создать более короткие составные термины (ср., например: *atrete* – *inaperturate*) и построить терминологическую основу системы на корнях греческих слов, а не отказываться от обозначения «апертура» вообще, так как термин этот широко используется авторами.

*Пыльцевое зерно* (мужской гаметофит), покинувшее в двухклеточной стадии пыльник (микроспорангий), попав на нуцеллус (мегаспорангий), продолжает свое развитие. Генеративная клетка делится, образуя две:

*спермагенную* (или спермиогенную) клетку и *клетку-ножку*. Оболочка сифоногенной клетки образует пыльцевую трубку – узкий вырост (выходящий через разрыв наружной оболочки пылинки), вторгающийся в ткань нуцеллуса и доходящий до архегония. Спермиогенная клетка входит в пыльцевую трубку и претерпевает там деление, в результате которого возникают мужские гаметы – спермии. От другого типа мужских гамет – сперматозоидов – спермии отличаются отсутствием жгутиков. Через разрыв на конце пыльцевой трубки спермии попадают в архегоний, где один из них осуществляет оплодотворение. Из зиготы развивается зародыш, а весь семезачаток превращается в семя. Развивающиеся семена лежат свободно на семенных чешуях женской шишки и по созревании рассеиваются. Из семян вырастают молодые растения – сосны. Поскольку здесь семена лежат на семенных чешуях, а не находятся внутри плода, сосну, а равно и другие хвойные, относят к классу голосеменных растений.

Циклы развития других современных *голосеменных* (цикадовые, гинкговые, оболочкосеменные) в основном сходны с рассмотренным циклом развития хвойного (сосны). Цикадовые и гинкговые отличаются в первую очередь тем, что мужские гаметы у них не спермии, а сперматозоиды, и пыльцевая трубка не прорастает через нуцеллус, а лишь незначительно внедряется в него; ткань нуцеллуса над архегониями разрушается, благодаря чему сперматозоиды могут достичь яйцеклеток. У *оболочкосеменных* семезачаток устроен сложнее, чем у сосны, он имеет два покрова, а у некоторых из них (вельвичия, гнетум) женский гаметофит до оплодотворения находится в ядерной стадии, не образуя клеточной ткани и типичных архегониев.

*Покрытосеменные* растения, как и *голосеменные*, семенами, но созревшие семена покрытосеменных лежат внутри плода. Семена у них также возникают из семязачатков, расположенных на мегаспорофиллах, называемых плодолистиками, но в отличие от голосеменных мегаспорофиллы здесь срастаются, образуя пестик. Пестик может быть образован одним плодолистиком, края которого срослись, а также несколькими или многими плодолистиками, сросшимися между собой краями или даже частями наружных поверхностей каждого из плодолистиков. В типичном пестике различают завязь, столбик и рыльце. В полости завязи или в гнездах ее, если она разделена перегородками на гнезда, развиваются семязачатки; ко времени превращения семязачатков в семена завязь превращается в плод. Пестик, как известно, занимает центр типичного цветка; у некоторых покрытосеменных в центре цветка на цветоложе располагается несколько или даже много пестиков. Кнаружи от пестика или

пестиков в цветке расположены тычинки (микроспорофиллы), имеющие пыльники, состоящие из гнезд (микроспорангиев). Относительно немногие покрытосеменные обладают однополыми (женскими или пестичными и мужскими или тычиночными) цветками, расположенными либо на одном растении (однодомность), либо на разных особях (двудомность).

В остальных случаях полярного расположения апертур употребление греческого префикса «cata» (внизу) указывает на проксимальный полюс, а «ana» (вверх) на дистальный, например, anacolpate, т. е. пыльцевое зерно с бороздой на дистальном полюсе. Транслитерация этих обозначений для введения в русскую терминологию возможна. Однако существуют обозначения: *проксимально-поровые*, *дистально-бороздные*, *дистально-поровые* пыльцевые зерна. Дистально-бороздные и дистально-поровые пыльцевые зерна характерны для голосеменных растений и для многих однодольных из покрытосеменных.

Для двудольных покрытосеменных характерны зонально-апертурные и глобально-апертурные пыльцевые зерна. Среди зонально-апертурных различают *зонально-* (чаще экваториально-) *поровые* и *зонально-* (чаще экваториально-) *бороздные* пыльцевые зерна. Для пыльцевых зерен с глобально расположенными апертурами Эрдтман и Вишну-Миттре употребляют названия rancolpate и ranporate. Если и здесь воздерживаться от транслитерации, то следует применять привычные русские обозначения: *рассеянно-бороздные* и *рассеянно-поровые* (или *глобально-бороздные* и *глобально-поровые*) пыльцевые зерна.

Если положение апертуры (или апертур) неизвестно, то в зависимости от их характера пыльцевые зерна называют просто *бороздными* (colpate) или *поровыми* (porate), а пыльцевые зерна или споры без апертур – *безапертурными* (inaperturate).

Если пыльцевое зерно имеет не простые, а сложные апертуры, то это отражается в его наименовании. Выше отмечалось, что внутреннюю часть сложной апертуры Эрдтман называет «os» (мн. oga) – рот, устье. Пыльцевое зерно со сложными апертурами обозначается вставкой в его название частицы «og». Например, пыльцевое зерно со сложными бороздами называется colporate, пыльцевое зерно со сложными бороздовидными апертурами – colporoidate, пыльцевое зерно со сложными порами – pororate («og» указывает на присутствие внутренней части апертуры). Если известно положение сложных апертур, то при наименовании пыльцевого зерна, конечно, учитывается и это, например: zonicolporate. Из русских названий можно употреблять: *зонально-сложнобороздные*, *зонально-сложнопоровые* и т. п.

В русской палиноморфологии существует и иной способ наименования сложных апертур. Так, вместо терминов «сложнобороздный» и «сложно-поровый» употребляют названия «борозднооровый» и «поровооровый», т. е. транслитерируют частицу «ог». Даже не принимая во внимание, что словосочетание «поровооровый» звучит для русского уха несколько громоздко, придется отметить, что такую «полутранслитерацию» (особенно в слове «борозднооровый»), приводящую к соединению русского и греческого слов в одном термине, нельзя признать безупречной.

Не отдавая предпочтения ни одной из пар этих терминов (т. е. сложнобороздный – сложнопоровый и борозднооровый – поровооровый) и соответствующим производным от них, мы полагаем, однако, что наиболее удачной, пожалуй, была бы полная транслитерация ряда терминов, например, кольпатный, кольпоратный, поратный, пороратный, анакольпатный, анапоратный и т. п., как это частично уже сделано А. Л. Тахтаджяном.

По-видимому, со временем такая терминология будет принята. Но ниже мы применяем более привычные термины: бороздный, сложнобороздный, поровый, сложнопоровый, дистально-бороздный и т. д.

Изложенная морфографическая система классификации пыльцевых зерен и спор, как мы видим, унифицирует соответствующую терминологию, а также практически упраздняет ряд названий, переводя их в синонимы, например: *hilate*, *ulcerate*, *rugate* и др. (рис. 19, левые столбцы).

В 1961 г. Эрдтман и Страка (Erdtman and Straka, 1961) опубликовали более развернутую морфографическую классификационную систему пыльцевых зерен, базирующуюся на числе, положении и характере апертур, что и отражено в ее названии: «NPC-system» (N-number, число; P – position, положение; C – character, характер).

На первый взгляд, эта NPC-система довольно сложна и, кроме того, изобилует новыми терминами. Однако при ближайшем рассмотрении можно убедиться в том, что система построена весьма логично и пользоваться ею сравнительно легко. То же следует сказать и о созданных новых терминах. Остановимся на основных положениях NPC-системы; при этом не будем пояснять те термины, значение которых ясно из изложенного выше.

Эрдтман и Страка вводят для обозначения различных подразделений NPC-системы синоним термина «апертура», называя апертуры «*treinata*»

По-видимому, это вызвано желанием создать более короткие составные термины (ср., например: *atrema* – *inaperturate*) и построить терминологическую основу системы на корнях греческих слов, а не отказываться от обозначения «апертура» вообще, так как термин этот широко используется авторами.

По числу апертур устанавливаются следующие классы спор и пыльцевых зерен («классификация N»):

- N 0. Atreme – безапертурные,
- N 1. Mionotreme – одноапертурные,
- N 2. Ditreme – дваапертурные,
- N 3. Tiritrome – трехапертурные,
- N 4. Tetratreme – четырехапертурные,
- N 5. Pentatreme – пятиапертурные,
- N 6. Hexatreme – шестиапертурные,
- N 7. Polytreme – многоапертурные,
- N 8. Anomotreme – неправильно-апертурные.

К неправильно-апертурным (N 8) относят пыльцевые зерна с неправильными или неправильно размещенными апертурами. Остальные классы (N 1–N 7) можно назвать правильно-апертурными (nomotreme). Кроме того, предлагаются следующие термины:

*Pieotreme* – множественно-апертурные, для пыльцевых зерен, имеющих более одной апертуры;

*Stephanotreme* – венечноапертурные, для пыльцевых зерен с четырьмя и более зонально расположенными апертурами, причем следует различать: monozono-stephanotreme (однозонально-венечноапертурные) и pleozono-stephanotreme (множественно-зонально-венечноапертурные; здесь по четыре или более апертур в каждой зоне).

По характеру апертур устанавливаются следующие классы спор пыльцевых зерен («классификация C»):

C 0. Характер не известен.

C 1. Monolept, dilleptetc.– лептомные. Сюда относятся пыльцевые зерна с одной или несколькими лептомами (греч. leptoma, ми. leptomata, от leptos – тонкий), т. е. тонкостенными участками оболочки, которые могут образовывать отверстие для нормального выхода содержимого пыльцевого зерна или споры при прорастании.

C 2. Trichotomocolpate – трехлучевые, т. е. с трехщелевой бороздой. :

C 3. Colpate (atomocolpate) – бороздные.

C 4. Porate – поровые.

C 5. Golporate – сложнобороздные. Эти пыльцевые зерна за немногими исключениями множественноапертурны; морфологически гетерогенная группа.



C 6. Pororate – сложнопоровые. Практически всегда множественноапертурны.

Пыльцевые зерна с бороздовидными (colroid) апертурами можно классифицировать как бороздные (colrate), а пыльцевые зерна со сложнобороздовидными (colporoid) апертурами – как сложнобороздные (colporate).

По положению апертур устанавливаются следующие классы спор и пыльцевых зерен («классификация P»):

P 0. Положение не известно.

P 1. Catatrema – проксимально-апертурные (всегда одноапертурны).

P 2. Anacatatrema – двуполярно-апертурные (всегда двуапертурны).

P 3. Anatrema – дистально-апертурные (всегда одноапертурны).

P 4. Zonotreme (monozonotreme) – (одно) зонально-апертурные.

Среди относящихся сюда, в частности, зонально-бороздных (zonocolrate) пыльцевых зерен следует различать:

*прямобороздные* (orthocolrate; средняя линия зоны пересекает борозды под прямым углом);

*кособороздные* (loxocolrate; борозды сходятся попарно);

*склоненнобороздные* (clinocolrate; длинные оси борозд совпадают со средней линией зоны).

P 5. Pleozonotreme (2-zonotreme, 3-zonotreme etc.) – множественно-зонально-апертурные (центры апертур на средних линиях обычно двух взаимно параллельны» зон).

P 6. Pantotreme – рассеянно-апертурные (или глобально-апертурные).

Таблица 4

Классификация одноапертурных спор и пыльцевых зерен по NPC-CKme.ite по Erdtman and Straka

Одноапертурные (MONOTRBMB)		Характер апертур (C)						
		0	1	2	3	4	5	6
Число апертур (N)	Положение апертур (P)	неизвестен	лептомные (lept)	трехлучевые trichotomocolrate	бороздные (colrate)	поровые (porate)	сложнобороздные (colporate)	сложнопоровые (pororate)
1	Не известно	0100	101	102	103	104	105	106

1	Проксимально- (cata-)	1	110	111	112	113	114	–	–
1	Двуполярно- (anacata-)	2	–	–	–	–	–	–	–
1	Дистально- (ana-)	3	130	131	132	133	134	–	–
1	Зонально- (zono-)	4	140	–	–	143	144	145	146
1	2-зонально- (2-zono-)	5	–	–	–	–	–	–	–
1	Рассеянно- (или глобально-) (panto-)	6	160	–	–	–	164	–	–
N	P	Классификация NPC							

Сочетание трех классификаций (N, P, C) дает трехмерную NPC-систему содержащую 343 ячейки (7 классов N×7 классов P×7 классов C) для размещения пыльцевых зерен;

*безапертурные* (atreme) и *неправильно-апертурные* (anomotreine), естественно, остаются за рамками этой системы и оказываются как бы дополнением к ней.

Огромное большинство изученных в настоящее время правильно-апертурных (nomotreine) пыльцевых зерен размещается лишь в 42 ячейках этой системы, остальные известные споры и пыльцевые зерна занимают еще около 110 ячеек; оставшиеся ячейки (немногим менее 200) не могут быть заполнены, так как заполнение их либо предполагает комбинацию вообще несовместимых признаков, либо комбинацию, представляющую только теоретический интерес.

Поясним это на примере. Поскольку четко изобразить трехмерную NPC-систему в плоскости трудно, наиболее удачным оказывается, так сказать, ее «послойное» изображение. К этому и прибегли авторы системы, разбив ее на «слои» по числу апертур («классификация N»). Для иллюстрации возьмем первый «слой»—одноапертурные (monotreine) пыльцевые зерна (табл. 4). Наиболее важные классы спор и пыльцевых зерен выделены в таблице жирными цифрами.

Пояснения к табл. 4:

№ 1. Одноапертурные (*monotreme*) пыльцевые зерна

*P 0. Положение апертуры не известно*

100 С 0. Одноапертурные (*monotreme*); характер апертуры не известен.

101 С 1. Однолептомные (*monolept*).

102 С 2. Единожды-трехлучевые (*mono-trichotoinocolpate*).

103 С 3. Однобороздные, в широком смысле (*monocolpate s. lat.*).

104 С 4. Однопоровые, в широком смысле (*monoporate s. lat.*).

105 С 5. Единожды-сложнобороздные, в широком смысле (*monocolporate s. lat.*).

106 С 6. Единожды-сложнопоровые, в широком смысле (*monoporogorate s. lat.*).

*P 1. Проксимально-апертурные (catatreine)*

110 С 0. Проксимально-апертурные (*catatreine*), характер апертуры не известен.

111 С 1. Проксимально-лептомные (*catalept*).  
Морфотип: *Polytricham gracile* (рис. 20, А).

112 С 2. Проксимально-трехбороздные, трехлучевые, трехрубцовые (*cata-trichotomo-colpate, trilete*). Морфотип: *Adiantopsis chlorophylla* (рис. 20, В).

113 С 3. Проксимально-бороздные, однолучевые, однорубцовые (*cata-colpate, mono-lete*). Морфотип: *Athyrium filix-femina* (рис. 20, В).

114 С 4. Проксимально-поровые (*cataporate*).

(115) С 5. Проксимально-сложнобороздные (*catacolporate*); не встречены.

(116) С 6. Проксимально-сложнопоровые (*cataporogorate*); не встречены.

*P 2. Двуполярно-апертурные (anacatatreine); не могут быть установлены среди одноапертурных*

*P 3. Дистально-апертурные (anatreine)*

130 С 0. Дистально-апертурные (*anatreine*); характер апертуры не известен.

131 С 1. Дистально-лептомные (*analept*). Морфотип: *Pseudotsagata xifolla* (рис. 17 В).

132 С 2. Дистально-трехбороздные, дистально-трехлучевые (*ana-trichotomocolpate, trichotomocolpate s.str.*). Морфотип: *Acanthorhizamocinni* (рис. 21 А).

133 С 3. Дистально-бороздные (anaoolate). Морфотип: *Liliambulbiferam* (рис. 21, Б).

134 С 4. Дистально-поровые (anaporate). Морфотип: *Zeamays* (рис. 21, В).

135 С 5. Дистально-сложнобороздные (anacolporate); не встречены.

136 С 6. Дистально-сложнопоровые (anapoporate); не встречены.

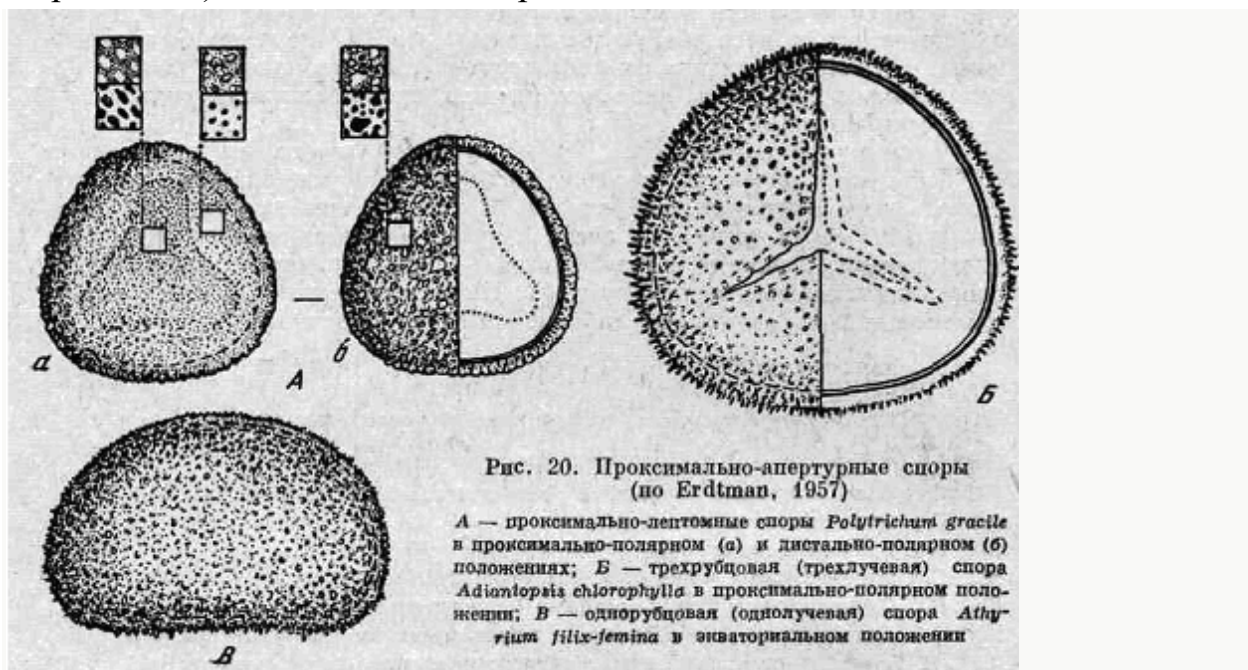
#### Р 4. Зонально-апертурные (zonotreme)

140 С 0. Зонально-апертурные (zonotreme); характер апертуры не известен

141 С 1. Зонально-лептомные (zonolept); не встречены.

142 С 2. Зонально-трехлучевые (zono-trichotomolate); не встречены.

143 С 3. Зонально бороздные, собственно-1-бороздные (zonoolate, 1-olate s. str.) или зонально-1-бороздные.



144 С 4. Зонально-поровые, собственно-1-поровые (zonoporate, 1-porate, s. str.) или зонально-1-поровые. Ср.: *Leiphaimosflavescens* (рис. 22, А).

145 С 5. Зонально-сложнобороздные, собственно-1-сложнобороздные (zonocolporate, 1-olate s. str.) или зонально-1-сложнобороздные. Ср.: *Landolphiacomorensis* var *florida* (рис. 22, Б).

146 С 6. Зонально сложнопоровые, собственно-1-сложнопоровые (zonoporolate, 1-porate s. str.) или зонально-1-сложнопоровые.

Р 5. Двухзонально-апертурные (dizonotreme); не могут быть одноапертурными

Р 6. Рассеянно-апертурные или глобально-апертурные (pantotreme)

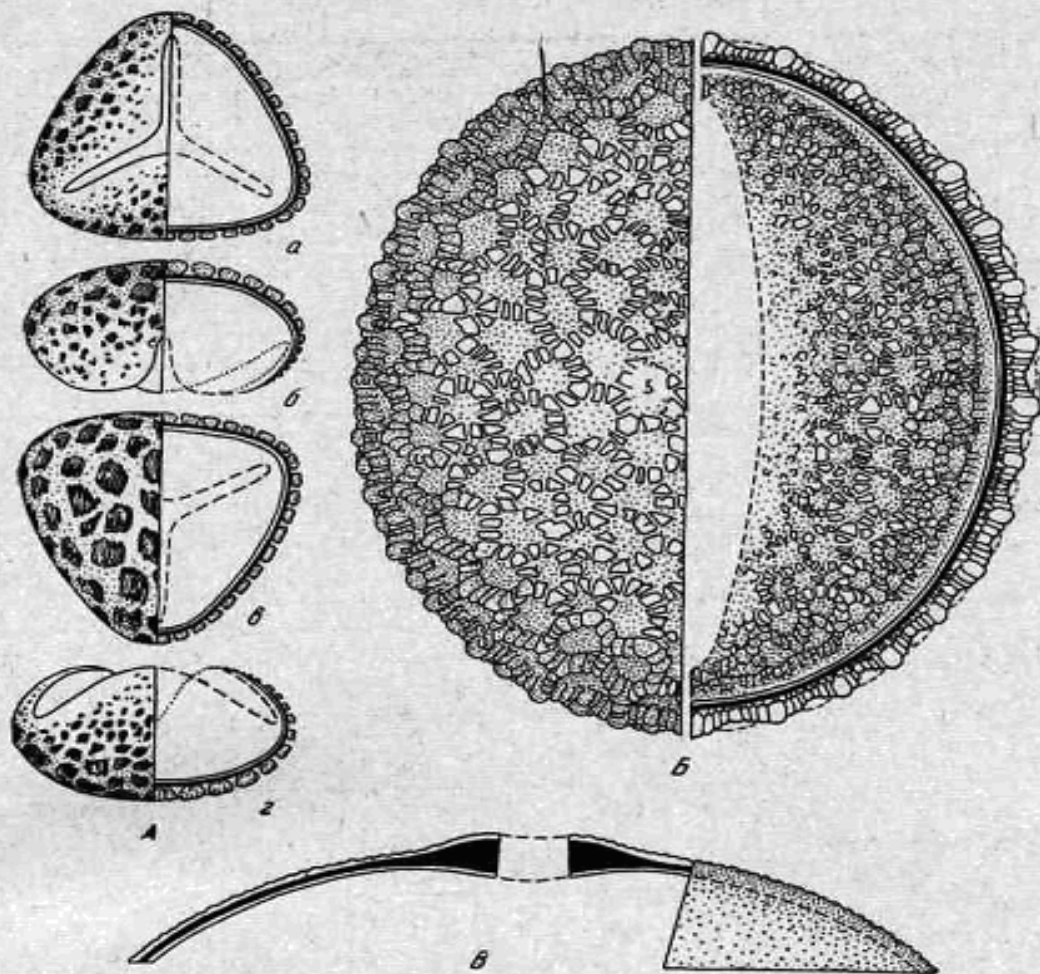


Рис. 21. Дистально-апертурные пыльцевые зерна (по Erdtman, 1952)

А — дистально-трехбороздные (дистально-трехлучевые) пыльцевые зерна *Acanthorhiza mosinnii* в дистально-полярном (а), экваториальном (б, в) и проксимально-полярном (с) положениях; Б — дистально-бороздное пыльцевое зерно *Lilium bulbiferum* (левая половина рисунка — проксимально-полярное, правая — дистально-полярное положения); В — дистально-поровое пыльцевое зерно *Zea mays* (участок около дистального полюса, большая часть рисунка — в оптическом разрезе)

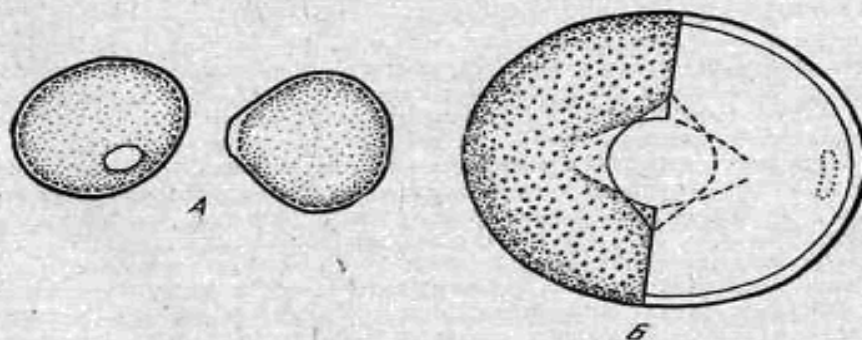


Рис. 22. Зонально-апертурные пыльцевые зерна (по Erdtman, 1952)

А — зонально-однопоровые пыльцевые зерна *Leiphaimos flavescens* в разных положениях; Б — зонально-1-сложнобороздное пыльцевое зерно *Landolphia comorensis* var. *florida*, имеющее, кроме того, две ложные борозды

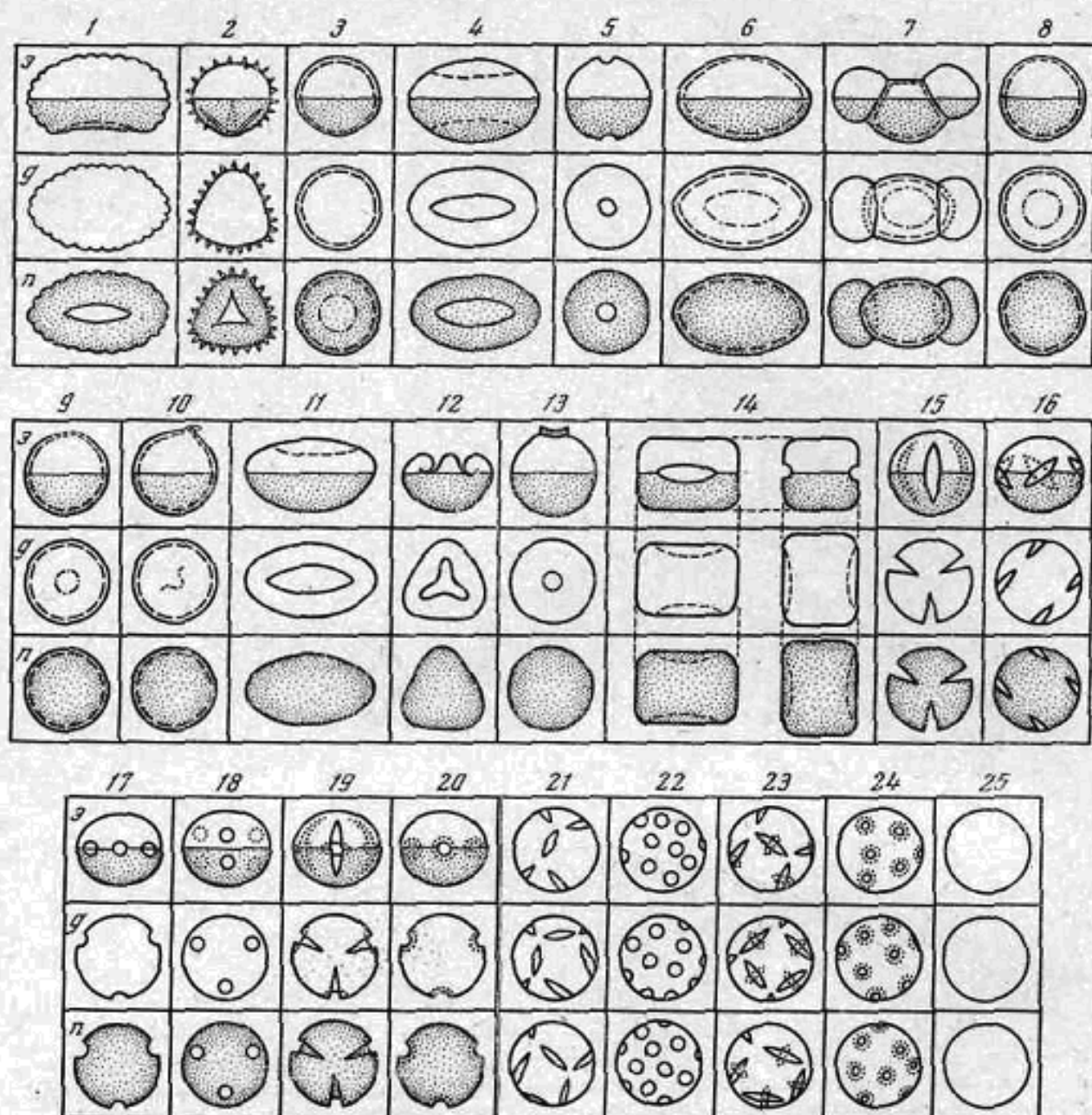


Рис. 23. Иллюстрация классификационной NPC-системы.  
Схема (по Erdtman and Straka, 1961)

Классификация N: 1—3, 6—13 — одноапертурные; 4, 5, 14 — дваапертурные; 15, 17, 19, 20 — трехапертурные; 16 — четырехапертурные; 18 — шестиапертурные (двузонально-апертурные, 3+3); 21—24 — многоапертурные; 25 — безапертурные.

Классификация P: 1—3 — проксимально-апертурные; 4, 5 — двуполярно-апертурные; 6—13 — дистально-апертурные; 14—20 — зонально-апертурные; 21—24 — рассеянно-апертурные.

Классификация C: 3, 6—10 — однолептомные; трехлучевые — 2 (trilete) и 13 (trichotomocolpate s. str.); бороздные — 1 (monolete), 4, 11, 14 (clinocolpate), 15 (orthocolpate), 16 (loxocolpate); поровые — 5, 13, 17, 18, 22; сложнобороздные — 19, 23; сложнопоровые — 20, 24.

NPC-система: 1 (113 по сетке NPC) — проксимально-бороздные (monolete); 2 (112) — проксимально-трехлучевые (trilete); 3 (111) — проксимально-лептомные; 4 (223) — двуполярно-бороздные; 5 (224) — двуполярно-поровые; 6 (134) — дистально-лептомные, билатеральные, без воздушных мешков; 7 (131) — дистально-лептомные, билатеральные, с воздушными мешками; 8 (131) — дистально-лептомные, радиально-симметричные, без мешков; 9 (131) — дистально-лептомные, мелколептомные; 10 (131) — дистально-лептомные, мелко- и выпукло-лептомные; 11 (133) — дистально-бороздные; 12 (132) — дистально-трехлучевые (trichotomocolpate s. str.); 13 (134) — дистально-поровые; 14 (243) — зонально-бороздные (2-бороздные, склоеннобороздные); 15 (343) — зонально-бороздные (3-бороздные, прямо-бороздные); 16 (443) — зонально-бороздные (4-бороздные, ко-со-бороздные); 17 (344) — зонально-поровые (зонально-3-поровые); 18 (654) — двузонально-поровые (3+3); 19 (345) — зонально-сложнобороздные (3-сложнобороздные); 20 (346) — зонально-сложнопоровые (3-сложнопоровые); 21 (763) — рассеянно-бороздные; 22 (764) — рассеянно-поровые; 23 (765) — рассеянно-сложнобороздные; 24 (766) — рассеянно-сложнопоровые; 25 (000) — безапертурные; s — экваториальное, d — дистальное и n — проксимальное положение споры или пыльцевого зерна на схеме.

Рассеянно-апертурными одноапертурные пыльцевые зерна быть не могут; если же говорить о глобально-апертурных в том смысле, что вся оболочка представляет собой апертуру, то формы, которые можно сюда отнести (глобально-лептомные, глобально-трехлучевые, глобально-бороздные, глобально-поровые, глобально-сложнобороздные и глобально-сложнопоровые), представляют лишь теоретический интерес.

Дальнейшее «послойное» изображение NPC-системы в виде таблиц мы опустим, но перечислим лишь главнейшие подразделения дву-, трех-, четырех-, пяти-, шести- и многоапертурных пыльцевых зерен, некоторые из которых иллюстрированы схемой (рис. 23).

*№ 2. Двухапертурные (ditreme) пыльцевые 'зерна*

*P 2. Двуполярно-апертурные (anacatatreme)*

220 С 0. Двуполярно-апертурные (anacatatreme); характер апертур не известен.

221 С 1. Двуполярно-лептомные (anacatalept).

222 С 2. Двуполярно-трехлучевые (ancata-trichotomocolpate).

223 С 3. Двуполярно-бороздные (anacatacolpate).

*P 4. Зонально-апертурные (zonotreme)*

240 С 0. Зонально-апертурные (zonotreme); характер апертур не известен.

241 С 1. Зонально-лептомные (zonolept).

243 С 3. Зонально-бороздные, 2-бороздные в узком смысле (zonocolpate, 2-colpate s. str.).

С 3а. Прямобороздные (orthocolpate).

С 3б. Кособороздные (loxocolpate).

С 3в. Склоненнобороздные (clinocolpate).

244 С 4. Зонально-поровые, 2-поровые в узком смысле (zonoporate, 2-porate s. str.).

245 С 5. Зонально-сложнобороздные, 2-сложнобороздные в узком смысле (zonocolporate, 2-colporate s. str.).

246 С 6. Зонально-сложнопоровые, 2-сложнопоровые в узком смысле (zonopororate, 2-pororate s. str.).

*№ 3 Трехапертурные (trttreme) пыльцевые зерна*

*P 4. Зонально-апертурные (zonotreme)*

343 С 3. Зонально-бороздные, 3-бороздные в узком смысле (zonocolpate, 3-colpate s. str.).

С 3а. Прямобороздные (orthocolpate).

С 3б. Склоненнобороздные (clinocolpate).

344 С 4. Зонально-поровые, 3-поровые в узком смысле (zonoporate, 3-porate s. str.).

345 С 5. Зонально-сложнобороздные, 3-сложнобороздные в узком смысле (zonocolp-porate, 3-colp-porate s. str.).

346 С 6. Зонально-сложнопоровые, 3-сложнопоровые в узком смысле (zonopororate, 3-pororate s. str.).

*№ 4. Четыреханертурные (tetratrema) пыльцевые зерна*

*Р 4. Зонально-анертурные (zonotrema)*

443 С 3. Зонально-бороздные, 4-бороздные в узком смысле (zonocolpate, 4-colpate s. str.).

С 3а. Прямобороздные (orthocolpate). С 3б. Кособороздные (loxoocolpate).

444 С 4. Зонально-поровые, 4-поровые в узком смысле (zonoporate, 4-porate s. str.).

445 С 5. Зонально-сложнобороздные, 4-сложнобороздные в узком смысле (zonocolp-porate, 4-colp-porate s. str.).

446 С 6. Зонально-сложнопоровые, 4-сложнопоровые в узком смысле (zonopororate, 4-pororate s. str.).

*Р 6. Рассеянно-анертурные (pantotrema)*

464 С 4. Рассеянно-поровые, 4-рассеянно-поровые (pantoporate, 4-pantoporate).

*№ 5. Пятианертурные (pentatrema) пыльцевые зерна*

*Р 4. Зонально-анертурные (zonotrema)*

543 С 3. Зонально-бороздные, 5-бороздные в узком смысле (zonocolpate, 5-colpate s. str.).

544 С 4. Зонально-поровые, 5-поровые в узком смысле (zonoporate, 5-porate s. str.).

545 С 5. Зонально-сложнобороздные, 5-сложнобороздные в узком смысле (zonocolp-porate, 5-colp-porate s. str.).

546 С 6. Зонально-сложнопоровые, 5-сложнопоровые в узком смысле (zonopororate, 5-pororate s. str.).



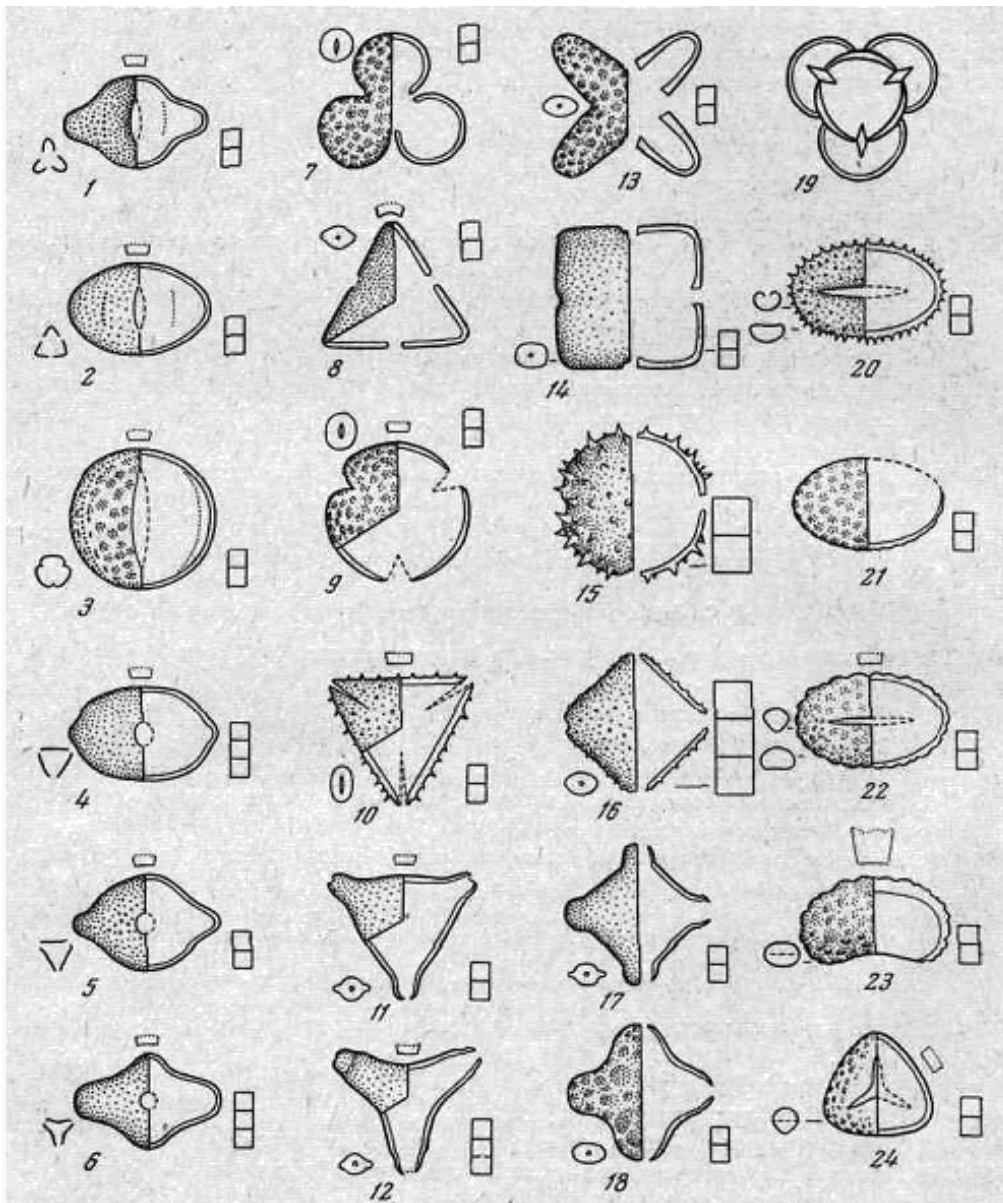


Рис. 24. Палинограммы (по Erdtman, 1952)

1—6 — трехпертурные пыльцевые зерна (вид с экватора); 7—12 — трехпертурные зерна (вид с полюса); 13—18 — четырехпертурные зерна (вид с полюса); 19 — тетраэдрическая тетрада пыльцевых зерен; 20 — однобороздное пыльцевое зерно (вид с дистального полюса); 21 — однобороздное зерно (вид с экватора, продольное положение); 22 — однолучевая спора (вид с проксимального полюса); 23 — однолучевая спора (вид с экватора, продольное положение); 24 — трехлучевая спора (вид с проксимального полюса)

62

№ 6. Шестианпертурные (*hexatrete*) пыльцевые зерна

Р 4. Зонально-анпертурные (*zonotreme*)

643 С 3. Зонально-бороздные, 6-бороздные в узком смысле (*zionocolpate*, 6-*colpate* s. str.).

644 С 4. Зонально-поровые, 6-поровые в узком смысле (*zonoporate*, 6-*porate* s. str.).

645 С 5. Зонально-сложнобороздные, 6-сложнобороздные в узком смысле (*zonocolporate*, 6-*colporate* s. str.).

646 С 6. Зонально-сложнопоровые, б-сложнопоровые в узком смысле (zonopororate; б-pororate s. str.).

*Р 5. Двухзонально-апертурные (dizonotreme)*

654 С 4. Двухзонально-поровые; 3+3 (dizonopororate; 3+3).

*Р 6. Рассеянно-апертурные (pantotreme)*

663 С 3. Рассеянно-бороздные, б-рассеянно-бороздные (pantocolpate, б-pantocolpate).

664 С 4. Рассеянно-поровые, б-рассеянно-поровые (pantopororate, б-pantopororate).

665 С 5. Рассеянно-сложнобороздные, б-рассеянно-сложнобороздные (pantocolpororate, б-pantocolpororate).

666 С 6. Рассеянно-сложнопоровые, б-рассеянно-сложнопоровые (pantopororate, б-pantopororate).

*№ 7. Многоапертурные (polytreme) пыльцевые зерна*

*Р 4. Зонально-апертурные (zonotreme)*

743 С 3. Зонально-бороздные, многобороздные в узком смысле (zonocolpate, polycol-pate is. str.).

744 С 4. Зонально-поровые, многопоровые в узком смысле (zonopororate, polypororate s. str.).

745 С 5. Зонально-сложнобороздные, много-сложнобороздные в узком смысле (zono-colpororate, polycolpororate s. str.).

746 С 6. Зонально-сложнопоровые, много-сложнопоровые в узком смысле (zonopororate, polypororate s. str.).

*Р б. Двухзонально-апертурные (dizonotreme)*

754 С 4. Двухзонально-многопоровые (dizonopororate).

*Р 6. Рассеянно-апертурные (pantotreme)*

763 С 3. Рассеянно-бороздные, рассеянно-многобороздные (pantocolpate, polypaiito-colpate).

764 С 4. Рассеянно-поровые, рассеянно-многопоровые (pantopororate, polypantopororate).

765 С 5. Рассеянно-сложнобороздные, рассеянно-много-сложнобороздные (pantocol-porate, polypantocolpororate).

766 С 6. Рассеянно-сложнопоровые, рассеянно-много-сложнопоровые (pantopororate, polypantopororate). Добавление:

№ 0. Безапертурные (atreme).

№ 8. Неправильно-апертурные (anomotreme).

Пример: спирально-апертурные (spirotreme).

Пыльцевые зерна оболочкосеменных не укладываются в перечисленные морфографические классификационные подразделения и

занимают особое положение; впрочем, это еще раз подтверждает обособленность их.

### ***Билатерально-симметричные дистально-лептомные***

Пыльцевые зерна без воздушных мешков (23, б) характерны для саговниковых (Cycadaceae) и гинкговых (Ginkgoaceae). По форме они обычно эллипсоидальны, иногда почти сферические (например, *Macrozamia*), или ширина зерна даже превышает длину его (например, *Stangeria*). Тонкий дистальный участок экзины (лептома) обычно более или менее вмят. У некоторых саговниковых (например, у *Bowenia*, *Stangeria*) контуры лептомы выражены более или менее резко, в результате чего эта апертура выглядит бороздчатой. Толщина и строение экзины различны (рис. 44).

Что же касается не имеющих воздушных мешков ***радиально-симметричных*** пыльцевых зерен голосеменных, то отнесение тех или иных из них к одной из упомянутых выше морфографических групп (лептомные, мелколептомные, мелко- и выпуклолептомные) во многих случаях оказывается условным. Это обусловлено тем, что, во-первых, выраженность лептомы у пыльцы многих видов вообще слабая, во-вторых, размеры лептом вряд ли могут быть четко разграничены, и, наконец, степень выпуклости лептомы, несомненно, варьирует.

***Лептомные радиально-симметричные*** пыльцевые зерна ***без воздушных мешков*** отмечены у некоторых представителей кипарисовых (Cupressaceae), тиссовых (Taxaceae), таксодиевых (Taxodiaceae), сосновых (Pinaceae), подокарповых (Podocarpaceae) и араукариевых (Araucariaceae). Как правило, у пыльцы относящихся сюда сосновых (*Larix*, *Pseudotsuga*) лептомы выражены хорошо (рис. 17, В), у представителей других семейств (например, у *Athrotaxis*, *Amentotaxis*) — хуже, а у кипарисовых (например, у *Diselma*, *Thujaopsis*, *Actinostrobus* и др.) вся экзина весьма тонкая (рис. 45, А). Вероятно, пыльцевые зерна некоторых Cupressaceae можно условно считать глобально-лептомными. Экзина пыльцевых зерен некоторых кипарисовых может иметь по одному поровидному участку (рис. 45, Б). По форме лептомные радиально-симметричные пыльцевые зерна голосеменных более или менее шарообразны; экзина обычно легко разрывается. Толщина и строение экзины различны.

***Мелколептомными радиально-симметричными безмешковыми*** пыльцевыми зёрнами обладают многие представители семейства кипарисовых (например, *Juniperus*, *Chamaecyparis*, *Arceuthos*, *Widdringtonia*); пыльца здесь более или менее шарообразна, экзина относительно тонкая (рис. 45, В).

Некоторые уклонные формы пыльцевых зерен фитцройи (*Fitzroyacupress-soides*) могут иметь довольно четко выраженные воздушные мешки (рис. 45. Г).

**Мелко- и выпуклолептомные радиально-симметричные** пыльцевые зерна без воздушных мешков характерны для семейства таксодиевых (роды *Taxodium*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Cryptomena* и др.), но отмечены и в семействах кипарисовых (*Libocedras*), тиссовых (*Taxus*, *Nothotaxus*) и подокарповых (*Saxegothaea*). Небольшая лептома здесь выдается в центре дистальной поверхности пыльцевого зерна в виде прямого или косого сопочка (рис. 45, Д). Дистальная сторона пыльцевого зерна может быть вмятой (рис. 45, Е).

Пыльцевые зерна с воздушными мешками (*saccate*) характерны для представителей большинства родов из семейств сосновых (*Pinaceae*) и подокарповых (*Podocarpaceae*). Как упоминалось выше, воздушные мешки (*sacci*) образуются в результате местных (нередко — больших по площади) расхождений слоев экзины, пространство между которыми у сформированного пыльцевого зерна заполнено воздухом. Ошибочно утверждение, что воздушные мешки возникают в результате отхождения экзины от интины.

При формировании воздушного мешка экзина отходит от нэкзины, причем наружную стенку мешка образует эктосэкзина, а сложный, большей частью сетчатый рисунок, видный сквозь эту стенку, обязан своим происхождением эндосэкзинным элементам, прикрепленным к внутренней

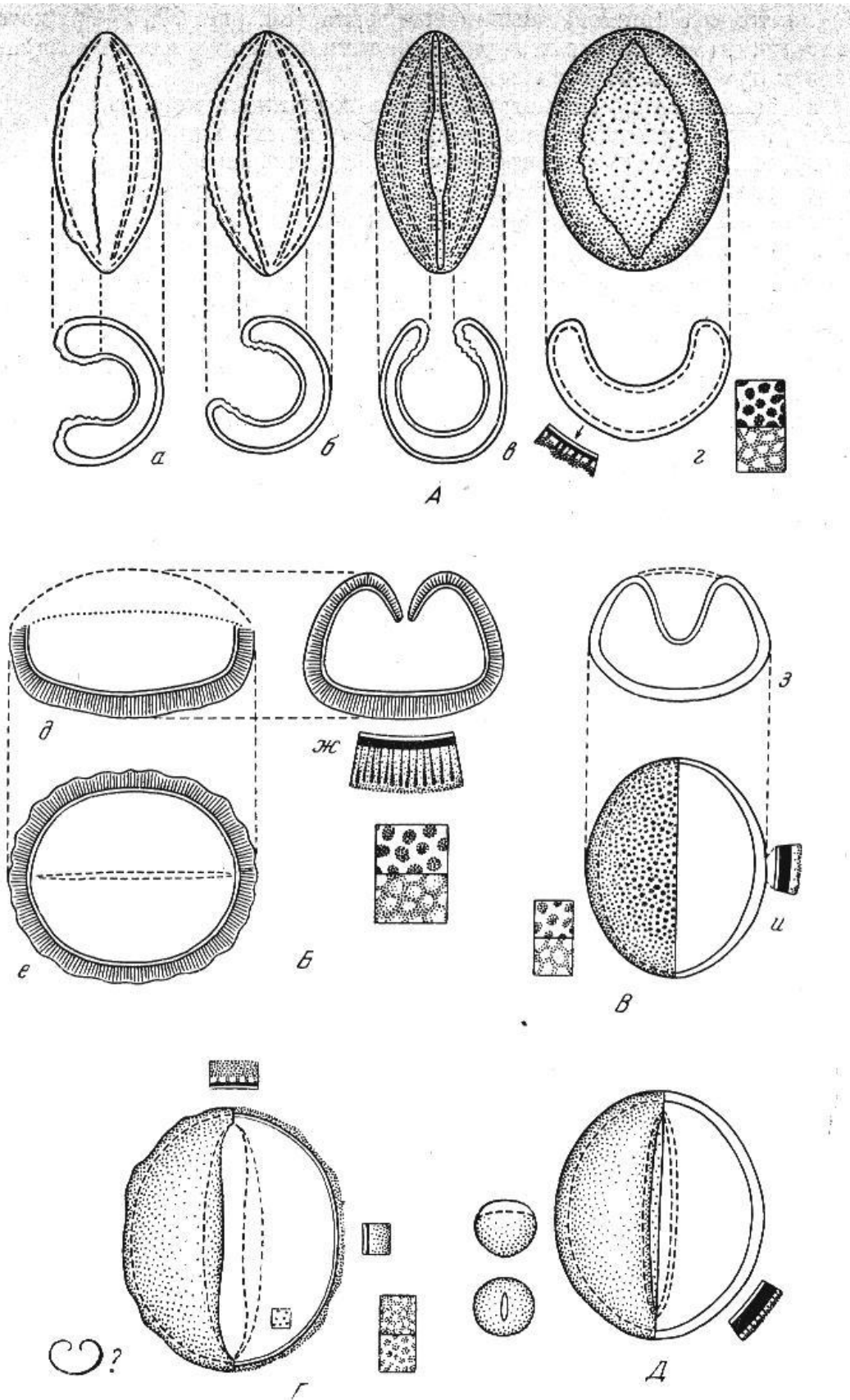


Рис. 44. Билатерально-симметричные лептомные пыльцевые зерна гинкго и саговниковых ( $\times 1000$ ) (по Erdtman, 1957)

А — *Ginkgo biloba*, а — боковое продольное положение с контуром соответствующего медианного сечения (внизу), б — зерно немного повернуто, в и г — дистальная сторона нерасправившегося (а) и расправившегося (г) зерна; Б — *Dioon edule*, б — медианное продольное, в — фронтальное и ж — поперечное сечения; В — *Cycas revoluta*; з — контур медианного поперечного сечения, и — проксимальная сторона; Г — *Bowenia spectabilis*, дистальная сторона и оптический разрез; Д — *Stangeria paradoxa*, дистальная сторона и оптический разрез; мелкие фигуры — стратификация экзины и (в прямоугольниках) ЛО-узоры

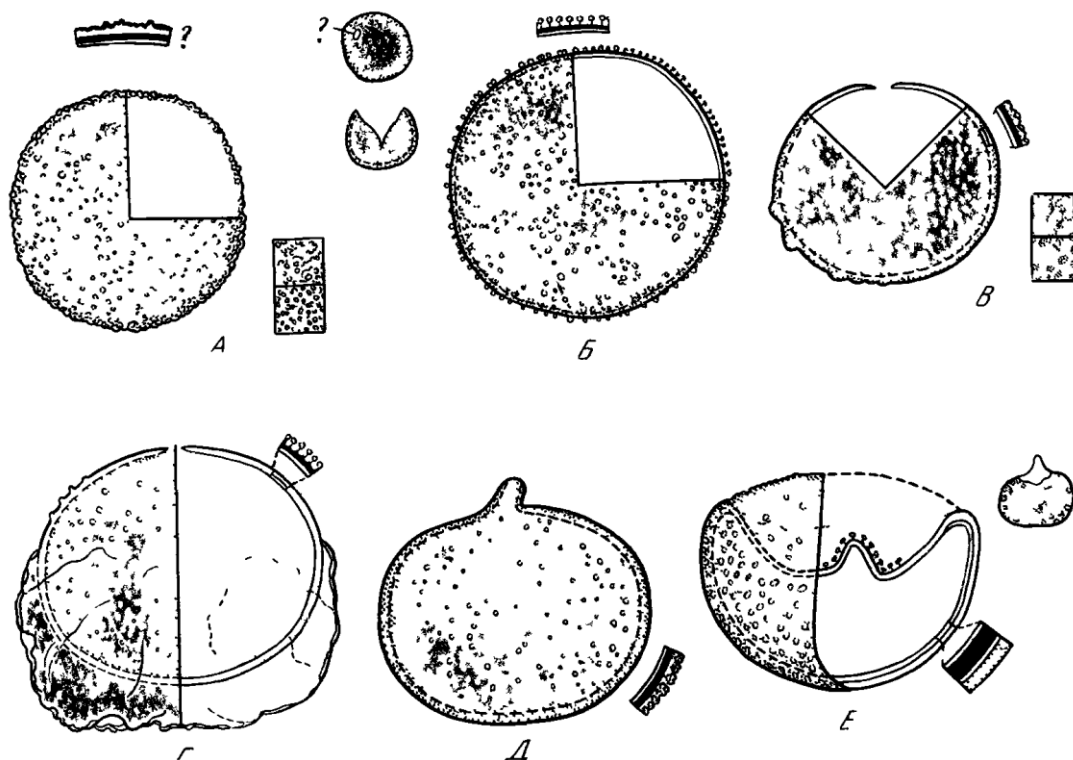


Рис 45. Радиально симметричные лептомные, мелколептомные и мелко и выпуклолептомные пыльцевые зерна голосеменных ( $\times 1000$ ) (по Erdtman, 1957)

A — *Diselma archeri*, Б — *Neocallitropsis araucarioides*, В — *Widdringtonia cupressoides*, Г — *Fitzroya cupressoides*, Д — *Metasequoia glyptostroboides*, Е — *Cryptomeria japonica*

поверхности наружной стенки мешка и выдающимся в полость последнего. Такое строение сэкзины мешка хорошо видно на микротомных срезах пыльцевых зерен. В эктосэксине могут быть мелкие и узкие отверстия (рунста, microrunста), плохо различимые при помощи светового микроскопа.

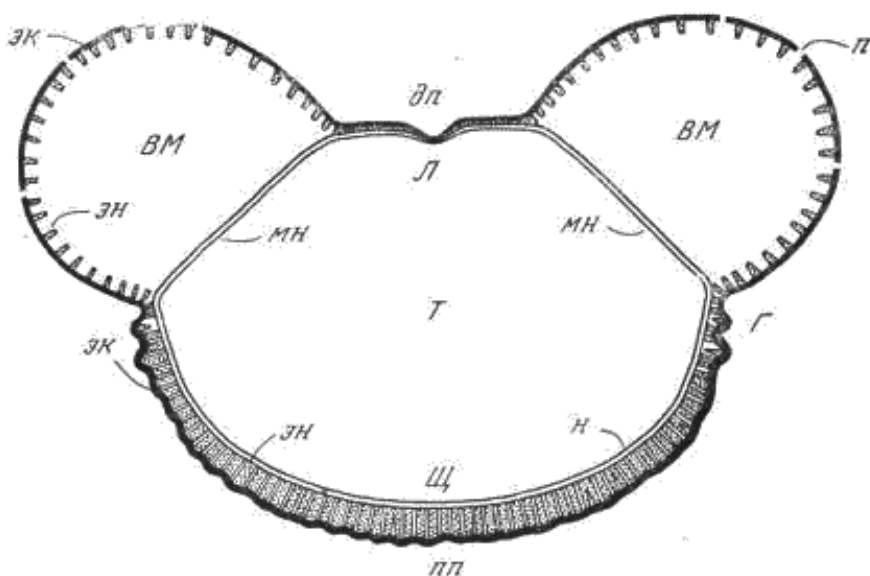


Рис. 46. Схематическое изображение оптического сечения сэкзины билатерально-симметричного пыльцевого зерна, имеющего два воздушных мешка.

Т — тело, ВМ — воздушные мешки, Г — гребни, Л — лептома, Щ — штри, н — нэксина, мн — мешновья нэксина, эк — эктосэксина, эн — эндосэксина, п — перфорации в эктосэксине (microrunста), дп — дистальный полюс, пп — проксимальный полюс пыльцевого зерна.

Нэксина ограничивает центральную часть пыльцевого зерна, заключающую (или заключавшую) его протопласт и интину; интина прилегает к нэксине изнутри. Эту центральную часть пыльцевого зерна называют телом (*corpus*). От полости воздушного мешка полость тела пыльцевого зерна отделена нэксинным слоем (так называемая мешковая нэксина), к которому сэксина не примыкает.

Оболочка тех участков тела, которые не несут воздушных мешков, состоит из относительно тонкой нэксины и сравнительно толстой сэксины; эндосэксинные элементы расположены здесь более тесно, чем на внутренней поверхности эктосэксины воздушных мешков.

Изложенное выше иллюстрирует рис. 46.

Эксина проксимальной стороны тела пыльцевого зерна с воздушными мешками — так называемый щит (*sarra*) — значительно толще эксины, покрывающей дистальную его сторону (*sarrula*). В области щита особенно хорошо развиты эндосэксинные элементы оболочки; их удобно наблюдать в оптическом сечении пыльцевого зерна, находящегося на препарате в экваториальном положении. Многие палиноморфологи называют это оптическое сечение эксинны щита «гребнем», считая этот «гребень» одним из основных морфологических элементов пыльцевого зерна наряду с воздушными мешками, щитом ит. п..

Употребление термина «гребень» в этом значении нежелательно не только потому, что в действительности здесь нет никакого гребня, но и потому, что гребнями (краевыми или проксимальными, соответственно *cristae marginales*, *cristae proximales*) называют гребневидные (при наблюдении зерна в экваториальном положении) или оборковидные (при наблюдении его в

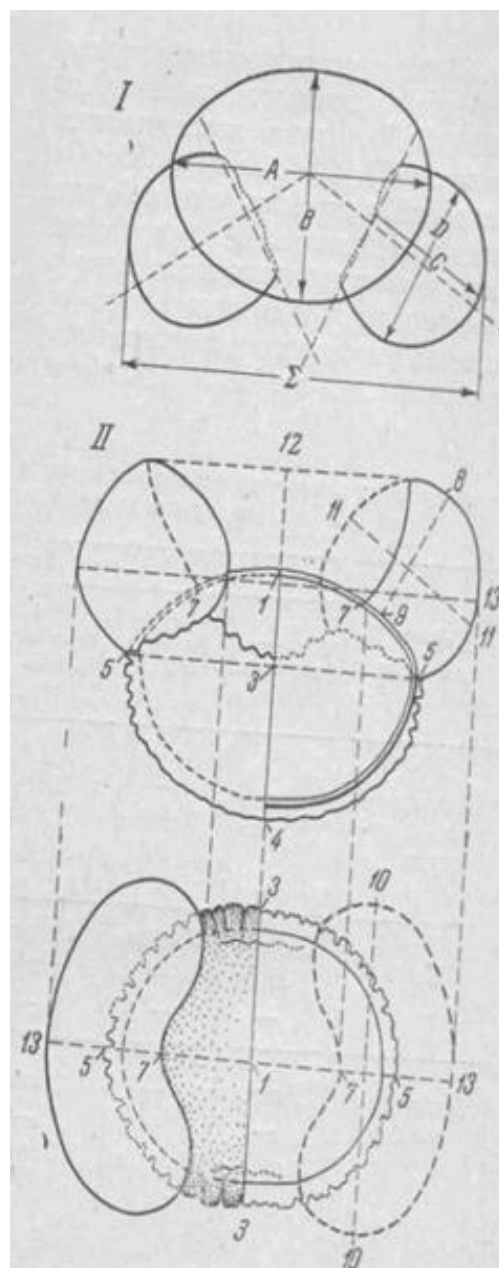


Рис. 47. Схема измерений различных элементов пыльцевых зерен с двумя воздушными мешками (I — по Монозон-Смолиной, 1949; II — по Erdtman, 1954, 1957)

I — пыльцевое зерно *Pinus* в экваториальном продольном положении:  $\Sigma$  — общая длина зерна, A — длина тела, B — высота тела, C — длина воздушного мешка, D — высота воздушного мешка. II — пыльцевое зерно *Astrucule patcheri* в экваториальном продольном (сверху) и полярном (внизу) положениях: 1 — дистальный полюс, 4 — проксимальный полюс; тело: высота 1—4, ширина 5—8, глубина 3—3; мешки: высота 8—9, ширина 10—10, глубина 11—11; зерно целиком: высота 4—12, ширина 13—13

проксимально-полярном положении) выросты экзины пыльцевых зерен некоторых хвойных близ проксимальных краев воздушных мешков (рис. 46, Г).

*Лептома* расположена в середине дистальной стороны тела; у пыльцевых зерен с двумя воздушными мешками она, как правило, вытянута поперек тела. В большинстве опубликованных описаний пыльцы хвойных лептома названа бороздой (или зародышевой бороздой), но в некоторых из этих описаний подчеркивается отсутствие резкой границы между экзиной этой апертуры и экзиной прилежащей части дистальной стороны пыльцевого зерна. Пыльца некоторых голосеменных (*Pinaceae*, *Podocarpaceae*, *Cycas*, *Ginkgo*, *Welwitschia*) обладает настоящей бороздой.

Для удобства описания пыльцевых зерен с воздушными мешками Эрдтман предлагает следующую схему разделения поверхности такого пыльцевого зерна: мешковые участки, образованные поверхностью мешков (*saccate areas*), межмешковые участки (*mesosaccia*), т. е. участки между мешками, находящиеся на одной широте с ними, и два надмешковых участка (*aprosaccia*), один у дистального полюса и другой, обычно значительно более крупный, чем первый, – на проксимальной стороне зерна с проксимальным полюсом в центре этого участка. У пыльцевых зерен с воздушными мешками, имеющих относительно сложную форму, измеряют различные элементы.

На рис. 47 сопоставлены схемы измерения элементов пыльцевого зерна с двумя воздушными мешками.

Таблица 8

*Элементы измерений пыльцевых зерен хвойных с двумя воздушными мешками и сравнение названий этих элементов*

Объект измерения	Элементы измерений по:						
	Моносзон-Смолиной, 1949	Зауер, 1950	Болховитиной, 1953, 1956	Зауер, 1954	Штэпа, 1954	Erdtman, 1954, 1957	Заклинской, 1957
Пыльцевое зерно в целом	— Длина	— Длина	— Длина	— Длина	— Размах	Высота Ширина	— Длина
Тело	Высота Длина —	Высота — —	Ширина Длина —	Высота Длина Ширина	— Ширина Высота	Высота Ширина Глубина	Высота Длина Ширина
Воздушные мешки	Длина — Высота	— — Высота	Длина — Ширина	— Длина —	— Высота —	Высота Ширина Глубина	Высота Ширина —



Табл. 8 иллюстрирует сказанное выше. Так, например, элемент измерения, называемый Монозон-Смолиной *высотой* воздушного мешка, Болховитина называет *шириной* его, а Эрдтман – *глубиной*.

Кроме того, приведенная таблица показывает, что все исследователи учитывали в своих описаниях размеры пыльцевого зерна в целом, тела зерна и воздушных мешков в трех измерениях, как надлежит измерять объекты, имеющие объем. Лишь схема измерений, предложенная Эрдтманом, учитывает это (глубина пыльцевого зерна в целом, не отраженная в таблице, может совпасть либо с глубиной тела, либо с глубиной воздушных мешков, либо с обеими, если они равны). Поэтому, очевидно, следует рекомендовать для употребления схему измерений, предложенную Эрдтманом, как наиболее полную.

Что же касается наименований элементов измерений в этой схеме (*высота, ширина, глубина*, а не *высота, длина, ширина*), то, по видимому, Эрдтман умышленно избегает здесь одновременного употребления понятий *длина* и *ширина*, так как в некоторых случаях «длина» может оказаться меньше «ширины», что приведет к семантическому нонсенсу.

Определение размеров пыльцевых зерен при пыльцевом анализе – это одно из средств идентификации ископаемой пыльцы с ранее

Таблица 9

Изменение длины рецентных пыльцевых зерен при различных способах обработки; размеры даны в микронах (по Федоровой, 1951)

Вид	Ацетолизный метод (обработка в течение 1 мин)		Щелочной метод		Увеличение длины при ацетолизном методе по отношению к щелочному, %
	Средняя длина	Колебания размеров	Средняя длина	Колебания размеров	
<i>Pinus silvestris</i> . . . . .	75	68—91	66	61—76	13
<i>P. funebris</i> . . . . .	85	80—95	70	65—76	21
<i>P. pinaster</i> . . . . .	101	91—114	83	72—91	22
<i>P. hamata</i> . . . . .	87	84—91	72	65—84	21
<i>P. nigra</i> . . . . .	71	68—80	62	57—65	14
<i>P. densiflora</i> . . . . .	77	68—87	63	61—68	22
<i>P. montana</i> . . . . .	73	67—91	58	53—61	26
<i>P. palustris</i> . . . . .	108	99—114	84	76—91	28
<i>P. pithyusa</i> . . . . .	89	84—95	85	72—91	5
<i>P. bungeana</i> . . . . .	86	84—95	71	68—76	21
<i>P. taeda</i> . . . . .	85	73—97	72	68—76	18
<i>P. rigida</i> . . . . .	99	95—100	79	72—95	25
<i>P. montezumae</i> . . . . .	100	95—106	77	68—84	29
<i>P. ponderosa</i> . . . . .	105	91—114	80	72—87	31
<i>P. strobus</i> . . . . .	91	84—95	83	76—87	9
<i>P. excelsa</i> . . . . .	99	95—103	82	76—87	21
<i>F. peuce</i> . . . . .	91	84—95	77	72—80	18
<i>P. ayacahuite</i> . . . . .	89	84—95	77	68—84	15
<i>P. koraiensis</i> . . . . .	96	91—110	75	68—87	16
<i>P. sibirica</i> . . . . .	99	91—106	76	72—84	17
<i>P. pumila</i> . . . . .	97	91—106	83	76—91	27

описанной пылью ныне живущих или ископаемых растений.

Однако отмечено, что размеры, пыльцевых зерен одного и того же растения могут более или менее существенно меняться в зависимости от способа обработки пыльцы перед исследованием. Наиболее употребительны при спорово-пыльцевом анализе ацетолизный и щелочной методы обработки; в результате применения первого пыльцевые зерна оказываются более крупными, чем при использовании второго. Сравнение размеров пыльцы, подвергшейся ацетолизной и щелочной обработке, проводилось многими исследователями; приведем здесь данные Р. В. Федоровой, измерявшей пыльцевые зерна разных видов сосны (табл. 9) и пришедшей к выводу, что увеличение размеров пыльцевых зерен, прошедших ацетолизную обработку, по сравнению с размерами пыльцы, обработанной щелочью, различно для разных видов, «вследствие чего нельзя вычислить общий для всех видов сосны поправочный коэффициент на увеличение при обработке ацетолизным методом».

Опыты с рецентной пылью были дополнены Р. В. Федоровой опытами с фоссильной и субфоссильной пылью *Pinussilvestris*, давшими следующие результаты: При щелочной обработке образца ископаемая

пыльца *Pinussilvestris* не изменяется по величине по сравнению с рецентной пылью, обработанной таким же методом.

Ацетолизная обработка в продолжение 1 мин. не влияет на величину ископаемой пыли *P. silvestris*, тогда как рецентная пыльца уже при одноминутном воздействии реактивов увеличивается. При трехминутной обработке ацетолизным методом размеры как ископаемой, так и рецентной пыли увеличиваются почти в одинаковой степени.

Таблица 10  
Случаи ненормальных пыльцевых зерен у Abietineae  
(по Lakhanpal and Nair, 1956; приводится с сокращениями)

Вид	Возраст	Число воздушных мешков
<i>Abies nobilis</i> . . . . .	Рецентные	1—2
<i>Abies</i> sp. . . . .	Плейстоцен	1—4
<i>Cedrus deodara</i> . . . . .	Рецентные	1—2
<i>Pinus excelsa</i> . . . . .	Рецентные	1—4
<i>Pinus silvestris</i> . . . . .	Послеледниковые	1—4
<i>Pinus tuberculata</i> . . . . .	Рецентные	2—4
<i>Pinus banksiana</i> <i>Pinus strobus</i> или <i>Pinus resinosa</i> } . . . . .	Плейстоцен	2—4
<i>Pinus khasya</i>		
<i>Pinus longifolia</i> <i>Pinus merkusii</i> } . . . . .	Рецентные	2—3

Как правило, два воздушных мешка характерны для пыльцевых зерен представителей семейства Pinaceae (*Pinus*, *Abies*, *Keteleeria*, *Picea*, *Pseudolarix*, *Cedrus*, *Tsugaceкц. Hesperopeuce*), но уклонные формы пыли могут быть, как видно на табл. 10, одномешковыми (*Abies*, *Cedrus*, *Pinus*), трех- и четырехмешковыми (*Abies*, *Pinus*); у пыли *Picea* (*P. smithiana*), кроме обычных двухмешковых, также отмечены трех- и четырехмешковые пыльцевые зерна.

В семействе Podocarpaceae пыльцевыми зернами с двумя мешками обладают *Acropyle* (рис. 47, II) и *Phyllocladus*, по три (редко больше) воздушных мешка имеет пыльца *Microcachris* *Pherosphaera* (рис. 48, А); пыльцевые зерна одних видов рода *Dacrydium* двухмешковые, других — с одним редуцированным круговым мешком (рис. 48, Б); в роде *Podocarpus* одни виды (таких большинство) имеют двухмешковую пыльцу (рис. 48, В), другие трехмешковую, а некоторые — пыльцу с круговым мешком (рис. 48, Г).

Пыльцевые зерна хвойных, имеющие по два воздушных мешка, обычно билатерально-симметричны, реже — несколько асимметричны. Пыльцевые зерна с тремя воздушными мешками, как правило, радиально-симметричны. Этим же типом симметрии обладают обычно и пыльцевые зерна с круговым воздушным мешком.

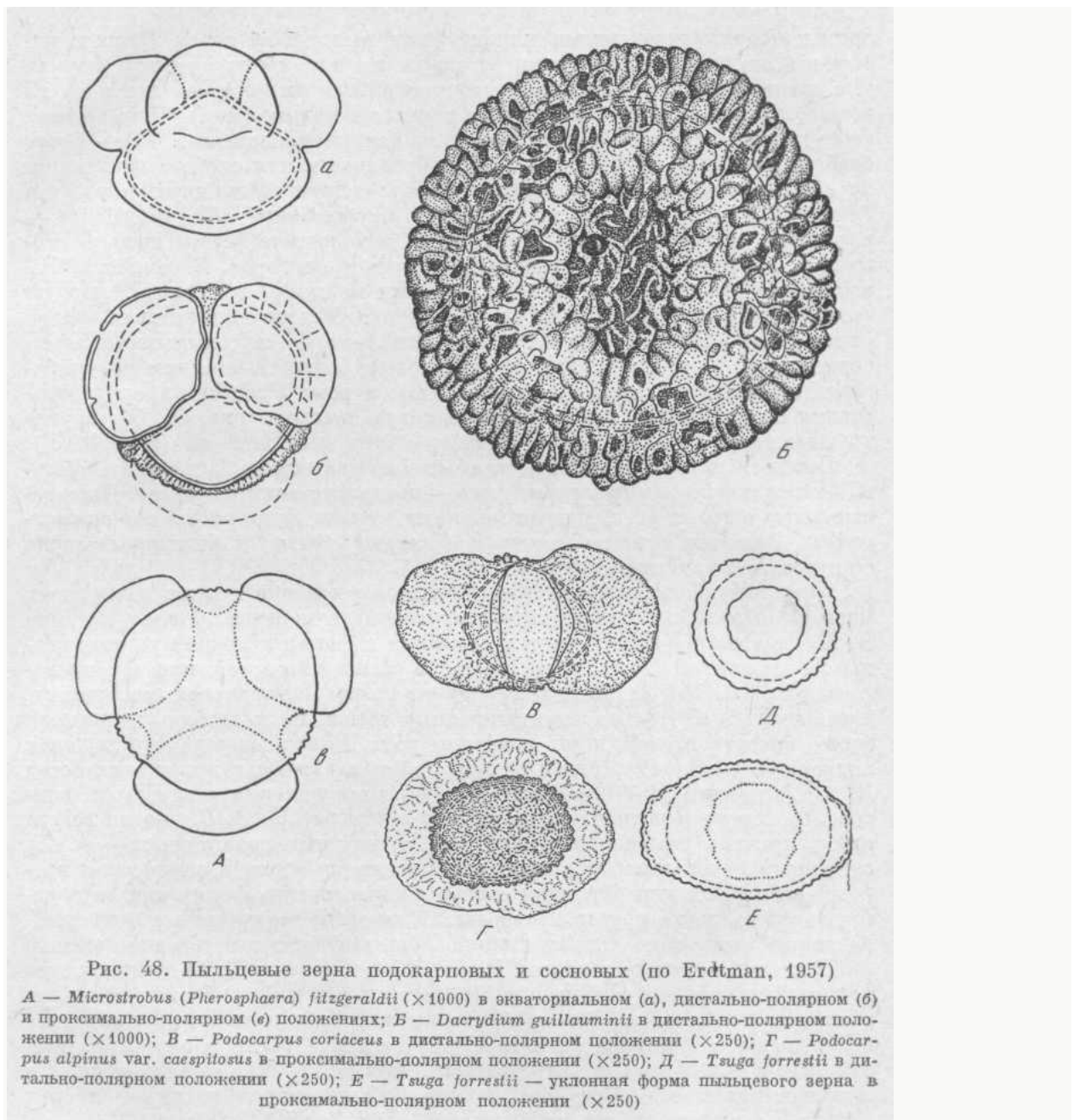


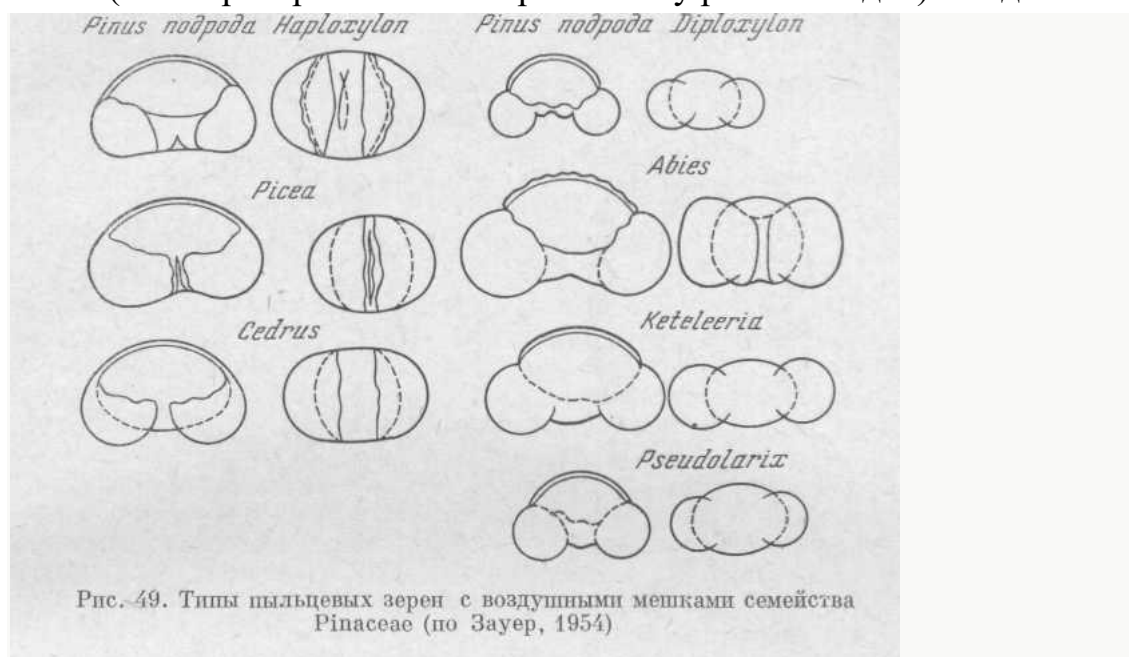
Рис. 48. Пыльцевые зерна подокарповых и сосновых (по Erdtman, 1957)

А — *Microstrobos (Pherosphaera) fitzgeraldii* ( $\times 1000$ ) в экваториальном (а), дистально-полярном (б) и проксимально-полярном (в) положениях; Б — *Dacrydium guillauminii* в дистально-полярном положении ( $\times 1000$ ); В — *Podocarpus coriaceus* в дистально-полярном положении ( $\times 250$ ); Г — *Podocarpus alpinus* var. *caespitosus* в проксимально-полярном положении ( $\times 250$ ); Д — *Tsuga forrestii* в дистально-полярном положении ( $\times 250$ ); Е — *Tsuga forrestii* — уклонная форма пыльцевого зерна в проксимально-полярном положении ( $\times 250$ )

Пыльцевые зерна оболочкосеменных (*Chlamydospermidae*), представлены лишь тремя родами — *Gnetum*, *Ephedra* и *Welwitschia*, — отличны от пыльцы остальных голосеменных. Кроме того, имеются резкие различия в строении пыльцевых зерен внутри этой группы растений. Так, пыльца видов *Gnetum* не обнаруживает сходства с пыльцой *Ephedra* и *Welwitschia*, а два последних рода характеризуются пыльцевыми зёрнами, морфологически относительно близкими между собой, что неоднократно отмечалось морфологами и систематиками.

У видов рода *Gnetum* (рис. 50, А, Б) пыльцевые зерна шарообразные, с мелкошиповатой или мелкобугорчатой экзиной; лептома не обнаружена.

Пыльцевые зерна видов рода *Ephedra* (рис. 50, Б) по общей форме эллипсоидальны, снабжены продольными ребрами, которые разделены ложбинками (число ребер и ложбинок различно у разных видов). На дне



каждой ложбинки имеется так называемый шов или гармомегат – эластичная полоска экзины, позволяющая пыльцевому зерну менять объем при изменении влажности, этот гармомегат имеет вид ветвящейся полосы у тех пыльцевых зерен, где число ложбинок невелико (от 4 до 9), и неветвящейся полосы у пыльцы с большим числом ложбинок (от 11 до 20).

Экзина пыльцевых зерен *Ephedra* может распадаться по гармомегатам на «дольки», что наблюдалось при прорастании пыльцевых зерен разных видов, а также при ацетолизной обработке их перед исследованием. В. В. Зауер отмечает отсутствие борозды (и иных апертур) у пыльцы *Ephedra*. Но на приводимом Эрдтманом рисунке молодого (не завершившего развития) пыльцевого зерна *Ephedraequisetina* (рис. 50, В, б), имеющего бороздовидную апертуру, видно, что шов на дне одной из ложбинок – это борозда или бороздовидная лептома (рис. 50, В, а).

Об этом же свидетельствуют случаи возникновения у некоторых видов эфедры (*Ephedrahelvetica*, *E. distachya*) уклонных форм пыльцевых зерен, имеющих ясно выраженную борозду. Такие уклонные формы пыльцевых зерен эфедры отличаются также редукцией или полным отсутствием гармомегатов и наличием приподнятых участков экзины у полюсов, что делает их весьма похожими на пыльцевые зерна *Welwitschia*. Это обстоятельство обязательно следует учитывать при определении ископаемых пыльцевых зерен.

Пыльцевые зерна единственного вида рода *Welwitschia*— *W. mirabilis*— напоминают по форме пыльцу видов *Ephedra*, имеющую много ложбинок и ребер (рис. 50,Г).

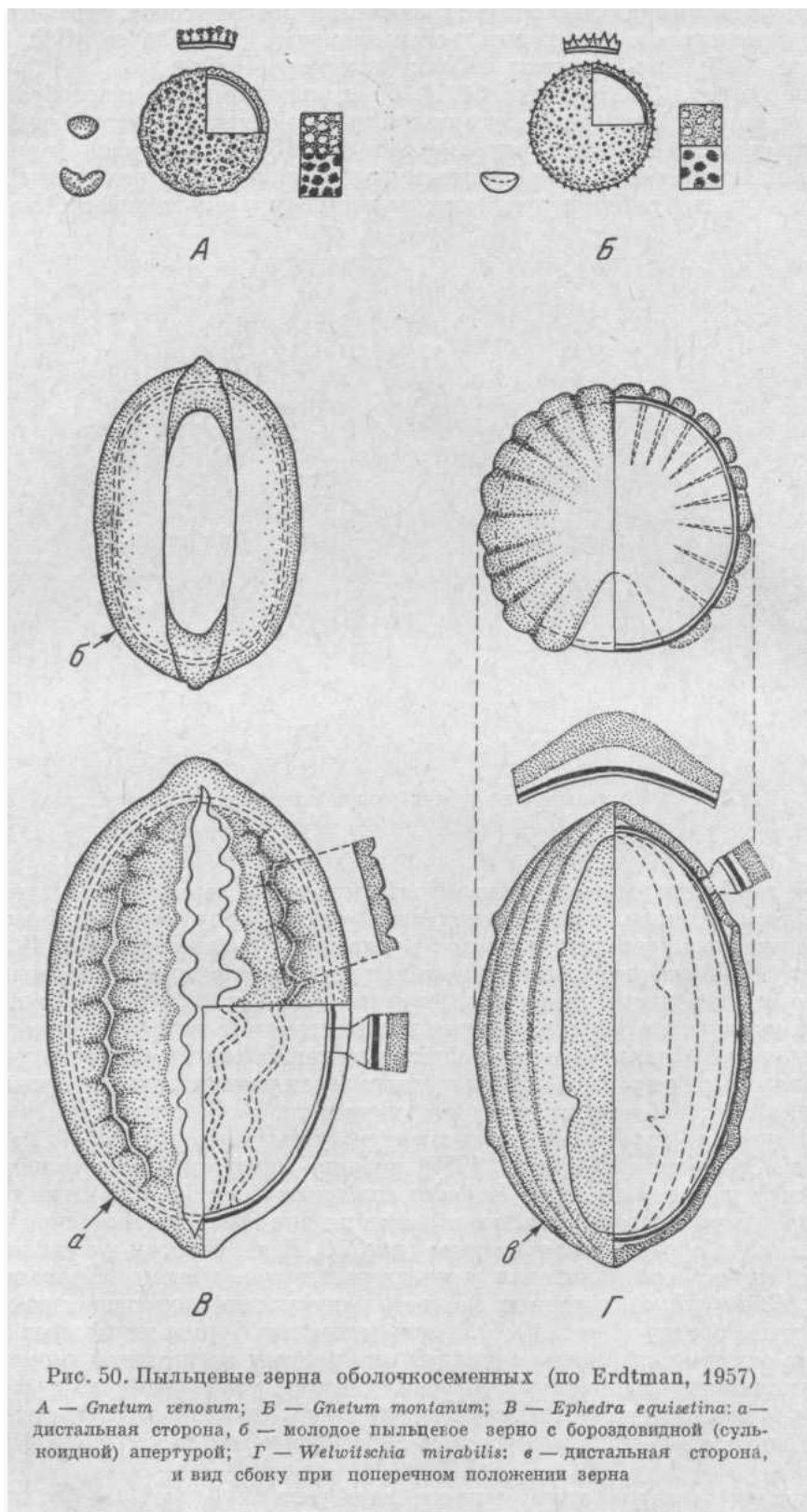


Рис. 50. Пыльцевые зерна оболочкосеменных (по Erdtman, 1957)

А — *Gnetum venosum*; Б — *Gnetum montanum*; В — *Ephedra equisetina*: а — дистальная сторона, б — молодое пыльцевое зерно с бороздовидной (сулькоидной) апертурой; Г — *Welwitschia mirabilis*: в — дистальная сторона, и вид сбоку при поперечном положении зерна

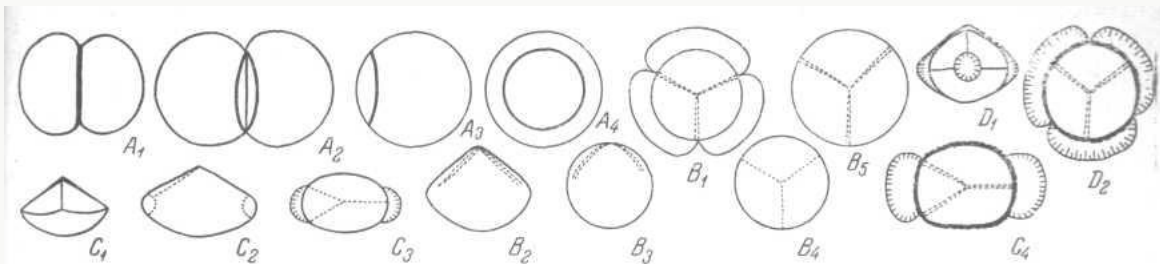


Рис. 51. Схема типов кольцевого утолщения и тетрадного рубца у пыльцы хвойных (по Уено, 1960б)

$A_1 - A_4$  — кольцевое утолщение, обусловленное сундесивным делением у *Larix kaempferi*;  
 $B_1 - B_4, C_1 - C_4$  и  $D_1 - D_2$  — трехлучевая полоса, обусловленная симультанным делением у:  
 $B$  — *Pseudotsuga rehderi*,  $C$  — *Abies nobilis*,  $D$  — *Podocarpus dactrydioides*

число ложбинок и невысоких закругленных ребрышек здесь 19 – 20. Швы (гармомегаты) не обнаружены. На дистальной стороне пыльцевого зерна расположена довольно широкая продольная борозда. Местами, особенно на заостренных концах пыльцевого зерна, происходит расщепление экзины: сэкзина несколько приподнимается над нэкзиной; А. А. Чигурьева (1949) считает возможным рассматривать эти участки как остатки редуцированных воздушных мешков

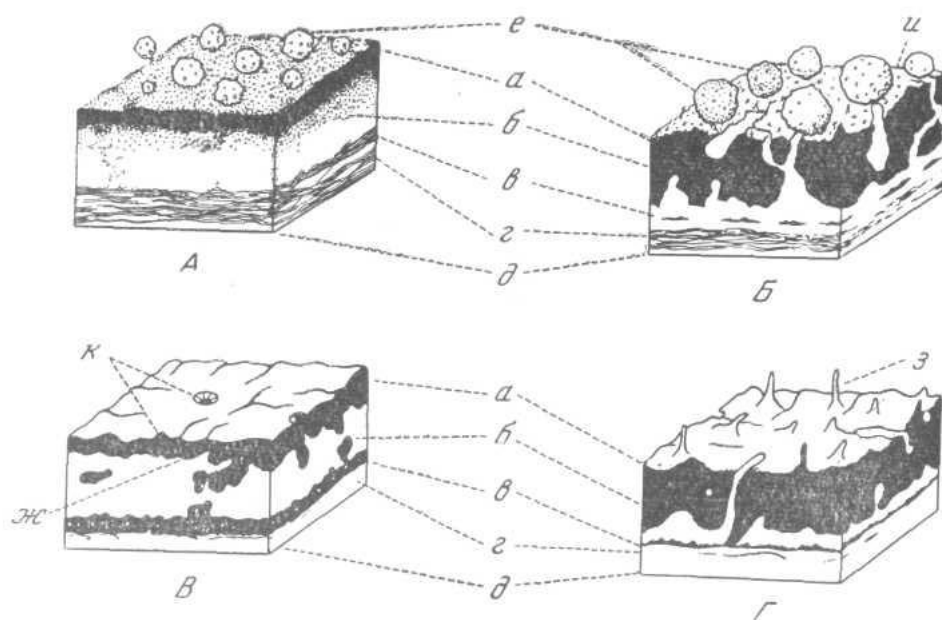


Рис. 52. Тонкая структура пыльцевых оболочек хвойных (по Уено, 1960а)

$A$  — *Sequoia* (сем. Taxodiaceae),  $B$  — *Sciadopitys* (сем. Taxodiaceae),  $B$  — *Cedrus* (сем. Pinaceae),  
 $\Gamma$  — *Taxus* (сем. Pinaceae);  $a$  — эктосэкзина,  $b$  — эндосэкзина,  $e$  — эктонэкзина,  $z$  — эндонэкзина,  
 $\delta$  — пикта,  $e$  — перина (comfit-тип),  $ж$  — тегиллюм,  $z$  — шипы,  $и$  — шипики,  $к$  — отверстия (puncta)

Исследования тонкой структуры оболочек пыльцевых зерен голосеменных растений показали значительное разнообразие их строения.

Так у некоторых хвойных (представители семейств *Taxaceae*, *Sipressaceae*, *Taxodiaceae* и *Araucariaceae*) обнаружено присутствие перины (– периспория), которая, в отличие от периспория спор папоротников не образует сплошную оболочку, а представлена отдельными глыбками (рис. 52, *A*, *B*), находящимися на наружной поверхности экзины (так называемый «comfit-тип» перины, или «con-peito-globules»). У остальных хвойных (*Pinaceae*, *Podocarpaceae*), а также у *Cycadaceae*, *Ginkgoaceae* и ободчкосеменных перина не пайдена.

Выделено три основных типа экзины.

Тип А. Эндосэкина стерженьковая, перины нет: *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudolarix*, *Tsuga* (секц. *Hesperopeuce*)

У *Cedrus* эктонэкина очень толстая (рис. 53, *B*; ср. также рис. 52, *C*), у *Abies*, *Pinus* и *Pseudolarix* она значительно тоньше (рис. 53, *L*, *F–H*), у *Picea* – очень тонкая (рис. 53, *E*). Рисунок поверхности эктосэзины зависит от степени разветвленности стерженьков эндосэзины. По-видимому, пыльцевые зерна *Podocarpus* (сем. *Podocarpaceae*) имеют определенное сходство с пылью этого типа.

Тип В. Сэкина зернистая и толстая, поверхность ее всегда гладкая, так как перины нет. Эндосэкина не выделяется. К этому типу относятся пыльца *Larix* и *Pseudotsuga* (рис. 53, *D*, *I*). Пыльцевые зерна *Araucaria* (сем. *Araucariaceae*) близки этому типу, хотя у араукарий поверхность экзины негладкая из-за присутствия перины. Пыльца представителей семейств *Cupressaceae* и почти всех *Taxodiaceae* близка *Araucaria-munz* (см. рис. 52, *A*).

Тип С. Сэкина грубо-складчатая, эктосэкина шиповатая, эктонэкина в виде сплошной мембраны. К этому типу относятся пыльцевые зерна *Tsuga* секции *Eutsuga* (рис. 53, 7; ср. также рис. 52, *D*). Близка этому типу пыльца *Sciadopitys* (сем. *Taxodiaceae*), хотя у последней поверхность экзины несет мелкие шипики, имеется перина, а эктонэкина не непрерывна (см. ср. рис. 52, *B*).



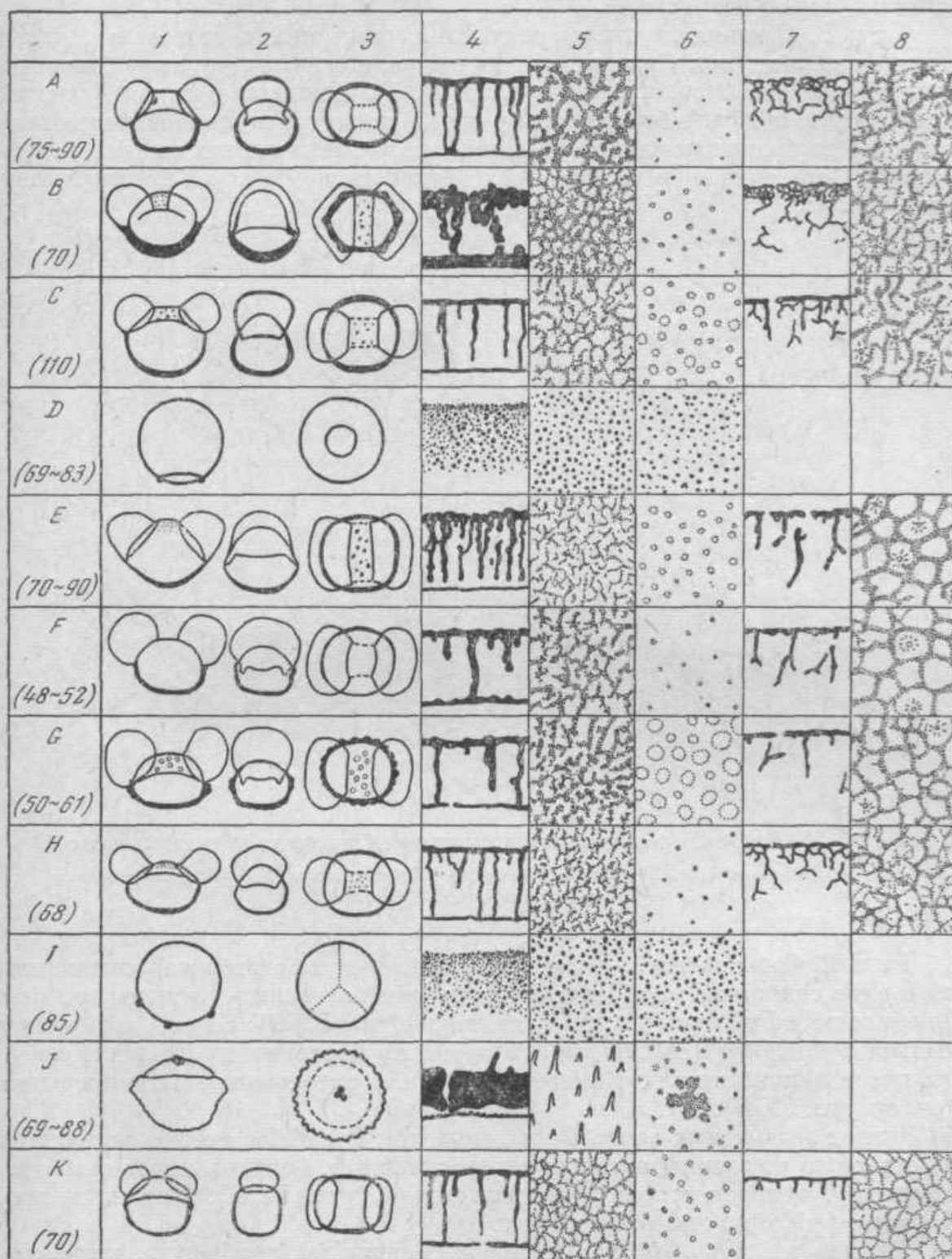
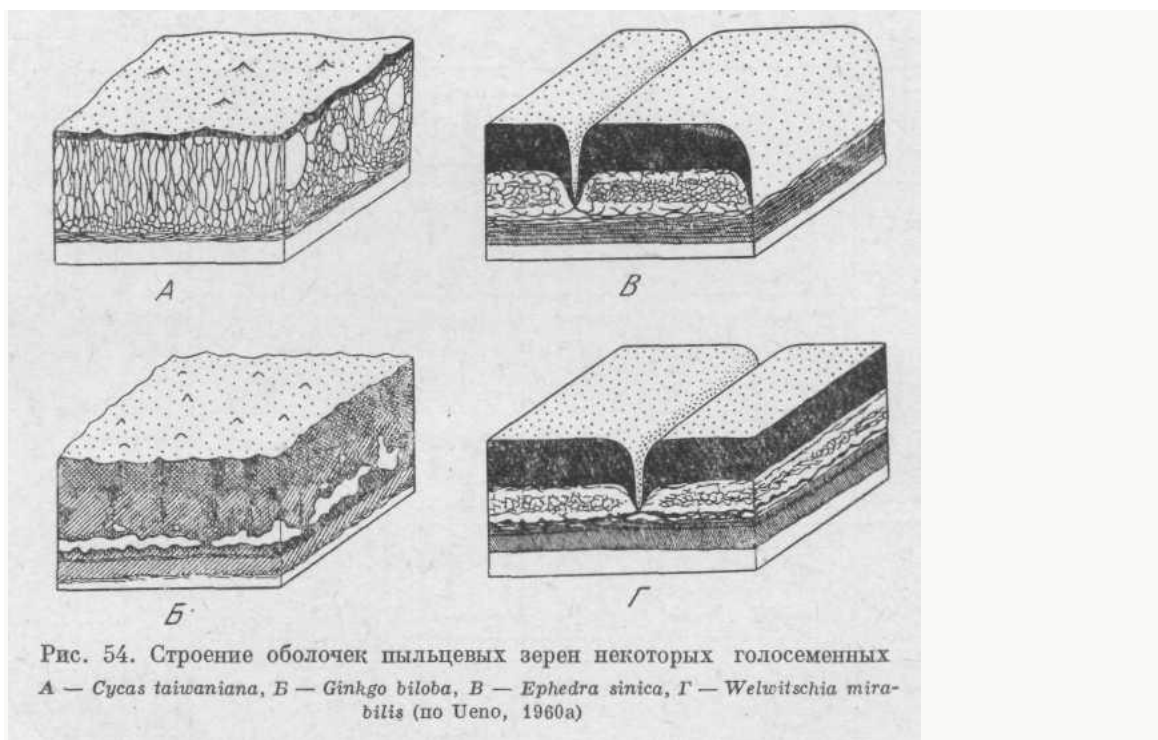


Рис. 53. Схематическое изображение характера пыльцевых зерен и их элементов представителей семейства Pinaceae (по Ueno, 1958)

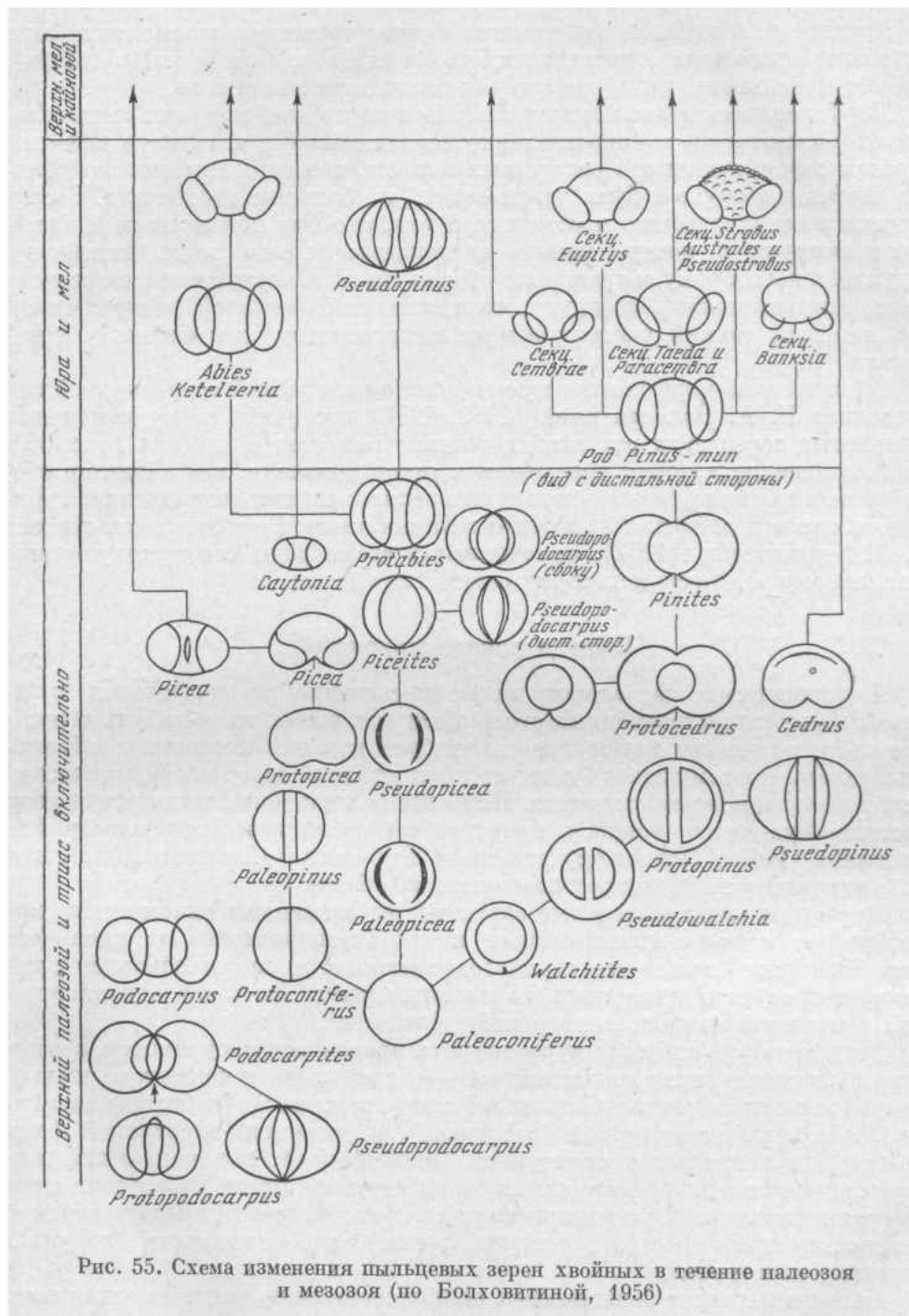
А — К название рода (размеры в мк), 1—3 — контуры пыльцевых зерен, 4—5 — тело, 6 — борозда, 7 — 8 — воздушные мешки. А — *Abies*, В — *Cedrus*, С — *Keteleeria*, D — *Larix*, Е — *Picea*, F — *Pinus* (*Diploxylon* — тип), G — *Pinus* (*Haploxylon* — тип), H — *Pseudolarix*, I — *Pseudotsuga*, J — *Tsuga* (*Eutsuga*), K — *Tsuga* (*Hesperopeuce*). 1 — вид сбоку (продольный), 2 — вид сбоку (поперечный), 3 — вид с полюса, 4 — разрез акзины проксимальной стороны, 5 — рисунок поверхности проксимальной стороны, 6 — рисунок поверхности бороздной (лептомной) акзины, 7 — разрез экто- и эндосакзины воздушного мешка, 8 — рисунок поверхности воздушного мешка



Экзина пыльцевых зерен *Cycas* (порядок Cycadales) резко отличается по строению от экзины остальных голосеменных. Сэкзина имеет сетчатую структуру, поверхность ее мелкошиповатая (рис. 54, мА). Перина и перфорации (*micropuncta*) отсутствуют.

Сэкзина пыльцы *Ginkgo* (порядок Ginkgoales) грубо-складчатая, состоящая из плотно сомкнутых телец, постепенно переходящая в нэкзину. На поверхности сэкзина несет мелкие шипики. Перина и перфорации (*micropuncta*) отсутствуют (рис. 54, Б).

Обнаруживается большое сходство в строении экзины пыльцевых зерен *Ephedra* и *Welwitschia* (подкласс Chlamydospermidae). Здесь эктосэкзина — это тегиллюм; эндосэкзина, хорошо выраженная в продольных ребрах пыльцевого зерна, имеет сложную сетчатую структуру. Нэкзина тонкослоистая. Поверхность сэкзины гладкая, перина и *micropuncta* отсутствуют (рис. 54, В, Г).



Сэкзина представителей третьего рода оболочкосеменных – *Gnetum*– тоже тегиллятная, не имеющая micropuncta, но несущая на поверхности шипы. Перины нет.

Следует особо отметить, что по тонкой структуре оболочек пыльца представителей Chlamydospermidae ближе пыльце гинкго, чем пыльце саговников.

Морфологическая эволюция пыльцевых зерен хвойных, как свидетельствует рассмотрение и сопоставление ископаемых форм, связана главным образом с формированием воздушных мешков, позволяющим пыльце дольше парить в воздухе и быть перенесенной на большие расстояния. Заслу-

живают внимания также и сведения о том, что при недостаточной влажности воздуха и потере живым пыльцевым зерном воды, неизбежно ведущей к некоторому сокращению объема его тела, воздушные мешки смыкаются над вминающейся внутрь тела лептомой (бороздой), закрывая собой наиболее тонкий участок экзины и препятствуя дальнейшему испарению.

### **Пыльца покрытосеменных**

Морфологически пыльцевые зерна покрытосеменных значительно разнообразнее пыльцы голосеменных и спор папоротников и мхов (рис. 23). Если пыльцевые зерна голосеменных одноапертурны (*monotreme*), то пыльца покрытосеменных может быть как одноапертурной, так и множественно-апертурной (*pleotreme*).

Если апертура споры приурочена к ее проксимальному полюсу, а апертура пыльцевого зерна голосеменного – к дистальному полюсу, то пыльца покрытосеменных может быть и полярно-апертурной (*catatrema*, *anatrema*), и зонально-апертурной (*zonotreme*), и рассеянно-апертурной (*rap-totreme*), и неправильно-апертурной (*anomotreme*); наконец, пыльцевые зерна некоторых покрытосеменных безапертурны (*atrema*). Строение апертур у покрытосеменных различно: здесь пыльцевые зерна могут характеризоваться либо простыми (*colpate*, *porate*), либо сложными (*colporate*, *pororate*) апертурами.

Пыльцевые зерна большинства покрытосеменных, как и таковые голосеменных, одиночны (монады), но у определенных видов, родов и даже семейств соединены в диады, тетрады, октады и в комплексы, состоящие из тетрад (массулы, поллинии).

Когда хотят кратко подчеркнуть палиноморфологическое различие двух подклассов покрытосеменных, то отмечают, что для *однодольных* (*Моно-cotyledones*) характерна дистально-апертурная пыльца, а для *двудольных* (*Dicotyledones*) – экваториально-трехапертурная. Это, несомненно, правильная характеристика пыльцы подклассов в целом, но при ближайшем рассмотрении выявляется широкое многообразие пыльцевых зерен как среди однодольных, так и особенно среди двудольных.

### **Однодольные**

Действительно, дистально-апертурные пыльцевые зерна известны у представителей практически всех порядков подкласса однодольных (исключение – *Eriocaulales*). Но некоторые растения из этого подкласса характеризуются пыльцевыми зернами, имеющими две, три апертуры или большее число их, а также безапертурными зернами. Характер апертур также варьирует.

## I. *Одноапертурные* (monotreme)

1. Дистально-апертурные (anatrema) пыльцевые зерна представлены следующими типами:

а) Дистально-трехлучевые (trichotomocolpate s. str.) пыльцевые зерна характерны для некоторых пальмовых (Palmae или Agecaceae), как, например, *Acanthorhizamocconni* (см. рис. 21, А),

*Pritchardiamartii*, *Pinangapohlii* др. Особенно интересно, что некоторые пальмы, нормально продуцирующие однобороздные пыльцевые зерна, могут наряду с ними образовывать и дистально-трехлучевые зерна, как например *Euterpeoleracea*, *Linospadixpetrickiana* и другие, причем у *Euterpeoleracea* (рис. 56, А, Б) обнаружены и бисимметричные трехлучевые пыльцевые зерна, а у представителей родов *Sabal* и *Thrinax* дистально-бороздные зерна имеют в полярных положениях треугольные очертания, а борозда расширена к одному из концов.

Дистально-трехлучевыми зернами обладают также представители семейства лилейных (Liliaceae), например *Johnsonialupulina*, у которой наряду с трехлучевыми зернами возникают и четырехлучевые (рис. 57, А, Б), *Arnocrinumdrummondii* (рис. 56, В), *Stypandraglaucasi* др.

Такого же типа пыльца образуется у *Phormiumcolensoi* (сем. Agavaceae), а у *Urospathacaudata* (сем. Araceae), *Geitonoplesiumcymosum* (сем. Philesiaceae) и *Odontostomumhartwegi* (сем. Tecophilaeaceae) она отмечена наряду с типичной дистально-бороздной.

б) Дистально-бороздные (anacolpate) пыльцевые зерна – это самый распространенный тип пыльцы у однодольных. Она характерна для представителей очень многих семейств, приведение длинного списка которых излишне.

Пыльцевые зерна этого типа билатерально-симметричны, центр апертуры (борозды) совпадает с дистальным полюсом; это видно на схеме (рис. 56, Г) и рисунках пыльцевых зерен *Liliumbulbiferum* (сем. Liliaceae; рис. 21, Б), *Euterpeoleracea* (сем. Agecaceae; рис. 56, Л).

Однако могут быть и отклонения; так, например, у *Aloevariegata* (сем. Aloeaceae; рис. 57, В), *Hemerocallisflava* (сем. Liliaceae) форма пыльцевых зерен более или менее яйцевидная, а у видов *Eremurus* (сем. Liliaceae) один из концов пыльцевого зерна (*E. spectabilis*; рис. 57, Е) или оба конца (*E. robustus*) расширены при рассматривании пылинок в полярных положениях угловаты.

Очертания борозды могут быть различны у разных видов растений; характер мембраны борозды более или менее отличен от характера экзины,

одевающей остальную поверхность пыльцевого зерна. Так, например, бороздная мембрана у *Geonoma marggraffia*, *Cocosmartiana*, *Ceroxylonquin-dinensei* некоторых других пальмовых гладкая, гладкая она и у лилейных *Asphodelinelutea*, *Albucaflaccida*, *Scillaautumnalis*, у *Alliumstelle-rianum* (сем. Alliaceae), *Dracaena aurea* (сем. Agavaceae), *Asparagus polyphyllus* (сем. Asparagaceae), *Iris germanica* (сем. Iridaceae) и у представителей других семейств однодольных.

У пыльцы других видов поверхность бороздной мембраны скульптурирована, но характер скульптуры отличен от такового остальной экзины зерна. Например, у *Gageapaczoskii* (сем. Liliaceae) мембрана борозды зерниста, остальная экзина сетчатая, а у *Agaveparryi* (сем. Agavaceae) тонкосетчатая скульптура бороздной мембраны ясно отличается от крупной и сложной сетки, орнаментирующей поверхность остальной экзины. У однобороздной пыльцы многих других однодольных наблюдаются подобные же различия.

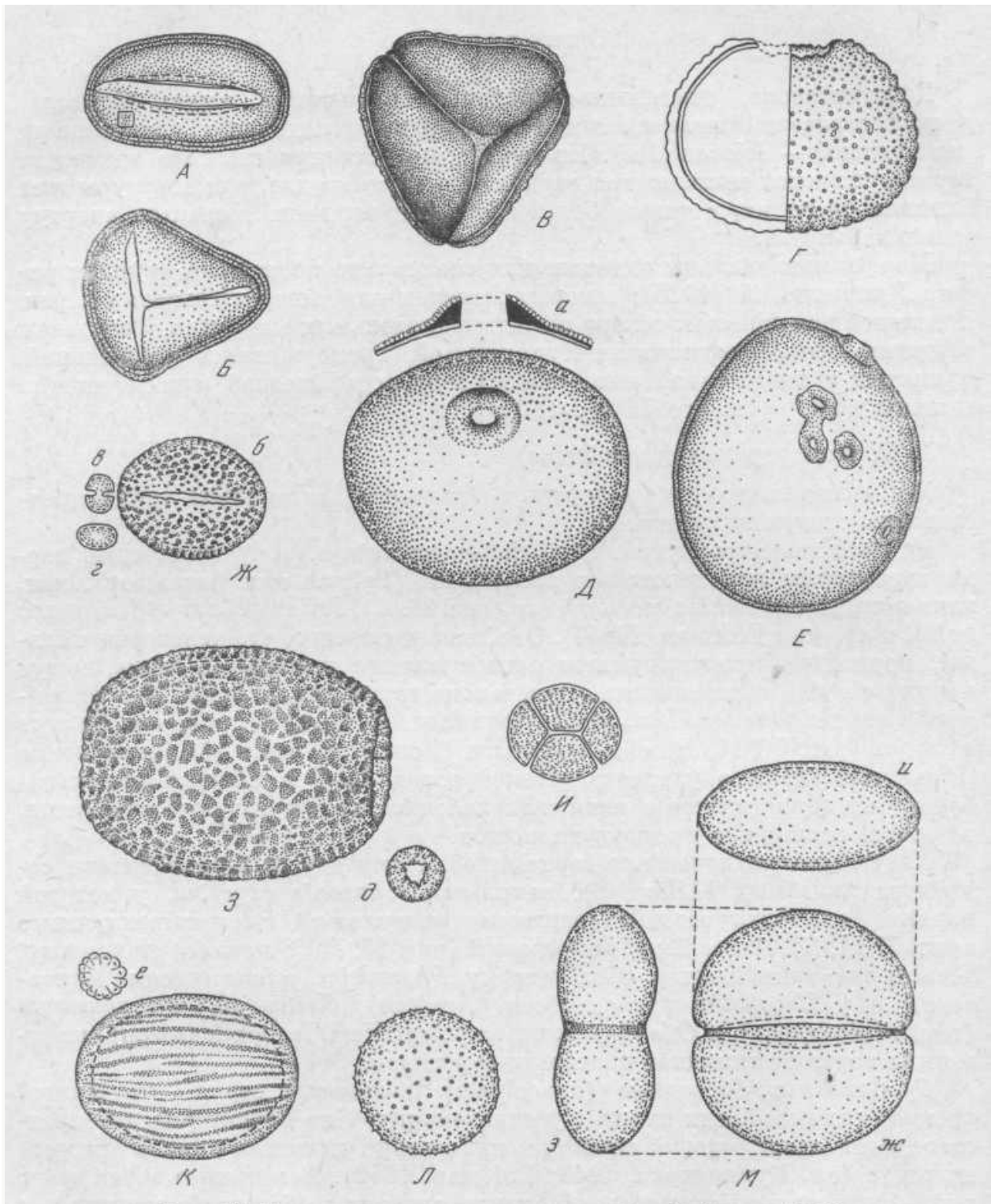
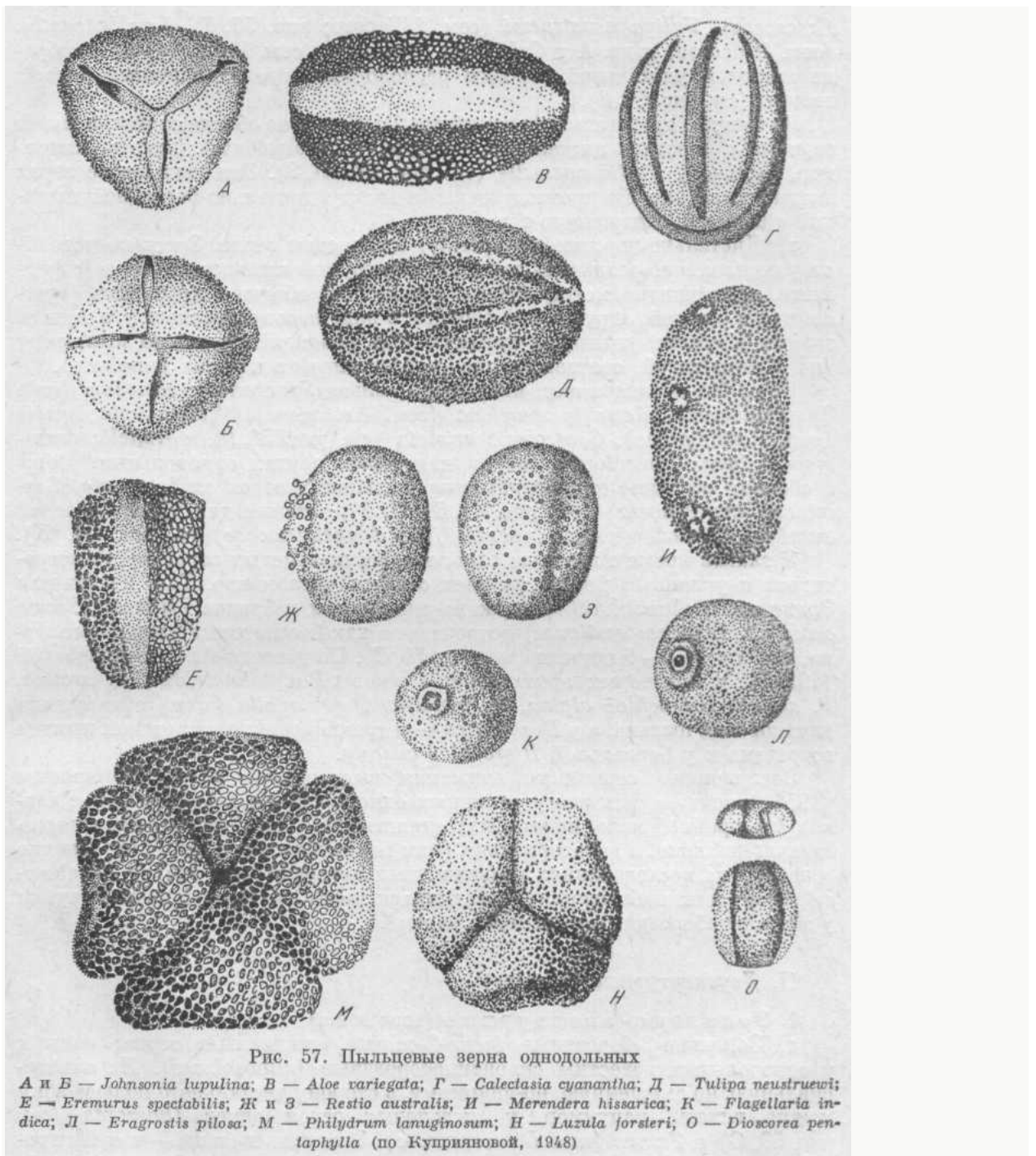


Рис. 56. Пыльцевые зерна однодольных (по Erdtman, 1952)

А и Б — *Euterpe oleracea*; В — *Arnocrinum drummondii*; Г — *Centrolepis aristata*; Д — *Staberhoa cernua*, а — пора в разрезе; Е — *Triticale*; Ж — *Tofieldia calyculata*, б — экваториальное продольное, в — экваториальное поперечное, г — полярное положение; з — *Aechmea bernoulliana*, д — вид со стороны поры; И — *Neottia nidus-avis*, тетрада; К — *Spathiphyllum patinii*, е — вид с узкого конца; Л — *Smilax aspera*; М — *Rapatea spectabilis*, ж — экваториальное продольное, з — экваториальное поперечное, и — полярное положение



Бороздная мембрана пыльцевых зерен некоторых видов этого подкласса покрытосеменных имеет ланцетовидную «покрышку» (*tectum*), не достигающую до края борозды; эта покрышка легко утрачивается при щелочной или кислотной обработке пыльцы, проводимой для приготовления препаратов. Такие пыльцевые зерна образуются у *Chamaeropshumilis* (сем. *Arecaceae*), *Tulipaneustruewi* (сем. *Liliaceae*; рис. 57, Д), *Ixialeucantha* (сем. *Iridaceae*) и др. А у *Calectasiacyanantha* (сем. *Liliaceae*) на мембране широкой дистальной борозды расположены три утолщенные полосы экзины (см. рис. 57, Г).



Некоторые представители семейства Restionaceae обладают пыльцевыми зернами с короткой дистальной бороздой (anacolpoidate). Такова, например, пыльца у *Restioaustralis* (рис. 57, Ж, 3). Эти пыльцевые зерна оказываются как бы промежуточными между дистально-бороздной пылью и пылью следующего типа.

в) Дистально-поровые (anaporate) пыльцевые зерна. Здесь по устройству поры можно различить две основные группы пыльцевых зерен (с формами, переходными между ними): с порой без ободка и крышечки (operculum) и с порой, окруженной ободком в виде кольцеобразного утолщения экзины и обычно имеющей цельную или фрагментированную крышечку (по Куприяновой, соответственно – *porus simplex* и *porus annularis*).

Поры без ободка имеет, например, пыльца *Sparganiumramosum* (сем. Sparganiaceae), *Mauritia martiana* (сем. Arecaceae), *Willdenowia brewis* (сем. Restionaceae), *Centrolepis aristata* (рис. 56, Г) и *Aphelia drum-mondii* (сем. Centrolepidaceae) и некоторых других однодольных. Поры с ободком особенно характерны для пыльцевых зерен злаков (сем. Gramineae или Poaceae) (рис. 21, В; 57, Л), а также для представителей семейств Restionaceae (рис. 56, Д) и *Flagellariaceae* (рис. 57, К).

У злаков кроме типичных однопоровых пыльцевых зерен могут встретиться и уклонные формы пыльцы с иным числом пор, встречаются как беоспоровые пыльцевые зерна, так и с 1–3–5 порами (рис. 57, Е).

У типичных однопоровых пыльцевых зерен злаков (по крайней мере, некоторых) единственная пора расположена не дистально-полярно, а экваториально (или почти экваториально); это мнение основано на исследованиях развития пыльцы некоторых злаков и на наблюдениях, касающихся места выхода пыльцевой трубки у дистальнобороздных пыльцевых зерен.

## II. *Двуапертурные* (ditreme)

### 1. Зонально-апертурные (zonotreme)

а) Зонально-2-бороздные (zono-2-colpate) пыльцевые зерна; из них у однодольных известны склоненнобороздные (clinocolpate). Не экваториальную, но смещенную, по-видимому, в сторону дистального полюса зону можно видеть, например, у пыльцевых зерен видов *Dioscorea* (см. рис. 57, О) и *Tamus* (сем. *Dioscoreaceae*). Этот тип пыльцы – как бы промежуточный между дистально-бороздным (с хорошо развитой «покрышкой» бороздной мембраны, т. е. оперкулумом) и экваториально-склоненнобороздным, у которого зона совпадает (или почти совпадает) с экватором более или менее билатерально-симметричного пыльцевого зерна. Пыльца последнего типа

обнаружена у лилейного *Tofieldiacalyculata* (см. рис. 56, Ж), *Crinumamericanum* (сем. Amaryllidaceae), *Cypripedium-cal-ceolus* (сем. Orchidaceae), *Callapalustris* (сем. Araceae) и некоторых других однодольных.

К склоненнобороздным зернам близки, по-видимому, так называемые опоясанно-бороздные пыльцевые зерна, имеющие одну зональную борозду. По Куприяновой, у *Lomandraeffusa* (сем. Xanthorrhoeaceae), например, эта борозда прервана на небольшом участке. У *Rapateaspectabilis* (сем. Rapateaceae) борозда непрерывна (см. рис. 56, М). Такая борозда может возникнуть при слиянии двух зональных (вероятно экваториальных) борозд или, возможно, из трех борозд, как у *Afroraphidophoraaficana* (сем. Agaceae).

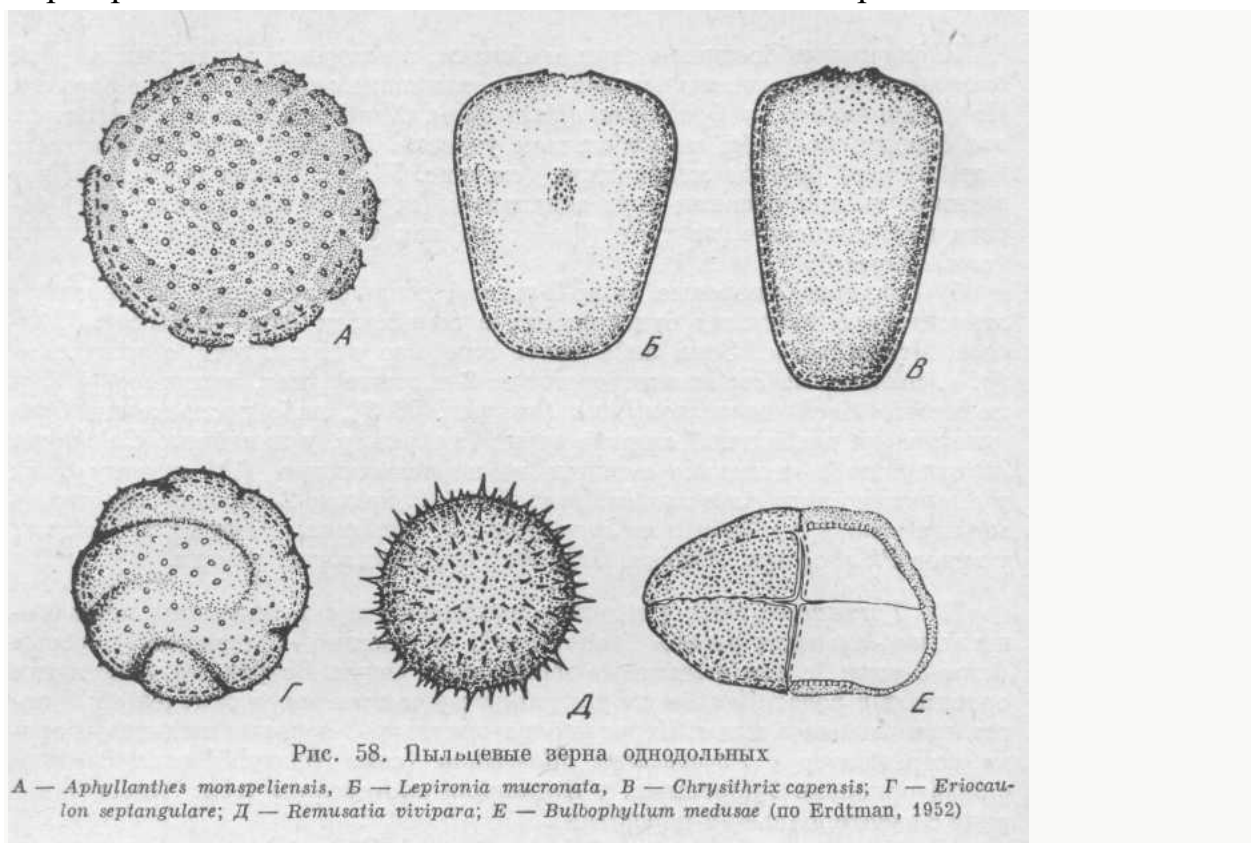
б) Зонально-2-поровые (zono-2-porate) пыльцевые зерна встречаются у относительно немногих однодольных в семействах Amaryllidaceae, Liliaceae, Bromeliaceae. Зона либо более или менее совпадает с экватором (т. е. пыльцевые зерна экваториально-2-поровые), как, например, у бромелиевого *Aechmeabernoulliana* (см. рис. 56,5), либо расположена близ экватора на дистальной стороне зерна (например, у лилейного *Colchicumatticum*), либо несколько смещена на проксимальную (?) сторону (как у амариллисового *Anigozanthosmanglesii*). Зонально-2-поровая пыльца отмечена также у *Colchicumspeciosum*, *C. umbrosum*, *Bromeliafastuosa*, у видов *Phlebocarya*, *Ananas*, *Hohenbergia* и некоторых других.

III. **Треханпертурные** (tritreme) пыльцевые зерна; известны лишь зонально-апертурные (zonotreme), а именно – зонально-3-поровые (zono-3-porate). Эти пыльцевые зерна очень редки. Встречены у немногих орхидных в родах *Vanilla* и *Epistephium*; у тех же видов отмечены и 4-поровые пыльцевые зерна. Изредка экваториально-3-поровые пыльцевые зерна встречаются у *Phlebocaryapilosissima* (сем. Amaryllidaceae) наряду с экваториально-2-поровыми, у *Anthuriumandraeanum* (сем. Agaceae) наряду с экваториально-4-поровыми.

IV. **Рассеянно-апертурные** (pantotreme) пыльцевые зерна – это редкий тип пыльцы среди однодольных, представленный, главным образом, рассеянно-поровыми зернами (pantoporate). Число пор у пыльцевых зерен разных видов различно; так, у *Damasonium alisma* (сем. Alismaceae) число пор достигает 25–30, у *Costus igneus* (сем. Zingiberaceae) имеется 10–15 пор, а у *Limnocharis flava* (сем. Limnocharitaceae) – всего 3–4. Пыльцевые зерна *Crocus pallasii* (сем. Iridaceae) следует, пожалуй, считать рассеянно-бороздными, (pantocolpate) или рассеянно-бороздовидными (pantocolpoidate), так как апертуры здесь удлинённые.

V. **Неправильно-апертурные** (anomotreme) пыльцевые зерна однодольных могут быть нескольких типов. Назовем здесь в первую очередь не правильно-бороздные (anomocolpate), среди которых можно различить спирально-апертурные (spirotreme), а именно – спирально-бороздные (spirocolpate) пыльцевые зерна, характерные для *Eriocaulonseptangulare* (рис. 58, Г), *Syngonanthuswahlbergii* и других представителей семейства Eriocaulaceae, а также ложно- или неправильно-спирально-бороздные (pseudo- или anomo-spirocolpate) зерна, имеющие борозды в виде неправильных, местами соединяющихся участков спирали. Такие пыльцевые зерна встречаются, например, у *Aphyllanthesmonspeliensis* (сем. Aphyllanthaceae; рис. 58, А), *Crocusspeciosus* (сем. Iridaceae).

Неправильно-трехпоровые (anomo-3-porate) пыльцевые зерна весьма своеобразного строения имеют лилейные *Androcymbiumcapensei* *Merenderahissarica* (см. рис. 57, И). Поры здесь расположены на дистальной стороне зерна, причем одна – в середине, а остальные близ экватора; контуры пор неровные. У *Merendera hissarica* бывает и 4–5 пор.



К неправильно-апертурным, может быть, следует отнести и неправильно-поровые зерна типа *Limnocharisflava*, имеющие небольшое число пор, помещенные выше в группу porporate.

Из еще более редких типов неправильно-апертурных пыльцевых зерен отметим, например, пыльцу аридного *Spathiphyllumpatinii*, экзина которой

продольно исчерчена более или менее узкими бороздовидными ложбинками (рис. 56, Я), что придает таким зернам некоторое сходство с пылью *Ephedra*.

VI. **Безапертурные** (atreme) пыльцевые зерна характерна для представителей многих семейств однодольных: Hydrocharitaceae (например, *Otteliaalismoides*, виды *Elodea* и др.), Juncaginaceae (например, *Triglochinpalustre*), Liliaeaceae, Potamogetonaceae, Asparagaceae, Philesiaceae, Trillia- ceae, Iridaceae, Smilacaceae (например, *Smilaxaspera*, см. рис. 56, Л), Musaceae, Zingiberaceae, Araceae (например, *Remusatiavivipara*, рис. 58, Д) и некоторых других.

VII. Весьма своеобразный и специализированный тип пыльцевых зерен, правда, не представляющий прямого интереса для спорово-пыльцевого анализа, — это пыльца, **лишенная экзины**. Такими пыльцевыми зернами обладают некоторые водоопыляемые растения: виды *Najas* сем. Najadaceae), *Zosteramarina* (сем. Zosteraceae) и немногие другие.

VIII. Совершенно особое место среди пыльцевых зерен однодольных, да и вообще среди пыльцы всех растений, занимают так называемые «**криптотетрады**» или «**псевдомонады**» осоковых (сем. Сурегасеae), развитие которых коротко описано выше (см. стр. 39). Такие пыльцевые зерна обычно несколько продолговаты и более или менее равномерно сужены к одному из концов; на широком конце помещается одна крупная пора, по сторонам — три боковые, обычно более мелкие и несколько вытянутые; боковые поры находятся на равных расстояниях одна от другой, и все три равно удалены от верхушечной поры (см., например, *Lepironiamicronata*, рис. 58, Б). Боковые поры могут отсутствовать (например, у *Chrysithrixcapensis*; рис. 58,5). Такого строения пыльца характерна для видов рода *Carex*, *Cladium*, *Calyptracarya* и др. этот тип пыльцы разнопоровые.

### Сборная пыльца.

В заключение краткого обзора пыльцевых зерен однодольных остановимся на так называемой «сборной» пыльце: диадах, тетрадах и т. д.

*Диады* — очень редкий тип «сборной» пыльцы. Диады постоянны для *Scheuchzeriapalustris* (сем. Scheuchzeriaceae); здесь пыльцевые зерна, составляющие диаду, безапертурны. У других растений диады обнаруживаются спорадически. Так, изредка, наряду с монадами, диады, состоящие из дистально-бороздных зерен, встречаются, например, у пальмы *Thrinaxkegensii*, а у лилейного *Fritillariaeduardi* диады, составленные

зернами с широкими дистальными бороздами, найдены наряду с обычными для этого растения тетрадами и крайне редкими для него монадами.

*Тетрады* известны у представителей ряда семейств однодольных. Типы тетрад у разных видов одного семейства и даже у одного вида могут быть различны, хотя иногда наблюдается постоянство этих типов. Так, у всех представителей семейства Juncaceae (виды *Juncas*, *Prionium*, *Luzula*) пыльцевые зерна соединены в тетраэдрические тетрады (рис. 57, *H*); такие же тетрады у *Thurniajenmani* (сем. Thurniaceae). В семействе Agaceae обнаружены изобилатеральные тетрады (*Caladiumstria-tipis*, *Xanthosomacubense*); такие же тетрады у *Philydrumlanuginosum* (сем. Philydraceae; рис. 57, *M*).

У видов *Vellozia* (сем. Velloziaceae) встречаются как изобилатеральные, так и крестообразные тетрады, у *Typhalatifolia* (сем. Typhaceae) – изобилатеральные и ромбические. Наибольшим разнообразием тетрад отличается семейство Orchidaceae, где известны тетраэдрические, изобилатеральные (рис. 57, *E*) и ромбические (рис. 56, *I*) тетрады. Указываются тетрады и для некоторых других семейств.

*Тетрады* однодольных состоят из пыльцевых зерен главным образом дистально-бороздного типа (например, сем. Philydraceae, сем. Velloziaceae, сем. Juncaceae), а также дистально-порового (Typhaceae), безапертурного (Agaceae), и реже, других типов.

*Поллинии* – комплексы тетрад пыльцевых зерен, составленные всеми тетрадами половины пыльника – очень характерны для представителей многих родов семейства Orchidaceae, например, *Orchis*, *Ophrys*, *Platanthera* и других. (табл. 57, рис. 930 и табл. 58, рис. 931).

## Двудольные

Как указывалось выше, для двудольных растений особенно характерна экваториально-трехапертурная пыльца. Действительно, такие пыльцевые зерна обнаружены у представителей приблизительно четырех пятых всех семейств двудольных, причем во многих семействах они присущи большинству родов и видов или даже всем им. Из экваториально-3-апертурных пыльцевых зерен наиболее распространенными оказываются экваториально-3-сложнобороздные; они свойственны представителям четырех пятых семейств двудольных, у которых отмечена экваториально-3-апертурная пыльца. На втором месте – экваториально-3-бороздные пыльцевые зерна, они описаны приблизительно у четверти семейств двудольных, обнаруживающих экваториально-3-апертурную пыльцу.

Но кроме упомянутых типов пыльцевых зерен, различным двудольным свойственна одно-, дву-, трех-, четырех-, пяти-, шести- и многоапертурная пыльца с апертурами разного характера и различного положения, а также неправильно-апертурная и безапертурная пыльца; кроме монад здесь описаны также диады, тетрады, полиады и поллинии. Таким образом, морфологическими типами пыльцы двудольные более богаты, чем однодольные. Приведем краткий обзор основных типов пыльцевых зерен двудольных.

### I. *Одноапертурные* (monotreme)

1. Дистально-апертурные (anatrema) пыльцевые зерна отмечены лишь у растений семейств, относящихся к группе порядков (надпорядку, по А. Л. Тахтаджяну) Polycarpicae. Они представлены следующими типами:

а) Дистально-трехлучевые (trichotomocolpate s. str.) пыльцевые зерна. Встречаются у *Piper majusculum* (сем. Piperaceae) наряду с обычными для этого растения дистально-бороздными зернами (рис. 59, А), у *Bubbia perrieri* (сем. Winteraceae) также наряду с дистально-бороздной пыльцой. Кроме того, трехлучевую апертуру иногда напоминает борозда дистально-бороздных зерен представителей семейства Saururaceae.

б) Дистально-бороздные (anacolpate) пыльцевые зерна обнаружены у некоторых Magnoliaceae (*Liriodendron, Magnolia* и др.), Degeneriaceae, Canellaceae, Myristicaceae, Saururaceae, Chloranthaceae (например, *Ascarinalucida* – рис. 59, В); Piperaceae (например, *Heckeria subpeltata* – рис. 59, Б; *Piper majusculum* – рис. 59, А), Cabombaceae, Nymphaeaceae (например, *Brasenia, Nuphar* – рис. 59, Д) и немногих других семейств.

в) Дистально-поровые (anaporate) пыльцевые зерна характерны для рода *Drimys* семейства Winteraceae (рис. 59, Е), встречаются у *Bubbia perrieri* из того же семейства; похожа на дистально-поровую пыльца *Lactoris* (сем. Lactoridaceae). И у *Drimys*, и у *Bubbia*, и у *Lactoris* пыльцевые зерна соединены в тетрады.

2. Зонально-апертурные (zonotreme) пыльцевые зерна с одной апертурой обнаружены у представителей двух семейств из порядка Gentianales. Это:

а) Зонально-поровые, т. е. собственно-1-поровые (zonoporate; 1-porate s. str.), а именно экваториально-1-поровые пыльцевые зерна

у *Leiphaimosflavescens* (см. рис. 22, А) и *Voyriaacuminata* (оба вида из сем. Gentiana- ceae);

б) Зонально-сложнобороздные, т. е. собственно- 1-сложнобороздные (zonocolporate, 1-colporate s. str.), а именно, экваториально-1-сложнобороздные пыльцевые зерна, иногда встречающиеся у *Landolphiacomorensis* (сем. Аросунасеае), имеющие кроме названной апертуры еще две ложные борозды (см. рис. 22, Б).

## II. *Двуапертурные* (ditreme).

1. Зонально-апертурные (zonotreme) пыльцевые зерна представлены у видов двудольных зонально-бороздными, зонально-поровыми, зонально-сложнобороздными и зонально-сложнопоровыми зернами.

а) Зонально-бороздные (zonocolpate) зерна. Относящиеся сюда типы пыльцевых зерен могут быть классифицированы либо как прямобороздные, либо как склоненнобороздные.

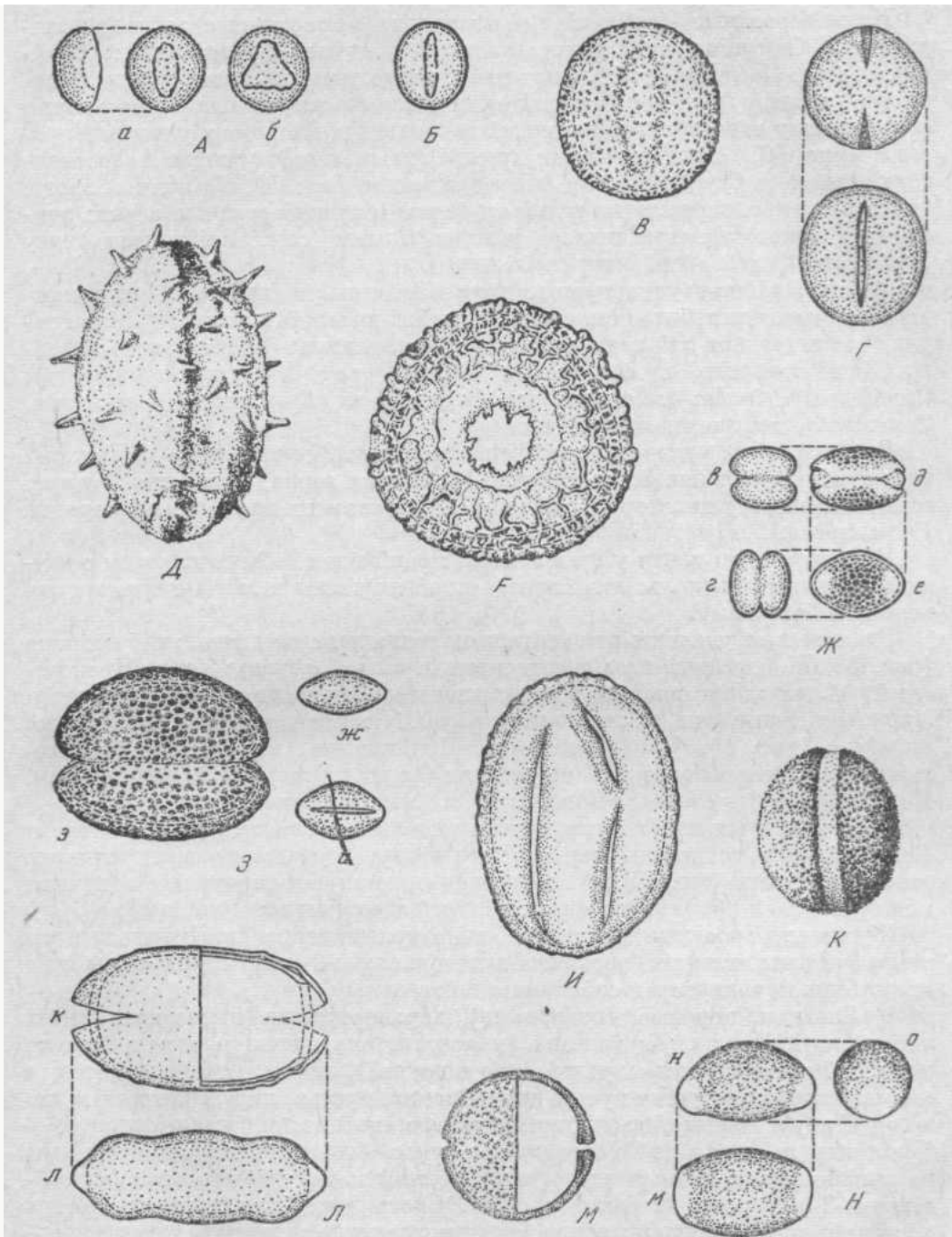


Рис. 59. Одно- и двуанертурные пыльцевые зерна двудольных

А — *Piper majusculum*, а — дистально-бороздное, б — дистально-трехлучевое; Б — *Heckeria subpellata*, дистально-бороздное; В — *Ascarina lucida*, то же; Г — *Hypocotum procumbens*, экваториально-2-бороздное, прямобороздное; Д — *Nuphar luteum*, дистально-бороздное; Е — *Drimys winteri*, дистально-поровое; Ж — *Eucryphia cordifolia*, экваториально-2-бороздное, прямобороздное, слитнобороздное (?), е и з — полярные и д и е — экваториальные положения; З — *Atherosperma moschata*, зонально (экваториально)-2-бороздное, склоненнобороздное, ж — полярное и з и и — экваториальные положения; И — *Hydnora africana*, зонально-бороздное, склоненнобороздное в дистально-полярном положении; К — *Nymphaea capensis*, зонально-бороздное, опоясанно-бороздное в экваториальном положении; Л — *Pileanthus peduncularis*, экваториально-2-сложнобороздное, прямобороздное, ж — полярное и л — экваториальное положение; М — *Trema aspera*, экваториально-2-поровое; Н — *Cytinus hircensis*, зонально-2-поровое, билатерально-симметричное, м — полярно и н и о — экваториальные положения (Д и К — по Куприяновой, 1948, остальные по Erdtman, 1952)



Прямобороздные (orthocolpate) зонально-2-апертурные зерна экваториально-2-бороздны, их следует считать собственно-2-бороздными (2-colpate s. str.). Центры борозд лежат на экваторе зерна, а сами борозды пересекают экватор под прямым углом. Такие пыльцевые зерна постоянно образуются у относительно немногих двудольных, например, у видов *Hypocoim* (рис. 59, Г) и *Platystemon* (сем. Papaveraceae); у зерен представителей семейств CRYPTERONIACEAE и EUCRYPTHIACEAE (рис. 59, Ж) концы борозд, по-видимому, сливаются на полюсах зерна (слитнобороздные зерна: syn-colpate), такого же типа пыльца у видов *Bauega* (сем. Saxifragaceae) и у *Pedicularishirsuta* (сем. Scrophulariaceae).

Экваториально-двуапертурные прямобороздные пыльцевые зерна иногда образуются в небольшом числе у представителей других семейств наряду с типичными для этих растений экваториально-3-бороздными зернами. Это отмечено в семействах Dilleniaceae (*Wormiasuffruticosa*), Cruciferae (*Pringleaantiscorbutica*), Loganiaceae (*Spigelia*), Tamaricaceae, Convolvulaceae и немногих других.

Склоненнобороздные (clinocolpate) зонально-2-апертурные пыльцевые зерна, как и близкие им дистально-бороздные зерна, среди двудольных отмечены лишь у некоторых растений из нескольких семейств надпорядка Polycarpicae.

Интересно, что почти у всех этих растений кроме обычных зерен с двумя склоненными зональными бороздами обнаружены и зерна с тремя склоненными бороздами.

Значительно удалены от экватора находящиеся на дистальной стороне (рис. 59, И) борозды пыльцевых зерен *Hydnoraaficana* (сем. Hydnoraceae), почти экваториально расположены склоненные борозды у зерен *Nymphaea* (например, *N. Zanzibarensis*, сем. Nymphaeaceae) и *Atherospermamoschata* (рис. 59, 3) из семейства Monimiaceae, практически экваториально-склоненнобороздны пыльцевые зерна *Eupomatiaaurina* (сем. Eupomatiaceae) и *Chimonanthusfragrans* (сем. Calycanthaceae).

У упомянутых и немногих других видов из семейств Nymphaeaceae и Eupomatiaceae встречены зерна, склоненные борозды которых слились своими концами (рис. 59, К), образовав сплошную апертурную зону или пояс (опоясанно-бороздные зерна: zonaperturate или zonisulculate).

Склоненнобороздные зонально-2-апертурные зерна морфогенетически резко отличны от прямобороздных экваториально-2-апертурных зерен и не могут быть причислены к собственно-2-бороздным.

б) Зонально-поровые (zonoporate) двуапертурные пыльцевые зерна либо билатерально-симметричны (плоскости симметрии пересекаются по

полярной оси под прямым углом одна к другой), либо с тремя плоскостями симметрии (кроме упомянутых двух имеется третья, пересекающая зерно по экватору). Первые, по-видимому, морфогенетически близки склоненно-бороздным из зонально-2-бороздных, вторые – экваториально-апертурным радиально-симметричным пыльцевым зернам и могут быть названы собственно-2-поровыми (2-porate s. str.). Систематическая принадлежность растений, продуцирующих зерна этих типов, также свидетельствует в пользу такого предположения.

Билатерально-симметричные зонально-2-поровые зерна встречены у *Cytinushypocistis* (рис. 59, H) из семейства Rafflesiaceae (надпорядок Polycarpicae); у видов *Itea* из семейства Iteaceae (надпорядок Rosifloae, близкий Polycarpicae) и видов *Banksia* (сем. Proteaceae).

Зонально-2-поровые пыльцевые зерна с тремя плоскостями симметрии, т. е. собственно-2-поровые, естественно, экваториально-апертурны. Они отмечены у представителей нескольких семейств: Ulmaceae (*Tremaaspera*, рис. 59, M), Moraceae (виды *Ficus*, *Sloetia*, *Cecropia*, *Trymatococcus*), Urticaceae (*Sarcopileadomingensis*), Аросунaceae (виды *Mascarenhasia*, *Pachypodium*), Rubiaceae (виды *Coussarea*) и немногих других.

У представителей нескольких семейств (например, Cucurbitaceae, Tiliaceae, Balanophoraceae, Dipsacaceae, Campanulaceae) экваторпально-2-поровые пыльцевые зерна встречаются изредка наряду с обычными для этих видов экваториально-3-поровыми зернами.

в) Зонально-сложнобороздные (zonocolporate, 2-colporate s. str.) пыльцевые зерна экваториально-апертурны, прямобороздны. Этот тип зерен оказывается обычным типом лишь для весьма немногих растений, например, для *Belangeracuneata* и видов *Geissois* (сем. Cunoniaceae), *Pileanthus peduncularis* (рис. 59, Л), *Eugenia malaccensis*, *Angophora lanceolata* (сем. Myrtaceae), для ряда видов (например, *Anisosciadium isosciadium*, *Echinophora sibthorpiana*, *Ruscocycla lomentosa*) семейства Apiaceae (или Umbelliferae), *Corynocarpus laevigata* (сем. Corynocarpaceae), *Pentaphragma integrifolium* (сем. Campanulaceae).

Как уклонные формы, встречающиеся наряду с обычными экваториально-3-сложнобороздными пыльцевыми зернами, экваториально-2-сложнобороздные зерна известны у представителей более чем трех

десятков семейств, не обнаруживающих близкого родства, например, Cistaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Mimosaceae, Rutaceae, Boraginaceae и др.; при этом у некоторых видов, например, у *Crossosoma californicum* (сем. Crossosomataceae), *Holodiscus discolor* (сем. Rosaceae), *Alectryon excelsus* (сем. Sapindaceae), они слитнобороздны (syncolpate).

г) Зонально-сложнопоровые, собственно-2-сложнопоровые (zonoporograte, 2-porograte s. str.) пыльцевые зерна экваториально-апертурны и встре чаются лишь изредка у немногих растений наряду с типичными для этих видов зернами с большим числом экваториальных сложных пор; например, они отмечены у видов *Casuarina* (сем. Casuarinaceae), у *Thonningiamala-gasica* (сем. Balanophoraceae).

### III. Трехапертурные (tritreme)

Все трехапертурные пыльцевые зерна двудольных зонально-апертурны.

1. Зонально-апертурные (zonotreme) пыльцевые зерна здесь могут быть зонально-бороздными, зонально-поровыми, зонально-сложно-бороздными и зонально-сложнопоровыми.

а) Зонально-бороздные (zonocolpate) трехапертурные зерна однозональнобороздны, огромное большинство их экваториально-бороздно, но известны зерна с тремя прямыми бороздами, смещенными к дистальному полюсу; такова, например, пыльца у *Hibdertiacoriceae* из семейства Dilleniaceae.

Экваториально-бороздные пыльцевые зерна представлены главным образом прямобороздными и крайне редко – склоненнобороздными.

Прямобороздные (orthocolpate) зерна могут быть названы собственно-3-бороздными; борозды здесь пересекают экватор под прямым углом. Такого типа пыльцевые зерна встречены у представителей более 70 семейств двудольных, относящихся более чем к трем десяткам порядков. У большинства растений, имеющих пыльцу этого типа, борозды выклиниваются, не доходя до полюсов, причем борозды могут быть длинными, близко подходящими своими концами к полюсам (так называемые длиннобороздные зерна, рис. 60, А, В), или короткими (короткобороздные зерна, рис. 60,5, Д).

Длиннобороздные трехапертурные пыльцевые зерна некоторых видов двудольных могут быть слитнобороздными (syncolpate) и дву- или попарнослитнобороздными (parasyncolpate).

В первом случае все три борозды сливаются на полюсах зерна своими концами; это отмечено, например, у видов *Illicium* (сем. Illiciaceae), у первоцветного *Primula farinosa* (рис. 60, Г), у некоторых водолистниковых (*Hydrophyllum*, *Nemophila*, *Melitzia*) и немногих других. Кроме того, пыльцевые зерна *Nemophilamenziesii* (рис. 60, Е) могут служить примером так называемых суженнобороздных (*constricticolpate*) зерен: здесь борозды сужаются в области экватора пыльцевого зерна. У вида *Calandrinia discolor*, имеющего длиннороздные пыльцевые зерна, борозды некоторых зерен сливаются лишь у одного из полюсов.

Во втором случае борозды раздваиваются близ полюсов, и ветви их сливаются попарно, ограничивая околополюсные участки (апокольпиумы). Среди экваториально-3-бороздных пыльцевых зерен двуслитнобороздные были отмечены лишь у *Illicium floridanum*, которому обычно свойственны слитнобороздные зерна.

Экваториально-3-бороздные пыльцевые зерна *Phaceliaciliata* (сем. Hydrophyllaceae) имеют еще три ложные борозды, чередующиеся с настоящими (рис. 60, Ж).

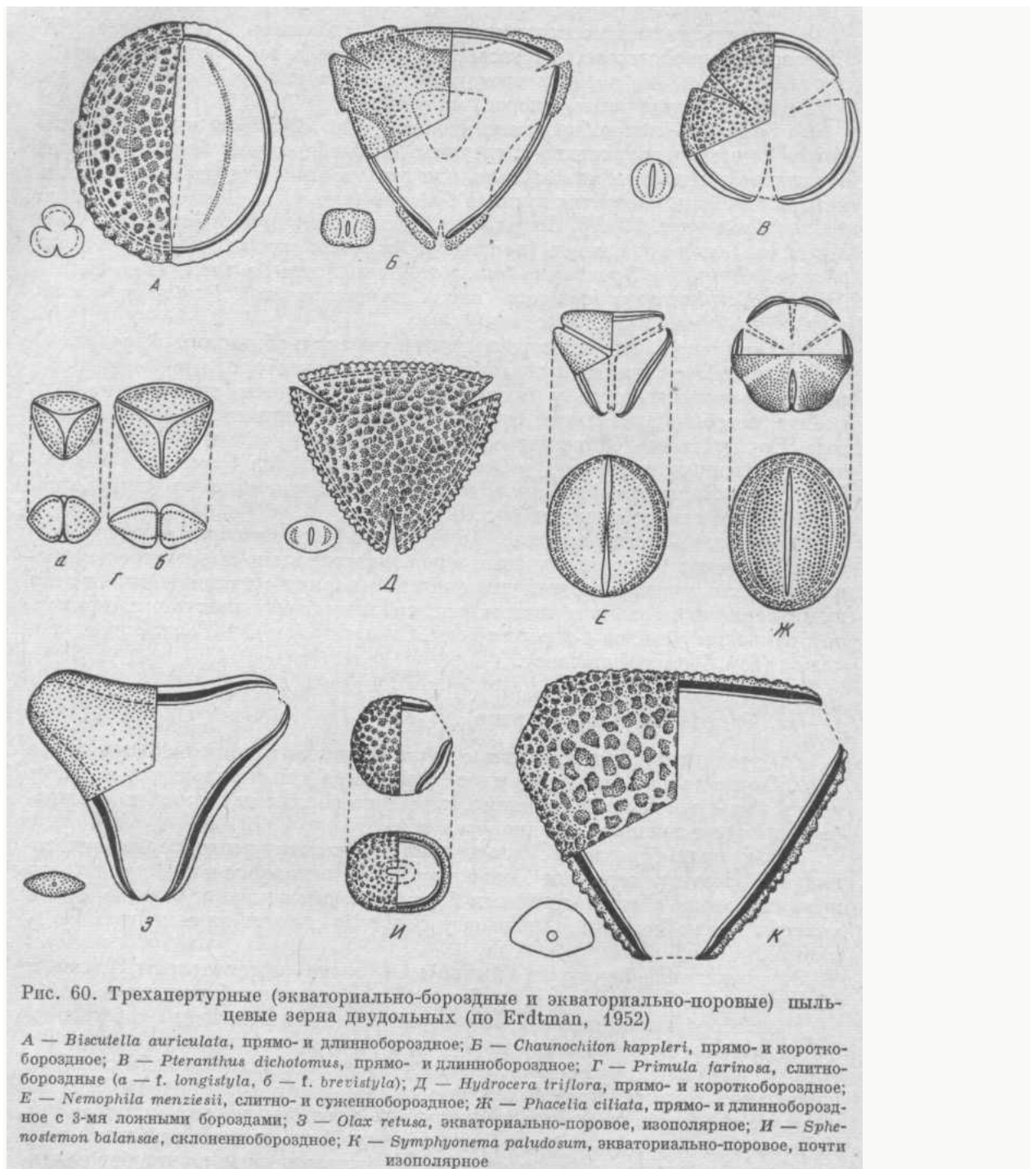


Рис. 60. Трехапертурные (экваториально-бороздные и экваториально-поровые) пыльцевые зерна двудольных (по Erdtman, 1952)

A — *Biscutella auriculata*, прямо- и длиннороздное; Б — *Chaunochiton kappleri*, прямо- и короткобороздное; В — *Pteranthus dichotomus*, прямо- и длиннороздное; Г — *Primula farinosa*, слитнобороздное (а — *f. longistyla*, б — *f. brevistyla*); Д — *Hydrocera triflora*, прямо- и короткобороздное; Е — *Nemophila menziesii*, слитно- и суженнобороздное; Ж — *Phacelia ciliata*, прямо- и длиннороздное с 3-мя ложными бороздами; З — *Olox retusa*, экваториально-поровое, изополярное; И — *Sphenostemon balansae*, склоненнобороздное; К — *Symphyonema paludosum*, экваториально-поровое, почти изополярное

У некоторых представителей семейств Podophyllaceae, Myrothamnaceae, Droseraceae, Caesalpiniaceae экваториально-3-бороздные зерна остаются соединенными в тетрады, а у видов *Cladopus* (сем. Podostemaceae) — в диады.

Склоненнобороздные (clinocolpate) экваториально-3-апертурные пыльцевые зерна — очень редкий тип пыльцы; примером, по-видимому, могут служить короткобороздные (короткосложнобороздные) зерна видов *Sphenostemon* (рис. 60, Я).

б) Зонально-поровые (zonoporate) трехапертурные пыльцевые зерна обнаружены у представителей более чем трех десятков семейств. Как правило, они экваториально-3-поровые, т. е. собственно-3-поровые,

изополярные, как, например, у *Cannabissaliva* (сем. Cannabiaceae), у тутовых *Ficusacrocarpa*, *Streblusasper* и др., у видов *Olax* (рис. 60, 3), *Liriosma* и *Ptychopetalum* (сем. Olacaceae), у некоторых крапивных, гвоздичных, липовых, стеркулиевых, мотыльковых, санталовых, ворсянковых и других.

Но отмечены и почти изополярные зерна, например, у *Medusagyneoppositifolia* (см. рис. 17, Б) из сем. Medusagynaceae, у ряда протейных: *Adenanthosbarbigera*, *Cenarrhenespaniculata*, *Symphyonemamontan* и *S. paludosum* (рис. 60, К) и многих других.

Иногда радиально-симметричными 3-поровыми бывают пыльцевые зерна у видов, которым более свойственна билатерально-симметричная зонально-2-поровая пыльца, это отмечено у *Cytinushypocistis* (сем. Rafflesiaceae) и *Iteavirginica* (сем. Iteaceae); здесь пыльцевые зерна также почти изополярны.

У относительно немногих видов экваториально-3-поровые пыльцевые зерна остаются соединенными в тетрады; это отмечено, например, у *Casasiaekmanii*, *Gardeniacoronaria* (сем. Rubiaceae) и некоторых других.

в) Зонально-сложнобороздные (zonocolporate) трехапертурные пыльцевые зерна экваториально-3-сложнобороздны, прямобороздны, изополярны, т. е. могут быть названы собственно-3-сложнобороздными (рис. 61, А). Как уже отмечалось, такой тип пыльцевых зерен оказывается наиболее обычным для большинства двудольных покрытосеменных; пыльца этого типа отмечена у представителей множества видов и родов, относящихся более чем к 220 семействам двудольных.

Здесь, как и среди прямобороздных экваториально-3-бороздных пыльцевых зерен, можно отметить длиннбороздные (например, у *Crossosoma*, рис. 61, Б) и короткбороздные зерна (например, у *Rhoipteleachiliantha*, рис. 61; В, *Platycaryastrobilaceae* и многих других).

У некоторых представителей семейств Acanthaceae (рис. 61, Д), Lentibulariaceae, Simaroubaceae, Myrtaceae (рис. 61, Г), Lythraceae и других экваториально-3-сложнобороздные зерна слитнобороздны, а у ряда видов из семейств Malpighiaceae, Sapindaceae (рис. 61, 2) и других зерна двуслитнобороздны.

Немногие из растений, обладающих экваториально-3-сложнобороздными пыльцевыми зернами, как, например, норичниковое *Caprariabiflora* и *Myoporumlaetum* (рис. 61, Я) из семейства Myoporaceae, обнаруживают весьма своеобразное строение апертур. Здесь сложные апертур (борозды) имеют каждая по две внутренние части, расположенные симметрично по отношению к центру апертур и, следовательно, к экватору

пыльцевого зерна. Также известны экваториально-3-сложнобороздные пыльцевые зерна, имеющие по 3–4 «ога» в сложной борозде (например, вербенового *Congeavillosa*).

Для экваториально-3-сложнобороздных пыльцевых зерен некоторых видов двудольных характерно наличие ложных борозд; так, по три ложных борозды (кроме трех сложных борозд) имеют зерна представителей семейств Melastomataceae и Boraginaceae (например, *Heliotropium villosum* и *Tournefortia arguzia*, рис. 61, Ж), а по шесть ложных борозд – дербенниковые *Ginoria americana*, *Nesaea floribunda*.

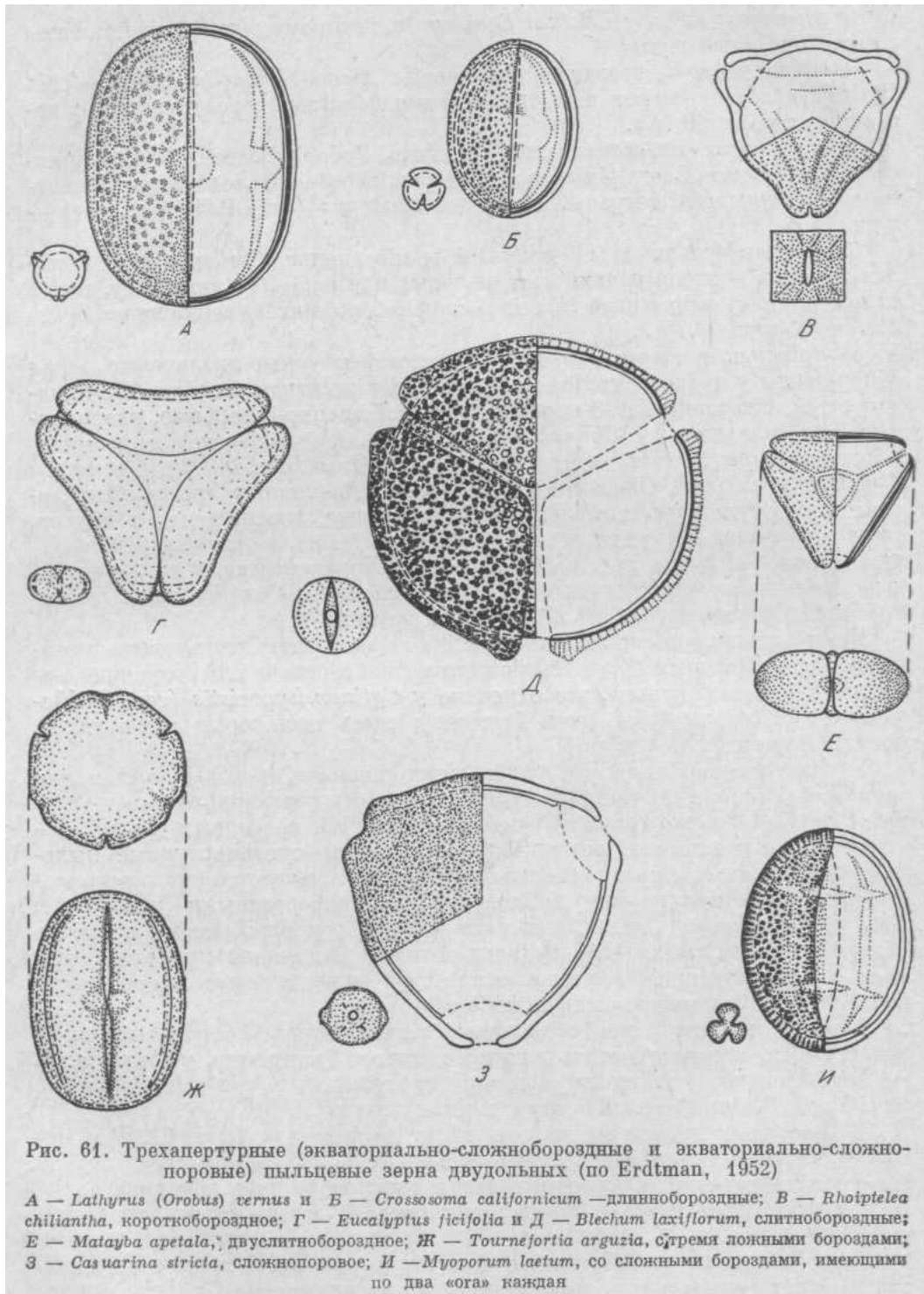


Рис. 61. Трехапертурные (экваториально-сложнобороздные и экваториально-сложно-поровые) пыльцевые зерна двудольных (по Erdtman, 1952)

А — *Lathyrus (Orobus) vernus* и Б — *Crossosoma californicum* — длиннороздные; В — *Rhoiptelea chiliantha*, коротнороздное; Г — *Eucalyptus ficifolia* и Д — *Blechnum laxiflorum*, слитнороздные; Е — *Matayba apetala*, двуслитнороздное; Ж — *Tournefortia arguzia*, с тремя ложными бороздами; З — *Casuarina stricta*, сложнороздное; И — *Muoporum laetum*, со сложными бороздами, имеющими по два «ога» каждая

Соединенными в тетрады экваториально-3-сложнобороздные пыльцевые зерна остаются у представителей многих семейств двудольных: *Pyrolaceae*, *Ericaceae*, *Empetraceae*, *Cornaceae*, *Celastraceae* и др.

У некоторых видов относительно немногих семейств экваториально-3-сложнобороздные зерна изредка встречаются вместе с обычными для этих растений зернами других типов, например, у *Casuarina arguta* (сем. *Flacourtiaceae*) и *Sacoglottis procera* (сем. *Linaceae*) с 4-сложнобороздными, у *Juliania adstringens* (сем. *Julianiaceae*) с 5-сложнобороздными, у *Natsiatum herpeticum* (сем. *Isacaceae*) с 6–7-сложнобороздными.

г) Зонально-сложнопоровые (zonoporogate) 3-апертурные пыльцевые зерна экваториально-сложнопоровые, т. е. собственно-3-сложнопоровые. Они обнаружены у представителей приблизительно десятка семейств двудольных покрытосеменных, причем ряда семейств надпорядка сержкоцветных (*Amentiferae*) – *Casuarinaceae* (рис. 61,3), *Betulaceae*, *Corylaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae* – они весьма типичны, но в других семействах встречены лишь у большего (сем. *Onagraceae*) или меньшего (сем. *Isacaceae*, сем. *Balanophoraceae* и др.) числа видов.

У некоторых кипрейных (*Onagraceae*) экваториально-3-сложнопоровые пыльцевые зерна остаются соединенными в тетрады.

#### IV. *Четырехапертурные* (tetratreme)

Четырехапертурные пыльцевые зерна двудольных либо зонально-апертурны, либо (значительно реже) рассеянно-апертурны.

1. Зонально-апертурные (zonotreme) зерна экваториально-апертурны, т. е. однозонально-венечноапертурны (monozono-stephanotreme), чаще всего это экваториально-4-сложнобороздные зерна (отмечены у отдельных представителей более чем 50 семейств), реже – экваториально-4-бороздные (некоторые виды приблизительно трех десятков семейств), еще реже – экваториально-4-поровые (свыше десятка семейств) и крайне редко – экваториально-4-сложнопоровые.

а) Зонально-бороздные (zonocolpate), а именно, экваториально-4-бороздные пыльцевые зерна, либо прямобороздны (orthocolpate), либо кособороздны (loxocolpate).

Интересно, что экваториально-4-бороздные зерна у растений, где они отмечены, встречаются обычно наряду со столь же обычными для этих растений зернами других типов: либо с экваториально-3-бороздными зернами (представители семейств *Plumbaginaceae*, *Rubiaceae*, *Cuscutaceae*, *Scrophulariaceae* и др.), либо с экваториально-5- и экваториально-6-борозд-



ными(представители семейств Ulmaceae, Balanophoraceae, Campanulaceae, Stylidiaceae и др.).

Но у представителей ряда семейств экваториально-4-бороздные зерна встречаются лишь изредка наряду с типичными для этих растений экваториально-3-бороздными зернами (например, некоторые виды семейств Tamaricaceae, Frankeniaceae, Linaceae и др.) или экваториально-6-бороздными зернами (напр., *Nothofagus pumilio* из сем. Fagaceae).

Прямобороздные 4-апертурные зерна обычно радиально-симметричны; по-видимому, такие зерна следует считать собственно-4-бороздными. Они обычно короткобороздны (например, *Desmostachys preussii*, рис. 62, А), но у некоторых видов длиннороздны (например, *Cuscuta epilinum*).

Кроме того, среди прямобороздной экваториально-4-апертурной пыльцы выделяется группа зерен, имеющих билатеральную симметрию. Такая пыльца обнаружена наряду с радиально-симметричной 3-бороздной у *Lollydora* (сем. Connaraceae) и у видов недотроги (*Impatiens*) из бальзаминовых (рис. 62, Д). Форма проксимальной стороны таких зерен обычно отличается от формы дистальной стороны, т. е. эти пыльцевые зерна следует считать почти изополярными.

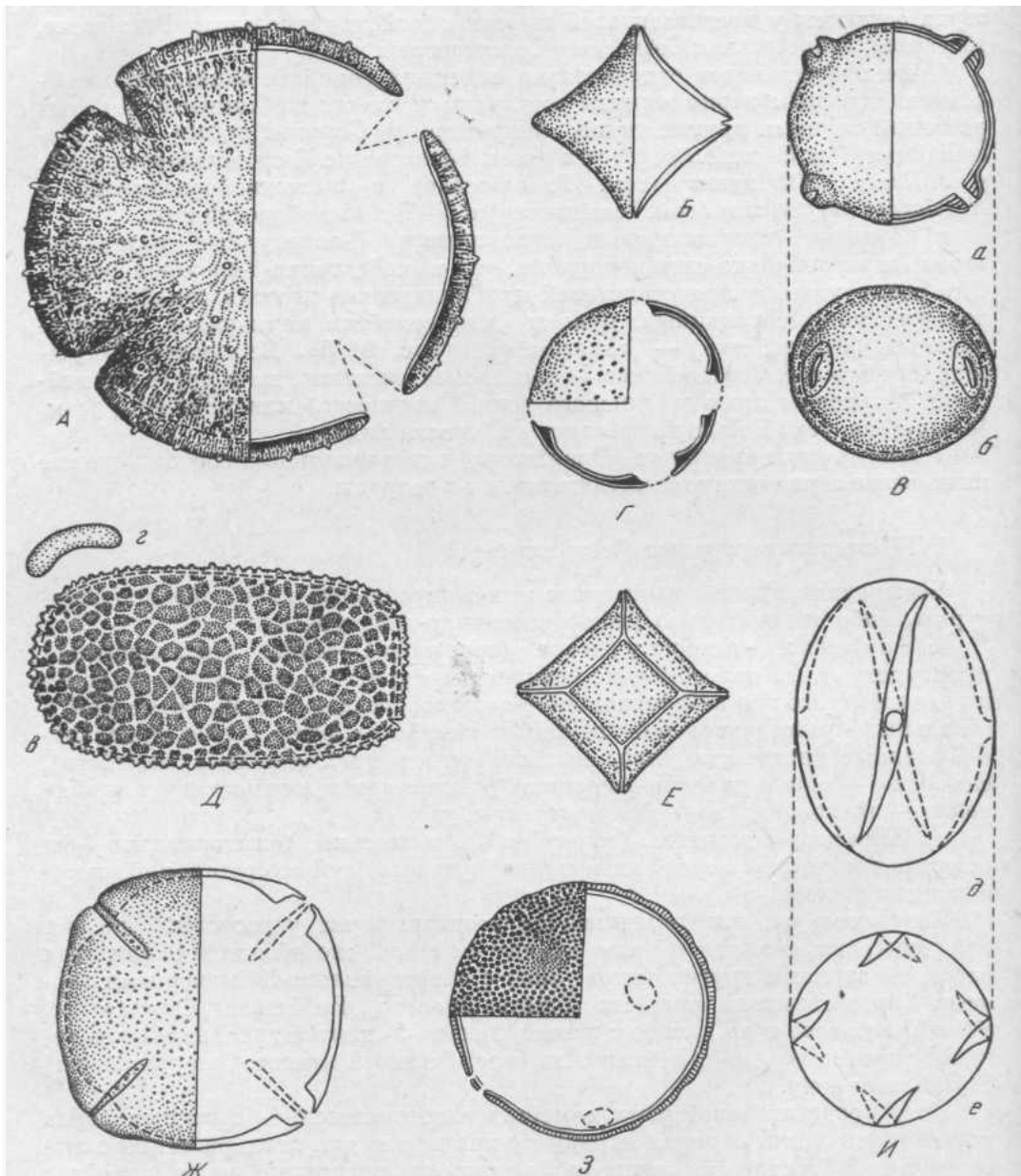


Рис. 62. Четырехпертурные пыльцевые зерна двудольных

А — *Desmostachys preussii*, экваториально-прямобороздное, короткобороздное; Б — *Harmandia mekongensis*, экваториально-поровое, радиально-симметричное; В — *Myriophyllum spicatum*, экваториально-кособороздное, короткобороздное, а — полярное, и б — экваториальное положения; Г — *Langsdorffia hypogaea*, экваториально-поровое с одной (экваториальной) плоскостью симметрии; Д — *Impatiens sultani*, экваториально-прямобороздное билатерально-симметричное, а — полярное и з — экваториальное положения; Е — *Metrosideros linearis*, экваториально-сложнобороздное, двуслитнобороздное; Ж — *Melia azedarach*, экваториально-сложнобороздное, прямобороздное; З — *Pistacia lentiscus*, рассеянно-поровое; И — *Nitraria schoberi*, экваториально-сложнобороздное; кособороздное, д — экваториальное и е — полярное положения (А — З по Erdtman, 1952, И — по Сладкову, 1953)

Кособороздные пыльцевые зерна представляют собой редкий тип экваториально-4-бороздной пыльцы. Такие зерна отмечены, например, у *Myriophyllum spicatum* (сем. Haloragaceae); борозды здесь короткие (рис. 62,5).

б) Зонально-поровые (zonoporate), а именно экваториально-4-поровые пыльцевые зерна встречаются у относительно немногих представителей не

большого числа семейств. Типичные экваториально-4-поровые зерна радиально-симметричны, как, например, у *Harmandiamekongensis* из семейства Aptandraceae (рис. 62, Б); их следует считать собственно-4-поровыми.

Но известны и пыльцевые зерна, поры которых расположены по экватору зерна на неравновеликих расстояниях одна от другой, как это наблюдается, например, у *Langsdorffiahypogaea* из сем. Balanophoraceae (рис. 62, Г); такие пыльцевые зерна имеют лишь одну плоскость симметрии, совпадающую с экваториальной плоскостью зерна, и их, по-видимому, вернее относить к категории неправильно-апертурных (см. стр. 144). Лишь для немногих растений, например для некоторых видов рода *Trigonia* из сем. Trigoniaceae, характерны только экваториально-4-поровые зерна; у большинства растений, характеризующихся пылью этого типа, такие пыльцевые зерна встречаются в преобладающем числе вместе с немногочисленными экваториально-3-поровыми или экваториально-5-поровыми (представители семейств Aptandraceae, Balanophoraceae). Для некоторых растений экваториально-4-поровые зерна характерны так же, как и экваториально-3-поровые или экваториально-5-поровые (некоторые виды из семейства Tiliaceae, Sapindaceae, Loganiaceae и др.).

В нескольких семействах (Mogaseae, Papilionaceae, Olacaceae и др.) экваториально-4-поровые пыльцевые зерна изредка встречаются у отдельных видов наряду с характерными для последних экваториально-3-поровыми зёрнами.

в) Зонально-сложнобороздные (zonocolpate) 4-апертурные пыльцевые зерна экваториально-сложнобороздны; почти все они прямобороздны (orthocolpate) и могут быть названы собственно-4-сложнобороздными; кособороздные (loxocolpate) зерна крайне редки.

Прямобороздные экваториально-4-сложнобороздные зерна типичны для отдельных видов полутора-двух десятков семейств, например, для *Meliaazedarach* (см. рис. 62, Ж), *Cedrelamexicana* и других из семейства Meliaceae, *Viola tricolor* из семейства Violaceae, *Monachochlamysflagellaris* (сем. Acanthaceae), *Lysimachia hillebrandii* (сем. Primulaceae) и др.

Пыльцевые зерна некоторых видов имеют очень короткие сложные борозды, например *Reevesiapubescens* (сем. Sterculiaceae), *Hoheriapopulnea* (сем. Malvaceae) и др. Пыльцевые зерна *Metrosideroslinearis* (сем. Myrtaceae) двуслитнобороздны (рис. 62, Е). У зерен *Penaetamucronata* (сем. Rapaecaeae), кроме четырех сложных борозд, имеются чередующиеся с последними четыре бороздовидные желобка, а у пыльцы *Hygrophilaspinosa* (сем. Acanthaceae) – 12 ложных борозд.

Для некоторых видов наряду с экваториально-4-сложнобороздной пылью характерна экваториально-3-сложнобороздная (некоторые представители семейств *Ericaceae*, *Sapotaceae*, *Arosynaceae* и др.), экваториально-5-сложнобороздная пыльца (отдельные виды семейств *Sterculiaceae*, *Saxifragaceae*, *Scrophulariaceae* и др.), экваториально-6-сложнобороздная (в семействах *Euphorbiaceae*, *Sneoraceae*) и пыльца с большим (до 8) числом сложных борозд (например, *Aliciellatriodon* из сем. *Polemoniaceae*).

У ряда видов экваториально-4-сложнобороздные зерна встречаются изредка вместе с типичными для этих растений экваториально-3-сложнобороздными зернами (например, в семействах *Fagaceae*, *Lythraceae*, *Onagraceae*, *Rutaceae*, *Campanulaceae* и др.) или экваториально-5-сложнобороздными зернами (например, *Julianiaadstringens* из сем. *Julianiaceae*). Кособороздные экваториально-4-сложнобороздные пыльцевые зерна, имеющие длинные борозды, отмечены, например, у *Nitrariaschoberi* (сем. *Zygorphyllaceae*) наряду с типичными для этого растения прямобороздными экваториально-3-сложнобороздными зернами (рис. 62, И).

г) Зонально-сложнопоровые (*zonoporolate*), а именно экваториально-4-сложнопоровые пыльцевые зерна встречаются изредка у немногих видов, для которых типична экваториально-3-сложнопоровая пыльца, например, у представителей семейства *Betulaceae*, у *Thonningiamalagastica* (сем. *Balanophoraceae*).

2. Рассеянно-апертурные (*panotreme*) пыльцевые зерна с четырьмя апертурами обнаружены у относительно немногих растений, эти зерна либо рассеянно-поровые, либо рассеянно-сложнобороздные.

а) Рассеянно-4-поровые (4-*panoporolate*) зерна характерны для ряда видов рода *Pistacia* (сем. *Anacardiaceae*), например для *P. palaestina*, *P. Lentiscus* (рис. 62,3) и других, причем у многих из этих видов образуются также зерна с большим, чем четыре, числом пор (5–8 пор).

Кроме того, рассеянно-4-поровые зерна отмечены у *Suregadazanzibarensis* (сем. *Euphorbiaceae*), у *Triaspilateriflora* (сем. *Malpighiaceae*), встречены наряду с экваториально-3-поровыми у *Hachetteaneocaledonica* (сем. *Balanophoraceae*) и некоторых других растений.

б) Рассеянно-4-сложнобороздные (4-*panocolporolate*) пыльцевые зерна известны, например, у *Anthodiscusobovalis* (сем. *Caryocaraceae*) наряду с рассеянно-6-сложнобороздными.

## V. Пятиапертурные (*pentatreme*)

Среди пятиапертурных пыльцевых зерен двудольных отмечены зонально-апертурные и рассеянно-апертурные; последние крайне редки.

1. Зонально-апертурные (zonotreme) зерна экваториально-апертурны, т. е. однозонально-венечноапертурны (monozono-stephanotreme), причем из зонально-5-апертурных зерен наиболее обычны экваториально-5-сложнобороздные (обнаружены у отдельных видов приблизительно 20 семейств), более редки экваториально-5-бороздные и экваториально-5-поровые зерна, и лишь у нескольких видов отмечены экваториально-5-сложнопоровые зерна.

а) Зонально-бороздные (zonocolpate), т. е. экваториально-5-бороздные пыльцевые зерна прямобороздны (orthocolpate). Они характерны, например, для *Phyllachnedubia* (сем. Stylidiaceae), *Limoniastrummonopetalum* (сем. Plumbaginaceae).

У ряда видов из семейств Ulmaceae (например, *Planeraaquatica*, *Hemipteleadavidii*, рис. 63, А), Balanopraceae (*Balanopstheophrasta*), Verbenaceae (*Bouchealinifolia*), Haloragaceae (*Myriophyllumspicatum*), Balanophoraceae (*Mystropetalonthomii*) экваториально-5-бороздные зерна образуются наряду с экваториально-4-бороздными и (у последних двух видов) также и экваториально-3-бороздными, а у мареновых *Carlemanniagriffithii* и *Ilenriqueziaverticillata*, у *Alluaudiahamberli* (сем. Didiereaceae) и *Loudoniaaurea* (сем. Haloragaceae) экваториально-5-бороздная пыльца формируется наряду с экваториально-6-бороздной и (у последнего вида) также и экваториально-7-бороздной.

У нескольких видов, как, например, у *Desmostachyspreussii* (сем. Icacinaceae), *Thelygonumjaponicum* (сем. Thelygonaceae), *Buechnerafloridana* (сем. Scrophulariaceae) экваториально-5-бороздная пыльца возникает лишь изредка вместе с характерными для этих видов экваториально-4-бороздными зернами.

б) Зонально-поровые (zonoporate) пятиапертурные зерна экваториально-5-поровые. Они обычны для немногих видов, как, например, для моло чайного *Petalostigma pubescens*, для *Alangiumsalviifolium* (сем. Alangiaceae), где образуются наряду с экваториально-4-поровыми, для крапивного *Pellioniadaveauana* (рис. 63, Б), где возникают наряду с экваториально-3-и экваториально-4-поровыми.

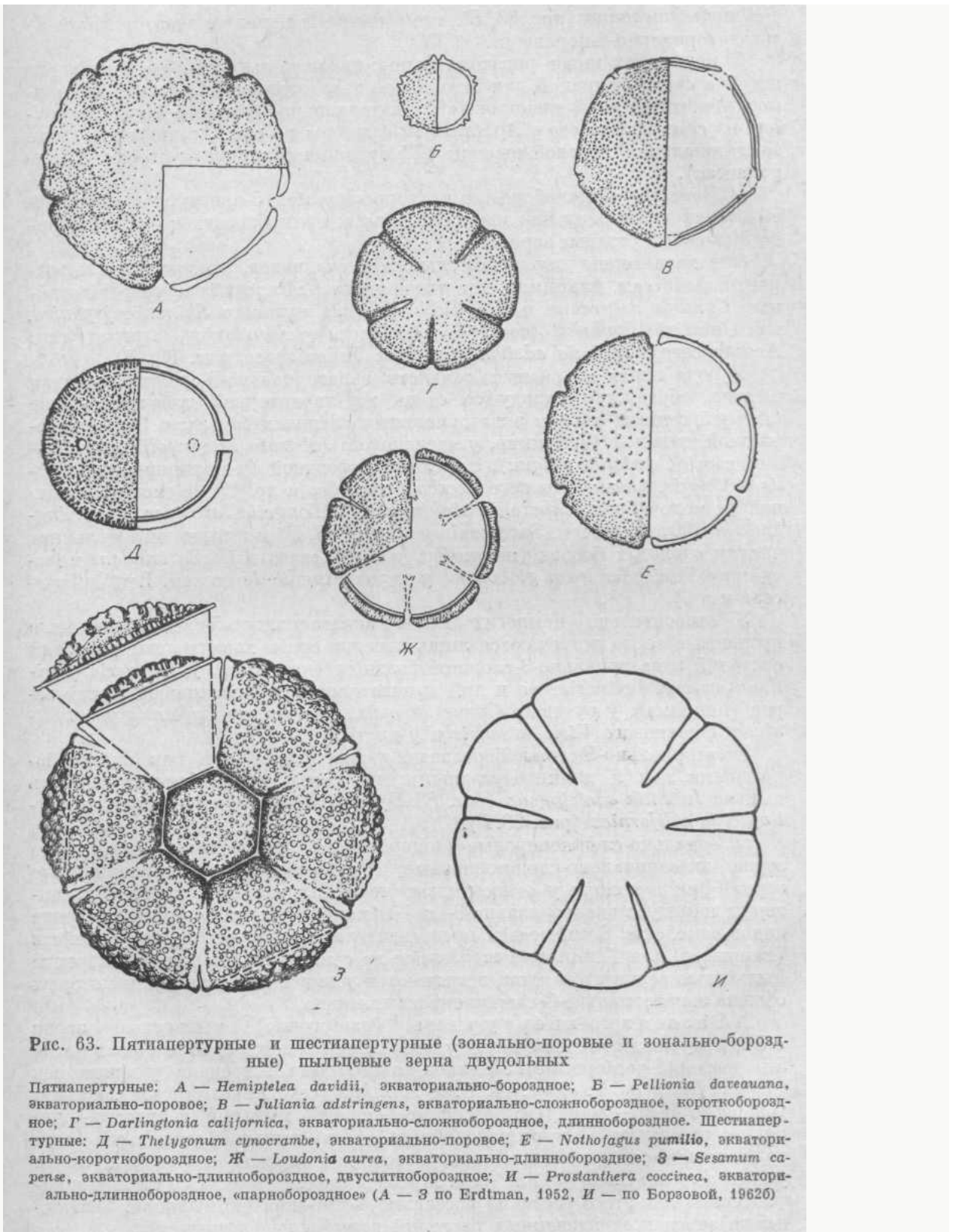


Рис. 63. Пятипертурные и шестипертурные (зонально-поровые и зонально-бороздные) пыльцевые зерна двудольных

Пятипертурные: А — *Hemiptelea davidii*, экваториально-бороздное; Б — *Pellionia daveauana*, экваториально-поровое; В — *Juliania adstringens*, экваториально-сложнобороздное, короткобороздное; Г — *Darlingtonia californica*, экваториально-сложнобороздное, длиннороздное. Шестипертурные: Д — *Thelygonum cynocrambe*, экваториально-поровое; Е — *Nothofagus pumilio*, экваториально-короткобороздное; Ж — *Loudonia aurea*, экваториально-длиннороздное; З — *Sesamum capense*, экваториально-длиннороздное, двуслитнороздное; И — *Prostanthera coccinea*, экваториально-длиннороздное, «парнороздное» (А — З по Erdman, 1952, И — по Борзовой, 1962б)

У некоторых видов экваториально-5-поровая пыльца обнаруживается изредка среди типичной для этих видов экваториально-3-поровой (например, некоторые колокольчиковые), экваториально-4-поровой (*Labordiahel-leriz*

сем. Loganiaceae, *Aptandraliriosmoides* из сем. Aptandraceae) или экваториально-6-поровой пыльцы (*Thelygonum cynocrambe* из сем. Thelygonaceae).

в) Зонально-сложнобороздные (zonocolporate) 5-апертурные пыльцевые зерна экваториально-сложнобороздны и прямобороздны; это собственно-5-сложнобороздные зерна.

Они характерны для значительного числа видов, относящихся к разным семействам, например для тыквенного *Echinocystislobata*, молочайных *Cunuriaspruceana* и *Oldfieldiaafricana*, рутового *Skimmiajaponica*, для *Quintiniafawkneri* (сем. Escalloniaceae), *Mendonica aspera* (сем. Acanthaceae), *Juliania adstringens* (сем. Julianiaceae, рис. 63, В).

У ряда видов из разных семейств экваториально-5-сложнобороздная пыльца образуется наряду со столь же характерной для этих видов пыльцой с иным числом экваториальных сложных борозд: с 3-сложнобороздной пыльцой (например, у пасленового *Jaborosa integrifolia* и цезальпиниевого *Ceratonia siliqua*), с 4-сложнобороздной (у норичникового *Diclis petiolaris*, камнеломкового *Ixerba brexioides* и др.), с 6-сложнобороздной (у молочайных *Caperonia stuhlmannii* и *Longetia buxoides*, у *Darlingtonia californica* из сем. Sarracenaceae, рис. 63, Г) и с пыльцой с большим числом сложных борозд (например, у синюхового *Aliciella triodon*, молочайного *Toxicodendrum globosum*, у видов *Pinguicula* из сем. Lentibulariaceae и др.).

У относительно немногих видов экваториально-5-сложнобороздные пыльцевые зерна встречаются лишь изредка среди характерных для этих растений экваториально-3-сложнобороздных (например, у *Leitneriafloridana* из сем. Leitneriaceae и др.) и экваториально-4-сложнобороздных зерен (например, у рутового *Citrussinensis*, тыквенного *Cyclantheranaudiniana*, фиалкового *Violaarvensis* и у других).

Экваториально-5-сложнобороздые зерна могут быть как короткобороздными, так и длиннобороздными; примером первых может служить пыльца *Julianiaadstringens* (рис. 63,5), примером вторых – пыльца *Darlingtoniacalifornica* (рис. 63. Г).

г) Зонально-сложнопоровые (zonoporolate) 5-апертурные пыльцевые зерна экваториально-сложнопоровые; это собственно-5-сложнопоровые зерна. Они известны у относительно немногих растений, причем характерны наряду с экваториально-3- и 4-сложнопоровыми зёрнами для ряда видов семейства Betulaceae и представителей некоторых других семейств (например, для *Thonningiamelagastica* из сем. Balanophoraceae). Изредка

пыльцевые зерна этого типа встречаются у видов *Casuarina*, для которых обычна экваториально-3-сложнопоровая пыльца.

2. Рассеянно апертурные (pantotreme) пыльцевые зерна с 5 аперттурами отмечены лишь у нескольких видов; зерна эти рассеянно-5-поровые (5-pantoporate). Пыльца такого типа встречена у фисташек *Pistacialentiscus*, *P. chinensis*, *P. Terebinthus* (сем. Anacardiaceae), причем у первого вида – наряду с рассеянно-4-поровой пыльцой, у второго – наряду с рассеянно-4-6-многопоровой (до 8 пор) пыльцой, у третьего – изредка в массе обычной для него рассеянно-4-поровой пыльцы, а также у *Myzodendronlinearifolium* (сем. Myzodendraceae) вместе со столь же характерной для этого растения рассеянно-4- и 6-поровой пыльцой. У пыльцевых зерен всех названных растений поры неясно выражены.

#### VI. Шестиапертурные(hexatrema)

Шестиапертурные пыльцевые зерна двудольных могут быть классифицированы как зонально-апертурные (таких большинство), двузонально-апертурные (крайне редкий тип) и рассеянно-апертурные (свойственны относительно немногим растениям).

1. Зонально-апертурные (zonotreme), т. е. однозонально-венечноапертурные (monozono-stephanotreme) пыльцевые зерна представлены зонально-бороздным, зонально-поровым, зонально-сложнобороздным и зонально-сложнопоровым типами; все они экваториально-апертурные.

а) Зонально-бороздные (zonocolpate) 6-апертурные, т. е. экваториально-6-бороздные зерна встречены у отдельных представителей приблизительно десятка семейств. Такая пыльца типична, например, для букового *Nothofaguspumilio*(рис. 63, E), маренового *Leptoderrnslanceolata*, губоцветного *Catopheriachiapensis*, для *Sesamumcapense* (рис. 63, 3) из сем. Pedaliaceae, *Stylidiumdichotomum* (сем. Stylidiaceae) и др.

У некоторых видов экваториально-6-бороздные пыльцевые зерна образуются наряду с равно типичными для этих растений зернами с меньшим или большим числом борозд, например у колокольчикового *Codonopsisvinciflora* (4–6 борозд), маренового *Carlemanniagriffithii* (5–6 борозд), у *Loudoniaaurea*(рис. 63, Ж) из сем. Haloragaceae (5–7 борозд), у макового *Eschscholtziapulchella* (6–7 борозд) и др.

Пыльца этого типа может быть и длиннороздной, как, например, у *Catopheriachiapensis*или у *Loudoniaaurea* (рис. 63, Ж), и короткороздной (например, *Nothofaguspumilio*, рис. 63, E); пыльцевые зерна *Sesamumcapense* (рис. 63,3), по-видимому, следует считать двуслитнороздными, а у *Loudoniaaurea* (рис. 63, Ж) как бы намечается тенденция к двуслитнороздности. Весьма интересны случаи «парнороздности»



экваториально-6-бороздных пыльцевых зерен, т. е. радиально-симметричного расположения шести борозд тремя парами. Такое строение пыльцы отмечено, например у *Tetrapathaea* из сем. Passifloraceae и у губоцветных *Prostantheracoccinea* (рис. 63, И) и *P. chlorantha*.

б) Зонально-поровые (zonoporate) 6-апертурные, т. е. экваториально-6-поровые зерна типичны лишь для нескольких видов двудольных, например для *Barteriadewawreii* и *B. fistulosai* из сем. Flacourtiaceae, для *Thelygonum cynocrambe* (см. рис. 63, Д) из сем. Thelygonaceae.

Как уклонная форма этот тип пыльцы встречается изредка, например у молочайного *Petalostigma pubescens* среди обычной для этого вида экваториально-5-поровой пыльцы, а у *Labordia hedyosmifolia* (сем. Loganiaceae) – среди экваториально-3-4-поровой пыльцы.

в) Зонально-сложнобороздные (zonocolporate) 6-апертурные, т. е. экваториально-6-сложнобороздные пыльцевые зерна известны у отдельных представителей двух десятков семейств. Они типичны, например, для цезальпиниевого *Afzelia quanzensis* (рис. 64, А), норичникового *Diclisreptans*, колокольчикового *Platycodon grandiflorum*, молочайного *Mischodon zeylanicum* и др.

Для ряда видов из разных семейств экваториально-6-бороздная пыльца типична наряду с пыльцевыми зернами, обладающими 4, 5, 7 и 8 сложными бороздами. Некоторые из этих видов отмечены выше; здесь упомянем экваториально-4-6-сложнобороздные зерна *Neochamaelea pulverulenta* (рис. 64, Б) из сем. Gneoraceae, зерна с 6–7 сложными бороздами норичникового *Nemesia affinis* и орехового *Pterocaryastenoptera*, 6–8-сложнобороздную пыльцу бурачникового *Borago orientalis* и стеркулиевого *Waltheria americana*; перечень этот может быть продолжен.

У немногих видов экваториально-6-сложнобороздная пыльца изредка встречается вместе с типичной для них 3-, 4 или 5-сложнобороздной, например, у *Leitneria floridana* (сем. Leitneriaceae), рутового *Cusparia aulei*, у *Hygrophila spinosa* (сем. Acanthaceae).

У одних видов экваториально-6-сложнобороздные зерна короткобороздны, у других – длиннороздны (рис. 64, Б и рис. 64, А).

У двух представителей семейства молочайных – у *Breyniopsis pierreii* и *Agneiabacciformis* – каждая из шести экваториальных борозд пыльцевого зерна имеет по два «ога» (рис. 61, И и рис. 65, Г).

г) Зонально-сложнопоровые (zonoporate) 6-апертурные, т. е. экваториально-6-сложнопоровые пыльцевые зерна отмечены у представителей семейства Betulaceae (например, у *Alnus*). Здесь пыльца такого типа об-

разуется наряду с пыльцевыми зернами, имеющими иное, обычно меньшее (3–5), реже – большее (7) число сложных экваториальных пор.

2. Двухзонально-апертурные (dizonotreme) б-апертурные пыльцевые зерна представлены двухзонально-бороздной, двухзонально-поровой и двухзонально-сложнобороздной пылью; эти типы очень редки. Апертуры здесь расположены по обе стороны экватора пыльцевого зерна (3 + 3), причем они находятся на равном расстоянии от экватора и образуют три пары (рис. 64, В), так что пыльцевое зерно остается радиально-симметричным (при проведении плоскостей через полярную ось), а экваториальная плоскость делит его на две симметричные половины.

а) Двухзонально-бороздные (dizonocolpate) пыльцевые зерна. К этому типу, по-видимому, следует отнести пылю ремнецветных *Amylothecadjamuensis* и *Lepeostegeteselmeri*; борозды («полуборозды») здесь короткие, причем у второго вида они соединяются у полюсов (слитнобороздность или «слитнополубороздность»).

б) Двухзонально-поровые (dizonoporate) пыльцевые зерна обнаружены у некоторых видов семейства Olacaceae: *Anacolosagriffithii*, *A. Lutea* (рис. 64,5), *Cathedracrassijolia*, *Ptychopetalumpetlolatum*.

в) Двухзонально-сложнобороздные (dizonocolporate) пыльцевые зерна свойственны, по-видимому, некоторым розоцветным, например *Grielumtenuifolium*, *G. humifusum*, *Neuradaprocombens*; здесь каждая полуборозда имеет свой «ос»; полуборозды сливаются у полюсов.

3. Рассеянно-апертурные (pantotreme) б – апертурные пыльцевые зерна могут быть охарактеризованы в основном как рассеяннобороздные, рассеянно-поровые и рассеянно-сложнобороздные; они свойственны отдельным представителям приблизительно двух десятков семейств, причем у многих из этих растений рассеянно-б-апертурные зерна представляют собой не основную, а уклонный тип пыли, сопутствующий основному.

а) Рассеянно-бороздные (pantocolpate) б-апертурные пыльцевые зерна обнаруживают известную правильность в расположении борозд. Длинные оси борозд таких зерен, если их продолжить в обе стороны до соединения с двумя другими с каждой стороны, образуют все вместе как бы ребра правильного тетраэдра; особенно хорошо это видно у пыльцевых зерен с длинными бороздами, например у пыли гвоздичного *Spergularvensis* (рис. 64, Г), хуже – у зерен с короткими бороздами, например у *Basellarubra* (рис. 64, Д) из семейства Basellaceae (для описания рассеянно-апертурных пыльцевых зерен не следует употреблять термины «длиннобороздные» и «короткобороздные», так как они имеют специальное значение для характеристики зонально-апертурной пыли).

Для названных и еще немногих видов это основной тип пыльцевых зерен, но у некоторых такая пыльца встречается наряду с типичной для них экваториально-3-бороздной пыльцой, например, у *Euptelea polyandra* (сем. Eupteleaceae), *Claytonia acutifolia* (сем. Portulacaceae), *Asleropeia amblyocarpa* (сем. Astoropeiaceae), *Dicentra formosae* и *D. Oregona* (сем. Fumariaceae) и некоторых других.

Эрдтман (Erdlman, 1952) упоминает об очень интересной форме пыльцевых зерен свинчаткового *Plumbagella micrantha*, где имеются две короткие (полярные) борозды и четыре крупные. Возможно, это одна из промежуточных ступеней перехода от экваториально-3-бороздных зерен к рассеянно-6-бороздным через экваториально-4-кособороздные.

б) Рассеянно-поровые (pantoporate) 6-апертурные пыльцевые зерна типичны для относительно немногих видов, например для *Halophytum ameghinoi* (сем. Halophytaceae), *Fumaria officinalis* и *F. anatolica* (из сем. Fumariaceae (для последнего вида характерны и 12-поровые зерна), для нескольких видов *Pistacia* (сем. Anacardiaceae), где 6-поровые зерна образуются наряду с 7–8-поровыми, для *Alternanthera gracilis* (сем. Amaranthaceae), у которого более обычны 12-поровые зерна, и для некоторых других.

У рассеянно-6-поровых пыльцевых зерен, имеющих угловатые очертания (например, у *Fumaria officinalis*, рис. 64, Ж), обнаруживается определенная правильность в расположении пор, позволяющая предположить связь этого типа пыльцы с предыдущим (рассеянно-6-бороздным); при этом поры рассеянно-6-поровых зерен соответствуют центральным участкам борозд рассеянно-6-бороздных зерен.

в) Рассеянно-сложнобороздные (pantocolporate) 6-апертурные пыльцевые зерна известны лишь у нескольких видов разных семейств преимущественно как сопутствующий тип пыльцы; например, они отмечены у некоторых ив (сем. Salicaceae) и у парнолистникового *Nitrafiaschoberia* среди типичных для этих растений экваториально-3-сложнобороздных зерен, у липового *Grewia asiatica* среди экваториально-4-сложнобороздных зерен, у *Anathodiscus obovalis* (сем. Caryocaraceae) наряду с рассеянно-4-сложнобороздной пыльцой.

## VII. Многоапертурные (polytreme)

Многоапертурные пыльцевые зерна двудольных зонально-апертурны, двузонально-апертурны и рассеянно-апертурны.

1. Зонально-апертурные (zonotreme) многоапертурные зерна экваториально-апертурны, т. е. однозонально-венечноапертурны (monozono-

stephanotreme), и могут быть подразделены на зонально-бороздные, зонально-поровые (редкий тип), зонально-сложнобороздные и зонально-сложнопоровые (редкий тип). Встречена зонально-многоапертурная пыльца у отдельных видов приблизительно трех десятков семейств.

а) Зонально-бороздные (zonocolpate), т. е. экваториально-многобороздные пыльцевые зерна прямобороздны; они типичны для единичных видов некоторых семейств, но в немногих семействах (Cucurbitaceae, Pedaliaceae, Campanulaceae) пыльца такого типа характерна для ряда видов.

Например, экваториально-7-бороздные пыльцевые зерна образуют *Sicyosangulatus* (сем. Cucurbitaceae), *Harpegophytumprocumbens* и *Sesamumalatum* (сем. Pedaliaceae), экваториально-8-бороздные – гречишное *Koenigiadelicatula*, тыквенное *Sicyoscucumerinus*, колокольчиковое *Codonopsisclematoides* др., экваториально-9-бороздные – *Hunnemanniafumariaefolia* из семейства Papaveraceae, *Ceralothecatriloba* из семейства Pedaliaceae, *Leptocodongracilis* из семейства Campanulaceae и др., экваториально-10-бороздные – *Ernodealitoralis* из семейства мареновых и др. экваториально-11-бороздные – *Josephiniagrandiflora* (сем. Pedaliaceae), экваториально-12-бороздные – *Sesamothamnuslugardii* из того же семейства.

У ряда видов типичное число борозд на пыльцевых зернах варьирует, например, у маренового *Phuopsisstylosa* (7–8 борозд), у *Ctenolophonengleri* (рис. 64,3) из сем. Ctenolophonaceae (7–9 борозд), у колокольчиновых *Codonopsiscardiophylla* (8–9 борозд), *Cyananthushookeri* (9–10 борозд) и *C. Lobatus* (8–10 борозд), у видов семейства Pedaliaceae: *Sigmatosiphonguerichii* (9–11 борозд), *Sesamumindicum* (9–13 борозд) и *Sesamothamnussmithii* (11–12 борозд).

Интересно отметить, что у первоцветного *Primulaveris*, вида, обладающего диморфной гетеростилией, пыльцевые зерна отличаются не только размерами, но и числом экваториальных борозд: короткостолбчатые цветки продуцируют экваториально-8-бороздную пыльцу, а длинностолбчатые – экваториально-6–7-бороздную.

б) Зонально-поровые (zonoporate), т. е. экваториально-многопоровые пыльцевые зерна отмечены, например, у синюхового *Collomiagrandiflora* (рис. 64, II), где зерна 8-поровые, реже – с большим (до 10) числом пор, а экваториально-7-поровая пыльца известна у *Thelygonumcynocrambe* (сем. Thelygonaceae) среди типичных для этого вида экваториально-6-поровых зерен.

в) Зонально-сложнобороздные (zonocolporate), т. е. экваториально-много-сложнобороздные пыльцевые зерна прямобороздны. Как и экваториально-многобороздная пыльца, они характерны для единичных видов ряда

семейств, но в нескольких семействах (Euphorbiaceae, Polygalaceae, Rubiaceae, Boraginaceae, Lentibulariaceae) такие пыльцевые зерна типичны для ряда видов.

Так, например, экваториально-7-сложнобороздные зерна присущи молочайному *Breynianivosa*, экваториально-8-сложнобороздные – истодовым *Diclidantherapenduliflora* и *Muraltiaheisteria* и бурачниковому *Symphytumofficinale*, экваториально-9-сложнобороздные – истодовому *Diclidantheralaurifolia*, экваториально-10-сложнобороздные – бурачниковому *Boragoofficinalis* (рис. 64, E).

Пыльцевые зерна многих видов характеризуются еще большим числом экваториальных сложных борозд, например страстоцветное *Passiflora maculifolia* (12 сложных борозд), пузырчатковые *Utriculariaminor* (13 сложных борозд), *U. Intermedia* (16 сложных борозд) и *V. Vulgaris* (18 сложных борозд), истодовые *Magniniaoblongifolia* (14 сложных борозд), *Polygalalatifolia* (21 сложная борозда) и *P. Abyssinica* (28 сложных борозд).

У некоторых видов типичное число сложных борозд пыльцевого зерна непостоянно и колеблется в определенных пределах, например у саррацениевых *Sarraceniainor* *S. purpurea* и молочайного *Chrozophorarottleri* (8–9 сложных борозд), у маренового *Richardsoniapedicellata* (7–10 сложных борозд), у молочайных *Sauropusandrogynus* и *S. Retroversus* (8–12 сложных борозд) и у других.

Экваториально-многосложнобороздная пыльца нескольких видов из семейства молочайных обнаруживает ту же особенность строения сложных борозд, которая характерна для упоминавшихся выше представителей этого семейства (*Breyniopsis pierrei* и *Agyneiabacciformis*), а также норичникового *Caprariabiflora* и *Myoporumlaetum* из семейства Myoporaceae (рис. 61, И): наличие двух, а не одной, внутренних частей апертуры («ога»); такие пыльцевые зерна характерны для *Breynianivosae* *B. fruticosa* (см. рис. 65, Г), а сложные борозды пыльцевых зерен третьего вида этого рода – *B. patens* – могут иметь или один «ос» или два «ога».

г) Зонально-сложнопоровые (zonopororate), т. е. экваториально-многосложнопоровые пыльцевые зерна, имеющие по семь сложных пор, встречаются изредка у представителей семейства березовых, например у *Alnus*, среди зерен с меньшим числом сложных пор.

2. Двухзонально-апертурные (dizonotreme), т. е. двухзонально-вечноапертурные (dizono-stephanotreme) многоапертурные пыльцевые зерна – крайне редкий тип пыльцы. Так, например, двухзонально-поровые, а именно двухзонально-8-поровые (4 + 4) зерна встречаются изредка среди

двузонально-6-поровых (3 + 3), свойственных *Ptychopetalumpeliolatum* из семейства Olacaceae, а двузонально-8-сложнобороздная (4 + 4) пыльца обнаружена как сопутствующий тип среди двузонально-6-сложнобороздных зерен (3 + 3) розоцветного *Neuradaprocumbens*.

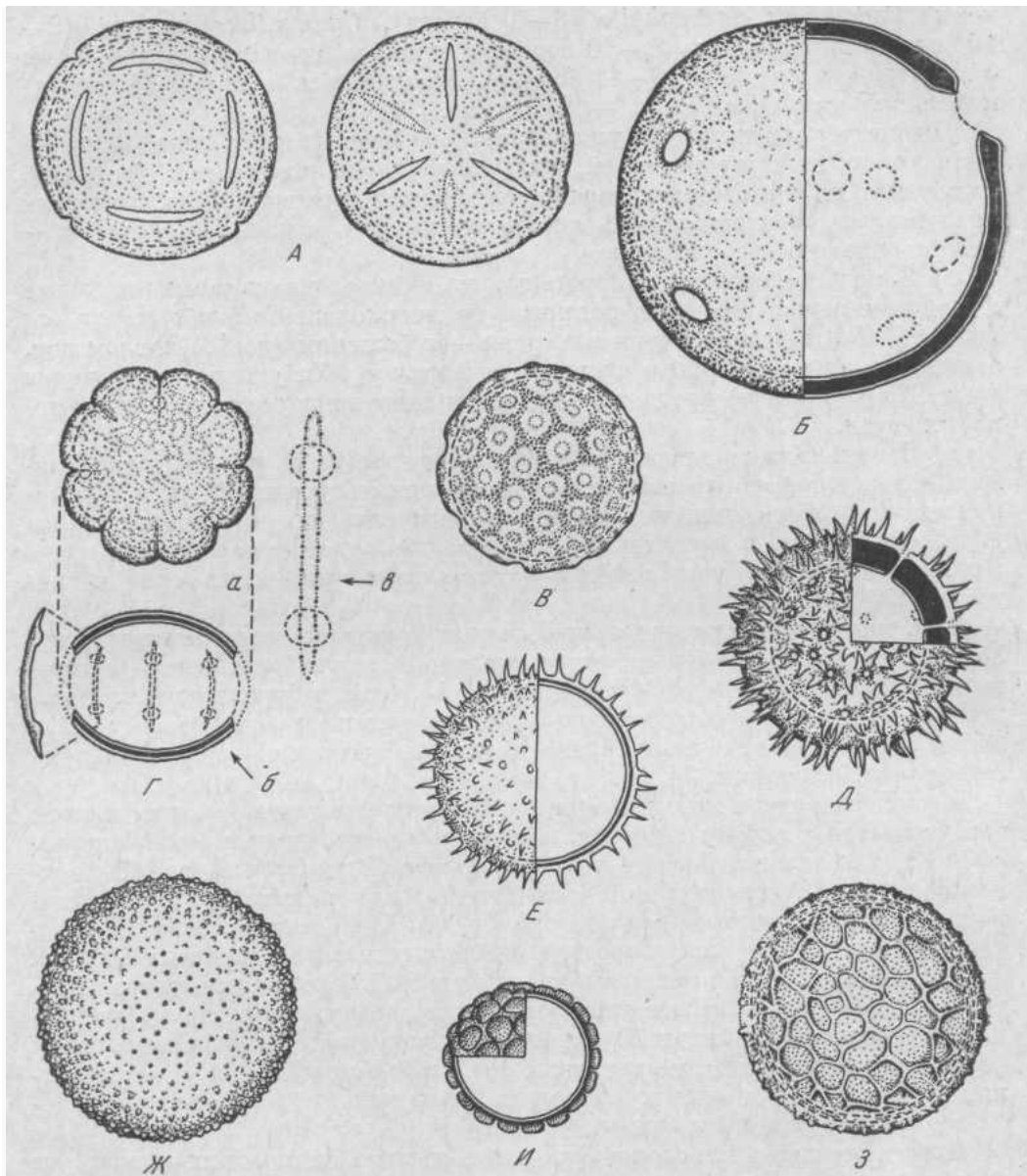


Рис. 65. Многоапертурные и безапертурные пыльцевые зерна двудольных (по Erdtman, 1952)

Многоапертурные: А — *Drymaria cordata*, рассеянно-бороздное (в двух положениях); В — *Bunchozia media*, рассеянно-поровое; В — *Salsola tragus*, рассеянно-поровое; Г — *Breynia fruticosa*, экваториально-сложнобороздное, борозды с двумя «ога» каждая, а — полярное положение, б — оптический разрез зерна в экваториальном положении, в — сложная борозда с двумя «ога»; Д — *Micrantheum ericoides*, рассеянно-поровое. Безапертурные: Е — *Stachyanthus zenkeri*; Ж — *Cinnamomum camphora*; З — *Balbisia meyeniana*; И — *Artemisia corymbosa*

3. Рассеянно-апертурные (pantotreme) многоапертурные пыльцевые зерна представлены у двудольных рассеянно-бороздным, рассеянно-поровым, рассеянно-сложнобороздным и рассеянно-сложнопоровым типами, из которых относительно широко распространен лишь рассеянно-поровый тип (такая пыльца обнаружена у представителей приблизительно 40 семейств).

а) Рассеянно-бороздные (pantocolpate), а именно рассеянно-многобороздные пыльцевые зерна разных видов имеют разное число борозд. Зерна, имеющие около 30 борозд, обнаружены, например, у гречишных *Koenigia islandica* и *Polygonum amphibium*, у портулаковых *Talinella grevei*, *Portulaca grandiflora*, *P. quadrifida* и у немногих других.

Рассеянно-15-бороздные зерна известны, например, у *Echinocactus labularis* (сем. Cactaceae), у *Heimerliodendron brunonianum* (сем. Nuytaginaceae), причем у последнего вида они образуются наряду с рассеянно-12-бороздными.

Рассеянно-12-бороздная пыльца обнаружена, например, у гвоздичного *Drymariacordata* (рис. 65, А), где она типична, и у *Geodesumbellifera* (сем. Nuytaginaceae), у которого она возникает вместе с рассеянно-6-бороздными зернами.

Рассеянно-12-бороздные зерна обнаруживают известную правильность в расположении апертур; длинные оси борозд таких зерен (рис. 65, А), будучи каждая продолженной в обе стороны до соединения с двумя другими с каждой стороны, образуют все вместе как бы ребра куба. Известную правильность в расположении апертур можно видеть и у рассеянно-15-бороздной пыльцы.

б) Рассеянно-поровые (pantoporate), а именно рассеянно-многопоровые зерна, характерны для большого числа видов разных семейств, особенно типичны для ряда представителей некоторых порядков: Caryophyllales (семейства Nuytaginaceae, Caryophyllaceae, Arnaranthaceae, Chenopodiaceae), Euphorbiales (семейства Вухасеae и Euphorbiaceae), Polemoniales (семейства Polemoniaceae и Convolvulaceae), Thymelaeales, Geraniales и других.

Число рассеянных пор у пыльцы разных видов весьма различно. По 7–8 пор имеют, например, зерна тутового *Craterogyne africana*, подорожничкового *Plantago albicans*, макового *Papaver argemone* и др. По 7–12 пор обнаружено у пыльцы *Polycnemum pumilum* (сем. Chenopodiaceae), у *Trimenia weinmanniaefolia* (сем. Trimeniaceae), *Schindleria rivinoides* (сем. Phytolaccaceae), *Myzodendron brachystachyum* (сем. Myzodendraceae), *Navarretia divaricata* (сем. Polemoniaceae), *Bunchosia media* (сем. Malpighiaceae, см. рис. 65, В) и др.

Постоянное число пор (12) отмечено, например, у пыльцевых зерен гвоздичного *Scleranthus perennis*, амарантового *Tidestromia lanuginosa*, портулакового *Calandrinia caulescens*, мальпигиевого *Camarea triphylla* и др.

Для пыльцы большинства видов, имеющих рассеянно-многопоровые зерна, характерно значительно большее число пор (см. рис. 65, В и Д); так, например, у маревых *Kochia scoparia* и *Spinacea oleracea* пылинки имеют по

80–90 пор, а у пыльцевых зерен мальвового *Althaearosea* насчитано более 100 пор.

Несколько видов, продуцирующих рассеянно-12-поровую пыльцу, могут образовывать наряду с последней и пыльцевые зерна иных типов, например, маковое *Stylophorumdiphyllum* (рассеянно-12-бороздные зерна), дымянковое *Fumariacapreolata* (рассеянно-6-поровые зерна) и др.

в) Рассеянно-сложнобороздные (pantocolporate), а именно рассеянно-много-сложнобороздные пыльцевые зерна отмечены у немногих видов, например у мальвовых *Kitaibeliavitifolia* и *Palavamoschata*, у мальпигиевого *Gaudichaudiaschiediana*.

г) Рассеянно-сложнопоровые (pantopororate), а именно рассеянно-много-сложнопоровые пыльцевые зерна – очень редкий тип пыльцы; примером, вероятно, могут служить зерна *Juglans* (сем. Juglandaceae) и *Dactylanthustaylori* (сем. Balanophoraceae).

### VIII. *Безапертурные*(atreme)

Безапертурные пыльцевые зерна встречены у представителей приблизительно двух десятков семейств двудольных, относящихся к разным порядкам и надпорядкам. Однако больше всего видов, характеризующихся безапертурной пыльцой, обнаружено в надпорядке многоплодниковых (Polycarpicae), а особенно – в семействе Monimiaceae, принадлежащем порядку Laurales.

В этом семействе безапертурные пыльцевые зерна имеют, например, *Hedycaryaarborea*, *Hennecartiaomphalandra*, *Peumusboldus*, *Siparun acujabana* и многие другие. Безапертурная пыльца типична для других представителей этого порядка: для *Amborellatrichopoda*(сем. Amborellaceae), *Gomorteganitida* (сем. Gomortegaceae), для видов семейства Lauraceae (например, *Cinnamomumcamphora*, см. рис. 65, Ж) и семейства Hernandiaceae (например, *Gyrocarpusjacquini*, *Illigeraplatyandra* и др.).

Безапертурная пыльца известна и у видов из других порядков многоплодниковых, например, у *Sarcandra* и *S. Hainanensis* (сем. Chloranthaceae) и *Peperomia* *sedaeifolia* (сем. Peperomiaceae) из порядка Piperales, у кирказоновых *Asarumarifolium* (см. рис. 17, Л), *Apama corymbosa* (см. рис. 65, И) и др. (порядок Aristolochiales), у роголистникового *Ceratophyllumdemersum* (порядок Nymphaeales), у *Tiliacora* *acuminata* и *T. finifera* (сем. Menispermaceae) и лютикового *Soulieavaginata* из порядка Ranales. Кроме того, в ряде порядков, не относящихся к многоплодниковым, имеются единичные представители, которым свойственна безапертурная пыльца, например некоторые виды молочайных, гераниевое *Baibisiameyeniana* (см. рис. 63, 3), виды *Populus*



(сем. Salicaceae), некоторые виды Icacinaceae (см. рис. 65, E) Rubiaceae, Callitrichaceae и др.

#### IX. *Неправильно-апертурные* (anomotreme)

Неправильно-апертурные пыльцевые зерна двудольных, как и неправильно-апертурная пыльца однодольных, могут быть подразделены на неправильно-бороздные (anomocolpate) и неправильно-поровые (anomoporate).

Среди неправильно-бороздных зерен следует назвать спирально-бороздные (spirocolpate), характерные для некоторых видов семейства Acanthaceae (например, *Thunbergiacoccinea*, *Th. fragrans*, *Pseudocalyx saccatus*), для представителей рода *Berberis* (рис. 66, A) и рода *Mahonia* из семейства Berberidaceae, и встречающиеся иногда (как сопутствующий тип пыльцы) у немногих видов из других семейств, например, у лютикового *Anemone fulgens*, у *Wormia alata* (сем. Dilleniaceae), у *Penaetia micronata* (сем. Репеаеаеае) и у некоторых других.

Примером иного типа неправильно-бороздных пыльцевых зерен может служить пыльца представителей семейства Limnanthaceae, например *Limnanthes rosea* (рис. 66,5); здесь пыльцевые зерна несимметричны, экваториально-2-бороздны, слитнобороздны.

К неправильно-поровым, по-видимому, следует отнести, например, упоминавшиеся выше пыльцевые зерна *Langsdorffia hypogaea* (см. рис. 62, Г) из семейства Valanophoraceae, у которых расстояния между соседними экваториальными порами неравны.

#### X. *Особые формы пыльцевых зерен*

К этой группе следует отнести пыльцу, морфологические особенности которой не позволяют безоговорочно причислить ее ни к одному из охарактеризованных выше типов зерен, но обнаруживающую известную правильность в расположении апертур. Каждая из этих особых форм не может быть охарактеризована коротко и требует более или менее пространного описания.

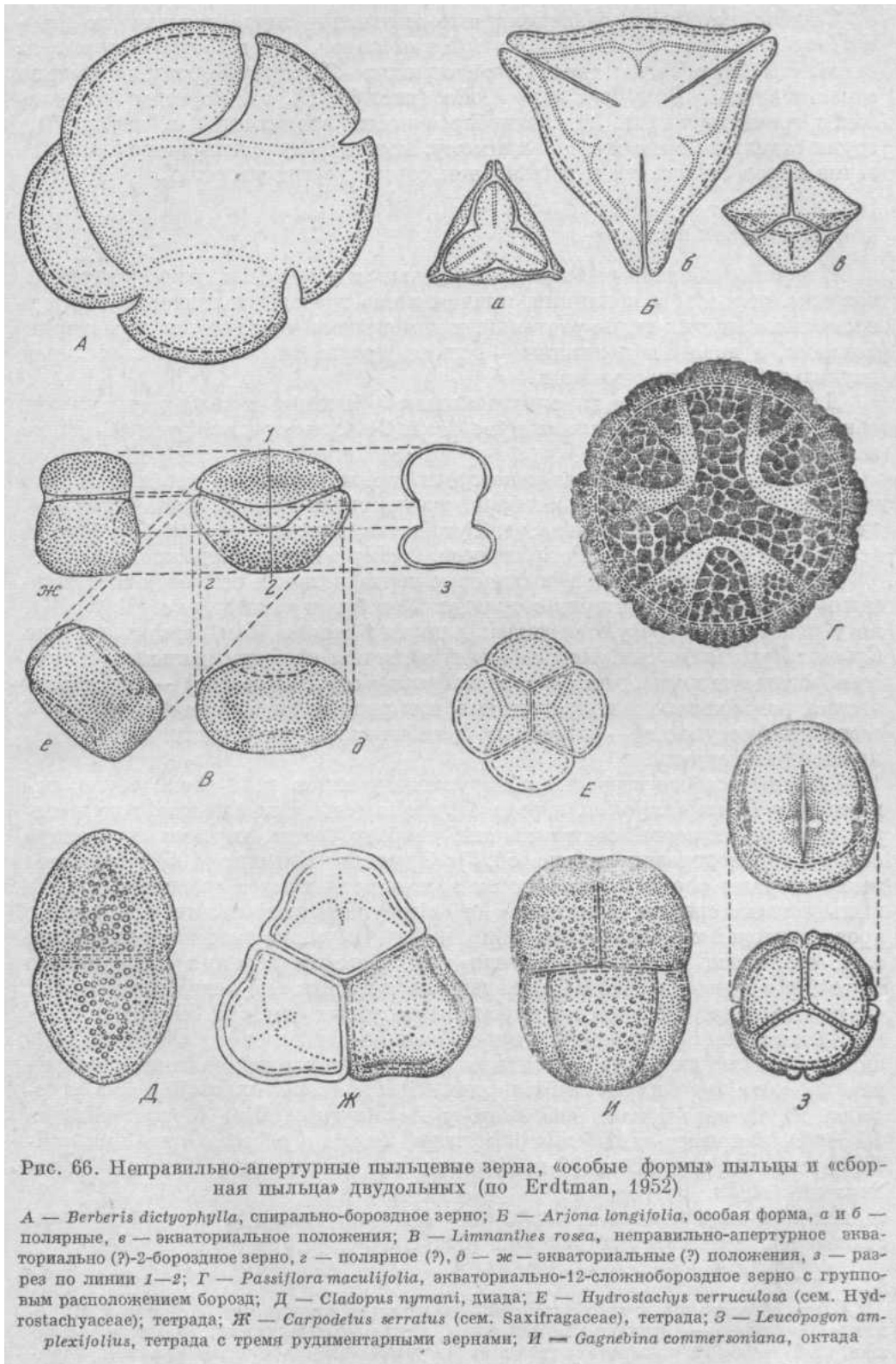


Рис. 66. Неправильно-апертурные пыльцевые зерна, «особые формы» пыльцы и «сборная пыльца» двудольных (по Erdtman, 1952)

А — *Berberis dictyophylla*, спирально-бороздное зерно; В — *Arjona longifolia*, особая форма, а и б — полярные, в — экваториальные (?) положения; В — *Limnanthes rosea*, неправильно-апертурное экваториально (?) 2-бороздное зерно, з — полярное (?), б — ж — экваториальные (?) положения, з — разрез по линии 1—2; Г — *Passiflora maculifolia*, экваториально-12-сложнобороздное зерно с групповым расположением борозд; Д — *Cladopus nutani*, диада; Е — *Hydrostachys verruculosa* (сем. Hydrostachyaceae); тетрада; Ж — *Carpodetus serratus* (сем. Saxifragaceae), тетрада; З — *Leucopogon atplexifolius*, тетрада с тремя рудиментарными зёрнами; И — *Gagnebina commersoniana*, октада

Таковы, например, разнополярные пыльцевые зерна санталовых *Arjona longifolia* (рис. 66,5) и *Myoschilosoblongus*, видов *Cardiospermum* из семейства Sapindaceae; такова экваториально-12-сложнобороздная пыльца страстоцветного *Passifloramaculifolia* (рис. 66, Г), где борозды расположены тремя группами, и слитнобороздность проявляется в каждой из групп отдельно; сюда же, по-видимому, можно

причислить разнополярные зерна видов *Schizandra* пыльцу некоторых других растений.

### **Сборная пыльца**

К группе «сборной пыльцы» у двудольных могут быть отнесены диады, тетрады, полиады и поллинии, причем лишь тетрады характерны для относительно многих видов растений, для меньшего числа видов характерны полиады, а диады и поллинии – весьма редкие типы пыльцевых зерен двудольных покрытосеменных.

**Диады**, состоящие из экваториально-3-бороздных пыльцевых зерен, обнаружены у *Podostemum selaginoides* и *Cladopus numani* (рис. 66, Д) из семейства Podostemaceae.

Тетрады свойственны некоторым представителям приблизительно четырех десятков семейств, особенно из порядков Ericales (семейства Clethraceae, Ericaceae, Ericaceae, Pyrolaceae, Empetraceae) и Gentianales (семейства Apocynaceae, Periplocaceae, Asclepiadaceae, Gentianaceae).

Для большинства видов, пыльцевые зерна которых остаются соединенными в тетрады, характерен тетраэдрический тип тетрад (рис. 66, Е, Ж), но у некоторых образуются тетрады других типов. Так, например, для *Cytinus hypocistis* (сем. Rafflesiaceae) типичны изобилатеральные и крестообразные тетрады, для *Callunavulgaris* (сем. Ericaceae) – тетраэдрические, ромбические и неправильные, для ряда видов из семейств Periplocaceae и Apocynaceae – линейные, ромбические, тетраэдрические и неправильные тетрады.

Тетрады особого строения обнаружены у видов рода *Leucopogon*, например, у *L. amplexifolius*, и рода *Styphelia* (сем. Ericaceae); из четырех пыльцевых зерен, составляющих тетраду, здесь нормально развито одно, а три недоразвиты (рис. 66, 3); Эрдтман называет такие тетрады «heterodynamosporous», т. е. тетрадами с «равносильными» пыльцевыми зернами, в отличие от «isodynamosporous» тетрад других представителей семейства Ericaceae, где все зерна развиты одинаково, т. е. от тетрад с «равносильными» пыльцевыми зернами. Такой тип тетрад с «равносильными» пыльцевыми зернами, по-видимому, близок «криптотетрадам» или «псевдомонадам» осоковых.

Полиады обнаружены у видов нескольких родов из семейства Mimosaceae; полиады могут состоять из 8 пыльцевых зерен (октады), например у *Gagnebinacommersoniana* (рис. 66, И), *Acacia undulata*, *Ingat ergemina*, из 12 зерен, как, например, у *Acacia rufaefolia*, *A. pulchella*, из 16 зерен,

например у *Albizziajulibrissin*, *Acaciadealbata*, *Gagnebinaaxillarisi* многих других, из 32 и 34 зерен, как, например, у *Acaciaalbidai* *Ingaspectabilis*.

Пыльца, соединенная в поллинии, характерна для некоторых представителей семейства ластовневых (*Asclepiadaceae*).

Вопросы для самоконтроля

1. Какие морфологические характеристики используют для идентификации пыльцевых зерен?
2. Что такое апертуры? Чем отличаются простые и сложные апертуры? Назовите основные типы апертур.
3. Назовите два основных слоя оболочки пыльцевых зерен. Какой из этих слоев формирует скульптуру пыльцевого зерна
4. Назовите основные разновидности скульптуры пыльцевых зёрен.
5. Что такое сборная пыльца? Приведите примеры сборных пыльцевых зёрен.

## **РАЗДЕЛ 2. Мелиссопалинология.**

### **Тема 2. Палинология. Основные понятия и термины.**

В связи с появлением на рынках фальсифицированных мёдов целесообразна комплексная оценка качества мёдов, включающая физико-химический, органолептический и палинологический анализы. При этом палинологический анализ является наиболее объективным для оценки ботанического происхождения мёда, от чего зависят многие его ценностно-качественные характеристики.

В основе палинологического анализа лежит оценка в мёдах обилия пыльцы медоносных растений, нектар которых и является основой каждого конкретного мёда.

Для выполнения палинологического анализа, основным объектом изучения которого является пыльца растений, необходимы эталоны, способствующие качественному и корректному выполнению палинологических исследований в решениях разных задач экологии, палеоэкологии и палеогеографии. Такими эталонами служат атласы пыльцы и спор современных растений.

При ботанической идентификации мёдов неотъемлемой частью также является информация о пыльцевых зернах медоносных растений (ГОСТ 31766-2012 «Меды монофлорные. Технические условия»). Описания пыльцы

разных современных растений России в литературных источниках представлены довольно обширно (Атлас, 1971; Куприянова, Алешина, 1972; 1978), а сведения по пыльце медоносов отражены не так широко (Бурмистров, Никитина, 1990; Кривцов, Савин, Ишемгулов, 2005).

**Палинология** является отраслью ботаники, которая изучает пыльцу и споры растений, главным образом их оболочки. Термин ввели в литературу Х.Х. Хайд и Д.А. Вильямс [Hyde, Williams, 1944; Pollen analysis circular No.6, 1944], он составлен из 3 греческих слов «palino» – насыпать, «pale» – тонкая пыль, «logos» – учение. Возникновение палинологии как науки относится к 30 гг. XIX столетия.

Пыльца представляет собой мужской гаметофит семенного растения. Слово «пыльца» (pollen) введено шведским ботаником Линнеем в 1760 году. Оно происходит от латинского корня и подчеркивает ее сыпучесть и сухость. О существовании пыльцы было известно уже на заре развития человеческого общества. Однако до XVII века, открывшего путь современным научным исследованиям в этой области, познание пыльцы осуществлялось очень медленно. Половую природу пыльцы предсказал английский ботаник-анатом Неемия Грю, который описал растрескивание пыльников. Появление новых микроскопов с увеличением до 500 раз (XIX в.) позволило изучить структуру пыльцевых зёрен, пыльцевой трубки и спермиев. В конце XIX столетия был преодолён последний барьер в понимании природы пыльцы: установлены существование клеток и их связь с чередованием поколений [Нокс, 1985].

Споры, служащие для размножения споровых растений (папоротники, хвощи, плауны, мхи), также являются объектами палинологического анализа. В последнее время при палинологическом анализе все чаще учитывают сохраняющиеся после химической обработки клетки устьиц растений, угольки, остатки водорослей, споры грибов, яйца животных [Рудая, 2010].

На сегодняшний день существует ряд схем деления палинологии. К примеру, шведский ученый Р. Эрдтман [1956] выделяет *основную* и *прикладную* палинологию. Основная палинология – соприкасается с цитологией, генетикой, морфологией, физиологией, химией и другими науками. Охватывает исследования, касающиеся рассеивания пыльцы и спор, и содержание их в различных отложениях. Прикладная палинология включает исследования по истории флоры прошлых геологических эпох, географии растений, геологии, климатологии, океанографии, аэробиологии.

На III Международной палинологической конференции предложена схема палинологии, в которой выделяют рецептную палинологию и палеопалинологию.

#### **Разделы палинологии:**

- палиноморфология – наука о морфологическом строении пыльцевых зёрен и спор;

- аэропалинология изучает состав и закономерности формирования пыльцевого дождя. Особое значение аэропалинологические исследования приобрели в последние годы в связи с повсеместным ростом числа заболеваний, вызванных аэроаллергенами. Пыльцевые зёрна, благодаря наличию в их составе специфических белков – аллергенов, могут служить причиной аллергических заболеваний человека и животных [Северова, 2005; Елькина, 2008].

- мелиссопалинология (мелиттопалинология, апипалинология) изучает пыльцу, извлеченную из мёда и других пчелопродуктов. Самые ранние исследования, посвященные анализу пыльцы в мёде, были проведены Р. Пфистером в 1895 году [D'Albore, 1998]. Он изучил содержание пыльцы в швейцарских, французских и других европейских мёдах, продемонстрировав возможность определения географического происхождения мёда [Bryant, Jones, 2001c]. С тех пор целый ряд исследователей посвятили себя этому предмету [Fehlmann, 1911; Armbruster, 1929, 1934-35; Griebel, 1931]. Наиболее авторитетным среди них является Е. Цандер, чьи фундаментальные исследования заложили основу мелиссопалинологии [Zander, 1935, 1937, 1941, 1949, 1951].

В СССР первые труды по мелиссопалинологии появились в 20-х гг. прошлого столетия [Андреева, 1925-1926], однако в России данный метод так и не получил должного развития.

- палеопалинология – наука, занимающаяся реконструкцией растительного покрова и климата прошлых эпох, а также установлением стратиграфических границ в геологических разрезах. Собственно палинологический анализ был впервые применён Леннартом фон Постом – «отцом палинологии» – в 1916 г. для озёрных и болотных отложений с целью реконструкции позднечетвертичных изменений растительного покрова. В 1950 г. датский ботаник и палеоэколог Й. Иверсен и К. Фиегри, издали руководство по палинологическому анализу «Textbook of Modern Pollen Analysis». После публикации диссертации шведского ученого Г. Эрдтмана на английском языке палинологический метод начал свое распространение в Европе и Северной Америке.

В России метод спорово-пыльцевого анализа начал развиваться с работы известного болотоведа В.С. Доктуровского «Метод анализа пыльцы в торфе», вышедшей в 1923 г. Параллельно с ним внедрению и развитию палинологии в России отдали много времени и сил известные советские учёные В.Н. Сукачёв, К.К. Марков и С.А. Яковлев. М.И. Нейштадтом построены региональные спорово-пыльцевые диаграммы, отражающие закономерности развития растительности в некоторых районах России в голоцене [Пыльцевой анализ, 1950]. Огромное значение для российской палинологии сыграл палеогеограф и палинолог В.П. Гричук, который в сотрудничестве с Е. Д. Заклинской опубликовал работу «Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии», которая стала первым в России наиболее полным руководством по спорово-пыльцевому анализу [Рудая, 2010].

- археологическая палинология – наука, позволяющая решать вопросы палеоэкологии человека в древности и средневековье. Палинологический метод нашёл применение в археологии довольно рано. Одним из первых учёных, использовавших метод, был американец Пол Сирс, который в 1932 г. пытался реконструировать изменения климата и связанное с этим распространение сельскохозяйственных культур с юга на север Северной Америки в позднем голоцене, основываясь на данных изучения состава пыльцы отложений реки Огайо [Sears, 1932]. В пятидесятые годы прошлого века палинологический метод начинает активно применяться для изучения археологических памятников. Классическим руководством по использованию спорово-пыльцевого метода в археологии является книга Г. Димблеби «The Palynology of Archaeological Sites» [Dimbleby, 1985].

В нашей стране с середины XX в. спорово-пыльцевой метод применяется для стратиграфии археологических памятников и реконструкции палеосреды [Природа..., 1981; Федорова, 1959; 1965, цит. по: Рудая, 2010].

- криминалистическая (судебная) палинология изучает пыльцу и другие палиноморфы для характеристики места преступления;

- экологическая палинология – наука молодая и развивающаяся как самостоятельное звено в цепи экологического мониторинга состояния окружающей среды в настоящем и далеком прошлом нашей планеты.

Таким образом, *палинология* представляет собой междисциплинарную науку, которая связана с ботаникой, систематикой, геологией, археологией, медициной и рядом других отраслей знаний.

Спорово-пыльцевой анализ – это один из методов палеоботаники, находящий широкое применение в области геолого-географических исследо-

ваний: в геоморфологии и палеогеографии, в стратиграфии и прикладной геологии, при поисковых и разведочных работах.

Пыльца различных видов, родов и таксонов более высоких рангов высших растений имеют характерные морфологические особенности, позволяющие распознавать пыльцевые зерна и определять их.

Обилие пыльцы в исследуемых пробах и возможность определения позволяют статистически обработать данные микроскопического изучения образцов. Статистическая обработка результатов, полученных при определении и регистрации пыльцы, – одна из характернейших черт пыльцевого анализа.

Однообразие морфологических признаков спор и пыльцевых зерен у представителей отдельных родов, а иногда и семейств, препятствует определению видовой и даже родовой принадлежности пыльцы и спор. Так, пыльцевые зерна большинства злаков из-за этого регистрируются при анализе все вместе как пыльца семейства Gramineae.

Все более широким практическим применением метода пыльцевого анализа в значительной мере обусловлено и развитие морфологии пыльцы. Изучение морфологии пыльцевых зерен и спор проводится в настоящее время также для целей систематики и филогении растений, для решения некоторых вопросов пчеловодства (кормовая база пчел, медосбор).

Таким образом, развитие морфологии пыльцы весьма важно для различных отраслей науки.

Наиболее «старый» термин *анализ пыльцы* появился в отечественных публикациях в начале двадцатых годов в работах по спорово-пыльцевому анализу В. С. Доктуровского и) В. В. Кудряшева наряду с терминами *анализ торфа на пыльцу* и *метод статистики пыльцы*, употреблялся затем параллельно с термином *пыльцевой* (позже – *спорово-пыльцевой*) *анализ*, а также менее употребительными *анализ состава пыльцы*, *анализ на пыльцу*, и дожил до настоящего времени, все более вытесняемый термином *спорово-пыльцевой анализ*. Все эти термины употреблялись и употребляются в значении «метод качественного пыльцевого анализа или метод статистики пыльцы», т. е. являются синонимами. Из этой группы синонимов более или менее прочно вошли в литературу два: анализ пыльцы и спор и спорово-пыльцевой анализ. Предпочтение следует отдать последнему: он точнее отображает сущность метода и более употребителен.

В первых отечественных работах по сравнительной морфологии пыльцы для целей систематики растений еще нет специальных терминов, относящихся к методу исследования. В 1945 г. Б. М. Козо-Полянским был предложен не вошедший в употребление термин *поллиника*, а А. Л.



Тахтаджян и А. А. Яценко-Хмелевский ввели в литературу предложенный за рубежом термин *палинология*. Поскольку этот термин возник «в связи с тем, что обычно применявшийся термин – пыльцевой анализ – не охватывал всего многообразия работ, касающихся изучения пыльцы» (Куприянова, 1953, стр. 3–4), он был понят шире последнего, т. е. спорово-пыльцевой анализ стал трактоваться как часть палинологии. Необходимость создания специального термина, обозначающего сравнительно-морфологические исследования пыльцы для целей систематики, не отпала. Наряду с терминами палинология и палинологический анализ, употреблявшимися в этом смысле, возникли производные обозначения: «собственно палинологические исследования», «палиноморфологические исследования» (Куприянова, 1948, 1950).

При палиноморфологических исследованиях обработка исходного материала преследует иные цели, а именно: приведение пыльцевых зерен в состояние, при котором сохраняются и наиболее четко проявляются особенности их морфологического строения.

Обработка подготавливаемых к спорово-пыльцевому анализу проб производится щелочным или ацетоллизным методом, а обработка пыльцы и спор или спороношений для палиноморфологических целей может быть произведена еще несколькими методами, иногда применяемыми параллельно.

Работа аналитика при спорово-пыльцевом анализе заключается в определении пыльцы с возможной степенью точности, зависящей от сохранности объекта и от уровня знания морфологических признаков пыльцы и спор, а также в статистическом учете последних. При палиноморфологических же исследованиях проводят выявление морфологических признаков пыльцы или спор определенных таксонов, а также описывают выявленные признаки и пыльцевые зерна или споры в целом.

Полученные в результате микроскопического анализа данные обрабатываются также различно. Для целей спорово-пыльцевого анализа производится вычисление спорово-пыльцевых спектров, определение типов этих спектров и анализируется состав последних. Для целей палиноморфологии производится сравнение морфологических признаков описанных пыльцевых зерен или спор разных таксонов.

На основании такой обработки полученных данных в результате спорово-пыльцевого анализа реконструируются общие черты растительного покрова, существовавшего во время накопления пород, из которых были взяты пробы для анализов, устанавливается возраст этих пород и, наконец, результаты сопоставляются с данными, полученными другими методами. Характер выводов из палиноморфологических исследований иной, а именно:

установление степени родства различных таксонов на основании выявленных черт сходства или различия морфологического строения пыльцевых зерен или спор (с учетом данных, полученных иными методами).

Под методом понимают прием, совокупность приемов или способ достижения какой-либо цели или решения определенной задачи. Приведенные выше сведения показывают, что следует говорить о двух разных методах исследования – о методе спорово-пыльцевого анализа и о методе сравнительной морфологии пыльцы (палиноморфологический метод), а не о едином «спорово-пыльцевом методе» и о «палинологии» как особой науке.

Морфологические описания пыльцевых зерен и спор современных растений, выполненные для целей спорово-пыльцевого анализа, представляют собой лишь описания экзины (экзоспория, реже – периспория), так как для подготовки объектов исследования применяются те же методы (ацетолизный и щелочной), что и при подготовке проб к спорово-пыльцевому анализу, разрушающие не только интину и содержимое спор и пыльцы, но и некоторые элементы экзины. Работы этого профиля называют просто морфологическими описаниями пыльцы или спор, что неправильно; иногда к заглавию добавляют: «для целей спорово-пыльцевого анализа».

Уместно ввести для таких работ, касающихся лишь морфологии наружных оболочек спор и пыльцевых зерен, специальное обозначение, например, – *текторморфологические*, воспользовавшись латинским словом *tectum* – кровля.

Наиболее четкое подразделение палинологии (правда, с оговоркой, что оно приблизительно) дано Г. Эрдтманом:

1. Основная палинология
  - а. Морфология пыльцы и спор
  - б. Теоретические стороны прикладной палинологии. Продуцирование и рассеивание пыльцевых зерен и спор и т. д.; устойчивость против разложения и т. д.
2. Прикладная палинология
  - а. Палинотаксономия (*palynotaxonomy*). Морфология пыльцы и спор и систематика растений.
  - б. Гео- или палеопалинология (*geo- or palaeopalynology*). Изучение ископаемых пыльцевых зерен и спор (исследование четвертичных отложений при помощи пыльцевого анализа; пыльцевые и споровые флоры дочетвертичных отложений).
  - в. Мелиттопалинология (*melittopalynology*). Изучение пыльцевых зерен и т. п. в меде.

г. Фармакологическая палинология (*pharmacopalynology*). Изучение пыльцевых зерен и т. п. в медикаментах, таблетках и т. д.

д. Врачебная палинология (*iatropalynology*). Изучение пыльцевых зерен и т. п. в связи с аллергиями и т. д.

е. Копропалинология (*sorropalynology*). Изучение пыльцевых зерен и т. п. в экскрементах.

ж. Судебная палинология (*forensic palynology*). Палинология как вспомогательное средство в криминалистике.

Не разделяя (как свидетельствует изложенное выше) мнения о существовании единого «спорово-пыльцевого метода» и «палинологии» как особой науки о пыльце и спорах.

1. *Спорово-пыльцевой анализ* (соответственно – метод спорово-пыльцевого анализа) – это ветвь палеоботаники, использующая статистический учет ископаемых пыльцы и спор.

2. *Палиноморфология* (соответственно – палиноморфологический метод) – это отрасль морфологии растений, изучающая форму и строение пыльцы и спор современных растений.

3. *Тектоморфология* – это относительно узкая область палиноморфологии, изучающая форму и строение лишь стойких наружных оболочек пыльцы и спор современных растений и предполагающая обработку объекта исследования лишь методами, применяющимися для обработки проб при спорово-пыльцевом анализе.

4. *Палеотектоморфология* или палеопалиноморфология (термин образован по аналогии с терминами «палеоксилография», «палеокарпология») – это отрасль палеоботаники, посвященная морфологическому изучению и описанию ископаемых оболочек спор и пыльцы, их номенклатуре и классификации.

Все эти специальные отрасли ботаники в своем развитии более или менее тесно связаны одна с другой, результаты исследования в одной из них нередко могут быть важными для развития других. Таким связующим звеном в первую очередь оказываются тектоморфологические исследования пыльцы и спор. Совершенствование методики спорово-пыльцевого анализа вообще немислимо без развития работ по тектоморфологии (главным образом для спорово-пыльцевого анализа кайнозойских осадочных пород) и палеопалиноморфологии (главным образом для спорово-пыльцевого анализа мезозойских и палеозойских пород); многие палиноморфологические исследования при этом также могут быть успешно использованы.

*Тема 3. Мелиссопалинология. Объекты мелиссопалинологического анализа*

Перед мелиссопалинологическим анализом ставятся следующие задачи: выявление качественного и количественного состава пыльцы в продуктах пчеловодства (обножке, перге, ульевом и бортевом мёде), установление медоносно-пыльцевой базы региона, идентификация ботанического и географического происхождения мёдов и других продуктов пчеловодства, и выявление случаев их фальсификации.

Текущее состояние знаний мелиссопалинологической системы позволяет достоверно диагностировать ботаническое и географическое происхождение мёда и других продуктов пчеловодства. В России на сегодняшний день ГОСТом Р 52451-2005 «Мёд монофлорный. Технические условия» регламентирована характеристика лишь 3 сортов монофлорных мёдов: гречишного, липового и подсолнечникового.

Рацион пчёл состоит из нектара и пыльцы растений. Нектар – это углеводный корм, а пыльца представляет собой главный источник белка и имеет большое значение для развития тканей и желёз пчелы.

Для сбора и транспортировки пыльцы у рабочей пчелы имеются особые приспособления на задних ножках (корзиночки), куда пчела собирает пыльцу в виде комочков разного цвета, которые называют *обножками* (рис. 67).



Рис. 67. Фото образцов обножек, собранных на пасаках заповедника «Шульган-Таш», и их пыльцевой состав (фото Р.Г. Курманова)

Обножка сбрасывается в виде двух рыхлых комочков на дно ячейки сота, в которой уже выводились молодые пчёлы. Еще при сборе пыльцы

пчёлы смачивают обножку слюной, а, укладывая в ячейки сотов, заливают мёдом. Обработанные таким образом обножки в сотах подвергаются молочнокислому брожению, полученный при этом продукт называется *пергой* (рис. 68). Цвет пылинок при этом несколько меняется: они становятся прозрачнее, с более резким выступлением деталей от консервирующего и просветляющего действия мёда. Поэтому, в отличие от обножки, пыльцу в перге невозможно различить по цвету [Dimou, Thrasyvoulou, 2007].

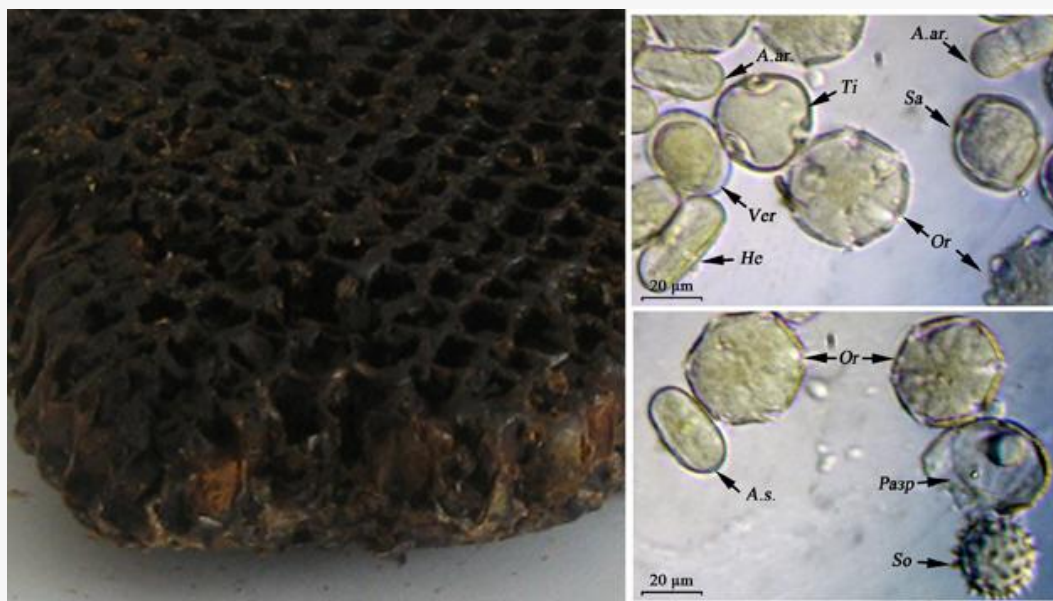


Рис. 68. Соты с бортовой пергой и фото пыльцы в микропрепаратах из бортовой перги (фото Р.Г. Курманова)  
*A.ar.* – *Angelica archangelica*, *A.s.* – *Angelica sylvestris* (дудник лесной), *He* – *Heracleum sibiricum* (борщевик сибирский), *Or* – *Origanum vulgare* (душица обыкновенная), *Sa* – *Sanguisorba officinalis*, *So* – *Solidago virgaurea* (золотарник золотая розга), *Ti* – *Tilia cordata* (липа сердцелистная), *Ver* – *Veronica teucrium* (вероника дубровник), *Разр* – разрушенная пыльца душицы

Собирая с растений нектар, пчёлы переносят его в улей и перерабатывают нектар в мёд. В каждом натуральном мёде в том или ином количестве содержатся пыльцевые зёрна (рис. 69). В мёд пыльца попадает вместе с нектаром.

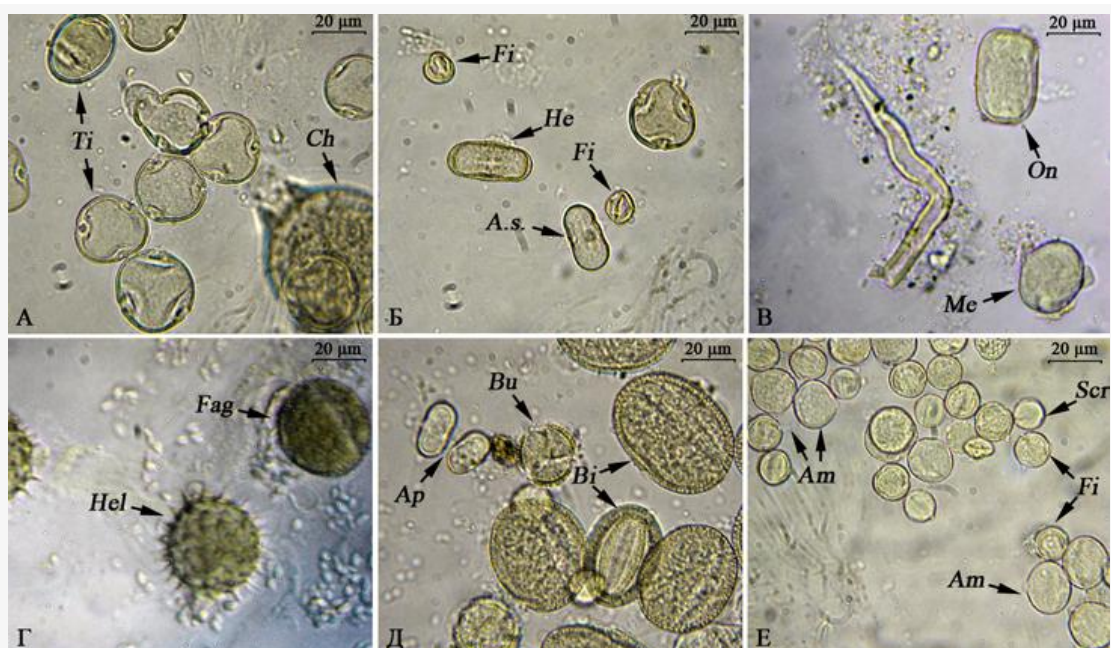


Рис. 69. Фото пыльцы в микропрепаратах ульевого (А-Г) и бортевого мёда (Д, Е) (фото Р.Г. Курманова)

*A.s.* – *Angelica sylvestris*, *Am.* – *Amoria repens* (клевер ползучий), *Ap* – *Ariaceae* (сем. зонтичные), *Bi* – *Bistorta major*, *Bu* – *Bunias orientalis*, *Ch* – *Chamaenerion angustifolium* (иван-чай узколистный), *Fag* – *Fagopyrum esculentum* (гречиха посевная), *Fi* – *Filipendula ulmaria*, *He* – *Heracleum sibiricum*, *Hel* – *Helianthus annuus* (подсолнечник обыкновенный), *Me* – *Melilotus type* (донник), *On* – *Onobrychis sibirica* (эспарцет сибирский), *Scr* – *Scrophulariaceae* (сем. норичниковые), *Ti* – *Tilia cordata*

Кроме обножки, перги и мёда пыльца может содержаться в составе *маточного молочка*. Результаты пыльцевого анализа данного продукта дают общую информацию о качестве питания пчёл и медоносно-перганосной флоре региона. Однако данный анализ довольно трудоёмок, в связи с низкой представленностью пыльцевых зёрен в составе маточного молочка и низкой степенью их сохранности [Dimou, 2008].

Также довольно часто используется пыльцевой анализ содержимого кишечника пчёл. Данный метод применяется в основном в тех случаях, когда пыльцевой анализ других продуктов пчеловодства невозможен, или когда необходимо провести быструю качественную оценку основных источников нектара и пыльцы [Полева, Биляш, 2005; Dimou Thrasyvoulou, 2006; Dimou, 2008].

Данные пыльцевого анализа свидетельствуют о том, что, несмотря на большое разнообразие цветущих растений, в качестве основных источников нектара и пыльцы используются немногие [Белкова, 1973]. Растения, посещаемые пчёлами для сбора нектара или пыльцы (или того и другого), можно разделить на 4 группы [Губин, 1941]:

*медоносные (нектароносные)* – растения, с которых пчёлы берут только нектар;

*нектароносно-пергааносные* – растения, с которых пчёлы берут главным образом нектар и в меньшей степени пыльцу;

*пергааносно-нектароносные* – растения, с которых пчёлы берут главным образом пыльцу и в меньшей степени нектар;

*пергааносные* – растения, с которых пчёлы собирают только пыльцу.

Выделение двух промежуточных групп на практике оказывается довольно сложным, поэтому рекомендуется объединять их в одну группу медоносно-пергааносных (нектароносно-пыльценосных) видов растений

Группа пыльцевых растений включает:

- **энтомофильные виды**, которые не продуцируют нектар: виды сем. *Hypericaceae* (зверобойные), *Papaveraceae* (маковые), *Ranunculaceae* (лютиковые): *Adonis* (адонис), *Anemone* (ветреница), *Anemonoides* (ветреничка); *Rosaceae* (розоцветные): *Rosa* (роза), *Agrimonia* (репейничек); *Asteraceae* (сложноцветные): *Artemisia* (полынь), *Ambrosia* (амброзия) (рис. 68). Статус видов рода *Filipendula* и сем. *Cistaceae*, указываемых как медоносные [Кучеров, 1998] сомнителен, так как они в целом продуцируют небольшое количество нектара;

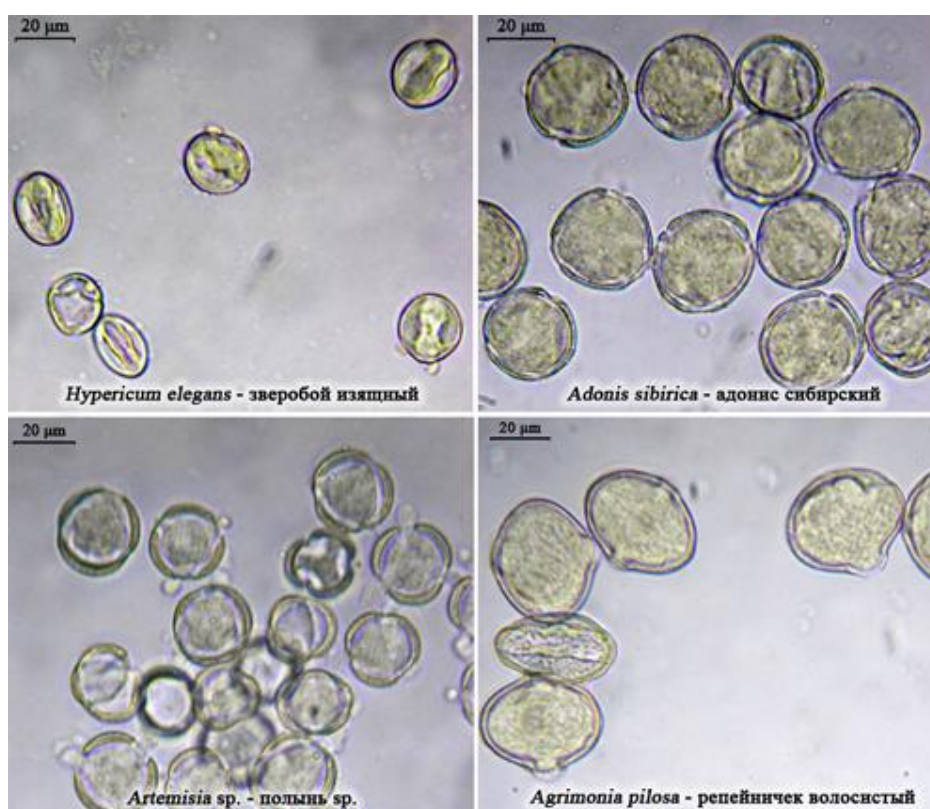


Рис. 70. Фото пыльцы некоторых энтомофильных видов растений, не продуцирующих нектар, доминирующих в микропрепаратах обножек (фото Р.Г. Курманова)

- **анемофильные** (ветроопыляемые) виды: виды родов *Quercus* (дуб), *Fagus* (бук), *Betula*, *Alnus*, *Carpinus* (граб), *Corylus* (лещина), *Pinus*, *Abies* (пихта), *Picea*, *Larix*, *Thalictrum*, сем. Poaceae (злаки), Chenopodiaceae (маревые), Plantaginaceae (подорожниковые), *Carex* (осока), *Rumex* (щавель), *Cannabis* (конопля), *Humulus* (хмель), *Amaranthus* (щирца), *Urtica* (крапива), *Typha* (рогоз) [Maurizio, 1970; Frank, Klotz, 1990; Ишемгулов, Бурмистров, 2008] (рис. 70).

Виды данной подгруппы имеют высокие показатели пыльцевой продуктивности и дальности разноса пыльцы, поэтому низкая представленность (< 3%) их пыльцы в продуктах пчеловодства может свидетельствовать лишь о случайном заносе.

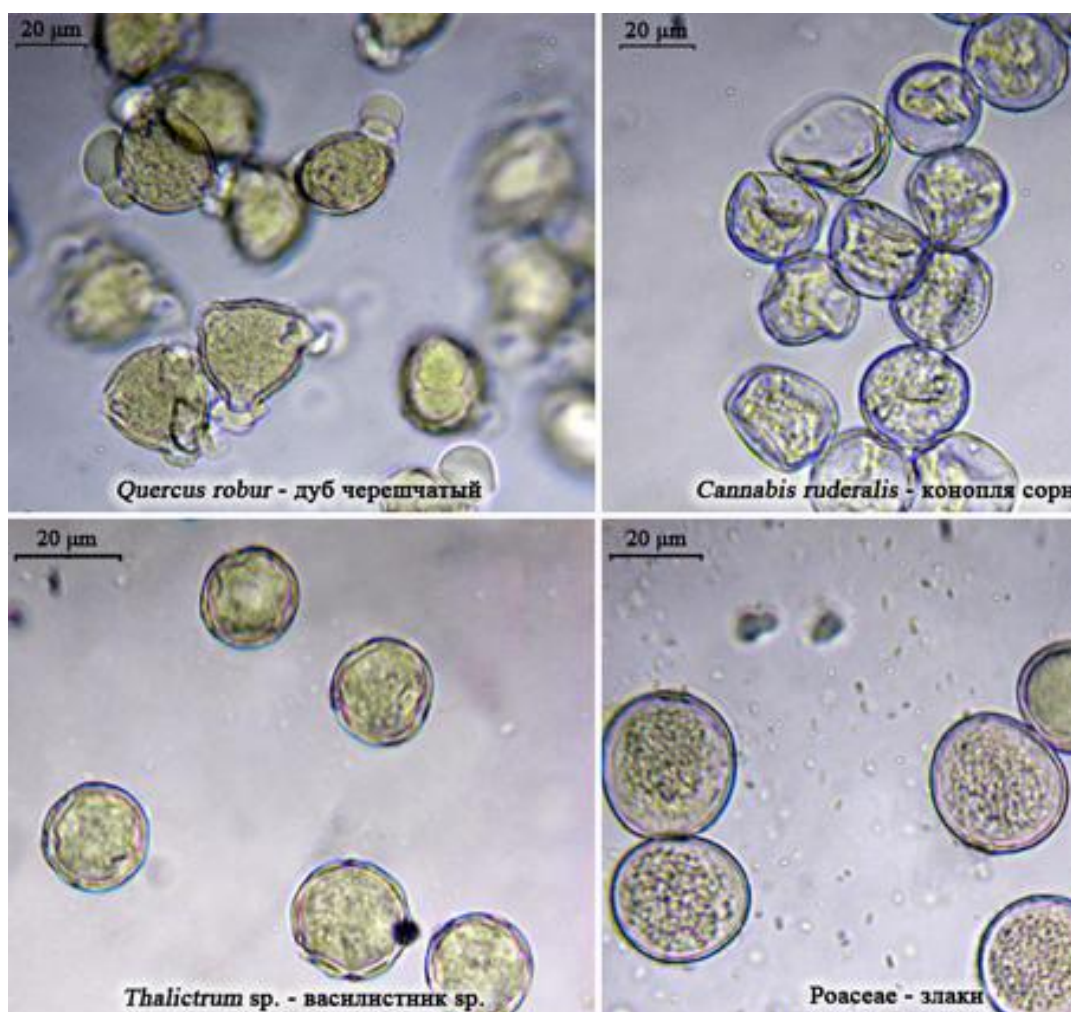


Рис. 69. Фото пыльцы анемофильных видов растений, в микропрепаратах обножек, являющихся перга- носами (фото Р.Г. Курманова)



#### Тема 4. Методы мелиссопалинологического анализа

Подготовка контрольных микропрепаратов пыльцы растений  
Приготовление микропрепаратов из свежей пыльцы.

Нераскрывшийся пыльник помещают на предметное стекло. Разрушают оболочку пыльника и отделяют из него пыльцевые зёрна, на которые наносят каплю дистиллированной воды. После некоторого подсыхания пыльцу фиксируют каплей 76%-ного спирта, слабо окрашенного фуксином. Появившееся на стекле жирное кольцо снимают ватным тампоном, смоченным спиртом. Затем препарат сразу же заливают каплей разогретой глицерин-желатины и накрывают покровным стеклом. Через 3-4 дня края покровного стекла окантовывают парафином или канадским бальзамом.

Приготовление микропрепаратов из пыльцы гербарных образцов.

Пыльник помещают на предметное стекло и на него наносят 2-3 капли 96%-ного спирта, после чего добавляют 2-3 капли дистиллированной воды и подогревают стекло до полного исчезновения влаги. Затем препаратальной иглой разрушают оболочку пыльника, а пыльцевые зёрна фиксируют 2-3 каплями 96%-ного спирта, слабо окрашенного фуксином. На препарат наносят глицерин-желатину, накрывают его покровным стеклом, излишки глицерин-желатины убирают с помощью фильтровальной бумаги. Затем препарат сушат в течение 3-4 дней. После сушки препарат осторожно вытирают тряпкой, смоченной в спирте. Края покровного стекла окантовывают парафином или канадским бальзамом [Бурмистров, Никитина, 1990].

*Приготовление глицерин-желатина.* 1 г желатина и 6 мл дистиллированной воды вносят в небольшую колбу. Желатин набухает несколько часов, и после этого в колбу добавляют 7 мл очищенного глицерина и кристаллик антисептика. Колбу переносят на горячую водяную баню. Через некоторое время смесь в колбе разжижается. Её переносят в термостат и фильтруют через бумажный фильтр в горячем виде. Глицерин-желатина долго хранится в закрытой стеклянной склянке с корковой пробкой. При необходимости склянку помещают в воду, подогреваемую на водяной бане [Мейер-Меликян, 1999].

*Качественный пыльцевой анализ обножки и перги*

*Приготовление микропрепаратов из обножки и перги.* Обножку помещают в чашку Петри, заливают дистиллированной водой и после полного размягчения (20-30 минут), жидкость сливают, из осадка делают мазок на чистом предметном стекле. После некоторого подсыхания пыльцу фиксируют каплей 76%-ного спирта, слабо окрашенного фуксином. Появившееся жирное кольцо снимают ватным тампоном, который предварительно смачивают в спирте. Затем препарат сразу же заливают каплей разогретой глицерин-желатины и накрывают покровным стеклом, придерживая его с одного конца препаровальной иглой. Через 3-4 дня края покровного стекла окантовывают парафином.

Пергу, извлечённую из 15 ячеек с разных участков сота, помещают в чашку Петри, заливают дистиллированной водой и выдерживают в течение 3 часов до полного размягчения. После перемешивания стеклянной палочкой, жидкость сливают, из осадка делают мазок на предметном стекле. Дальнейшие операции по приготовлению микропрепарата проводят по описанной выше схеме [Бурмистров, Никитина, 1990].

*Подсчёт пыльцы в микропрепаратах.* Первоначально в микропрепарате идентифицируют все виды пыльцевых зёрен. В случаях, когда определение пыльцы до вида или рода невозможно, используют общие категории, такие как группа, форма и тип. Затем проводят подсчёт пыльцевых зёрен в 5 параллельных трансектах. Для расчета процентного соотношения видового состава пыльцы в микропрепаратах достаточно подсчитать не менее 300 пыльцевых зёрен [Dimou, Thrasyvoulou, 2007].

*Интерпретация результатов.* Ботаническое происхождение обножки и перги устанавливают по доминирующей пыльце. Достоверное определение географического происхождения возможно лишь при идентификации всех встреченных видов пыльцевых зёрен. Результаты анализа перги и обножек, отобранных за весь сезон, позволяют составить список перганосной флоры региона.

#### *Количественный пыльцевой анализ обножки*

*Отбор обножек для анализа.* Отбор обножек проводят с помощью пыльцесборника в течение всего сезона: с ранневесеннего периода (с момента выставки ульев из зимовника) до поздней осени (до момента уборки пчёл обратно в зимовник). Обножки из пыльцесборника извлекают через каждые три дня. После чего их очищают от мусора, сушат при комнатной температуре и взвешивают. От обножек каждого сбора отделяют 1/10 часть и сортируют обножки по цвету. Во всех выделенных цветовых группах

изучают пыльцевой состав, анализируя при этом как минимум два схожих по цвету экземпляра обножки.

*Приготовление микропрепаратов из обножки и подсчёт пыльцы* проводят по описанной выше схеме.

*Расчёт и интерпретация результатов.* После качественного анализа пыльцевого состава обножек, каждую цветовую группу взвешивают и по полученным результатам оценивают общее количество пыльцы, собранное пчёлами с перганосных и перганосно-медоносных видов растений [Dimou, 2008].

#### *Качественный пыльцевой анализ мёда*

*Приготовление микропрепаратов из мёда.* Навеску мёда 10 г заливают 20 мл холодной дистиллированной воды (20-40 С) и ставят на водяную баню (+45 С) до полного растворения мёда. Полученный раствор центрифугируют в течение 10 мин со скоростью 2500-3000 об/мин. После надосадочную жидкость сливают, а осадок проволочной петлёй переносят на предметное стекло и равномерно распределяют на площади 20x20 мм. После подсыхания (желательно подогреть стекло до полного исчезновения влаги) осадок фиксируют 96%-ным раствором спирта, окрашенным фуксином, и заливают каплей разогретой глицерин-желатины.

#### *Подсчёт пыльцевых зёрен и представление результатов.*

Первоначально в микропрепарате идентифицируют все виды пыльцевых зёрен, затем проводят их подсчет в 5 параллельных трансектах. Расстояние между трансектами рассчитывают на основе плотности пыльцевых зёрен в микропрепарате и размера поля зрения.

Для установления классов частот достаточно подсчитать не менее 300 пыльцевых зёрен. Для расчета точного процентного соотношения пыльцевого состава в микропрепарате необходимо подсчитать от 500 до 1000 пыльцевых зёрен. Подсчет разрушенной и недоразвитой пыльцы ведут в том случае, если она может быть идентифицирована. Если осадок содержит высокий процент перепредставленной пыльцы, например, пыльцу *Myosotis* spp. (незабудка spp.), то рекомендуется провести повторный анализ, исключив из расчетов пыльцу данного вида. Падевые элементы (споры и гифы грибов, микроскопические водоросли) подсчитывают отдельно. Также отдельно отмечают наличие в микропрепарате гранулированного микрокристаллического осадка, дрожжей, частиц пыли, капель жира, крахмала и растительных частиц.

При представлении классов частот пыльцевых зёрен используют следующие обозначения: «очень часто», если доля пыльцы превышает 45%;

«часто» – 16-45%; «редко» – 3-16 %; «спорадически» – менее 3%. При представлении процентного содержания пыльцевых зёрен используют обозначения: преобладающая пыльца > 45 %, вторичная пыльца 16-45 %, важная сопутствующая пыльца 3-16 %, сопутствующая пыльца < 3 %.

При представлении частот падевых элементов используют следующие обозначения: практически отсутствуют (HDE/PG = 0,00-0,09, где HDE – частота падевых элементов, PG – общая частота пыльцевых зёрен медоносных растений), немногочисленные (0,10-1,49), среднее количество (1,50-2,99), многочисленные (3,00-4,49), очень многочисленные (> 4,50).

*Интерпретация результатов.*

Определение *ботанического происхождения* основано на расчёте относительной частоты пыльцы медоносных видов растений. Мёд считается монофлорным, если относительная частота пыльцы одного вида превышает 45 %. Исключением являются мёда, собранные с растений с пере- и недопредставленной пыльцой (табл. 3).

Содержание доминирующей пыльцы в российских монофлорных мёдах равно 45 % для подсолнечникового, 30 % – для липового и гречишного сортов мёда [ГОСТ Р 52451-2005. «Мёд монофлорный. Технические условия»].

Таблица 11

Содержание пыльцы в некоторых монофлорных мёдах Европы

Недопредставленная пыльца	Недопредставленная лишь в некоторых случаях пыльца	Нормально представленная пыльца	Перепредставленная пыльца
<i>Carduus</i> (5–25 %)	<i>Helianthus</i> (12–92 %)	<i>Erica</i> (> 45%)	<i>Castanea</i> (> 86 %)
<i>Citrus</i> (2–42 %)	<i>Robinia</i> (7–60 %)	<i>Hedysarum</i> (> 50%)	<i>Eucalyptus</i> (> 83 %)
<i>Medicago</i> (1–10 %)	<i>Thymus</i> (13–68 %)		<i>Brassica napus</i> (> 60 %)
<i>Taraxacum</i> (5–40 %)	<i>Tilia</i> (1–56 %)		<i>Phacelia</i> (> 60 %)

*Падевым мёд* является, если соотношение количества падевых элементов и пыльцы превышает 3.

*Географическое происхождение* может быть установлено по наличию в пыльцевых спектрах мёда пыльцы растений, имеющих конкретные ареалы. При этом административные границы региона не всегда соответствуют областям распространения данных видов. Чаще всего регион, в котором был собран мёд, определяется по определенной комбинации пыльцы.

*Повторность опытов.* П. Вергерон [1964] опубликовал доклад о повторном анализе, эти данные были приняты во внимание при составлении правил подсчета пыльцевых зёрен, описанных ранее. Повторные исследования одного и того же образца мёда, которые были проведены в разных лабораториях, показали высокую степень соответствия. Тем не менее, точность подсчёта и определения пыльцевых зёрен в значительной степени зависит от опыта работы человека, проводящего анализ.

### **Количественный пыльцевой анализ мёда**

*Подготовка микропрепаратов из мёда.* Мёд растворяют в 40 мл холодной дистиллированной воды и центрифугируют 10 мин. Верхнюю часть надосадочной жидкости аккуратно сливают. Пробирку вновь наполняют дистиллированной водой и снова центрифугируют. Надосадочную жидкость повторно сливают. К осадку доливают 10 мл дистиллированной воды, и помещают пробирку в фильтровальный аппарат. Во время фильтрации в пробирку несколько раз доливают воду. Для получения однородного отложения осадка на фильтре, необходимо соблюдать аккуратность. После фильтр забирают из прибора для просушки. На сухой фильтр наносят иммерсионное масло и помещают его на предметное стекло, затем добавляют сверху ещё 1-2 капли иммерсии.

*Подсчёт пыльцевых зёрен.* Для получения достоверных данных в микропрепарате необходимо подсчитать не менее 500 пыльцевых зёрен или падевых элементов в 10 трансектах.

*Расчёт, представление и интерпретация результатов.* Для подсчёта абсолютного числа растительных элементов (N) необходимо предварительно рассчитать площадь поверхности фильтра, содержащей осадок (S) и площадь одного анализируемого в микроскопе поля (s), который измеряют с помощью микрометра. Абсолютное число пыльцевых зёрен в 10 г мёда (PG/10 g) и абсолютное число падевых элементов в 10 г мёда (HDE/10 g) рассчитывают по следующим формулам (I, II):

$$PG/10 \text{ g} = \frac{S \times n_{PG} \times 10}{s \times a \times p} \quad (\text{I})$$

$$HDE/10 \text{ g} = \frac{S \times n_{HDE} \times 10}{s \times a \times p} \quad (\text{II})$$

где: S – площадь части фильтра, содержащего осадок (мм<sup>2</sup>); s – площадь одного анализируемого в микроскопе поля (мм<sup>2</sup>); n<sub>PG</sub> – общее количество подсчитанных пыльцевых зёрен (PG); n<sub>HDE</sub> – общее количество подсчитанных падевых элементов (HDE); a – число подсчитанных полей; p – вес мёда (г).

Общее число растительных элементов (N) в 10 г мёда рассчитывают по сумме формул (I) и (II). Результаты выражаются в тысячах с округление до ближайшей тысячи. В зависимости от содержания растительных элементов, меда делят на 5 классов:

Класс I: N < 20 000, включает монофлорные меда с недопредставленной пылью.

Класс II: 21 000 < N < 100 000, включает большинство полифлорных медов, падевые и смешанные меда.

Класс III: 101 000 < N < 500 000, включает монофлорные меда с перепредставленной пылью и падевые меда.

Класс IV: 501 000 < N < 10 000 000, включает монофлорные меда с перепредставленной пылью и некоторые прессованные меда.

Класс V: N > 10 000 000, включает практически только прессованные меда [Von der Ohe, 2004]

Вопросы для самоконтроля

Какие методики приготовления микропрепаратов пыльцы Вы знаете? В каких исследованиях они используются?

1. Какая методика приготовления препаратов используется при мелиссопалинологическом анализе? Кратко опишите процесс приготовления микропрепаратов из образца мёда.
2. Назовите основные отличия покрытосеменных растений от голосеменных.
3. Назовите типы опыления и преимущества каждого из них.
4. Какие приспособления появляются у растений в зависимости от опыления? Приведите примеры.

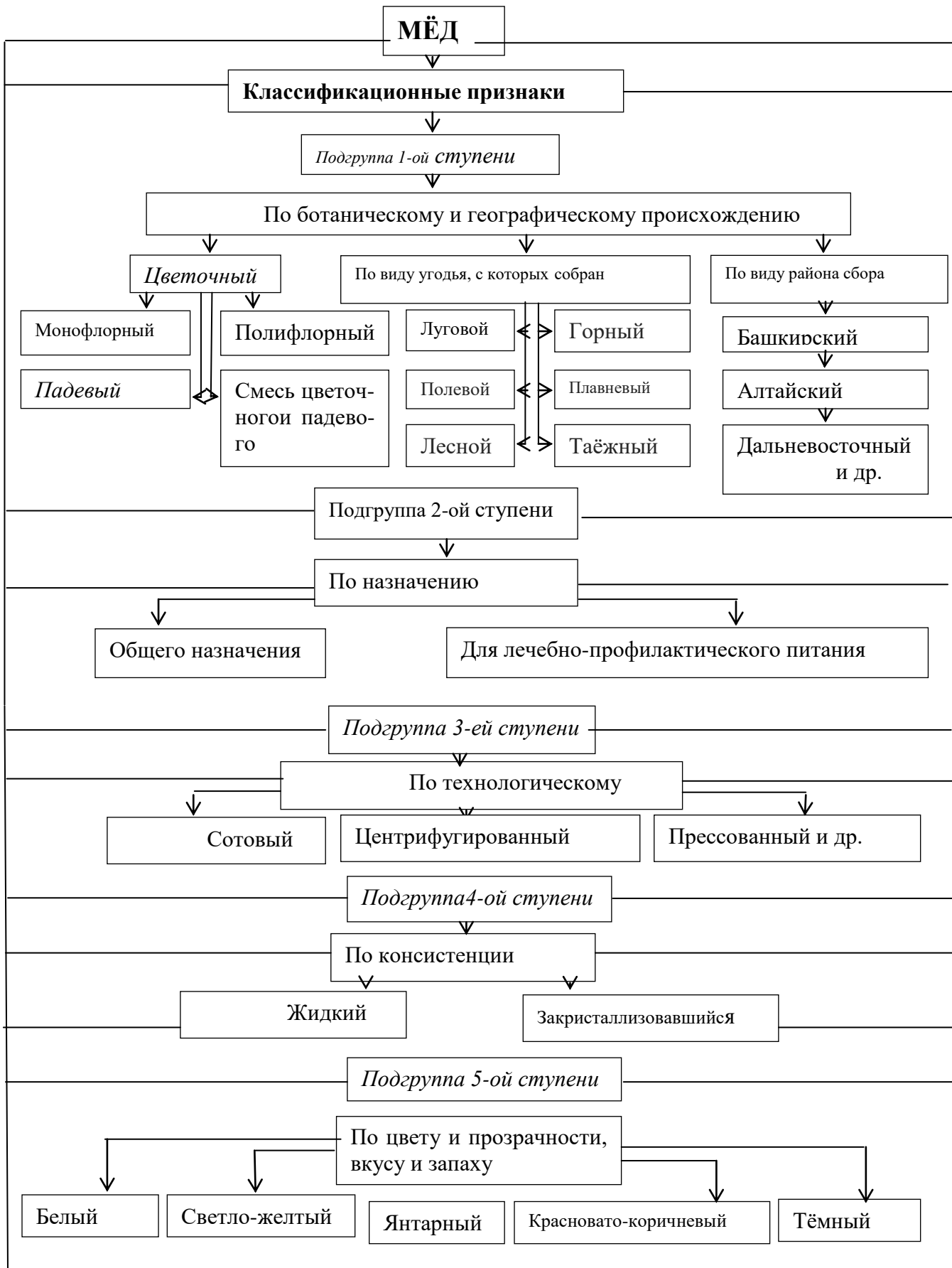
### **Тема 3. Классификация меда.**

Пчелиный мед является продуктом переработки медоносными пчелами нектара или пади и представляет собой сладкую сиропообразную жидкость или закристаллизованную массу с приятным вкусом и ароматом. Это ценный диетический продукт питания, сырье для производства целого ряда пищевых продуктов. Мед характеризуется высокими питательными, лечебно-профилактическими и бактерицидными свойствами.

Классификация меда основана на особенностях состава преобладающего растения-медоноса, используемого пчелами для его получения, способах производства, а также степени участия пчел в процессе его получения.

Виды и ассортиментные наименования, сгруппированные по различным признакам, представлены на рис. 3.

В ГОСТ Р 19792-2017 «Мёд натуральный. Технические условия» приведены следующие виды мёда: цветочный, падевый и смешанный. Цветочный мед может быть монофлорным и полифлорным. Ботаническое происхождение цветочного монофлорного меда определяют по доминирующему медоносу (доминирующим медоносам). Мед липовый, подсолнечниковый и гречишный определяют в соответствии с ГОСТ 31766-2012 «Меды монофлорные. Технические условия».





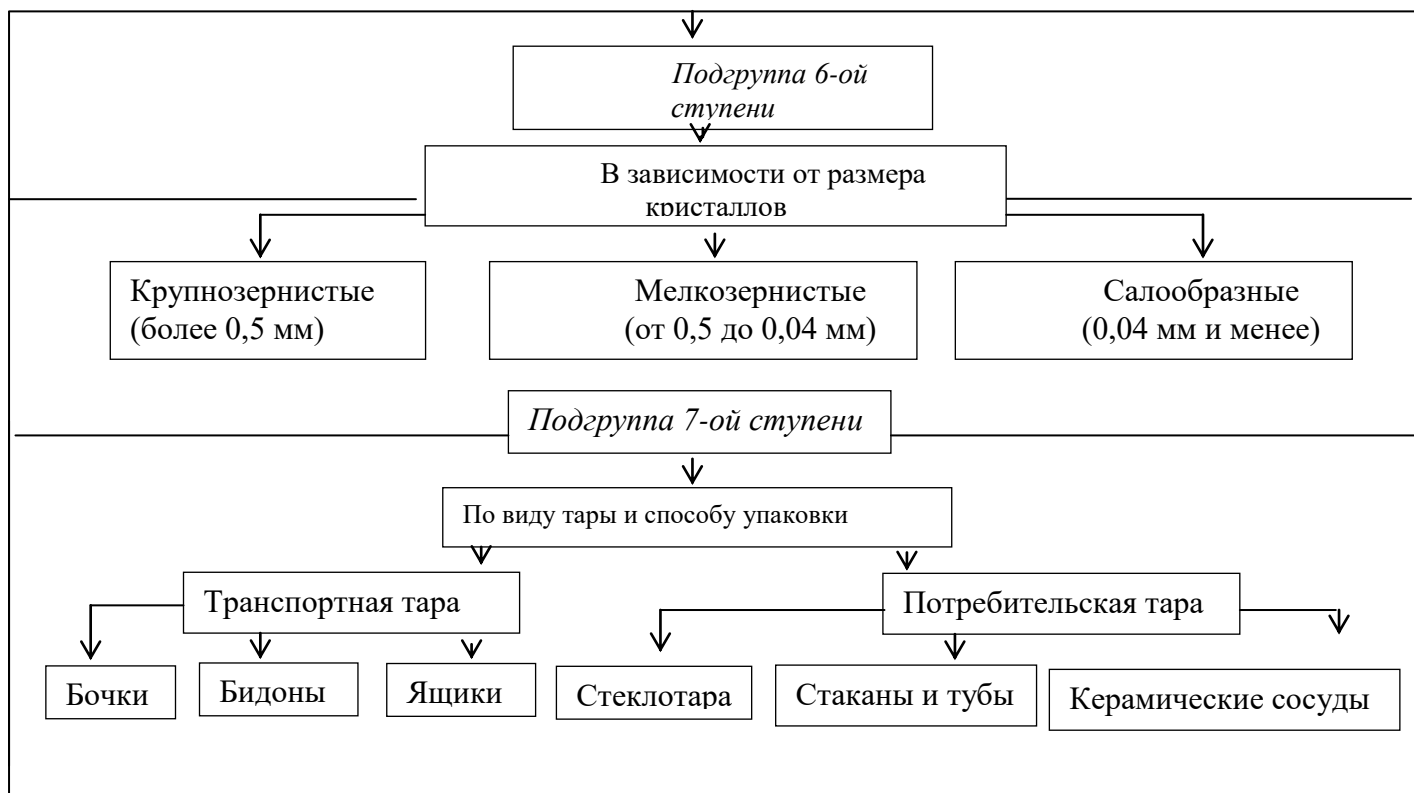


Рис. Классификация мёда

Для более полного представления о классификации мёда по конкретным классификационным признакам и образуемым ими классификационным группировкам, эти признаки сгруппированы в 7 ступеней. При этом отметим, что ассортиментные наименования мёда обусловлены его ботаническим и географическим происхождением.

В подгруппу 1-ой ступени вошли признаки по ботаническому и географическому происхождению. Так, натуральный пчелиный мед по ботаническому происхождению подразделяют на цветочный, падевый и смешанный (естественную смесь цветочного и падевого меда).

Цветочный мед получается в результате сбора и переработки пчелами нектара цветков. Он может быть монофлорным – из нектара одного (или преимущественного одного) растения и полифлорным (сборным) – из нектара нескольких медоносных растений.

Монофлорный мед определяют по виду основного растения-нектароноса: липовый, подсолнечниковый, гречишный, хлопчатниковый, эспарцетовый, кориандровый и др.

Полифлорный мед обозначают как цветочный сборный и обычно называют по месту сбора: лесной (боярышник, раkitник, ива, рябина, земляника, черника, малина, душица, тимьян, ландыш, кипрей, василек, чабер и др.); луговой (одуванчик, клевер, чабер, душица, тимьян, донник,

дикая герань, люцерна, шалфей, подмаренник, ятрышник и др.); *горный*, собираемый с горных лугов, часто отличает преобладание среди медоносов дикой герани.

Поскольку в разные периоды года на одном и том же поле, лугу цветут различные растения, то и мед имеет различные свойства. Цвет его может варьировать от белого до темного с различными оттенками; аромат и вкус – от нежного, приятного до резкого неприятного с разными привкусами (терпкости, горечи). Кристаллизуется в массу от мелкозернистой до крупнозернистой.

В зависимости от вида медоносного растения различают следующие виды мёда.

*Акациевый (белоакациевый) мед* считается одним из самых лучших сортов. В жидком виде прозрачен, при кристаллизации (засахаривании) становится белым, мелкозернистым, напоминающим снег. Пчелы также собирают нектар из цветков желтой акации. Этот мед очень светлый, но при кристаллизации становится салыстым, белого цвета, средней зернистости. Желтый акациевый мед также относится к числу лучших сортов.

*Барбарисовый мед* золотисто-желтого цвета, ароматный и нежный на вкус. Пчелы энергично перерабатывают нектар цветков ягодного кустарника барбариса обыкновенного, произрастающего в европейской части России, в Крыму и широко культивируемого как ценное кровоостанавливающее средство.

*Будяковый мед* относится к первосортным. Он бывает бесцветным, зеленоватым, золотистым (светло-янтарным), обладает приятным ароматом и вкусом. При кристаллизации становится мелкозернистым. Пчелы энергично собирают его с красивых малиновых цветков сорняка с колючими стеблями и листьями сероватого цвета – будяка, чертополоха поникающего.

*Бурачниковый мед* получается из нектара крупных красивых голубых цветков бурачника – огуречной травы. Бурачник выращивают как ценный медонос и лекарственное растение. Мед обладает приятным вкусом, прозрачный, светлый.

*Васильковый мед* – зеленовато-желтого цвета, обладает приятным, напоминающим запах миндаля ароматом и своеобразным, слегка горьковатым привкусом. Василек синий, или полевой, является хорошим медоносом.

*Вересковый мед* получают из нектара мелких розовых цветков ветвистого вечнозеленого кустарника вереска обыкновенного, распространенного в западных и северных степных районах Украины, в западных и северо-западных районах России, в Белоруссии. Вересковый мед

темного, темно-желтого и красно-бурого цвета со слабым ароматом, приятным или терпким горьковатым вкусом. Относится к низким сортам меда. Обладает способностью загустевать в студень-желе с большим количеством воздушных пузырьков, которые могут подниматься на поверхность. При перемешивании или взбалтывании студнеобразная структура верескового меда разрушается, и он вновь становится жидким, но в дальнейшем снова загустевает. Это свойство называется тиксотропией. Небольшими тиксотропическими свойствами обладает и гречишный мед. После удаления из верескового меда белковых веществ тиксотропические свойства утрачиваются.

*Горчичный мед* – продукт, собранный с крупных желтых цветков белой горчицы, произрастающей на Украине, Белоруссии, в европейской части России. В жидком состоянии он имеет приятный золотисто-желтый цвет, а позднее приобретает желто-кремовый оттенок. Кристаллизуется мелкими кристаллами. Имеет приятный аромат, сладкий вкус. Обладает высокими питательными и лечебными свойствами, благодаря которым рекомендуется при заболеваниях дыхательных путей.

*Горошковый мед* собирают с цветков горошка тонколистного, произрастающего в степях Сибири.

*Гречишный мед* производят повсеместно, но главным образом – в центральных и южных районах России, на Украине. Цвет меда – от темно-желтого и красноватого до темно-коричневого; отличается острым своеобразным вкусом и приятным ароматом. Закристаллизовывается в однородную, чаще всего крупнозернистую массу темно-желтого цвета. Некоторые дегустаторы отмечают, что при употреблении в пищу гречишного меда он «щекочет горло».

В большинстве случаев гречишный мед оценивается как высокосортный и обладающий лечебными свойствами. Он содержит больше белка и железа, нежели другие ботанические сорта меда. В связи с этим такой мед рекомендуется принимать при лечении малокровия. В народе говорят: «Темный мед бледнолицым очень полезен».

*Дягильный мед* пчелы собирают с цветков дягиля лекарственного, широко распространенного в России, Крыму, Беларуси, на Украине.

*Донниковый мед* – очень светлый, белый или светло-янтарный. Отличается нежным приятным вкусом и ароматом, напоминающим ванильный. Оценивается как один из лучших сортов. Пчелы собирают его с ярко-желтых цветков донника лекарственного или желтого. Он быстро кристаллизуется. Благодаря высоким питательным и лечебным качествам пользуется большой популярностью. Рекомендуется при заболеваниях

органов дыхания, простудных заболеваниях, головной боли, бессоннице. В США донниковый мед оценивается как один из лучших сортов; он составляет 50-70% от общего количества всех медов, поступающих в продажу.

*Ежевичный мед* пчелы собирают с цветков широко распространенных кустарников ежевики. Он прозрачен как вода и обладает высокими вкусовыми и лечебными качествами и тонким ароматом.

*Змееголовниковый мед* – светлый, прозрачный, с приятным ароматом и вкусом. Пчелы готовят его из нектара сине-фиолетовых цветков змееголовника молдавского, произрастающего на Кавказе, Алтае, Украине. Змееголовник относится к очень ценным медоносным растениям, так как содержит большое количество высокосахаристого нектара с лимонным запахом.

*Ивовый мед* – золотисто-желтого цвета, при кристаллизации становится мелкозернистым, приобретает кремовый оттенок, обладает высокими вкусовыми качествами. Пчелы энергично собирают его с цветков различных видов деревьев и кустарников ивы, которых насчитывается около 170.

*Иссоповый мед* по своим органолептическим свойствам относится к первосортным образцам. Нектар для этого меда пчелы собирают с темно-голубых цветков лекарственного и медоносного полукустарникового растения иссопа.

*Каменный мед* – очень редкий и своеобразный. Собирают его дикие пчелы, откладывая в расселинах каменных утесов. Этот мед палевого цвета, с приятным ароматом, хороший на вкус. Соты с медом содержат мало воска и представляют собой одно кристаллизованное вещество, которое для употребления приходится откалывать кусочками, как леденец. В отличие от обычного пчелиного меда, каменный мед почти не липок и в связи с этим не требует специальной тары. Он хорошо сохраняется без изменения своих качеств в течение нескольких лет. Часто называется также абхазским медом.

*Каштановый мед* имеет темный цвет, обладает слабым ароматом, неприятный на вкус. Для приготовления этого меда пчелы собирают нектар из цветков каштанового дерева, растущего главным образом в Крыму и Закавказье. Пчелы производят также мед из нектара колокольчатых бело-розовых цветков декоративного дерева каштана конского. Этот мед, в отличие от первого, прозрачный (бесцветный), жидкий, но легко и быстро кристаллизуется, иногда горчит. Каштановый мед относится к разряду низкосортных.

*Кипрейный мед* – прозрачен, с зеленоватым оттенком, при кристаллизации становится белым в виде снежных крупинок, а иногда

напоминает сливкообразную или мелкозернистую массу. При нагревании становится желтым, обладает очень слабым нежным ароматом и не имеет определенно выраженного медового вкуса, поэтому покупатели нередко не признают его натуральности. Этот мед приходится купаживать чаще, чем другие сорта. Мед пчелы заготавливают из нектара красивых лилово-красных цветков кипрея узколистного (иван-чая), встречающегося в диком виде довольно часто.

*Клеверный мед* – светлый, почти бесцветный, прозрачный, иногда с зеленоватым оттенком, с нежным ароматом и приятным своеобразным вкусом. Быстро кристаллизуется в твердую белую мелкокристаллическую массу. Относится к высокосортным, первоклассным медам.

*Кленовый мед* относится к светлым сортам меда, обладает прекрасными вкусовыми качествами. Пчелы энергично собирают его с красивых желтовато-зеленых цветков клена остролистного, встречающегося почти во всех лесах России, Украины, Беларуси.

*Клюквенный мед* производится пчелами из нектара цветков клюквы. Имеет красивый цвет, нежный вкус, очень ароматный, менее сладкий, чем другие сорта меда (вероятно, из-за большой кислотности). В США пользуется большим спросом.

*Лавандовый мед* относится к разряду первосортных. Этот золотистого цвета прозрачный мед, обладающий нежным ароматом и приятным вкусом, пчелы вырабатывают из нектара светло-синих или голубовато-фиолетовых цветков многолетнего эфиромасличного растения лаванды. Возделывается лаванда на южном берегу Крыма, на Кубани и на Кавказе. Лавандовый мед относится к первосортным.

*Липовый мед* собирается повсеместно и считается среди населения одним из лучших. Благодаря исключительно приятному вкусу ценится высоко. Острый вкус характерен для среднерусских медов и, в частности, для уфимского «липца». Липовый *дальневосточный* мед очень нежный и ароматный. Свежее откачаный на медогонке, этот мед очень душист, обычно прозрачен, слабо-желтого или зеленоватого цвета.

*Уфимский* (башкирский) липовый мед, так называемый липец, – бесцветный, при кристаллизации становится белым, с золотистым оттенком и крупнозернистой массой. *Амурский* (дальневосточный) липовый мед мутновато-желтоватого цвета. Все образцы липового меда обладают превосходным специфическим ароматом и замечательным вкусом, несмотря на ощущение слабой горечи, которая, однако, быстро исчезает. Кристаллизуется мед в твердую белую массу, имеет крупнозернистую садку. В липовом меде обнаружены кристаллы щавелевокислого кальция. Считают,

что содержание этих кристаллов характерно только для липового меда. Их обнаружение может служить дополнительным признаком установления сорта липового меда. Липовый мед пчелы вырабатывают из нектара цветков липы, который обладает высокими медоносными качествами.

Липовый мед имеет ценные питательные и лечебные свойства. Его антибактериальное действие проявляется относительно грамположительных и грамотрицательных микроорганизмов, а также относительно инфузорий, амёб и трихомонад. Он содержит летучие, нелетучие и мало летучие противомикробные вещества, обладает отхаркивающим, противовоспалительным и легким слабительным действием. С успехом применяется при заболеваниях дыхательных путей (ангина, насморк, ларингит, бронхит, бронхиальная астма), как средство, укрепляющее сердце, при воспалении желудочно-кишечного тракта, при болезнях почек и желчного пузыря. Обладает хорошим местным действием при гнойных ранах и ожогах. Иногда липовый мед имеет светло-желтую или зеленовато-серую окраску, что происходит от попадания падевого меда. (Падь на липе бывает часто.) В народной медицине липовый мед широко применяется при простуде, главным образом как потогонное средство.

*Лопуховый мед* обладает резким пряным запахом, имеет темно-оливковый цвет, очень тягуч. Нектар для получения этого меда пчелы собирают с мелких темно-розовых цветков лопуха войлочного и лопуха большого. Этот нектар красивого желтоватого цвета, иногда может иметь зеленоватый оттенок, обладает сильным приятным пряным запахом. Мед, собранный с цветков лопуха войлочного (паутинистого), имеет оливковый цвет, светлый, вязкий, легко наворачивается на ложку.

*Луговой мед* имеет золотисто-желтый, иногда желто-коричневый цвет, приятный аромат, хороший вкус. Луговой («сборный») мед пчелы вырабатывают из нектара различных луговых цветков.

*Люцерновый мед* пчелы собирают с лиловых или фиолетовых цветков люцерны посевной. Свежеоткачанный мед имеет различные оттенки – от совершенно прозрачного до золотистого янтарного; быстро кристаллизуется, приобретая белый цвет, и напоминает своей консистенцией густые сливки. Цвет зависит от содержания воды: чем меньше водность, тем цвет меда светлее. Этот мед обладает приятным ароматом и специфическим привкусом. Если мед хранить в теплой комнате, то он может оставаться жидким в течение года.

*Малиновый мед* относится к светлым сортам меда самого высокого качества, имеет приятный аромат и хороший вкус. Сотовый мед с малины обладает нежными вкусовыми качествами и словно тает во рту. Этот мед

пчелы делают из нектара цветков лесной и садовой малины. Благодаря тому, что цветок малины опрокинут вниз, пчела, извлекая нектар, находится как бы под естественным навесом или зонтиком, и может работать даже во время дождя.

*Мелиссовый мед* имеет прозрачный цвет, приятный аромат и вкус. Пчелы заготавливают его из нектара светло-фиолетовых или розовых с сильным запахом цветков мелиссы. Пчелы очень любят запах мелиссы.

*Морковный мед* имеет темно-желтый цвет, сильный аромат. Пчелы вырабатывают его из нектара душистых белых цветков зонтикообразных соцветий культурного двулетнего растения – моркови.

*Мятный мед* пчелы вырабатывают из нектара пахучих цветков многолетнего эфиромасличного и пряного растения мяты перечной, которая дает обильные сборы высококачественного меда. Этот мед обладает янтарным цветом и приятным ароматом мяты. Мятный мед считается высококачественным в Западной Европе. Этот мед содержит много витамина С, оказывает желчегонное, успокаивающее, болеутоляющее и антисептическое действие.

*Одуванчиковый мед* имеет золотисто-желтый цвет, очень густой, вязкий, быстро кристаллизующийся, с сильным запахом и резкий на вкус. Этот мед пчелы получают из нектара широко известного и распространенного сорняка – одуванчика.

*Осотовый мед* имеет белый цвет, ароматный, вкусный. Этот первосортный мед пчелы вырабатывают из нектара, собранного с многочисленных золотисто-желтых цветков сорного растения осота.

*Подсолнечниковый мед* имеет золотистый цвет, слабый аромат и терпкий вкус. Быстро кристаллизуется. При кристаллизации становится светло-янтарным, иногда даже с зеленоватым оттенком. Этот мед обладает ценными диетическими и лечебными свойствами.

*Пустырниковый мед* – очень тяжелый, светло-желтого цвета, со специфическим, но нерезким вкусом. Нектар пчелы собирают с бледно-фиолетовых цветков медоносного растения пустырника.

*Рапсовый мед* имеет цвет от белого до интенсивно-желтого, слабый аромат и приторный вкус, густой, быстро кристаллизуется. Плохо растворяется в воде и при длительном хранении быстро закисает. Пчелы готовят его из нектара цветков рапса.

*Резедовый мед* относится к категории высокосортных, обладает приятным ароматом, а по вкусу может соперничать с липовым. Пчелы вырабатывают этот мед из нектара цветков резеды пахучей, которая является хорошим медоносом.

*Рябиновый мед* имеет красный цвет, сильный аромат и хорошие вкусовые качества. При кристаллизации образуется крупнозернистая масса. Пчелы заготавливают мед из нектара цветков рябины.

*Сурепковый мед* имеет зеленовато-желтый цвет, обладает слабым ароматом, но приятным вкусом. Для длительного хранения малопригоден. Вырабатывается из нектара золотисто-желтых цветков сурепки.

*Тыквенный мед* имеет золотисто-желтый цвет, приятный вкус, довольно быстро кристаллизуется. Пчелы заготавливают его с больших золотистых цветков тыквы.

*Тюльпановый мед* имеет красноватый цвет, обладает приятным ароматом и хорошим вкусом. Пчелы собирают этот мед с зеленовато-красноватого декоративного тюльпанового дерева. Это дерево – хороший медонос, так как содержит наибольшее количество нектара, по сравнению с другими медоносными субтропическими растениями.

*Фацелиевый мед* имеет светло-зеленый или белый цвет, обладает нежным ароматом и приятным тонким вкусом. Принадлежит к лучшим сортам. После кристаллизации напоминает тесто. Готовится из нектара цветков фацелии, которая считается хорошим медоносом.

*Фруктовый* – достаточно вязкий по консистенции. Его цвет – желтый и легким красноватым оттенком, его структура прозрачна. При кристаллизации приобретает светло-желтый оттенок. Имеет тонкий, слегка пряный аромат и приятный фруктовый вкус. Имеет в своем составе все необходимые человеку витамины и большинство микроэлементов, а также аминокислоты, ферменты и антиоксидантные вещества.

*Хлопковый мед* – очень светлый и только после кристаллизации становится белым, имеет своеобразный аромат и нежный вкус. Мед, собранный пчелами с листьев хлопчатника, по вкусовым качествам ничем не отличается от меда, собранного с крупных цветков хлопчатника.

*Черешневый мед.* В некоторых районах Украины и южных районах России есть большие площади черешневых насаждений, которые также являются медоносными. Из нектара цветков черешни пчелы вырабатывают черешневый мед. Он обладает характерным лимонно-сладким вкусом, имеет бело-желтый цвет, приятный аромат. Хорошо воспринимается организмом. Обладает противомикробными свойствами.

*Черничный мед* обладает исключительным ароматом, приятным вкусом и имеет красноватый цвет. Вырабатывается пчелами из нектара цветков черники.

*Шалфейный мед* имеет светло-янтарный или темно-золотистый цвет, обладает нежным приятным ароматом, хорошим вкусом. Вырабатывается из



цветков шалфея аптечного.

*Эвкалиптовый мед* — неприятный на вкус, но высоко ценится, так как применяется в народной медицине для лечения туберкулеза легких. Пчелы вырабатывают этот мед из нектара крупных одиночных цветков с многочисленными тычинками вечнозеленого дерева эвкалипта круглого, культивируемого главным образом в субтропиках.

*Эспарцетовый мед* относится к ценным сортам. Он светло-янтарного цвета, прозрачный как кристалл, имеет приятный тонкий аромат и вкус. Медленно кристаллизуется очень мелкими кристаллами. В осевшем виде представляет собой белую твердую массу с кремовым оттенком, напоминающую по виду сало. Заготавливается пчелами из нектара растения эспарцета посевного, или виколистного, произрастающего в диком виде. Кроме нектара пчелы берут с эспарцета коричнево-желтую пыльцу. По имеющимся данным, в период цветения эспарцета его пыльца является господствующей в любой пчелиной обножке.

*Яблоневый мед* имеет светло-желтый цвет, очень тонкий аромат и вкус, быстро кристаллизуется. Готовится из нектара цветков яблони.

Кроме того, мёд бывает *разнотравный* (медоносы – пастернак, шалфей, осот, пустырник, фацелия, кориандр, василек, мята, лопух и другие).

*Падевый мед* в зависимости от преобладающего фитоисточника пчелы получают с хвойных и лиственных деревьев. Падевый мед с хвойных деревьев (ели, пихты, сосны) имеет цвет от светло- до темно-янтарного, вязкий, тягучий, иногда с неприятным горьким или кисловатым привкусом и своеобразным ароматом. Падевый мед с лиственных деревьев (дуба, ясеня, орешника и др.) отличается темным цветом, он вязкий, тягучий, со своеобразным ароматом.

*Падь* представляет собой сахаристую жидкость, которая выделяется разными видами тли, чернецами, блошками и другими полужесткокрылыми насекомыми, поселяющимися для прикормки на листьях и побегах различных растений. Эти насекомые выделяют падь в виде мельчайших капель. Пчелы собирают эти капли и перерабатывают их в падевый мед. Свежевыделенная падь прозрачна, но на воздухе она быстро темнеет и густеет.

Другим источником падевого меда является так называемая медвяная роса. Это сахаристый сок, выделяемый листьями широколистных и хвойных деревьев, а также некоторыми травами. Медвяная роса по своему составу ближе к нектару. Она выделяется растениями только при определенных благоприятных условиях.

Такой мед обычно темного цвета, тягучий, с неприятным вкусом и

ароматом. Падевый мед используется для переработки.

*Смешанный* мед обозначают как сборный цветочный или падевый в зависимости от преобладающего источника, с которого он получен. Некоторые виды меда определяют как ядовитые. Источниками нектара для него служат рододендрон, вереск чашецветный, горный лавр, азалия, аконит, багульник болотный, черемица и некоторые другие растения. Этот мед не должен заготавливаться и поступать в продажу.

В *подгруппе 1-ой ступени* (по ботаническому и географическому происхождению) нами выделены два подпризнака – по *виду угодьев*, с которых собран нектар для получения мёда, он бывает луговой, полевой, лесной, горный, плавневый и таёжный, которые относятся к полифлорным медам (см. стр. 43), а также по *виду района сбора* – башкирский, алтайский, дальневосточный и др.

*Подгруппа 2-ой ступени* – по назначению – нами предложено выделить меда *общего назначения*, поскольку все виды мёда обладают выраженным общеукрепляющим действием, а также для лечебно-профилактического питания (например, мёд разнотравья; липовый, малиновый, донниковый, горчичный и др. – для профилактики простудных заболеваний, заболеваний органов дыхания; мед мятный – оказывает желчегонное, успокаивающее, болеутоляющее и антисептическое действие и т.п.). Т.е., в зависимости от характера оказываемого положительного действия на организм человека мёд можно употреблять как лечебно-профилактическое средство в соответствии с назначением.

*Подгруппа 3-ей ступени* – по *технологическому признаку* (по способу получения) – представлена медом центробежным, прессованным и сотовым.

*Центробежный* мед – жидкий или закристаллизованный, его извлекают из сотов на медогонках различных конструкций. Это наиболее распространенный и эффективный способ извлечения меда.

*Прессовый* мед получают из сотов прессованием в том случае, когда его невозможно извлечь под действием центробежных сил (например, вересковый). Мед, полученный этим способом, характеризуется повышенным содержанием воска и воскоподобных веществ.

*Сотовый* мед реализуют в запечатанных сотах в виде рамок, секций или отдельных кусков. В таком виде биологическая ценность продукта значительно возрастает в результате сохранения витаминов, содержащихся в воске (в основном витамин А), и других компонентов.

*Чанг* – это куски сотового меда, залитые центробежным медом. Соты магазинных или гнездовых рамок нарезают на части и складывают в стеклянные банки. Пространство между сотами заполняют жидким медом с

малой степенью кристаллизации.

Мед, профильтрованный таким образом, что пыльца удаляется в значительном количестве, должен маркироваться как *фильтрованный* мед.

Известны виды меда, которые не являются натуральными, так как их получают на основе скармливания пчелам сахарного сиропа с добавлением или без добавления натуральных компонентов; их нужно рассматривать как *фальсификаты* натурального продукта. К ним относят *меды сахарный, витаминный и искусственный*.

*Сахарный* мед пчелы вырабатывают из сахарного сиропа. Сахароза, из которой состоит сахарный сироп, под действием ферментов пчелы в процессе созревания меда разлагается на глюкозу и фруктозу. Образующийся сахарный мед, так же как и натуральный, состоит из смеси глюкозы и фруктозы. В процессе созревания синте-

зируются мальтоза и некоторые другие сахара. В результате обработки сиропа пчелы вводят в него ферменты (в том числе и диастазу), зольные элементы, витамины, бактерицидные вещества, поэтому по основным физико-химическим показателям и органолептическим свойствам трудно отличить этот мед от натурального цветочного.

*Витаминный* мед пчелы вырабатывают из сахарного сиропа с добавлением сиропов и соков, богатых витаминами (черносмородиновый, морковный и др.). Однако повышенного содержания витаминов в таких медах не обнаруживается, поскольку пчелы изменяют их количество до уровня своей потребности. По основным показателям этот мед ничем не отличается от сахарного и также является фальсификатом.

*Искусственный* мед получают без участия пчелы путем химического разложения сахарозы на глюкозу и фруктозу. По внешнему виду он похож на пчелиный мед, но отличается от него по составу и, соответственно, по питательности и диетическим свойствам. В то время, когда нет медосбора, пчелы берут сок из зрелых плодов и ягод – малины, вишни, винограда и др. Иногда пчеловоды скармливают специально приготовленный сироп из соков плодов или овощей с добавлением сахара и получают так называемый *экстрamed*. Такой мед отличается от натурального повышенным содержанием минеральных солей, кислот, неперевариваемых в кишечнике пчел веществ и др.

*Подгруппа 4-ой ступени* – по *консистенции* – представлена центробежным и центрифугированным мёдом. При этом центробежный мёд может быть жидким или закристаллизовавшимся («севшим»).

*Жидкий мёд* – нормальное состояние свежего мёда после откачки из сотов (обычно мёд текущего пчеловодного сезона). Жидкий мёд имеет

разную степень густоты (вязкости). Вязкость мёда зависит от бóльшего или меньшего содержания в нём воды и отчасти от температуры окружающего воздуха. Жидкий мёд может получаться также нагреванием закристаллизовавшегося мёда, при этом могут теряться некоторые полезные свойства мёда. Слишком жидкий мёд может свидетельствовать о недостаточной выдержке его в сотах, его называют «незрелым».

*Закристаллизовавшийся («севший») мёд* – образуется естественным путём из жидкого мёда при перепадах температуры. Севший мёд не теряет своих свойств в результате кристаллизации. В севшем мёде в зависимости от величины кристаллов различают крупнозернистую, мелкозернистую и салообразную садку. В крупнозернистом мёде сростки кристаллов сахара бывают более 0,5 мм в диаметре, в мелкозернистом – менее 0,5 мм, но ещё различимы невооружённым глазом. Иногда засахарившийся мёд имеет настолько мелкие кристаллы, что масса мёда кажется однородной, салообразной.

*В подгруппу 5-ой ступени* – включены *цвет и прозрачность вкус и запах*. Так, по цвету мёд делят на два основных типа: *светлый* и *тёмный* с многочисленными переходными оттенками от белого до желтого, от янтарного до красновато-коричневого с переходом в тёмный цвет. Цвет мёда зависит от растений, из нектара которых получен мёд: относительно светлые мёда получают из соцветий липы, подсолнечника, акации и др., относительно тёмные – из гречихи, молочая и др.

*Прозрачность* жидкого мёда зависит прежде всего от количества попавшей в мёд при откачке перги. Мёд может мутнеть и в результате начавшегося процесса его кристаллизации.

Натуральный мёд, как правило, имеет сладкий *вкус*. Резкий кисловатый привкус присущ только испорченному, забродившему мёду. *Аромат (запах)* мёда обуславливается особенностями того или иного растения. Мёд, собранный пчёлами с одного определённого растения, имеет обычно свой характерный вкус и аромат. При известном опыте можно, например, безошибочно определить гречишный мёд. Своеобразный аромат имеет мёд липовый, бодяковый, собранный с цветков подсолнечника и т. п. Аромат смешанного мёда отличается чрезвычайным разнообразием и часто не даёт возможности определить его происхождение.

*В подгруппе 6-ой ступени* – в зависимости от размера кристаллов или агломератов кристаллов различают три вида полностью закристаллизованного меда: *крупнозернистые* – размер кристаллов более 0,5 мм; *мелкозернистые* – кристаллы размером от 0,5 до 0,04 мм и *салообразные* – кристаллы размером 0,04 мм и меньше.

Что касается *подгруппы 7-ой ступени* (по виду тары и способу упаковки), то эти вопросы рассмотрены в п. 1.10.

Таким образом, предложенная инновационная классификация мёда охватывает максимально возможное количество признаков. Следует отметить, что с развитием и совершенствованием технологий количество классификационных признаков может увеличиваться.

## **Химический состав и свойства**

### *Химический состав*

Мёд имеет высокую энергетическую ценность – около 1280 кДж (или 308 ккал) на 100 г и хорошую усвояемость. Для сравнения: белый хлеб усваивается организмом человека на 96 %, яйца – на 95,5 %, мясо – на 95 %, молоко и картофель – на 91 %, черный хлеб – на 85 %, а натуральный пчелиный мед усваивается на 100 %.

В мёде содержится множество биологически и физиологически активных веществ, причем в такой форме, которая способствует их наилучшему усвоению.

Пчелиный мед – один из сложнейших по составу натуральных продуктов, в котором обнаружено более четырехсот различных компонентов, причем сто из них являются постоянными и присутствуют в каждом виде. Химический состав меда весьма разнообразен и зависит от вида растения-медоноса, района произрастаний медоносных растений, времени получения, зрелости меда, породы пчел, погодно-климатических условий, солнечной инсоляции и других факторов.

Сравнительная характеристика меда различных видов по химическому составу приведена в табл. 2.

Содержание *углеводов* в меду достигает 80 % от сухого вещества. Они представлены в основном моносахаридами (глюкозой, фруктозой, трегалозой) и дисахаридом сахарозой.

Свойства моносахаридов определяют основные качества меда – его сладость, питательную ценность, способность к кристаллизации, гигроскопичность и т. д. Глюкоза не гигроскопична, легко кристаллизуется и малосладкая. Фруктоза очень гигроскопична, почти не кристаллизуется, в два раза слаще глюкозы. В закристаллизованном меду фруктоза обволакивает кристаллы глюкозы, сахарозы и других

хорошо кристаллизирующихся сахаров. Соотношение количества фруктозы к количеству глюкозы (Ф/Г) в большинстве случаев близко к 1. Чем выше этот показатель, тем меньше мед склонен к кристаллизации. Из дисахаридов в меду встречаются чаще всего сахароза и мальтоза. В

цветочном меду содержится до 5 % сахарозы, в падевом – до 10 %, в незапечатанном – 10-15 %. В зрелом меду ее практически не остается, что объясняется процессом инверсии (разложения сахарозы на глюкозу и фруктозу), который продолжается и после запечатывания ячеек с медом. Содержание мальтозы в различных медах составляет в среднем 4–6 % (до 9 %) по отношению к общему количеству углеводов. Мальтоза образуется в процессе созревания меда.

Таблица 12.

Сравнительный состав и свойства цветочного, падевого и сахарного медов [В.И. Заикина, 1999]

Показатель	Мед								
	цветочный				падевый			сахарный	
	По данным Губина	По данным Аринкиной	По данным Чудакова		По данным Губина	По данным Чудакова		По данным Чудакова	
		пределы	в среднем		пределы	в среднем	пределы	в среднем	
Вода, %	14,8-22,1	17,7-23,6	12,0-25,0	19,0	16,8-18,0	14,0-22,0	16,0	14,0-21,0	16,9
Фруктоза, %	38,0-42,9	31,5-37,6	60,0-84,0	75,0	33,2-39,9	58,0-78,0	64,0	55,4-74,6	67,3
Глюкоза, %	33,4-39,0	28,7-36,7	—	—	29,5-34,9	—	—	—	—
Сахароза, %	0,0-2,8	0,0-4,7	0,0-12,0	2,2	0,0-4,0	0,8-15,0	7,2	1,3-20,1	6,9
Редуцирующие дисахариды, %	—	2,2-6,8	1,1-10,0	6,6	—	1,0-16,0	8,8	—	—
Высшие сахара, %	2,0-7,9	0,1-2,6	0,0-8,0	2,1	7,0-12,2	0,3-19,0	7,5	—	—
Белки, %	0,04-0,2	0,08-0,9	—	0,3	0,08-0,2	—	3,0	—	—
Азотистые небелковые вещества, %	0,2-0,4	—	—	—	0,4-0,6	—	—	—	—
Минеральные вещества, %	0,03-0,2	0,03-0,34	0,02-0,8	0,2	0,2-0,7	0,5-1,5	0,7	0,04-0,22	0,1
Общая кислотность, мэкв/кг	—	7,8-49,6	15,6-62,0	25,0	—	8,0-80,0	42,0	7,2-21,2	14,3
Активная кислотность, рН	3,9-5,6	3,8-5,2	3,2-6,5	3,9	4,2-6,2	3,7-5,6	4,5	3,5-3,9	3,7
Диастазное число, ед. Готе	—	—	1,0-50,0	14,0	—	6,7-48,0	29,0	2,0-14,3	8,6
Удельное вращение, град	—	—	—	-8,4	—	От -10 до +24	-0,17	От -1,5 до +2,47	+0,26

*Ферменты* играют важную роль в процессах образования и созревания меда, а также имеют большое значение для определения его натуральности и качества.

Основным ферментом меда является инвертаза. Под ее влиянием сахароза расщепляется на глюкозу и фруктозу (см. рис. 2). Инвертаза в меду

имеет двойное происхождение: из нектара и пыльцы цветов и слюны пчел. В сахарный мед инвертаза попадает только из слюны, поэтому ее не хватает для полного расщепления сахарозы.

Чем выше активность инвертазы и дольше срок хранения меда, тем меньше содержится в нем сахарозы. При нагревании меда активность инвертазы снижается, при 80 °С фермент полностью инактивируется. Для ферментов меда оптимальной является температура 37-40 °С. Потеря их активности происходит в присутствии тяжелых металлов (свинца, ртути). Ферменты незрелого меда (водность 24 %) более чувствительны к температурному воздействию, чем зрелого (водность 16-18 %). При переработке зрелый мед целесообразно нагревать до температуры не выше 40 °С не более чем в течение 3–6 часов.

Наиболее изучены амилолитические ферменты меда – альфа- и бета-амилазы (диастазы). Их суммарную активность характеризуют диастазным числом, которое принято выражать в единицах Готе. Амилаза, как и инвертаза, вносится в мед с нектаром растений и секретами слюнных желез пчел. Ее активность считается одним из основных показателей для оценки качества меда, его натуральности. Амилазная активность меда начинает снижаться при 90 °С.

Некоторые виды меда имеют характерные значения диастазного числа. Белоакациевый мед отличается низкой амилазной активностью. Диастазное число эспарцетового меда колеблется в пределах 0–30 единиц, гречишного – 20-50 единиц. Темные и падевые виды меда имеют более высокую амилазную активность по сравнению со светлыми цветочными.

*Азотистые вещества* содержатся в меду в основном в виде белков и аминокислот. Они попадают в мед из растений вместе с нектаром, пыльцой, а также из организма пчел. Количество азотистых веществ в цветочном меду невелико – 0,08-2,40 %, в вересковом и гречишном оно достигает до 1,0 %, а в падевом меду достигает 10-20 %.

Белковые вещества находятся в меду в коллоидном состоянии. Они наряду с другими коллоидами обуславливают мутность меда и усиливают его вспенивание при разливе, вызывают потемнение при нагревании, а также являются центрами кристаллизации при хранении меда. Белковые вещества меда в основном представлены ферментами.

Содержание свободных аминокислот меда превышает содержание связанных аминокислот в два раза, при этом количество свободных аминокислот в 100 г нектара и меда одинаково. Количество связанных аминокислот в 100 г нектара составляет 1204 мг, а в 100 г меда – всего 85,8 мг.

Основную часть (65-70 %) всех свободных аминокислот в зарубежных медах составляют пролин и фенилаланин. Содержание остальных 18 свободных аминокислот сильно колеблется в зависимости от ботанического и географического происхождения меда.

В отечественных медах основной свободной аминокислотой является треонин. Его содержание в светлых медах колеблется от 54,8 до 68,7 % от общего количества всех свободных аминокислот. В темных медах его содержится значительно меньше (33,4 % – в гречишном, 40,7 % – в фацелиевом).

К *азотсодержащим* веществам, обнаруженным в меду, относят также алкалоиды. Они встречаются в различных частях растений, в том числе и в нектаре цветков, например табака, рододендрона и др. Алкалоиды ядовиты, но многие из них в малых дозах обладают лекарственным действием. Возможно, некоторые лечебные свойства меда объясняются содержанием в нем алкалоидов.

*Кислоты.* Во всех медах содержится около 0,3 % органических (глюконовая, яблочная, лимонная, молочная, янтарная, винная, щавелевая, линолевая и др.) и 0,03 % неорганических (фосфорная, соляная) кислот. Они находятся как в свободном состоянии, так и в составе солей и эфиров.

От наличия кислот зависят аромат, вкус меда и его бактерицидные свойства. Кислотность разных медов колеблется от 10 до 80 мэкв/л. Кислоты попадают в мед с нектаром, падью, пыльцевыми зернами, выделениями желез пчел, а также синтезируются в процессе ферментативного разложения и окисления сахаров.

Около 70-80 % от общего количества свободных кислот составляет глюконовая кислота. Она образуется из глюкозы под действием фермента глюкозооксидазы с выделением перекиси водорода. При забраживании меда в нем появляются молочная и уксусная кислоты.

Содержание всех кислот в меду характеризуется показателем общей кислотности, которую выражают в миллилитрах 0,1 н. раствора гидроокиси натрия, пошедшего на титрование 100 г меда. Значения общей кислотности медов варьируют от 0,23 до 6,16 мл.

Для цветочных медов значение активной кислотности (рН) колеблется от 3,5 до 4,1. Исключение составляет липовый мед, рН которого может быть в пределах от 4,5 до 7. Падевые меда имеют рН от 3,95 до 5,15. Показатель рН очень важен при определении физико-химических свойств меда.

*Витамины* присутствуют в пчелином меду в очень небольшом количестве (табл. 1.2). Всего в меду обнаружено 11 витаминов – В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>с</sub>, С, РР, Е, Н, К, а также каротин (табл. 3)



Таблица 13.

## Содержание витаминов в меду

Витамины	Содержание, мг/кг	Суточная потребность человека, мг
Тиамин (В <sub>1</sub> )	0,04-0,05	1,5-2,0
Рибофлавин (В <sub>2</sub> )	0,28-0,61	2,0-2,5
Пантотеновая кислота (В <sub>3</sub> )	0,55-1,05	10-15
Пиридоксин (В <sub>6</sub> )	0,01	2,0-3,0
Аскорбиновая кислота (С)	5-65	70
Биотин (Н)	0,0007	0,15-0,30
Фолиевая кислота (В <sub>с</sub> )	0,03	0,02-0,40
Никотиновая кислота (РР)	0,36-1.10	15-20

Мед прекрасно сохраняет витамины, в то время как овощи и фрукты при хранении теряют значительную их часть. Кроме того, в присутствии других компонентов меда витамины лучше усваиваются организмом.

*Минеральный* состав меда очень долго не принимали во внимание, поскольку считалось, что минеральные вещества содержатся в нем в крайне незначительном количестве. Действительно, зольность меда невелика: от 0,020 до 1,028 %. В нем обнаружено около 40 макро- и микроэлементов, однако набор их в разных медах различен. В меду содержатся калий, фосфор, кальций, хлор, сера, магний, медь,

марганец, йод, цинк, алюминий, кобальт, никель и др. Некоторые микроэлементы находятся в меду в такой же концентрации и в таком же соотношении друг с другом, как и в крови человека. Минеральный состав цветочного меда Сибирского региона представлен в табл. 4.

Таблица 14.

## Минеральный состав меда из разных районов Сибири, мкг/г

Элементы	Новосибирская Область (19)*	Алтай (9)	Хакасия (2)	Бурятия (9)
К (калий)	1080	260	550	95
Са (кальций)	103	31	66	20
Sc (скандий)	0,3	2	—	—
Ti (титан)	3	1,8	3	—
V (ванадий)	2	6	2	5
С г (хром)	3	3	0,9	4
Мп (марганец)	4	7	3	0,9
Fe (железо)	9	10	7	3,4
Со (кобальт)	0,8	1,5	0,2	0,4
Ni (никель)	1,6	2,0	0,5	и
Си (медь)	4	5	1,9	1.3
Zn (цинк)	5	4	1,6	2

Ga (галлий)	0,6	0,7	0,4	0,8
Ge (германий)	0,08	0,08	—	0,05
As (мышьяк)	0,3	0,3	0,5	0,08
Sc (селен)	0,3	0,3	0,05	0,4
Br (бром)	1,6	1,5	0,9	0,6
Rb (рубидий)	0,8	0,7	0,6	1,1
Sr (стронций)	0,5	0,1	0,2	0,8
Y (итрий)	0,1	0,05	0,1	0,04
Zr (цирконий)	0,04	0,04	0,03	—
Nb (ниобий)	0,03	0,03	—	—
Mo (молибден)	0,2	0,2	0,3	—
La (лантан)	0,8	4	—	4
Ce (цезий)	2	4	—	—
Sm (самарий)	1,0	2	—	0,4
Cd (кадмий)	0,8	1,9	0,1	0,2
W (вольфрам)	1,32	1,6	0,3	4
Hg(ртуть)	0,4	0,3	0,08	0,5
Pb (свинец)	0,9	0,7	0,1	1,4
Bi (висмут)	0,3	0,3	0,2	0,6
Th (торий)	0,05	—	—	—
U(уран)	0,05	0,04	—	—

\* В скобках указано количество исследованных образцов меда.

Минеральные вещества поступают в растения-медоносы из почвы, на которой они растут. Поэтому набор микроэлементов в составе натурального меда значительно варьирует в зависимости от специфики минерального состава почвы в той или иной местности, а также растущих на ней медоносных растений.

По мнению большинства специалистов, суммарная масса минеральных веществ в темных сортах меда больше, чем в светлых. Светлый мед обычно содержит в 4 раза меньше железа, в 2 раза меньше меди и в 14 раз меньше магния по сравнению с темным. Мед, полученный от нескольких медоносов (полифлорные сорта), отличается большим разнообразием элементов, чем взятый с одного вида растений (монофлорные сорта). Падевый мед содержит меньше микроэлементов, чем цветочный, но зато некоторые из этих элементов представлены в больших количествах, чем во всех остальных типах меда. По разнообразию содержащихся в нем микроэлементов мед превосходит большинство естественных продуктов.

*Красящие вещества* переходят в мед из нектара. Жирорастворимые пигменты, присутствующие в меду (производные каротина, ксантофилла, хлорофилла), придают желтый или зеленоватый оттенок светлоокрашенным медам. Темный цвет меда обусловлен в основном водорастворимыми веществами – антоцианами и танинами. Меланоиды, накапливающиеся при

длительном хранении или нагревании меда, также придают ему темно-коричневую окраску. В некоторой степени цвет меда определяется присутствием солей железа, меди и марганца. Состав красящих веществ меда зависит от его ботанического происхождения.

Цвет жидкого меда может варьировать от прозрачного и бесцветного (как вода) до темно-янтарного или черного (цв. вкл. 5). В основном это все оттенки желто-янтарного цвета, сходного с цветом карамелизованного сахара, по-разному разбавленного или концентрированного. Так, желто-янтарный цвет меда традиционно используется как цветовой стандарт. Реже встречаются такие цвета меда, как ярко-желтый (подсолнуховый), красноватый (каштановый, дягилевый), сероватый (эвкалиптовый) и зеленоватый (лопуховый).

Когда мед кристаллизуется, он становится светлее по цвету, поскольку кристаллики глюкозы белые. В некоторых районах Восточной и Западной Сибири есть мёды «белые, как молоко». В жидком состоянии такие мёды прозрачны.

Темные мёды больше подходят для промышленного использования, а более светлые продаются напрямую. Во многих странах с большим рынком меда предпочтения покупателей определяются именно цветом меда.

*Ароматические вещества.* Натуральный пчелиный мед обладает специфическим, свойственным только ему медовым ароматом, который может быть хорошо выражен или же завуалирован более сильным цветочным запахом. Если цветочный аромат для каждого вида меда различен, то медовый характерен для всех мёдов, в том числе и для сахарных. Специфические ароматические вещества образуются из продуктов ферментативных превращений сахаров, аминокислот, витаминов и других веществ. Заканчивается формирование медового аромата к третьему–пятому месяцу хранения. При длительном хранении и нагревании ферменты инактивируются, в результате чего образование ароматических веществ прекращается.

В настоящее время в меду определено около 200 ароматических веществ. Они представлены главным образом спиртами, альдегидами, кетонами, кислотами и эфирами спиртов с органическими кислотами. Имеются данные об участии в формировании аромата простых сахаров, глюконовой кислоты, пролина и гидроксиметилфурфурала (или оксиметилфурфуrola).

*Вода.* Содержание воды в меду – это основная аналитическая величина. Зрелый мед содержит от 15 до 21 % воды. Влажность меда зависит от его зрелости, условий хранения, времени сбора нектара, климатических условий

в сезон медосбора, соотношения сахаров, вида тары. В меду с повышенной влажностью создаются благоприятные условия для брожения, что влечет за собой порчу меда. Поэтому влажность меда один из главных показателей его качества.

*Цветочная пыльца.* Цветочный мед всегда содержит невидимую простым глазом цветочную пыльцу, которая попала в нектар в результате осыпания части пыльников цветка при движении пчелы. Видовой и количественный состав пыльцы, находящейся в меду, зависит также от видового соотношения медоносных растений, строения цветка, размера пыльцевых зерен, породы пчел (индивидуальных особенностей пчелиной семьи).

В 1 г меда содержится в среднем около 3 тыс. пыльцевых зерен. Содержание пыльцы в меду незначительно, она обогащает его витаминами, белками, минеральными веществами. В каждом виде меда содержится не один вид пыльцы, а несколько.

### Свойства меда

К свойствам меда относятся: вязкость, гигроскопичность, плотность, оптическая активность, теплопроводность, теплоемкость, удельная электропроводность, тиксотропия и бактерицидность.

*Вязкость* меда определяется его химическим составом, влажностью и температурой. Вязкость выражается в абсолютных единицах – пуазах либо условных единицах. Пуаз (П) означает работу, необходимую для того, чтобы сдвинуть на 1 см в течение 1 секунды параллельно друг другу два слоя меда поверхностью в 1 см<sup>2</sup> каждый. За условную единицу принимается отношение скорости истечения меда через определенное отверстие к скорости истечения воды через то же отверстие. Вязкость меда определяют вискозиметром.

Вязкость уменьшается с повышением влажности при одинаковой температуре и с повышением температуры – при одинаковой влажности (табл. 5).

Таблица 15.

Изменение вязкости меда в зависимости от содержания воды и температуры

Вид меда	Содержание воды, %	Температура, °С	Вязкость, П
Донниковый	13,7	25	420
	15,5	25	138
	18,2	25	48
	20,2	25	20
Клеверный	16,1	13,7	600
	16,1	20,6	189,6

Мед, только что взятый из улья, имеет температуру около 30 °С, и вязкость его в 4 раза ниже, чем у меда, охлажденного до комнатной температуры. Это вполне объяснимо, так как температура в улье поддерживается около 33 °С, и мед должен иметь максимальную текучесть, чтобы пчелы могли всасывать его через хоботок.

Для достижения той же текучести, что и у воды, мед нужно нагреть до температуры 45 °С при его влажности 19 %. В случае более высокой влажности мед нужно подогреть до 30–35 °С.

Вязкость меда имеет большое практическое значение при центрифугировании, фильтровании, при очистке и расфасовке. Она влияет также на скорость кристаллизации меда.

*Тиксотропия* — явление, когда при помешивании или взбалтывании меда его вязкость снижается и после прекращения этих манипуляций восстанавливается до первоначального значения (например, вересковый мед или мед с манука). С другой стороны, многие эвкалиптовые меда имеют противоположное свойство – их вязкость при помешивании увеличивается. Тиксотропия меда обусловлена наличием в нем большого количества белков. При удалении белков мед теряет это свойство.

*Гигроскопичность* обусловлена высоким содержанием в меду сахаров. При соприкосновении с воздухом мед поглощает или отдает воду в зависимости от его водности и удельной влажности воздуха. Этот процесс продолжается до тех пор, пока не наступит равновесие. В табл. 6 отражены равновесные значения удельной влажности воздуха и количества воды в меду, при которых мед не поглощает и не теряет воду. Вследствие высокой вязкости меда вода с его поверхностного слоя очень медленно проникает в глубину. Например, поверхностный слой меда с содержанием воды 22,5 %, сохраняемого при влажности воздуха 86 %, через 7 дней содержит 26 % воды, причем на глубине 2 см количество воды не изменяется. Через 24 дня содержание воды в поверхностном слое достигает 29,6 %, а на глубине 2 см – 23 %. Это создает благоприятные условия для брожения в поверхностном слое.

Таблица 16.

Приблизительное равновесие между относительной влажностью воздуха и содержанием воды в клеверном меду

Относительная влажность воздуха,	Содержание воды в меду, %
50	15,9
55	16,8
60	18,3
65	20,9
70	24,2
75	28,3

При соприкосновении с сухим воздухом вода испаряется и поверхностный слой покрывается сухой пленкой, которая препятствует дальнейшему ее испарению. Гигроскопичность меда тем выше, чем больше в нем фруктозы. Избыток глюкозы приводит к кристаллизации и снижению гигроскопичности меда. Все углеводы, увеличивающие вязкость, повышают и гигроскопичность меда. Некоторые виды меда поглощают больше влаги, чем чистая фруктоза или инвертный сахар, и это свойство широко используется при изготовлении мучных кондитерских изделий. Пряники и кексы с добавлением меда черствеют медленнее, лучше сохраняют аромат.

*Влажность меда* находится в равновесии с окружающей средой. Хранение меда при относительной влажности воздуха более 66 % приводит к превышению допустимых норм содержания влаги. Если же влажность воздуха менее 59 %, то происходит испарение влаги с поверхности меда. Чем больше поверхность и меньше толщина слоя меда, тем быстрее происходит испарение. Крышечки запечатанных сотов не препятствует влагообмену, поэтому в районах с влажным климатом (Приморье, Прибалтика) или в дождливые периоды года необходимо подсушивать мед в теплых сухих помещениях.

*Плотность меда* зависит от содержания воды и от температуры. Чем выше содержание воды, тем ниже плотность, и наоборот, чем ниже содержание воды, тем выше его плотность. При содержании 16 % воды плотность меда при 15 °С составляет 1,443 кг/л, а при 20 °С – соответственно 1,431 кг/л. При 18 %-м содержании воды плотность меда при 15 °С составляет 1,429, при 20 °С – 1,417 кг/л. При 20 %-й влажности плотность при 15 °С равна 1,409, а при 20 °С – 1,397 кг/л.

*Оптическая активность* состоит в способности меда вращать плоскость поляризации света на определенный угол влево или вправо. Оптическая активность меда зависит от состава углеводов, их соотношения и

концентрации. Преобладание в меду фруктозы обуславливает повышенное левое вращение, а значительное количество сахарозы, мальтозы и мелецитозы – повышенное вращение вправо. Для фруктозы удельное вращение равно  $92,4^\circ$ , для глюкозы –  $+52,7^\circ$ , сахарозы –  $+66,5^\circ$ , мальтозы –  $+130,4^\circ$ . На оптическую активность меда влияют также органические кислоты, белковые и минеральные вещества, величина рН и температура. Удельное вращение для цветочного меда составляет в среднем  $-8,4^\circ$ , падевого меда –  $-0,17^\circ$  ( $-10^\circ \dots +24^\circ$ ). Сахарный мед отличается более положительными средними показателями удельного вращения  $-0,26^\circ$  ( $-1,5^\circ \dots +2,47^\circ$ ). Если мед закристаллизован, то определяют оптическую активность только после выдержки его водного раствора в течение суток. Поскольку по углеводному составу сахарный мед не отличается от натурального, то определить натуральность меда по этому показателю не представляется возможным.

*Теплопроводность* – показатель, характеризующий процесс передачи теплоты от более нагретой массы меда к менее нагретой, приводящий к выравниванию температуры.

Мёд – плохой проводник тепла. Теплопроводность меда зависит от содержания воды и степени его кристаллизации. Теплопроводность меда, находящегося в закристаллизованном состоянии, уменьшается с повышением температуры, а для жидких медов увеличивается. Исключения составляют липовый, акациевый, гречишный и подсолнечниковый – жидкие виды меда, теплопроводность которых несколько снижается при влажности 16 и 18 % и в температурном интервале  $10-20^\circ\text{C}$ . Четкой зависимости коэффициента теплопроводности исследованных закристаллизованных и жидких медов от содержания в них воды в температурном интервале  $0-20^\circ\text{C}$  не наблюдается, за исключением жидкого акациевого меда, у которого с увеличением содержания воды коэффициент теплопроводности увеличивается во всем температурном интервале от 0 до  $60^\circ\text{C}$ .

У остальных исследованных жидких медов с увеличением содержания воды коэффициент теплопроводности увеличивается в температурном интервале  $20-60^\circ\text{C}$ .

Из закристаллизованных медов наибольшую теплопроводность ( $0,2247 \text{ Вт}/(\text{м}\cdot\text{К})$ ) имеет подсолнечниковый мед с содержанием воды 16,7 % в температурном интервале  $0-10^\circ\text{C}$ , а из жидких – гречишный мед ( $0,5911 \text{ Вт}/(\text{м}\cdot\text{К})$ ) с влажностью 21 % в температурном интервале  $50-60^\circ\text{C}$ .

Минимальную теплопроводность имеет кипрейный мед с содержанием воды 21 %: в закристаллизованном состоянии  $-0,1015 \text{ Вт}/(\text{м}\cdot\text{К})$  при  $10-20^\circ\text{C}$ ; в жидком –  $0,1031 \text{ Вт}/(\text{м}\cdot\text{К})$  при  $0-10^\circ\text{C}$ .

*Теплоемкость* меда зависит от агрегатного состояния, содержания воды и температуры. Теплоемкость многих монофлорных медов, находящихся в закристаллизованном состоянии, уменьшается с повышением температуры, а для медов, находящихся в жидком состоянии, увеличивается. Исключения составляют жидкие виды меда, рассматриваемые в температурных интервалах 10–20 °С и 50–60 °С и имеющие отдельные отклонения значений удельной теплоемкости от общей закономерности. У гречишного и липового закристаллизованного медов с увеличением содержания воды удельная теплоемкость увеличивается, у остальных исследованных закристаллизованных медов такой четкой зависимости не наблюдается. У жидких медов также наблюдается увеличение теплоемкости с увеличением содержания в них воды.

Из закристаллизованных медов наибольшую удельную теплоемкость (1552,6 Дж/(кг·°С)) имеет акациевый мед с содержанием воды 21 % в температурном интервале 0–10 °С, а из жидких – гречишный (1742,6 Дж/(кг·°С)) с содержанием воды 21 % в температурном интервале 50–60 °С. Наименьшую теплоемкость имеет кипрейный мед с содержанием воды 21 % в закристаллизованном состоянии (835,2 Дж/(кг·°С)) в интервале температур 10–20 °С и в жидком состоянии (941,0 Дж/(кг·°С)) в интервале температур 0–10 °С с той же влажностью.

*Электропроводность* обусловлена тем, что кислоты и минеральные вещества, входящие в состав меда, частично диссоциируют и становятся носителями электрических зарядов. Углеводная часть меда электронейтральна. Специфическая электропроводность неразбавленного меда та же, что и у дистиллированной воды. При разбавлении водой электропроводность меда увеличивается, достигая максимума у 20–30%-ных растворов.

Электропроводность нектарного меда чаще всего ниже  $5 \cdot 10^{-4}$  Ом/см. Падевый мед содержит больше минеральных солей, что объясняет его высокую электропроводность –  $7,96 \cdot 10^{-4}$  Ом/см.

*Бактерицидность* — это способность меда, его растворов и вытяжек останавливать или прекращать рост микроорганизмов. Такая особенность обусловлена содержанием в меду фитонцидов, обладающих бактерицидными свойствами, и ферментов, участвующих в окислительных реакциях с высвобождением перекиси водорода. Наибольшей бактерицидностью обладает падевый мед с ели, сосны, пихты; из цветочных медов наиболее бактерициден каштановый, менее – липовый, вересковый, с борщевика и красного клевера, почти небактерициден мед с одуванчика и белого клевера. Бактерицидность меда снижается под действием тепла и света, что



необходимо учитывать при его переработке и хранении.

*Микрофлора.* Физико-химические свойства меда препятствуют развитию в нем микроорганизмов. Высокая сахаристость меда обуславливает высокое осмотическое давление, которое оказывает отрицательное влияние на размножение микрофлоры.

Микрофлора меда представлена примерно 40 видами грибов и осмофильных дрожжей. Они попадают в мед с нектаром из воздуха и другими путями. Количество их не регулируется. В 1 г меда содержится в большинстве случаев в среднем около 1 тыс. таких организмов, а в отдельных медах — от 10 тыс. до 1 млн. клеток дрожжей и от 30 до 3 тыс. клеток плесневых грибов. В поверхностном слое меда (до 5 см) присутствуют также бактерии. Их набор, численность и относительное содержание зависят от ботанического происхождения меда и условий его хранения. Обычно в 1 г меда их может быть от нескольких десятков до 80–90 млн.

### **Приемка и методы испытаний**

Порядок приемки меда по качеству и количеству, а также методы испытаний регламентируются ГОСТ Р 19792-2017 «Мёд натуральный. Технические условия», ГОСТ 31766-2012 «Меды монофлорные. Технические условия».

Натуральный мед поставляют партиями. Партией меда считают определенное количество натурального меда одного вида и ботанического происхождения, одного года сбора, одинаково упакованного, произведенного по одному документу в определенный промежуток времени, сопровождаемое товаросопроводительной документацией.

В документе о качестве должны быть указаны:

- наименование предприятия (организации) и его юридический адрес (для физических лиц – фамилия, имя, отчество);
- наименование продукта и его ботаническое происхождение (по усмотрению изготовителя);
- год сбора меда;
- место сбора;
- порядковый номер партии;
- количество мест в партии;
- масса брутто и нетто партии;
- дата выдачи документов;
- данные результатов анализа меда;

- дата фасования (для предприятий, фасующих мед);
- обозначение настоящего стандарта;
- товарный знак изготовителя (при наличии);
- энергетическая ценность;
- срок хранения;
- условия хранения;
- информация о сертификации;
- информация о ветеринарно-санитарном благополучии пасеки.

Выборку проводят от продукции, упакованной в неповрежденную тару; в поврежденной таре ее выполняют отдельно.

Продукцию отбирают в произвольном порядке из разных мест партии.

Для проверки качества натурального меда, фасованного в мелкую тару, от каждой партии проводят выборку, указанную в таблице 19.

Таблица 17.

**Количество отбираемых единиц продукции**

Масса нетто меда в единице продукции, г					Количество отбираемых единиц продукции, шт., не менее
До 0					20
Св.	50	"	100	вкл.	10
"	100	"	150	"	7
"	150	"	200	"	5
Св.	200	до	300	вкл.	4
"	300	"	450	"	3
"	450	"	1000	"	2
"	1000				1

При неудовлетворительных результатах испытаний хотя бы по одному показателю проводят повторные испытания на удвоенном количестве выборок, взятом от той же партии. Эти результаты распространяют на всю партию.

**Методы испытаний. Отбор проб**

*Точечную пробу* отбирают от каждой отобранной упаковочной единицы. Незакристаллизованный натуральный мед, упакованный в тару вместимостью 25 дм<sup>3</sup> и более, перемешивают. Пробы меда отбирают трубчатым пробоотборником диаметром 10-12 мм, погружая его вертикально на всю высоту. Пробоотборник извлекают, дают стечь меду с его наружной поверхности и сливают в специально подготовленную чистую и сухую тару.

Закристаллизованный натуральный мед из тары вместимостью 25 дм<sup>3</sup> и

более отбирают коническим щупом длиной не менее 500 мм с прорезью по всей длине, погружая его под углом от края поверхности меда вглубь. Чистым сухим шпателем отбирают пробы из верхней и нижней части содержимого щупа, затем пробы объединяют и перемешивают.

Натуральный мед, упакованный в тару вместимостью до 1 дм<sup>3</sup>, перемешивают и извлекают шпателем для составления объединенной пробы. Пробы сотового меда берут от каждой пятой рамки следующим образом: в верхней части рамки вырезают кусок сотового меда размером 5х5 см, мед отделяют фильтрованием через сетку с квадратными отверстиями 0,5 мм или через марлю. Если мед закристаллизован, то его подогревают.

*Объединенную* пробу составляют из точечных, тщательно перемешивают и выделяют среднюю пробу массой не менее 1000 г.

Среднюю пробу делят на две части, помещают в две чистые сухие стеклянные или полимерные банки, плотно укупоривают и маркируют. Одну банку, в которой не менее 200 г меда, передают в лабораторию для проведения испытаний, другую хранят как контрольную на случай повторного анализа.

На корпус банки с крышкой наклеивают этикетку, содержащую следующую информацию:

- наименование заявителя;
- наименование продукта;
- год сбора меда;
- наименование изготовителя;
- дату и место отбора пробы;
- массу пробы нетто;
- порядковый номер партии;
- дату упаковывания.

Если натуральный мед не гомогенизирован и упакован в тару вместимостью 25 дм<sup>3</sup> и более, то для проверки его качества отбирают пробу из каждой единицы упаковки.

Если натуральный мед гомогенизирован и упакован в тару вместимостью 25 дм<sup>3</sup> и более, то для проверки его качества отбирают точечные пробы из трех единиц упаковки, независимо от массы партии. Если установлено, что образцы принадлежат к одной партии натурального меда, то полученные результаты распространяются на всю партию. Если результаты испытаний отличаются, то пробу отбирают из каждой единицы упаковки.

Из *органолептических* показателей определяют:

- *внешний вид, аромат, вкус, признаки брожения* (по ГОСТ 31766 2012)
- *определение микроскопических показателей: частоту встречаемости падевых элементов (ПЭ) и пыльцевых зерен растений (ПЗ) – по ГОСТ 31769-2012 «Мед. Метод определения частоты встречаемости пыльцевых зерен» (методом микроскопирования с последующей идентификацией пыльцевых зерен по наиболее характерным качественным признакам в зависимости от вида растения-медоноса).*

Методика *палинологического* анализа. Навеска меда массой 20-40 г растворяется в стакане дистиллированной воды. Раствор меда переносится в центрифужные пробирки и центрифугируется 10 мин со скоростью вращения 1-1,5 тыс. об/мин. Вода сливается, а к осадку добавляется небольшое количество 5 %-ной щёлочи (КОН). Содержимое пробирки тщательно перемешивается и на 1-2 минуты помещается в кипящую водяную баню. Затем содержимое переносится в центрифугу и осаждается в течение 5 мин при скорости 1-1,5 тыс. об/мин. Центрифугат сливается, а осадок отмывается дистиллированной водой методом двух-трехкратного центрифугирования по 5 мин (1-1,5 тыс. об/мин). После отмывки к оставшемуся в пробирке осадку (готовая для исследования пыльца) добавляется 50 мл глицерина. Пробирка закрывается пробкой (ватная, резиновая, пластмассовая или пробковая).

Подготовленный для исследования мацерат тщательно перемешивается. Капля образовавшейся смеси, объемом 20 мкл, извлекается микродозатором, помещается на предметное стекло и накрывается сверху покровным. Далее под микроскопом, при увеличении от 20 до 1000 раз, производится диагностика и подсчет пыльцевых зерен. Учитывается не менее 500 пыльцевых зерен. Результаты изучения заносятся в рабочую таблицу.

Число пыльцевых зерен каждого вида медоноса рассчитывается по формуле:

$$X=a*100/б, \text{ где} \quad (2)$$

а – число учтенных пыльцевых зерен в препарате, ед;

б – общее число учтенных пыльцевых зерен в препарате, ед;

100 – коэффициент пересчета на массовую долю (%) пыльцевых зерен определенного вида.

По процентному соотношению пыльцы разных видов медоносов определяется к какому типу медов – монофлерному или полифлерному – относится исследуемый образец меда и каково его ботаническое происхождение.

Методика проведения *пыльцевого анализа* мёда разработана сотрудниками лаборатории ветеринарно-санитарных мероприятий в

пчеловодстве ВНИИВСГЭ. Утверждена секцией «Патологии пчёл, рыб и других гидробионтов» Отделения ветеринарной медицины РАСХН. Рассмотрена и одобрена на заседании учёного совета ВНИИВСГЭ 20.10.2011 года, протокол №4.

Репрезентативную пробу мёда массой не менее 200 г отбирают по ГОСТ 31766-2012 «Меды монофлорные. Технические условия», ГОСТ Р 19792-2017 «Мед натуральный. Технические условия». Закристаллизованный мёд размягчают в термостате или на водяной бане.

Мёд с примесями процеживают через сито по ГОСТ Р 5156 «Сита лабораторные из металлической проволочной сетки. Технические условия». Крупные механические частицы удаляют вручную.

Сотовый мёд (без перговых ячеек) отделяют от сот при помощи сита без нагревания. Пробу интенсивно и тщательно перемешивают не менее 3 минут.

*Сущность метода.* Пыльцевые зёрна концентрируют из раствора мёда центрифугированием, готовят препарат для световой микроскопии, идентифицируют определённое количество пыльцевых зёрен и вычисляют процентную долю пыльцевых зёрен отдельных видов от общего числа учтённых пыльцевых зёрен. Идентификацию пыльцевых зёрен производят по качественным признакам в соответствии с эталонным препаратом и рисунками атласа пыльцевых зёрен медоносных растений, с последующим расчетом (3) пыльцевого коэффициента (табл. 1.19).

Пыльцевой коэффициент  $P_k$  рассчитывают по формуле:

$$P_k = N \times K_p / K_v / 1000, \text{ где} \quad (3)$$

$N$  – среднее число пыльцевых зёрен в капле центрифугата 10 мкл;

$K_p$  – коэффициент разведения в расчёте на 10 г нектара;

$K_v$  – коэффициент пересчёта влажности нектара в зрелый мёд.

1000 – коэффициент пересчёта на 1000 пыльцевых зёрен.

Таблица 18.

Результаты определения пыльцевого коэффициента медоносов средней полосы России

Ботаническое наименование	Пыльцевой коэффициент
Липа	10
Клевер гибридный	50
Зонтичные	50
Подмаренник	20
Ива	50

Борщевик сибирский	10
Мята	5
Клевер белый	50
лабазник вязолистный	150
Донник	75
Горошек	10
Василек шероховатый	10
Кровохлёбка	10
Бодяк полевой	10
Пупавка	75
Люпин	12
Клевер луговой	25
Козлятник	250
Малина обыкновенная	50
Астра	75

Кроме того, специалистами ВНИИВСГЭ разработана методика определения *нектарного коэффициента* (3) мёда. *Сущность метода.* Нектарный коэффициент мёда можно рассчитать по формуле, зная пыльцевой коэффициент конкретного вида медоносного растения.

Нектарный коэффициент (Нк) вычисляют по формуле:

$$N_k = \frac{M_1 / P_{k1}}{\sum (M_1 / P_{k1} + \dots M_n / P_{kn})} \times 100\% , \text{ где} \quad (4)$$

M – процент пыльцевых зёрен медоноса, %

P<sub>k</sub> – пыльцевой коэффициент медоноса,

$\sum M/P_k$  – общая сумма соотношений для всех, обнаруженных в мёде пыльцы отдельных видов/семейств растений,

n – общее число обнаруженных в мёде видов цветочной пыльцы;

Частоту встречаемости пыльцевых зёрен отдельного вида растений X<sub>p</sub>, %, рассчитывают по формуле

$$X_p = A \times 100 n^{-1}, \text{ где} \quad (5)$$

A =  $\sum A_i$  – число пыльцевых зёрен отдельного вида во всех счётных полях;

n =  $\sum n_i$  – общее количество подсчитанных пыльцевых зёрен во всех счётных полях;

100 – коэффициент пересчёта относительных долей в проценты.

Из *физико-химических показателей* определяют:

- *массовую доли воды* (по ГОСТ 31774-2012 «Мед. Рефрактометрический метод определения воды»).

- *массовую долю редуцирующих сахаров и сахарозы* – колориметрическим методом (по ГОСТ 32167-2013 «Мед. Метод определения сахаров»);

- *диастазное число* (активности амилалитических ферментов) – колориметрически определяют количество субстрата, расщепленного при проведении ферментативной реакции с последующим расчетом диастазного числа. Его выражают количеством кубических сантиметров (см<sup>3</sup>) 1%-го раствора крахмала, которое разлагается за 1 ч амилалитическими ферментами, содержащимися в 1 г безводного вещества меда; 1 см<sup>3</sup> раствора крахмала соответствует 1 ед. активности (по ГОСТ Р 54386-2011 «Мед. Методы определения активности сахаразы, диастазного числа, нерастворимого вещества»).

При возникновении разногласий в оценке качества натурального меда по диастазному числу арбитражным является метод по Шаде (ГОСТ Р 54386-2011).

- *проведение качественной реакции на ГМФ* (по ГОСТ 31768-2012).

- *массовой доли гидроксиметилфурфурала* – колориметрически в присутствии барбитуровой кислоты и паратолуидина (по ГОСТ 31768-2012).

- *массовой доли нерастворимых в воде примесей* (по ГОСТ Р 54386-2011); метод основан на гравиметрическом определении массовой доли нерастворимых в воде веществ меда;

- *свободной кислотности* (ГОСТ 32169-2013 Мед. Метод определения водородного показателя и свободной кислотности); метод заключается в потенциометрическом определении водородного показателя и нейтрализации свободных кислот раствором гидроокиси натрия до 8,3 ед. рН;

- *электропроводности* (по ГОСТ 31770-2012); метод основан на электрокондуктометрическом измерении электрической проводимости 20 %-ного водного раствора меда в ячейке с электродами, определении постоянной ячейки и расчете удельной электрической проводимости;

- *массовой доли пролина* (ГОСТ Р 54947-2012 Мед. Метод определения пролина». *Сущность метода.* Метод основан на образовании окрашенного комплекса в результате взаимодействия пролина с нингидрином. Его количество измеряют колориметрически после добавления изопропилового спирта. Содержание пролина в меде определяют по калибровочной кривой, построенной при взаимодействии стандартного раствора пролина с нингидрином.

Массовую долю пролина в натуральном меде определяют в диапазоне от 170 до 770 млн -1 (мг/кг).

*Показатели безопасности* – по Сан П и Н 2.3.2.1078-01 регламентируется содержание следующих потенциально опасных веществ:

- *токсичные микроэлементы* – свинец (по ГОСТ 26932-86), мышьяк (по ГОСТ Р 51766-2001), кадмий (по ГОСТ 26933-86);
- *гидроксиметилфурфураль (ГМФ)* – см. выше;
- *пестициды* (гексахлорциклогексан –  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ -изомеры, ДДТ и его метаболиты – по «Методическим указаниям МСК РФ по определению макроколичеств пестицидов в продуктах питания, кормах и внешней среде» (1994 г.), а также справочнику «Методы определения макроколичеств пестицидов в продуктах питания, кормах и внешней среде», I и II (1992 г.);
- *радионуклиды* – по цезию-137 и стронцию-90 – согласно «Методическим рекомендациям по применению радиологических комплексов с программным обеспечением “Прогресс” для испытания проб продовольствия на соответствие требованиям радиационной безопасности», утвержденным 12.08.98 ЦМИИ ГНМЦ «ВНИИ ФТРИ» Госстандарта России.

Для более полного представления о качестве меда дополнительно можно определить ряд характеристик, которые не регламентируются ГОСТ. К таковым относят содержание золы, ароматических, красящих и др. веществ

### **Упаковка, маркировка, транспортирование и хранение**

Мед фасуют в потребительскую и транспортную тару вместимостью от 0,03 до 200 дм<sup>3</sup>:

- бочки и бочата деревянные, изготовленные из бука, березы, вербы, кедра, липы, чинары, осины, ольхи с влажностью древесины не более 16 % и вместимостью до 200 дм<sup>3</sup> по ГОСТ 8777. Внутренняя поверхность бочек и бочат должна быть парафинирована или иметь вложенные мешки – вкладыши из полистирола;
- фляги из нержавеющей стали, декапированной и листовой стали, алюминия и алюминиевых сплавов вместимостью 25 и 38 дм<sup>3</sup> по ГОСТ 5037;
- плотные деревянные ящики, покрытые изнутри пергаментной парафинированной бумагой по НД;
- специальные емкости для меда по НД;
- банки металлические литографированные, покрытые изнутри пищевым лаком, вместимостью не более 500 дм<sup>3</sup> по НД;
- стаканы или тубы из алюминиевой фольги, покрытой пищевым лаком,



вместимостью 30–450 см<sup>3</sup> по НД;

- банки стеклянные по ГОСТ 5717 и другие виды стеклянной тары.

В зависимости от рынка сбыта вид упаковки может быть различным (коллекционный, сувенирный, мелкопорционный, удобный для употребления в транспорте, в школе и на работе). Для упаковки меда подходят стекло или пластик, для больших количеств пригодны металлические емкости (контейнеры). Контейнеры должны герметично закрываться. Для стеклянных банок следует использовать завинчивающиеся крышки, для пластиковых – алюминиевые и термоусаживаемые пластиковые. Хотя пластиковые упаковки менее привлекательны, чем стеклянные, они гораздо удобнее, дешевле при транспортировке и хранении. Закручивающиеся крышки на пластиковых банках часто теряют герметичность, что приводит к порче товарного вида и меда. Эта проблема может быть решена использованием термоусаживающихся пленок.

В ряде стран используются мягкие пластиковые пакеты, мед из которых переливается в посуду покупателя. Стеклянные бутылки многоразового использования должны быть стерилизованы, иметь закручивающиеся крышки.

Если при переработке оставить в меду воск, то на поверхности меда образуется пленка, которая защищает мед от попадания лишней влаги и может даже предотвратить ферментацию. Однако это свойство не привлекает покупателей. Для герметичности пробки необходимо обрабатывать горячим пчелиным воском.

При упаковке следует принимать во внимание ее много- или одноразовость, экологическую безопасность материала. Упаковка должна быть не только привлекательной, но и учитывать требуемые характеристики меда (кристаллизацию, ферментацию, цвет), объем, срок хранения до переработки, реализации и употребления, доступность, цену и технологичность упаковочных материалов.

Маркируют мед, расфасованный в потребительскую тару, в соответствии с требованиями ГОСТ 51074-2003 «Продукты пищевые. Информация для потребителя».

*На этикетке указывают следующие данные:*

- наименование продукта (может быть дополнено местом происхождения);
- подлинность (натуральный или искусственный);  
вид натурального меда (ботаническое происхождение) (по усмотрению изготовителя);

- год сбора натурального меда или дата изготовления искусственного меда;
- наименование и местонахождение изготовителя (юридический адрес, включая страну, и, при несовпадении с юридическим адресом, адрес (а) производств (а) и организации в Российской Федерации, уполномоченной изготовителем на принятие претензий от потребителей на ее территории (при наличии));
- товарный знак изготовителя (при наличии);
- массу нетто;
- состав продукта для натурального меда с добавками (цветочной пыльцы, маточного молочка, прополиса, орехов и др.) и для искусственного меда;
- пищевые добавки, ароматизаторы, биологически активные добавки к пище,
- пищевые продукты нетрадиционного состава;
- пищевую и энергетическую ценность (Дж (ккал), углеводов в 100 г продукта);
- срок и условия хранения;
- дату упаковывания;
- обозначение действующего стандарта;
- информацию о подтверждении соответствия.

Транспортная маркировка осуществляется по ГОСТ 14192 с указанием следующих данных:

- наименования предприятия-отправителя и его адрес;
- порядковый номер партии;
- наименование продукта;
- ботаническое происхождение меда (по усмотрению изготовителя);
- год сбора;
- дата фасования (упаковки);
- масса брутто и нетто;
- обозначение действующего стандарта.

При маркировании ящиков дополнительно указывают количество единиц продукции. В каждый ящик вкладывают упаковочный лист с номером упаковщика.

На верхней крышке ящика со стеклянной или керамической тарой наносят предупредительные надписи: «Хрупкое. Осторожно».

Мед транспортируют с соблюдением установленных санитарных правил. При транспортировании бочки следует размещать не более чем в два-

три яруса. Каждый ярус отделяют прокладкой из досок, ящики и фляги устанавливают в штабели. Высота штабеля для фляг должна быть не более 1,5 м, деревянных ящиков – не более 3 м, картонных ящиков – не более 2 м. Во время транспортирования ящики, фляги и бочки должны быть плотно закреплены или увязаны.

Мед транспортируют всеми видами транспорта в соответствии с правилами перевозок грузов, действующими для данного вида транспорта.

При перевозке автомобильным транспортом тара с медом должна быть закрыта брезентом.

Хранение меда имеют огромное значение для сохранения его органолептических свойств и высокого качества. Состав и свойства меда позволяют хранить его длительное время в обычных условиях.

Хранение меда при высокой температуре и влажности воздуха вызывает значительные изменения в его составе. Оптимальная влажность воздуха в помещении

должна быть около 60 % и ни в коем случае не выше 80 %.

Мед рекомендуют хранить в стеклянной, пластмассовой и эмалированной посуде, герметически закрытой. Нельзя хранить мед вместе с продуктами, обладающими сильным запахом, который легко передается меду.

Мед в сотах хранится при таких же условиях, причем соты заворачивают в целлофановую пленку.

Мед хранят в помещениях, защищенных от прямой солнечной радиации. Не допускается хранение меда вместе с ядовитыми, пылящими продуктами и продуктами, которые могут придать меду несвойственный ему запах. Бочки и фляги с медом хранят в два-три яруса, наливными отверстиями (горловиной) кверху. По полу и между ярусами помещают сплошные прокладки из досок.

Ящики хранят штабелями высотой до 2 м, устанавливая их на прокладки из досок.

*Срок хранения меда, фасованного:*

- в емкости, фляги от 25 кг и более — до 8 мес. с момента проведения экспертизы;
- в герметично укупоренную стеклянную тару, тару из полимерных материалов – не более одного года от даты выработки, в негерметично укупоренной таре – не более 8 мес.;
- в стаканы из парафинированной бумаги – не более 6 мес. от даты выработки;

- в стеклянной таре, специальных емкостях для меда и флягах из нержавеющей стали, закладываемого для хранения в госрезерв, – два года при температуре не выше 18 °С.

Температура хранения меда с массовой долей воды до 19,0 % – не выше 20 °С; с массовой долей воды от 19,0 % до 21,0 % – от 4 °С до 10 °С.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие сорта монофлорных медов регламентируются в России?
2. Назовите процентное содержание доминирующих пыльцевых зёрен в этих мёдах в соответствии с требованиями ГОСТ.
3. По какому признаку пыльцевые зерна растений семейства Сложноцветные легко отличить от других семейств?
4. Назовите основные морфологические типы пыльцевых зерен растений семейства сложноцветные и их отличительные признаки.
5. Какие морфологические признаки характерны для пыльцевых зерен семейства Бобовые?
6. Назовите основные морфологические типы пыльцевых зерен растений семейства Бобовые и их отличительные признаки.
7. Какие морфологические признаки характерны для пыльцевых зерен растений семейства Розоцветные и Зонтичные?
8. Назовите основные морфологические типы пыльцевых зёрен растений семейства Розоцветные и их отличительные признаки.
9. Назовите морфологические типы пыльцевых зерен растений семейства Бобовые.
10. Какие морфологические признаки характерны для пыльцевых зерен растений семейств Губоцветные, Крестоцветные, Буравчиковые?
11. Соотнесите семейства и признаки пыльцевых зерен характерных для растений этих семейств.
  1. Сложноцветные
  2. Крестоцветные
  3. Розоцветные
  4. Зонтичные
  5. Бобовые
  6. Гвоздичные
  7. Губоцветные
  8. Сосновые
  9. Вересковые
  10. Злаковые
  11. Кипрейные
  12. Маревые
  13. Березовые
  - а. Многопоровые
  - б. Однопоровые

- в. Камерные поры
- г. Тетрады
- д. Воздушные мешки
- е. Сетчатая скульптура
- ж. Струйчатая скульптура
- з. Шиповатая скульптура
- и. Эллиптическая форма
- к. 3- или 6- борозные
- л. 3-поровые
- м. 3 – бороздно-поровые/оровые
- н. 4 – 5 бороздно- поровые, поры образуют поясок

## Тесты

### Тест №1

1. Какого цвета обножка с одуванчика:

- 1. ярко-желтая
- 2. коричневая
- 3. нежно-зеленая
- 4. грязно-желтая

2. Какого цвета обножка с белого клевера:

- 1. ярко-желтая
- 2. коричневая
- 3. нежно-зеленая
- 4. грязно-желтая

3. Какого цвета обножка с липы:

- 1. ярко-желтая
- 2. коричневая
- 3. нежно-зеленая
- 4. грязно-желтая

4. Какого цвета обножка с гречихи:

- 1. ярко-желтая
- 2. коричневая
- 3. нежно-зеленая
- 4. грязно-желтая

5. Какого цвета обножка с малины:

- 1. серовато-белая
- 2. коричневая
- 3. нежно-зеленая
- 4. грязно-желтая

6. Какого цвета обножка с подсолнечника:

1. серовато-белая
2. зеленоватая
3. нежно-зеленая
4. грязно-желтая

7. Какого цвета обножка с синяка:

1. серовато-белая
2. зеленоватая
3. нежно-зеленая
4. темно-синяя

8. Кто и когда ввел понятие пыльцевой коэффициент (ПК):

1. М.Девис (1963)
2. Ц.Демьянович (1964)
3. Р.Сойер (1988)
4. Williams, (1944)

9. Что изучает палинология:

1. мёд
2. пыльцу и споры растений
3. пергу
4. яд

10. Что изучает мелиссопалинология;

1. пыльцу извлеченную из меда и других пчелопродуктов
2. пчелиный яд
3. пергу извлеченную из сотов
4. мед в сотах

11. Цветочная пыльца это:

1. мужские клетки растений
2. женские клетки растений
3. гаметы
4. гены

12. Сколько оболочек имеет пыльца:

1. одну
2. две
3. три
4. четыре

13. Как называется наружная оболочка пыльцевого зерна:

1. интина
2. экзина
3. кутикула
4. экзокутикула

14. Как называется внутренняя оболочка пыльцевого зерна:

15. интина
16. экзина
17. кутикула
18. эндокутикула

15. Спирт какой концентрации используют при приготовлении микропрепаратов из свежей пыльцы:

1. 40%
2. 76%
3. 90%
4. 96%

## Тест 2

1. Дистальная сторона пыльцевого зерна обращена:

1. внутрь
2. наружу
3. вперед
4. назад

2. Кем и когда введен термин «Пыльца»

1. Линнеем в 1760 году
2. Вильямсом в 1944 году
3. Эрдтманом в 1956 году
4. Цандером в 1935 году

3. Отметьте мёды относящиеся к монофлорным:

1. липовый
2. подсолнечниковый
3. гречишный
4. цветочный

4. По ботаническому происхождению мёд подразделяют на:

1. цветочный
2. падевый

3. смешанный

4. центробежный

5. Какой заряд имеют пыльцевые зерна

1. положительный

2. отрицательный

3. нейтральный

4. не имеют заряд

6. При определении наличия пыльцевых зерен в меде до какой температуры разогревают мед в дистиллированной воде при приготовления препарата перед центрифугированием.

1. не выше 40°

2. не выше 50°

3. 40°

4. 50°

7. В течение какого времени и при каком ускорении проводят первое центрифугирование пробы при проведении пыльцевого анализа меда.

1. Раствор центрифугируют в течение 10 мин при ускорении 1000 g.

2. Раствор центрифугируют в течение 15 мин при ускорении 800 g.

3. Раствор центрифугируют в течение 15 мин при ускорении 900 g.

4. Раствор центрифугируют в течение 10 мин при ускорении 1100 g.

8. Спирт какой концентрации используют при приготовлении микропрепаратов из пыльцы гербарных образцов.

1. 40%

2. 76%

3. 90%

4. 96%

9. Какое содержание доминирующей пыльцы в российских монофлорных медах должно быть для подсолнечникового меда.

1. 40%

2. 76%

3. 90%

4. 45%

10. Какое содержание доминирующей пыльцы в российских монофлорных медах должно быть – для липового и гречишного меда

1. 40%

2. 76%

3. 30%



4.45%

11. В каком количестве воды растворяют мед при проведении количественного пыльцевого анализа меда.

1. 20 мл
2. 30 мл
3. 50 мл
4. 60 мл

12. При количественном пыльцевом анализе меда, для расчета точного процентного соотношения пыльцевого состава в микропрепарате необходимо подсчитать какое количество пыльцевых зёрен:

1. от 500 до 1000 пыльцевых зерен
2. более 500
2. 600
4. 700

13. Пыльца голосеменных:

1. одноапертурна
2. множественно-апертурна
3. рассеянно-апертурна
4. зонально-апертурна

14. Монофлорный мед получается в результате сбора и переработки пчелами:

1. нектара одного (или преимущественно одного растения)
2. нектара нескольких медоносных растений.
3. сахарного сиропа
4. инвертированного сиропа

15. Полифлорный мед получается в результате сбора и переработки пчелами:

1. нектара одного (или преимущественно одного растения)
2. нектара нескольких медоносных растений.
3. сахарного сиропа
4. инвертированного сиропа

### Тест 3. (зачет)

1. По какому признаку определяют ботаническое происхождение цветочного монофлорного меда:

1. по доминирующему медоносу

2. по пыльце
3. по прополису
4. по цвету

2. Точечную пробу отбирают:

1. от каждой отобранной упаковочной единицы.
2. из каждой емкости
3. из каждой банки
4. из каждого пакета

3. Результат определения частоты встречаемости пыльцевых зёрен оформляется:

1. промежуточным протоколом
2. актом
3. ведомостью
4. договором

4. Для метода определения частоты встречаемости пыльцевых зёрен необходимо отобрать пробу:

1. не менее 200 г
2. 300 г.
3. 100 г.
4. 50 г.

5. Растения с которых пчелы берут только нектар:

1. медоносные
2. нектаро-перганосные
3. пергапно-нектароносные
4. перганосные

6. Пыльцевой коэффициент липы:

1. 10
2. 20
3. 30
4. 50

7. Пыльцевой коэффициент клевера гибридного:

1. 10
2. 20
3. 30
4. 50

8. Пыльцевой коэффициент клевера лугового:

1. 25
2. 20

- 3.30
- 4. 50

9. Пыльцевой коэффициент козлятника:

- 1. 250
- 2. 20
- 3.30
- 4. 50

10. Мёд считается монофлорным:

- 1. если относительная частота пыльцы одного вида превышает 45 %
- 2. если относительная частота пыльцы одного вида превышает 50 %
- 3. если относительная частота пыльцы одного вида превышает 55 %
- 4. если относительная частота пыльцы одного вида превышает 65 %

11. Падевым мёд является:

- 1. если соотношение количества падевых элементов и пыльцы превышает 3.
- 2. если соотношение количества падевых элементов и пыльцы превышает 6.
- 3. если соотношение количества падевых элементов и пыльцы превышает 7.
- 4. если соотношение количества падевых элементов и пыльцы превышает 5.

12. Анемофильная пыльца

- 1. ветроопыляемая
- 2. насекомоопыляемая
- 3. пчелоопыляемая
- 4. шмелеопыляемая

13. Энтомофильная пыльцы

- 1. ветроопыляемая
- 2. насекомоопыляемая
- 3. пчелоопыляемая
- 4. шмелеопыляемая

14. В каком диапазоне меняется величина пыльцевого зерна:

- 1. от 10 мкм до 200 мкм
- 2. от 5 мкм до 100 мкм
- 3. от 15 мкм до 300 мкм
- 4. от 20 мкм до 200 мкм

15. Покрытосеменные растения размножаются:

1. семенами
2. спорами
3. чешуйкаи
4. косточками

16 Сколько сторон у пыльцевого зерна:

1. 2
2. 3
3. 4
4. 1

17. Проксимальная сторона у пыльцевого зерна обращена :

1. внутрь
2. наружу
3. вперед
4. назад

18. Пыльца голосеменных:

1. одноапертурна
2. множественно-апертурна
3. рассеянно-апертурна
4. зонально-апертурна

19. Монофлорный мед получается в результате сбора и переработки пчелами:

1. нектара одного (или преимущественно одного растения)
2. нектара нескольких медоносных растений.
3. сахарного сиропа
4. инвертированного сиропа

20. Полифлорный мед получается в результате сбора и переработки пчелами:

1. нектара одного (или преимущественно одного растения)
2. нектара нескольких медоносных растений.
3. сахарного сиропа
4. инвертированного сироп

## Учебно-методическое обеспечение дисциплины

### Основная литература

1. Пчеловодство. [Текст] /Н.И. Кривцов, В.И. Лебедев, Масленникова, Р.Б. Козин. – СПб,: Издательство «Лань», 2010. – 448 с.
2. Рожков, К.А. Медоносная пчела: содержание, кормление и уход [Электронный ресурс] : учебное пособие / К.А. Рожков, С.Н. Хохрин, А.Ф. Кузнецов. - СПб. : Лань, 2014. - 432 с. - ЭБС «Лань».
3. Лифиц И.М. Стандартизация, метрология и сертификация .Учебник 9-е издание перераб.,доп.[Текст ]/ И.М. Лифиц.-М.: «Юрайт –Издат».-2013.-412с.
4. Ляшко, А.А. Товароведение, экспертиза и стандартизация [Электронный ресурс]: Учебник / А.А. Ляшко, А.П. Ходыкин. — М. : Дашков и К, 2013. — 660 с., ЭБС «Лань» [http://e.lanbook.com/books/element.php?pl1\\_id=56321](http://e.lanbook.com/books/element.php?pl1_id=56321)

### Дополнительная литература

1. Козин, Р.Б. Практикум по пчеловодству [Текст] / Р.Б. Козин, В.И. Лебедев, Н.В. Иренкова: Уч. пособие. 2-е изд. – СПб,: Издательство «Лань», 2005. – 224с.
2. Пчеловодство [Электронный ресурс] : учеб. /Р. Б. Козин и др. – СПб. : Лань, 2010. – 448 с. — ЭБС «Лань».
3. Пчеловодство: [Электронный ресурс] : учебник для бакалавров / В. И. Комлацкий, С. В. Логинов, Г. В. Комлацкий. – Ростов н/Д. : Феникс, 2013. – ЭБС «БиблиоРоссика».
4. Кривцов, Н.И. Пчеловодство. [Текст] /Н.И. Кривцов, В.И. Лебедев, Г.М. Туников - М: Колос, 2007.-400с.
5. Кривцов, Н.И. Получение и использование продуктов пчеловодства [Текст] / Н.И. Кривцов, В.И Лебедев.- М.: Нива России.- 1993.- 285 с.
6. Туников Г.М., Научно обоснованная технология безотходной зимовки пчелиных семей [Текст] / Г.М. Туников, В.И. Лебедев, А.И. Торопцев.- Рязань, 1996.- 68 с.
- 7.Хорн Х. Все о меде: производство, получение, экологическая чистота и сбыт. - М.: АСТ: Астрель, 2007.
- 8.А.Н. Сладков. Введение в спорово пыльцевой анализ. А.Н. Сладков.- М: Наука, 1967.
9. Бурмистров А.Н. Медоносные растения и их пыльца. В.Н. Никитин.-М: Росагропром издат.-1990.

### Периодические издания

1. Пчеловодство: массово-производственный российский журн. о пчеловодстве / учредители: ООО «Редакция журнала «Пчеловодство». – 1921. – М., 2015 - . – 10 раз в год. – ISSN 0369-8629. - Коллективное пчеловодное дело (до 1931 года).

2. Пчелы плюс : журн. о пчеловодстве / учредители : Некоммерческая организация «Фонд развития пчеловодства», Российский национальный союз. - 2009 - . – М., 2015 - . - Ежемесяч. – ISSN 2304-2044.
3. Зоотехния : науч. журн. / учредитель и изд. : Акционерная некоммерческая организация Редакция журнала Зоотехния. – 1828 - . – М. , 2015 - . – Ежемесяч. - ISSN 0235-2478.

Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети «Интернет»

1. Издательство «Лань» - Режим доступа: <http://e.lanbook.com>.
3. Электронная библиотека «БиблиоРоссика» - Режим доступа:
4. Электронная библиотека РГАТУ - Режим доступа: [http:// bibl.rgatu.ru/web](http://bibl.rgatu.ru/web).

Информационные справочные и поисковые системы:

1. <http://www.yandex.ru> Яндекс
  2. <http://www.google.ru> Гугл
  3. <http://www.rambler.ru> Рамблер
- Методические указания

Пыльцевой анализ меда, мелиссопалинология. Методические указания к

1. самостоятельным работам [Текст] / Л.А. Редькова, Е.А. Шашурина. – Издательство учебной литературы и учебно-методических пособий ФГБОУ ВО РГАТУ, 2019.