

КЛАСТЕРНЫЙ СОСТАВ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЧАСТИЦ АТМОСФЕРЫ В ПЕРИОД ЦВЕТЕНИЯ АНЕМОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Владимир Викторович Головко

Институт химической кинетики и горения им. В. В. Воеводского СО РАН, 630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Институтская, 3, кандидат биологических наук, ведущий инженер, тел. (383)330-77-43, e-mail: golovko@ns.kinetics.nsc.ru

Анастасия Петровна Беланова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, тел. (383)339-97-45, e-mail: boronina.a@inbox.ru

Галина Александровна Зуева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, тел. 339-97-94, e-mail: zuevagalina70@yandex.ru

Исследована эмиссия пыльцы в атмосферу двенадцати видов ветроопыляемых растений (*Betula fusca* Pall. ex Georgi, *Betula pubescens* Ehrh., *Ulmus pumila* L., *Corylus americana* Marsh., *Corylus avellana* L., *Stipa pennata* L., *Poa nemoralis* L., *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Panicum virgatum* L., *Lolium perenne* L., *Avena sativa* L., *Setaria maximowiczii* Tzvelev & Prob.) представленных в экспозиции ЦСБС СО РАН, широко распространенных на территории Российской Федерации и являющихся продуцентами значительных количеств аллергенной пыльцы.

Оценена доля кластеров из двух или большего числа пыльцевых зерен от суммарного числа пыльцевых частиц, поступающих в атмосферу в периоды цветения данных видов растений. Показано, что, не смотря на наличие у анемофильных растений морфологических особенностей, препятствующих образованию кластеров, подобные кластеры в значительных количествах образовывались во всех сериях опытов. При этом доля пыльцевых зерен в их составе могла превышать 50% от общего числа зерен пыльцы, поступивших в атмосферу.

Ключевые слова: пыльца, атмосферный аэрозоль, кластеры.

CLUSTER COMPOSITION OF POLLEN PARTICLES OF ATMOSPHERE UPON BLOOMING OF ANEMOPHILOUS PLANTS

Vladimir V. Golovko

Voevodsky Institute of Chemical Kinetics and Combustion SB RAS, 3, Institutskaya St., Novosibirsk, 630090, Russia, Ph. D., Lead Engineer, phone: (383)330-77-43, e-mail: golovko@ns.kinetics.nsc.ru

Anastasia P. Belanova

Central Siberian Botanical Gardens SB RAS, 101, Zolotodalinskaya St., Novosibirsk, 630090, Russia, Ph. D., Senior Researcher, phone: (383)339-97-45, e-mail: boronina.a@inbox.ru

Galina A. Zueva

Central Siberian Botanical Gardens SB RAS, 101, Zolotodalinskaya St., Novosibirsk, 630090, Russia, Ph. D., Senior Researcher, phone: 339-97-94, e-mail: zuevagalina70@yandex.ru

A study is made on pollen emission into atmosphere of 12 species of anemophilous plants (*Betula fusca* Pall. ex Georgi, *Betula pubescens* Ehrh., *Ulmus pumila* L., *Corylus americana* Marsh., *Corylus avellana* L., *Stipa pennata* L., *Poa nemoralis* L., *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Panicum virgatum* L., *Lolium perenne* L., *Avena sativa* L., *Setaria maximowiczii* Tzvelev & Prob.), exposed by the Central Siberian Botanical Garden, SB RAS. These plants are widely spread over the territory of the Russian Federation and produce great amounts of allergenic pollen.

Estimated is the share of clusters of two and more pollen grains in the total number of pollen particles, entering the atmosphere upon blooming of plants of a given species. It is shown that although the anemophilous plants display morphological properties, that prevent the formation of clusters, substantial number of such clusters is recorded in all experimental series. In this case, the share of pollen grains could exceed 50% of the total number of pollen grains, entering the atmosphere.

Key words: pollen, atmospheric aerosol, clusters.

Введение

Наряду со спорами грибов и фрагментами их мицелия, бактериями, археобактериями, водорослями, цианобактериями, вирусами, останками мхов, лишайников, растений и животных, пыльца растений неизменно входит в состав крайне разнородную по своему составу и генезису группу биологических материалов и структур атмосферных аэрозольных частиц биологического происхождения. Как одну из наиболее массовых составляющих, ее включают в особую категорию основных биологических аэрозольных частиц (ОБАЧ) [1]. Собственно именно пыльцевые зерна (ПЗ) опыляемых и являются наиболее крупными по своим размерам представителями группы ОБАЧ (физические размеры лежат в диапазоне от 10 до 100 мкм, в среднем – 20-40 мкм).

ПЗ – это репродуктивные единицы или мужские гаметофиты. Они играют ключевую роль в процессе семенного размножения растений, обеспечивая обмен генетическим материалом, как на внутривидовом уровне, так и между удаленными популяциями. Различают энтомофильные (опыляемые насекомыми) и анемофильные (ветроопыляемые) растения.

Ветроопыление исходно присуще голосеменным растениям [2]. Также произошел переход к анемофилии в 60 семействах покрытосеменных растений (~16% от общего числа семейств данного отдела [3]). Он, видимо, обусловлен малым числом насекомых-опылителей в высоких широтах. Однако даже вне тропиков насекомоопыляемые растения представлены большим числом видов. К примеру, во флоре Академгородка г. Новосибирска на долю анемофильных растений приходится лишь 27,1% видов. Уступая энтомофильным растениям по числу видов, анемофильные растения абсолютно доминируют в растительном покрове внетропической суши как по числу особей, так и по продуцируемой биомассе. Это, в сочетании с высокой пыльцевой продуктивностью ветроопыляемых растений, обуславливают поступление огромных количеств их пыльцы в атмосферу в периоды цветения. В отдельных пробах массовая концентрация пыльцевой компоненты атмосферного аэрозоля может превышать 70-80% его суммарной массовой концентрации [5]. Значительные количества пыльцы, по-

ступающей в атмосферу, вызывают вспышки аллергических заболеваний, что обуславливает значительный интерес к процессам переноса пыльцы в атмосферу и пыльцевой эмиссии.

Рассеивание, перенос пыльцы в атмосфере и ее осаждение - физические процессы. Они зависят от абиотических факторов [6]: скорости ветра, турбулентности, вертикального коэффициента диффузии и высоты источника. Единственной характеристикой собственно пыльцевых частиц (ПЧ), влияющей на эффективность покидания ими растительного полога, время пребывания в атмосфере, дальность переноса, эффективность улавливания отбирающими устройствами и успешность опыления является их скорость седиментации. Скорость осаждения ПЧ, связанна с их аэродинамическими характеристиками - размером, формой, плотностью и характером поверхности [7].

Поступающая в атмосферу пыльца анемофильных растений быстро теряет воду, т.е. высыхает. При этом объем ПЗ может уменьшиться на 30-70%, они деформируются и приобретают форму отличную от сферической [8]. В ПЗ некоторых анемофильных растений, например, у амброзии возникают воздушные полости. Их плотность снижается с $1,2 \text{ г/см}^3$ до $0,84 \text{ г/см}^3$ [9]. Многие авторы неоднократно отмечали образование пыльцевых кластеров у различных видов амброзии, в состав которых может входить до нескольких сотен ПЗ [10-13]. При образовании агрегатов аэродинамическое поведение частиц меняется из-за изменения всех их аэродинамических характеристик. Воздушные полости между ПЗ снижают эффективную плотность частицы. Форма кластеров заметно отклоняется от сферической. Кластеры имеют неровную поверхность, что повышает их лобовое сопротивление. В целом, скорость седиментации крупных пыльцевых частиц значительно выше, чем у отдельных зерен, что не благоприятствует их переносу на значительные расстояния.

Пыльца ветроопыляемых растений имеет морфологические особенности, препятствующих образованию кластеров: она сухая, с тонкой и гладкой экзиной. Однако не вполне понятно, насколько эффективно данные особенности ее морфологии препятствуют слипанию ПЗ.

При искусственном распылении пыльцы анемофильных растений в ходе экспериментов по определению массы или скорости седиментации индивидуальных ПЗ отмечено образование значительного количества кластеров [14]. Известно, что у амброзии полыннолистной пыльца выпадает из цветков в виде кластеров. Тесно сцепленные зерна образуют яркие желтые пятна на противоположных листьях, которые в последствии разрушаются и сдуваются ветром. Имеются три стадии, предшествующие реальному переносу пыльцы воздушными массами: а) выбрасывание слипшихся масс пыльцы из цветков; б) период длительного или короткого сцепления пыльцевых кластеров с соседней растительностью; в) флотация пыльцы ветром [7].

Не вполне понятно, как часто образование кластеров происходит при эмиссии пыльцы другими видами анемофильных растений. Образование значительных количеств кластеров во всех сериях опытов по искусственному распылению пыльцы, позволяет предположить, что и в ходе естественной эмиссии

пыльцы в атмосфере должно наблюдаться подобное явление. На это же указывают две серии наблюдений по изучению процессов эмиссии пыльцы в атмосферу в природных условиях при фоновых значениях температуры и относительной влажности воздуха, проведенные 2006 и 2017 годах. В данной работе излагаются результаты исследований эмиссии пыльцы 12 видов анемофильных растений, проведенные в 2018 г.

Материалы и методы

Наблюдения проводились в природных условиях. Пыльца сдувалась порывами ветра с соцветий на подложки, покрытые глицерин-желатином (с добавлением красителя кумаши голубого). Скорость порывов ветра во время наблюдения составляла 0,3 – 2,0 м/с. Подложка располагалась т.о., чтобы на нее оседала высыпавшаяся из соцветия пыльца, т.е. по направлению ветра и ниже на расстоянии 20-25 см. Экспозиция подложек составляла 1-2 секунды. Такое расстояние от подложки до соцветия и время ее экспозиции позволяют уловить достаточное количество ПЧ из сдуваемого с соцветия пыльцевого облачка и избежать случайного контакта подложки с соцветием.

Одновременно с отбором проб проводились измерения температуры и относительной влажности воздуха с помощью компактного прибора Center 311 temperature meter. Отборы проб пыльцы каждого вида проводились в пятикратной повторности. Временные интервалы между отборами проб составляли несколько минут. Отобранные пробы пыльцы просматривались под микроскопом МБИ-11У42. Подсчет ПЧ, как одиночных ПЗ, так и их кластеров проводился на 10 трансектах при 10-40 кратном увеличении объектива.

Результаты и обсуждение

Исследовалась эмиссия пыльцы пяти видов древесных анемофильных растений (*Betula fusca*, *Betula pubescens*, *Ulmus pumila.*, *Corylus americana*, *Corylus avellana*,) и семи видов злаков (*Stipa pennata*, *Poa nemoralis*, *Achnatherum splendens*, *Panicum virgatum.*, *Lolium perenne*, *Avena sativa*, *Setaria maximowiczii*) представленных в экспозиции ЦСБС СО РАН, доминирующих в лесных травянистых сообществах и использующихся при озеленении.

В табл. 1 приводятся: 1) даты проведения наблюдений; 2) значения температуры воздуха и его относительной влажности во время отборов пыльцевых проб; 3) результаты подсчета числа ПЧ, осевших на подложки; 4) числа ПЗ осевших на подложки; 5) % доли кластеров, от общего числа осевших ПЧ; 6) доля ПЗ в составе кластеров.

Как видно из табл. 1, наличие пыльцевых кластеров отмечалось в пыльцевых пробах всех древесных растений и всех злаков. У древесных растений их доля варьировала от 15,2% (*Corylus avellana*) до 39,3% (*Betula fusca*) от общего числа всех уловленных ПЧ. У злаков варьирование наблюдалось в более узком

диапазоне: от 11,6% (*Panicum virgatum*) до 18,4% (*Lolium perenne*) от общего числа всех уловленных ПЧ.

Таблица 1

Кластеры в пыльце анемофильных растений,
поступающей в атмосферу

№	Видовое название	Дата	температура, °C	влажность, %	Число		Относительная доля	
					частиц	зерен	кластеров из 2 или более зерен пыльцы, %	зерен пыльцы в кластерах из 2 или более зерен пыльцы, %
Древесные растения								
1	<i>Betula fusca</i>	01/05.2018	14,0	57,0	774	2025	39,3	76,8
2	<i>Betula pubescens</i>	01/05.2018	14,4	56,7	4032	5621	19,6	42,4
3	<i>Ulmus pumila</i>	06/05.2018	26,6	21,1	7434	13394	29,2	60,7
4	<i>Corylus americana</i>	01/05.201	9,0	46,0	1809	3110	30,1	3110
5	<i>Corylus avellana</i>	01/05.2018	11,2	86,8	593	779	15,2	35,4
Злаки								
1	<i>Stipa pennata</i>	26/07.2018	25,6	73,5	505	607	14,1	28,5
2	<i>Poa nemoralis</i>	26/06.2018	26,6	64,7	1635	2035	14,5	31,3
3	<i>Achnatherum splendens</i>	09/08.2018	36,6	40,2	552	711	16,5	35,2
4	<i>Panicum virgatum</i>	20/07.2018	26,2	75,8	75,8	924	11,6	27,3
5	<i>Lolium perenne</i>	20/07.2018	24,4	77,5	598	798	18,4	38,8
6	<i>Avena sativa</i>	26/06.2018	24,8	77,6	1029	1321	12,9	32,2
7	<i>Setaria maximowiczii</i>	09/08/2018	32,5	41,3	2039	2601	15,2	33,5

Можно предположить, что в атмосферу поступают одиночные ПЗ, а наблюдаемые кластеры образуются при оседании непосредственно на предметном стекле микроскопа.

Для оценки количества кластеров из двух или более ПЗ, которое могло образоваться на подложке, были сделаны следующие допущения: 1) оседание ПЗ на подложку не зависит от оседания других ПЗ; 2) в формирующемся кластере ПЗ располагаются в один слой. С ростом числа ПЗ в кластерах, количество таких кластеров на подложке должно уменьшаться. Если математическое ожидание количества кластеров из произвольного числа ПЗ меньше единицы, то подобные (и более крупные) частицы на препарате при заданном числе ПЗ на единицу площади образовываться не должны.

Кластер образуется, если расстояние между их геометрическими центрами ПЗ не превышает 2 радиусов. Т.о., математическое ожидание количества кла-

стеров, в состав которых входит 2 или большее число ПЗ $N_{j \geq 2}$ можно представить следующим соотношением:

$$N_{\geq 2} = 4 \times p \times N_{\geq 1} \quad (1)$$

где $N_{\geq 1}$ – число ПЗ в кластерах, из ≥ 1 ПЗ (фактически - общее количество ПЗ, осевших на подложки); p - доля поверхности препаратов, которую занимают ПЗ

$$p = S_{pg} \times N_{\geq 1} / S_T \quad (2)$$

где S_{pg} – среднее значение площади проекции ПЗ, S_T – площадь просмотренных препаратов.

Для оценки площади индивидуальных ПЗ в центре коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов СО РАН при ИЦиГ СО РАН были сделаны снимки ≈ 100 - 200 ПЗ каждого из исследуемых видов растений. Площади проекции ПЗ на снимках определялись при обработке из изображений программой MapInfo Professional.

Математическое ожидание числа кластеров из двух ПЗ можно оценить соотношением:

$$N_2 = N_{\geq 2} - N_{\geq 3} \quad (3)$$

где $N_{j \geq 3}$ – матожидание числа кластеров из ≥ 3 ПЗ, которое можно оценить соотношением:

$$N_{\geq 3} = 7 p \times N_{\geq 2} \quad (4)$$

В общем случае математические ожидания количества кластеров $N_{\geq j}$ и N_j из j или большего числа ПЗ можно представить следующими соотношениями:

$$N_{\geq j} = (3 \times (j-1) + 4) \times p \times N_{\geq (j-1)} \quad (5)$$

$$N_j = N_{\geq j} - N_{\geq j+1} \quad (6)$$

Матожидание количества одиночных ПЗ N_1 можно представить соотношением:

$$N_1 = N_{\geq 1} - 2N_2 - 3N_3 - \dots - jN_j \quad (7)$$

При оседании пыльцы на подложку возможны два альтернативных варианта: либо на подложке оказывается одиночное ПЗ, либо оно входит в состав кластера из ≥ 2 ПЗ. Т.о., задачу можно свести к сравнению долей одиночных ПЗ от общего количества осевших на подложки ПЗ – т.е. к оценке достоверности различия долей или процентов признака, характеризующегося альтернативным распределением. С этой целью был использован критерий Фишера с ϕ -преобразованием (угло-

вое преобразование Фишера), предназначенный для сопоставления двух выборок по частоте встречаемости интересующего исследователя показателя:

$$F = \frac{(\varphi_1 - \varphi_2)^2 \cdot N_{a \geq 1} \cdot N_{b \geq 1}}{N_{a \geq 1} \cdot N_{b \geq 1}} \sim F_{(a, df_1, df_2)} \quad (8)$$

где φ_1 и φ_2 – преобразованные доли, $N_{a \geq 1}$, $N_{b \geq 1}$ – объемы выборок (в данном случае - суммарные количества ПЗ на подложках). Полученное значение сравнивалось с табличным при заданном уровне значимости и числом степеней свободы – $df_1 = 1$; $df_2 = N_{a \geq 1} + N_{b \geq 1} - 2$.

Когда объемы выборок исчисляются сотнями и тысячами, значения критерия F Фишера при уровне значимости $\alpha = 0,05$ – 3,8; при уровне значимости $\alpha = 0,01$ – 6,6; при уровне значимости $\alpha = 0,001$ – 10,8. Если вычисленные значения критерия F Фишера превышают указанные величины, то нулевую гипотезу при заданном уровне значимости следует отбросить.

Площадь проекции осевших ПЗ анемофильных растений составляла от сотых долей до 3,5% от просмотренной поверхности препаратов. Наблюдаемые методом световой микроскопии осадки пыльцы по своему кластерному составу резко отличаются от тех, которые возникли бы при формировании кластеров на предметных стеклах при оседании на них одиночных ПЗ. В табл. 2 приводятся: 1) общие количества пыльцевых зерен, осевших на подложки ($N_{\geq 1}$); 2) доля поверхности препаратов, которую занимают зерна пыльцы (p, %); 3) реально наблюдавшиеся (n_j) и математические ожидания (N_j) числа кластеров из j зерен пыльцы на подложках; 4) вычисленные значения критерия Фишера (F_φ) при сравнении долей одиночных ПЗ.

Таблица 2

Количества (n_j) и математические ожидания (N_j) кластеров ПЗ злаков

Видовое название		$N_{\geq 1}$	p, %	Количество кластеров, в состав которых входит соответствующее число (j) ПЗ											F_φ	
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	≥ 10	≥ 20		≥ 100
Древесные растения																
<i>Betula fusca</i>	n_j	2025	0,08	470	76	63	40	36	18	9	9	9	33	11		63,1
	N_j			2013	6											
<i>Betula pubescens</i>	n_j	5621	0,79	3240	483	155	58	23	14	13	14	4	28		47,7	
	N_j			5254	169	9	1									
<i>Ulmus pumila</i>	n_j	13394	3,46	5266	1045	417	258	138	66	54	29	21	93	47	47,1	
	N_j			9055	1405	294	86	31	13	6	3	1				
<i>Corylus americana</i>	n_j	3110	0,11	1194	318	144	64	33	23	7	8	4	14		42,4	
	N_j			3083	14											
<i>Corylus avellana</i>	n_j	779	0,06	434	47	18	5	1	0	0	0	0	0		22,4	
	N_j			759	10											

Видовое название	$N_{\geq 1}$	p, %	Количество кластеров, в состав которых входит соответствующее число (j) ПЗ													F_{ϕ}
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	≥10	≥20	≥100		
Злаки																
<i>Stipa pennata</i>	n_j	607	0,04	503	49	18	10	4	2	4	3	0	0			12,9
	N_j			605	1											
<i>Poa nemoralis</i>	n_j	2035	0,18	1398	134	71	14	11	5	1	1	0	0			30,1
	N_j			2005	15											
<i>Achnatherum splendens</i>	n_j	711	0,05	461	58	15	7	5	6	0	0	0	0			21,5
	N_j			708	1											
<i>Panicum virgatum</i>	n_j	924	0,08	672	57	13	5	4	6	2	0	1	0			20,2
	N_j			918	3											
<i>Lolium perenne</i>	n_j	798	0,07	488	80	12	5	3	3	2	1	1	3			24,1
	N_j			794	2											
<i>Avena sativa</i>	n_j	1321	0,40	896	83	23	5	3	3	4	4	3	5			21,7
	N_j			1278	20	1										
<i>Setaria maximowiczii</i>	n_j	2601	0,26	1729	208	56	17	14	0	0	0	0	15			34,0
	N_j			2546	27											

Приведенные в табл. 2 величины критерия Фишера выше критических значений во всех сериях опытов для уровня значимости 0,001. Исходя из этого, следует отвергнуть гипотезу о формировании пыльцевых кластеров непосредственно на подложке.

Заключение

Исследованные эмиссии в атмосферу пыльцы 5 видов древесных анемофильных растений и 7 видов злаков позволяют сделать заключение о том, что поступающие в атмосферу во время цветения ПЧ не монодисперсные. Помимо одиночных пыльцевых зерен регулярно в атмосферу поступают кластеры, содержащие от 2 до 10 и более пыльцевых зерен. Процентная доля таких кластеров от общего количества образовавшихся частиц варьирует в широких пределах и может сильно различаться у разных видов растений.

Выводы

1. Морфологические особенности строения пыльцевых зерен анемофильных растений не предотвращают образование кластеров при эмиссии пыльцы в атмосферу.

2. Поступающая в атмосферу пыльца ветроопыляемых растений не монодисперсная, а представлена как одиночными ПЗ, так и их кластерами из 2 или большего числа зерен пыльцы.

3. Доля кластеров от общего количества образовавшихся частиц, и процентная доля ПЗ в их составе варьирует в широких пределах.

При подготовке статьи использовались материалы Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ "Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте", USU 440534.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. V. R., Huffman, A. J., Burrows, S. M., Hoose, C., Safatov, A. S., Buryak, G., Fröhlich-Nowoisky, J., Elbert, W., Andreae, M. O., Pöschl, U. and Jaenicke, R.: // Primary biological aerosol particles in the atmosphere: a review // *Tellus B*, 64, doi:10.3402/tellusb.v64i0.15598, 2012.
2. J. D. Ackerman // Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives // *Plant Syst. Evol.* 222:167-185 (2000)
2. Niklas K. J. (1985) // The aerodynamics of wind pollination. // *Bot. Rev.* 51:328-386.
4. J. D. Ackerman // Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives // *Plant Syst. Evol.* 222:167-185 (2000)
5. Пеньковская Е. Ф. // Конспект флоры окрестностей Академгородка (Новосибирская область). // *Новости географии и систематики растений Сибири.* - Новосибирск, 1973. - С. 30-88.
6. Головки В.В., Куценогий К.П., Истомин В.Л. Счетные и массовые концентрации пыльцевой компоненты атмосферного аэрозоля в окрестностях г. Новосибирска в период цветения древесных растений. // *Оптика атмосферы и океана.* 2015. Т. 28. № 06. С. 529–533.
7. Raynor G. S., Ogden E. C., Haes J. V. Dispersion and deposition of Ragweed Pollen from Experimental Sources. *Journal of Applied Meteorology.* 1970. V. 9. N 6. P. 885-895
8. D. E. Bianchi, D. J. Schwemmin and W. H. Wagner, Jr. // Pollen Release in the Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) // *Botanical Gazette*, Vol. 120, No. 4 (Jun., 1959), pp. 235-243
9. Blackmore S., Barnes Y. S. 1986 Harmomegathic mechanisms in pollen grains. Pages 137-149 in S. Blackmore & I. K. Ferguson (eds), *Pollen end spores: form and function.* Academic Press, London
10. Culley T. M., Weller S. W., Sakai A. K. The evolution of wind pollination in angiosperms. // *Trends in Ecology and Evolution.* 2002. V. 17. N 8. P. 361-369.
11. Jackson S. T., Lypord M. E. Pollen Dispersal Models in Quaternary Plant Ecology: Assumptions, Parameters, and Prescriptions // *The botanical review.* 1999. V. 65. N 1. P. 39-74.
12. Harrington J. B., Kurt M. Ragweed pollen density. // *Amer. J. Bot.* 1963. V. 50. N 6. P. 532-539.
- 13 Ogden E. C., Haes J. V., Raynor G. S. Diurnal patterns of pollen emission in *Ambrosia*, *Pleum*, *Zea*, and *Ricinus*. // *Amer. J. Bot.* 1969, V. 56. N 1. P. 16-21.
14. Истомин В. Л., Куценогий К.П., Головки В.В. Определение аэродинамических характеристик пыльцы. // *Аэрозоли Сибири, Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. с. 260-282.*

© В. В. Головки, А. П. Беланова, Г. А. Зуева, 2019