

ПЫЛЬЦА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЕДОНОСНЫХ И ПЕРГАНОСНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

© 2024 г. М. В. Брага¹, В. В. Григорьева¹, Н. А. Медведева,^{1, 2, *}

Д. А. Брицкий¹, О. А. Гаврилова¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Российский государственный педагогический университет
им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: namevedeva@mail.ru

Поступила в редакцию 26.08.2024 г.

После доработки 28.08.2024 г.

Принята к публикации 04.09. 2024 г.

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология пыльцы 23 видов дикорастущих и интродуцированных медоносных и перганосных растений, большинство из которых широко распространенных в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях и относящихся к 21 роду семейства Asteraceae. Пыльцевые зерна всех исследованных видов средних размеров, от 18 до 50 мкм, 3-апертурные, с шиповатой или шиповато-гребенчатой скульптурой. В дисперсном состоянии пыльца легко определяется до семейства, часто до подсемейства. Пыльца исследованных родов трибы *Anthemideae* имеет сходную морфологию и практически не различается в образцах меда и других продуктах пчеловодства.

Ключевые слова: Asteraceae, медоносные растения, пыльцевые зерна, палиноморфология

DOI: 10.31857/S0033994624040066, **EDN:** PQUKRR

Нектар и пыльца являются основой пищевого рациона медоносных пчел. Растения, продукцирующие много нектара и часто посещаемые пчелами, принято называть медоносными растениями или медоносами. Растения, с которых пчелы собирают главным образом пыльцу, называют пыльценосными, или перганосными. Часто пчелы с одного и того же растения собирают и нектар, и пыльцу. Питание колонии медоносных пчел и, как следствие, состав и количество пыльцы в меде напрямую зависят от состава и количества растений, произрастающих рядом с пасеками. Изучение медоносных и перганосных растений проводят на протяжении многих десятилетий [1–6]. При этом исследуют видовой состав медоносных и перганосных растений, их обилие в различных фитоценозах, устанавливают сроки, последовательность и продолжительность их цветения. Важным аспектом в комплексном изучении медоносных растений

является исследование морфологии их пыльцевых зерен [7–9], палинологический анализ меда, выявляющий его пыльцевой состав [10–12]. На точность определения ботанической принадлежности пыльцы в продуктах пчеловодства влияет степень палиноморфологической изученности отдельных таксонов [13].

Многие представители семейства Asteraceae признаны хорошими медоносами. Палинологический анализ коллекции образцов меда и обножек пчел, хранящихся в лаборатории палинологии БИН РАН, показал, что пыльца разных таксонов сложноцветных присутствует во всех полифлерных медах из северо-западных областей России, хотя и не является доминирующей (рис. 1).

Анализ флоры Северо-Запада России показал [14], что в этом регионе произрастает 396 видов из 88 родов Asteraceae, которые составляют 12.7% флоры этого региона. Отдельные виды семейства являются широко распространенными,

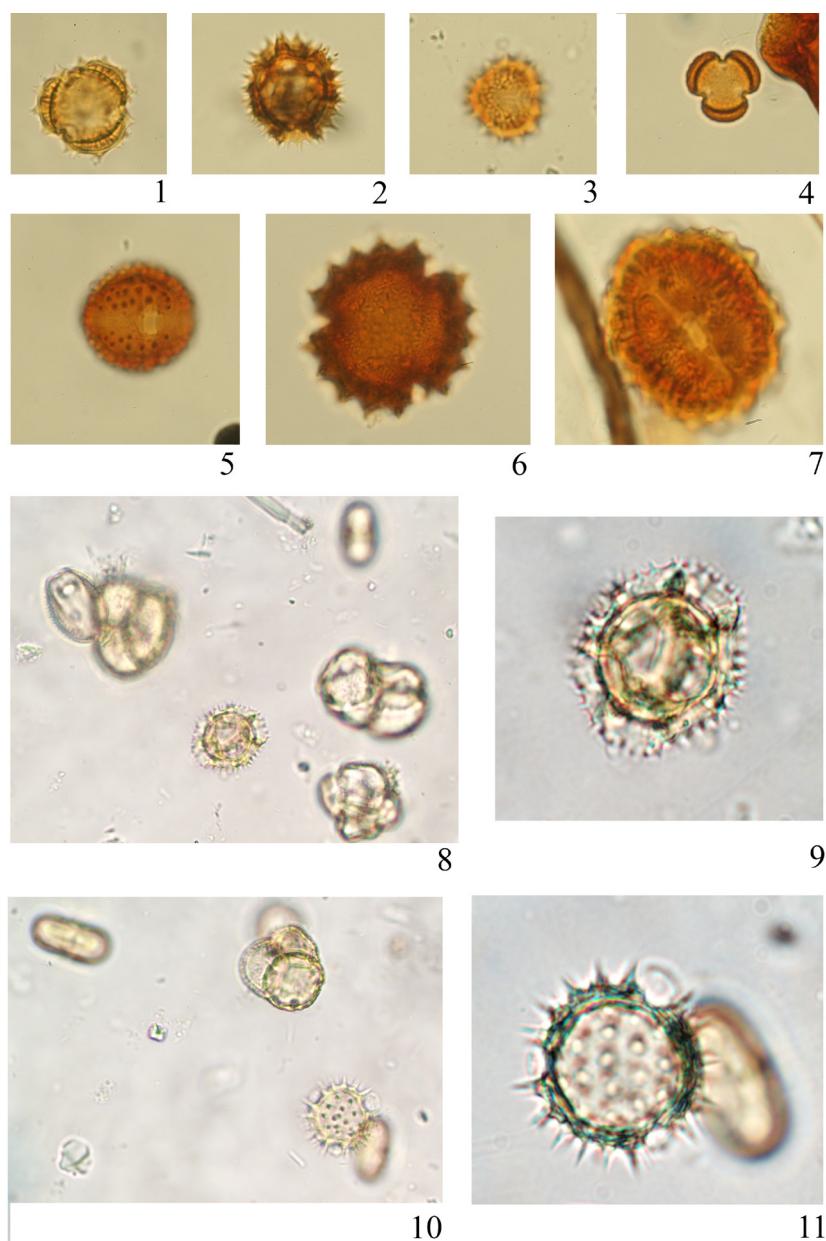


Рис. 1. Пыльцевые зерна Asteraceae в меду и обножках пчел. 1–7 — пыльцевые зерна Asteraceae в обножках пчел. 1 — *Anthemis*-тип; 2 — *Cichorium*-тип; 3 — *Solidago* sp., 4 — *Artemisia* sp., 5 — *Centaurea* sp., 6 — *Cirsium* sp., 7 — *Arctium* sp., 8 — образец меда с пыльцевым зерном *Cichorium*-типа, 9 — общий вид пыльцевого зерна *Cichorium*-типа в меду, 10 — образец меда с пыльцевым зерном *Helianthus*-типа, 11 — общий вид пыльцевого зерна *Helianthus*-типа в меду.

Fig. 1. Asteraceae pollen grains in honey and in pollen pellets of honeybees. 1–7 — Asteraceae pollen grains in pollen pellets of honeybees. 1 — *Anthemis*-type; 2 — *Cichorium*-type; 3 — *Solidago* sp., 4 — *Artemisia* sp., 5 — *Centaurea* sp., 6 — *Cirsium* sp., 7 — *Arctium* sp., 8 — a sample of honey with a *Cichorium*-type pollen grain, 9 — a general view of a *Cichorium*-type pollen grain from honey, 10 — a sample of honey with a *Helianthus*-type pollen grain, 11 — a general view of a *Helianthus*-type pollen grain from honey.

другие встречаются редко. Ряд видов (6%) занесены в Красные книги Ленинградской, Новгородской и Псковской областей [15–17]. Многие медоносные растения из семейства Asteraceae распространены вrudеральных местообитаниях, в парках, садах и цветниках. Среди естественных местообитаний лидируют суходольные и пойменные луга, а также

побережье Финского залива, 19% изученных видов являются интродуцированными.

Палинологическая экспертиза, являясь обязательным требованием ГОСТа РФ 19792–2017 [18], представляет собой важный инструмент оценки качества продуктов пчеловодства. Данные о видовой принадлежности пыльцы указывают на источ-

ники, используемые пчелами для производства меда и перги, позволяют выявить пыльцу лекарственных и аллергенных растений, наличие которой существенно сказывается на качестве меда. Палинологический анализ меда также позволяет производителю скорректировать кормовую базу пчел, выявить пыльцу растений, способную вызывать заболевания самих насекомых.

Палиноморфологии семейства Asteraceae посвящено достаточно большое количество исследований [19–23]. Активно изучается морфология пыльцы отдельных подсемейств [24], триб [25–28] и родов, в том числе и представленных в данной работе: *Achillea* [29–31], *Centaurea* [32] *Mulgedium* [33]. Несмотря на большое число работ, палиноморфология многих видов до сих пор изучена недостаточно полно или совсем не изучена. Это затрудняет использование признаков пыльцы, как для уточнения вопросов систематики семейства Asteraceae и его отдельных родов, так и для определения дисперсной пыльцы в палинах разного происхождения, в том числе в меде и других продуктах пчеловодства.

Цель исследования — оценка таксономической значимости палиноморфологических признаков изученных видов медоносных и перганосных растений из семейства Asteraceae флоры Северо-Запада Российской Федерации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна 23 видов дикорастущих и интродуцированных видов из 21 рода семейства Asteraceae, произрастающих на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей России. Пыльцевой материал взят с гербарных образцов, собранных в мае–июне 2021–2023 гг. Для изучения были выбраны виды, широко распространенные и наиболее доступные для пчел в этом регионе: *Achillea millefolium* L., *Anthemis tinctoria* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Bellis perennis* L., *Centaurea jacea* L., *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Erigeron acris* L., *Helianthus tuberosus* L., *Hieracium murorum* L., *H. umbellatum* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., *Matricaria recutita* L., *Mulgedium sibiricum* (L.) Less., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Senecio vulgaris* L., *Scorzonerooides autumnalis* (L.) Moench, *Solidago canadensis* L., *S. virgaurea* L., *Taraxacum officinale* Wigg.s.l., *Tanacetum vulgare* L.,

Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip., *Tussilago farfara* L.

Принадлежность к трибам и подсемействам принята согласно Global Compositae Database [34].

Морфологию пыльцы изучали с помощью светового (СМ), сканирующего электронного (СЭМ) и конфокального лазерного сканирующего (КЛСМ) микроскопов. Для светооптического исследования применяли классический ацетолизный метод Эрдтмана [35]. Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В. Л. Комарова. Для исследования предварительно обработанную ацетолизной смесью пыльцу закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплав золота и палладия в вакуумной установке. Для изучения пыльцевых зерен с помощью КЛСМ использовали методику, разработанную О. А. Гавриловой [36].

Изучение пыльцы проводили по общепринятой схеме, учитывали: тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и особенности скульптуры [37–41].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные характеристики пыльцевых зерен изученных видов представлены на рисунках 1–4.

Анализ палиноморфологических признаков

Размеры. По классификации размеров пыльцевых зерен, предложенной G. Erdtman [35], пыльца большинства изученных видов относится к классу средних размеров (больше 25 мкм). Самые крупные пыльцевые зерна были обнаружены у *Cirsium arvense* — до 53.3 мкм по экваториальному диаметру (29.0–51.6×26.6–53.3) и *Cichorium intybus* — до 59.0 мкм по экваториальному диаметру (36.0–48.0×36.0–59.0). Самые мелкие пыльцевые зерна выявлены у *Hieracium murorum* (14.6–20.5×14.4–19.2) и *Bellis perennis* (18.0–20.0×21.0–22.0). Некрупные пыльцевые зерна (менее 25 мкм) характерны для *Matricaria recutita* (23.0–24.9×22.8–24.9). У разных видов размах изменчивости размерных показателей пыльцы неодинаков: от 2 мкм у *Bellis perennis*, до 22–26 мкм у *Cirsium arvense*.

Анализ полученных и литературных данных показывает, что размеры могут значительно варьировать и имеют вспомогательное диагностическое значение при определении дисперсной пыльцы представителей семейства Asteraceae.

Форма и очертания (рис. 2, 3). Форма пыльцевого зерна определяется соотношением длины

полярной оси к длине экваториального диаметра (Р/Е). У изученных видов преобладает близкая к сфериодальной форме пыльцевых зерен: длина полярной оси и длина экваториального диаметра незначительно различаются по размерам (Р/Е близко к 1). Эллипсоидальные пыльцевые зерна выявлены у *Centaurea jacea* (Р/Е больше 1). У представителей подсемей-

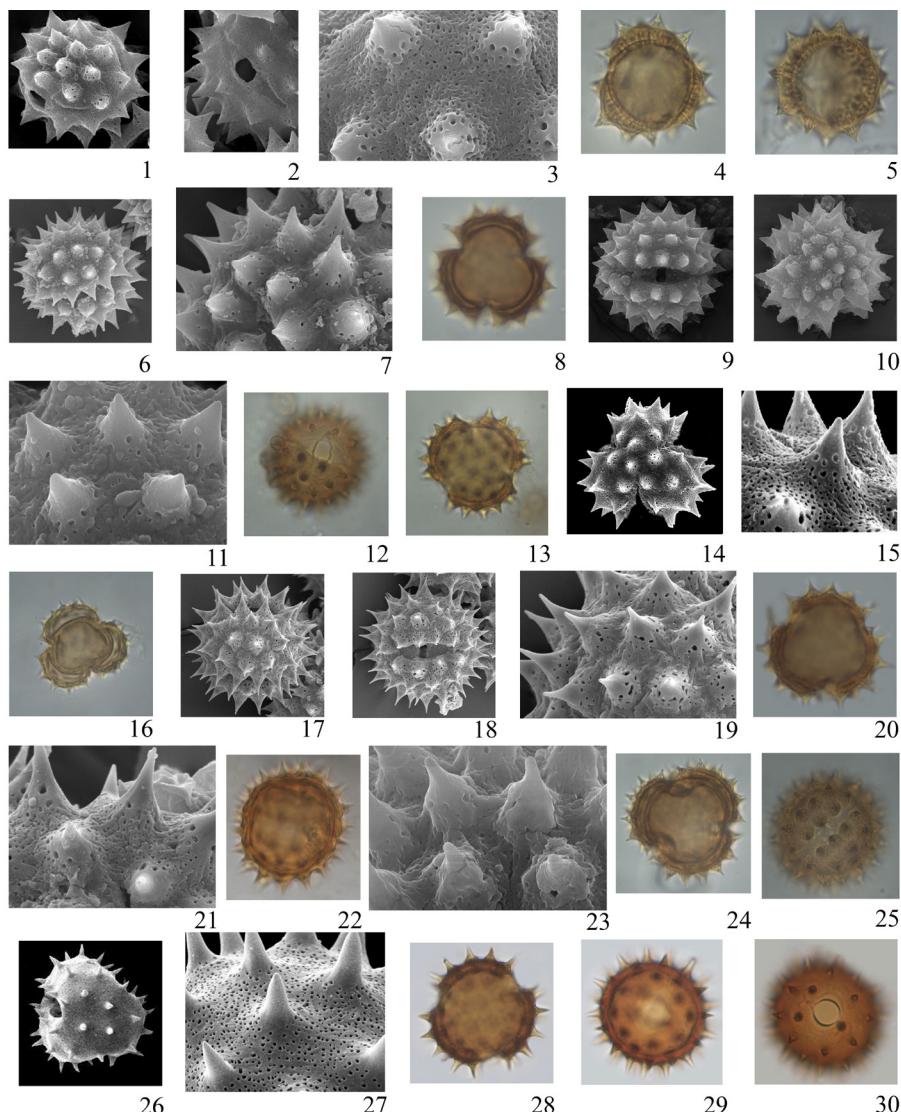


Рис. 2. Морфология пыльцы некоторых медоносных видов *Astroideae* (Asteraceae). 1–5 — *Anthemis tinctoria*; 6–8 — *Solidago canadensis*; 9–13 — *Antennaria dioica*; 14–16 — *Erigeron acris*; 18–20 — *Bellis perennis*; 21, 22 — *Helianthus tuberosus*; 23–25 — *Senecio vulgaris*; 26–30 — *Tussilago farfara*. 1, 5, 6, 9, 12, 17, 22, 25, 29, 30 — общий вид пыльцевого зерна с экватора. 4, 8, 10, 13, 14, 16, 20, 24, 26, 28 — общий вид пыльцевого зерна с полюса. 3, 7, 11, 15, 19, 21, 23, 27 — скульптура поверхности пыльцевого зерна. 1–3, 6, 7, 9–11, 14, 15, 17–19, 21, 23, 26, 27 — СЭМ. 4, 5, 8, 12, 13, 16, 20, 22, 24, 25, 28–30 — СМ. Условные обозначения: СЭМ — сканирующий электронный микроскоп; СМ — светооптический микроскоп.

Fig. 2. Pollen morphology of some melliferous species of *Astroideae* (Asteraceae). 1–5 — *Anthemis tinctoria*; 6–8 — *Solidago canadensis*; 9–13 — *Antennaria dioica*; 14–16 — *Erigeron acris*; 18–20 — *Bellis perennis*; 21, 22 — *Helianthus tuberosus*; 23–25 — *Senecio vulgaris*; 26–30 — *Tussilago farfara*. 1, 5, 6, 9, 12, 17, 22, 25, 29, 30 — equatorial view of pollen grain. 4, 8, 10, 13, 14, 16, 20, 24, 26, 28 — polar view of pollen grain. 3, 7, 11, 15, 19, 21, 23, 27 — detail of ornamentation. 1–3, 6, 7, 9–11, 14, 15, 17–19, 21, 23, 26, 27 — SEM. 4, 5, 8, 12, 13, 16, 20, 22, 24, 25, 28–30 — LM. Symbols: SEM — scanning electron microscope; LM — light microscope.

ства *Astroideae* и у *Cirsium arvense* (подсемейство *Carduoideae*) форма зерен незначительно варьирует от почти сфероидальной до слегка сплющенной (длина экваториального диаметра немножко превышает длину полярной оси) или эллипсоидальной со слегка вытянутой полярной осью. У видов из подсемейства *Cichorioideae* и у *Centaurea jacea* (подсемейство *Carduoideae*) форма всех зерен одинаковая.

Несмотря на некоторые вариации формы зерен в пределах одного вида, эта характеристика является важным таксономически значимым признаком. Очертания с полюса – слабо-3-лопастные или округло-угловатые, с экватора – эллиптические или почти круглые.

Апертуры. Пыльцевые зерна всех изученных видов 3-апертурные. По расположению и строению можно выделить 2 апертурных типа:

1. Апертуры сложные – состоят из внешней меридионально расположенной борозды (кольпы) и внутренней апертуры (оры). Борозды узкие, щелевидные или довольно широкие, суженные к полюсам, с более или менее ровными краями и острыми концами, которые часто плохо просматриваются при светооптическом исследовании. Оры у пыльцевых зерен большинства изученных видов экваториально вытянутые, некрупные и часто плохо просматриваются (рис. 2, 5, 12). Крупная, четко очерченная ора характеризует пыльцу *Tussilago farfara* (рис. 2, 29, 30). В большинстве случаев оры веретеновидные с острыми или плохо различимыми концами, короткие, незначительно заходят за края борозд. Длинные оры, образующие характерный экваториальный поясок, выявлены у пыльцевых зерен *Centaurea jacea* (рис. 3, 9; рис. 4, 5).

2. Апертуры расположены в окружных лакунах. В литературе нет единого мнения относительно интерпретации и терминологии апертур у пыльцы такого типа. Так, Л.А. Куприянова и Л.А. Алешина [37] описывают пыльцевые зерна видов из родов *Cichorium*, *Hieracium*, *Mulgedium* как 3-поровые, а у *Taraxacum officinale* как 3-поровидные или оровидные. Р.К. Аскерова [24] в монографии, посвященной морфологии пыльцы цикориевых, характеризует пыльцевые зерна *Cichorium* как 3-бороздково-оровые, *Mulgedium*, *Hieracium*, *Taraxacum* – 3-порово-оровые. В электронной

палинологической базе PalDat (www.paldat.org) пыльцевые зерна *Cichorium*, *Hieracium*, *Mulgedium*, *Scorzonera*, *Taraxacum* описаны как 3-бороздно-оровые [40]. КЛМС позволяет рассмотреть детали апертур. Отчетливо видно, что апертура не выходит за границы лакуны и состоит из 2 составляющих, то есть является сложной апертурой, а не простой порой. Вероятно, стоит согласиться с мнением Аскеровой [24], которая считает апертуры этих родов бороздково-оровыми (рис. 4, 7, 8).

Тип апертур у пыльцы всех изученных видов является признаком постоянным. Ширина борозд, размеры и очертания ор у разных зерен одного вида могут незначительно варьировать.

Экзина. Наружная оболочка пыльцевого зерна (экзина), сохраняющаяся после ацетолизной обработки, толстая: от 3 мкм у пыльцы большинства изученных видов до 8.3 мкм у пыльцевых зерен *Taraxacum officinale* и 8.6 мкм у пыльцы *Mulgedium sibiricum*. По ультраструктуре у пыльцевых зерен сложноцветных выделяют 2 типа оболочек: с полостью (кавой) и без полости в экзине (соответственно каватные и некаватные) [41, 20].

Анализ полученных данных показал, что по строению оболочки (количество слоев столбиков, наличие полости) у пыльцы изученных видов можно выделить 3 типа:

1. Тип – *Anthemis* (виды из трибы *Anthemideae*, подсемейство *Astroideae*); *Cirsium arvense* (триба *Cardueae*, подсемейство *Carduoideae*). Эктэкзина состоит из 2 слоев столбиков, полость между эктэкзиной и эндэкзиной отсутствует. Столбики наружного слоя короткие, тонкие, плотно прилегают друг к другу, при светооптическом исследовании не просматриваются или просматриваются плохо. Столбики внутреннего слоя крупные, высокие и толстые, часто разветвляются в верхней части (рис. 2, 4).

2. Тип – *Helianthus* (виды из остальных триб подсемейства *Astroideae*). Экзина каватная, столбики расположены в один ряд, у пыльцы большинства изученных видов они тонкие, извилистые, при светооптическом исследовании не просматриваются (рис. 4, 3). Сходный тип экзины у пыльцевых зерен *Centaurea jacea* из подсемейства *Carduoideae*, у которых столбики эктэкзинны короткие, прямые, частые хорошо визуализируются с помощью КЛМС, как и полость между слоями экзины (рис. 4, 6).

3. Тип — *Cichorium* (виды из подсемейства *Cichorioideae*). Полость отсутствует, столбики длинные тонкие, плохо просматриваются на светооптическом микроскопе. Отчетливо видны с помощью КЛСМ (рис. 4, 9).

Скульптура. На поверхности пыльцы почти всех представителей *Asteraceae* имеются шипы, по их расположению на поверхности пыльцевого зерна можно выделить 2 основных типа скульптуры: шиповатый (эхинатный) и шипово-гребенчатый или эхино-лофатный.

Шиповатый (эхинатный) тип характеризуется равномерным распределением шипов по всей поверхности пыльцевого зерна, кроме апертурных участков. Поверхность зерен между шипами и основания шипов имеют перфорации, заметные только при использовании СЭМ. Такой перфорированно-шиповатый тип скульптуры выявлен у пыльцевых зерен представителей подсемейств *Astroideae* и *Carduoideae*. Шипы различаются по высоте, форме и дополнительной орнаментации. Можно выделить несколько групп шипов:

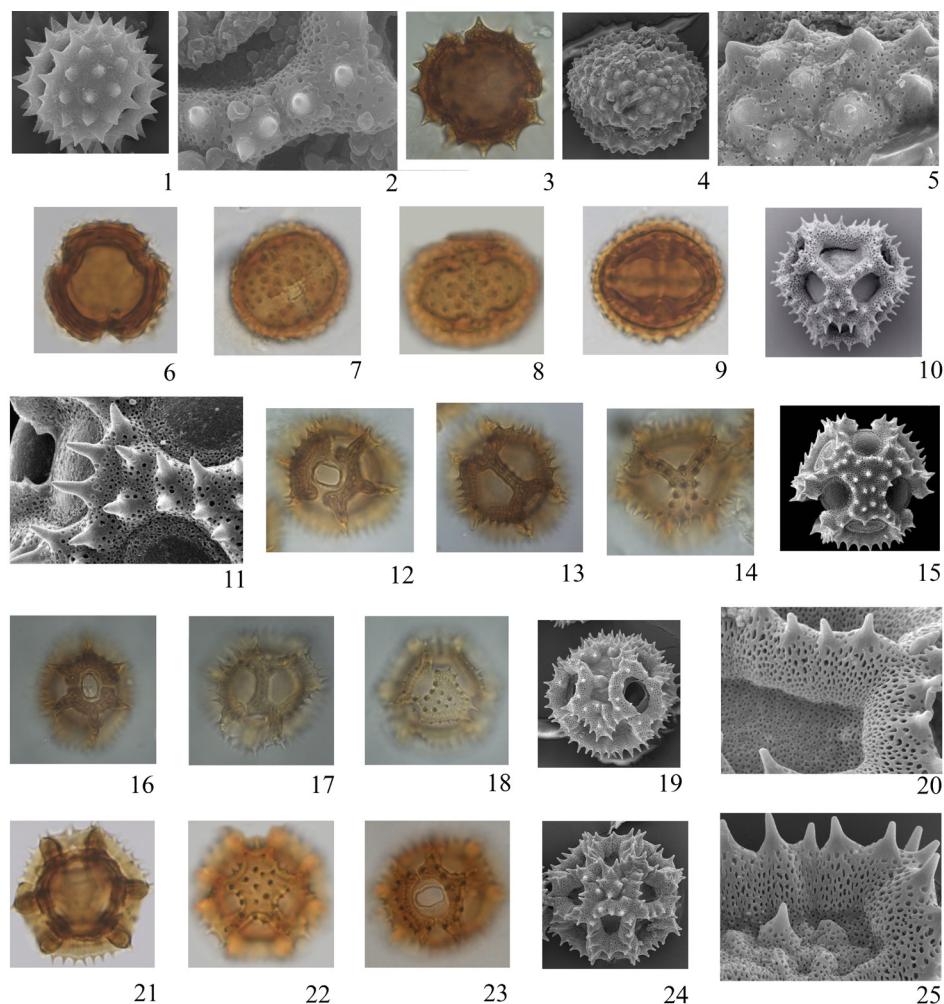


Рис. 3. Морфология пыльцы некоторых медоносных видов *Carduoideae* и *Cichorioideae* (Asteraceae). 1–3 — *Cirsium arvense*; 4–9 — *Centaurea jacea*; 10–14 — *Cichorium intybus*; 15–18 — *Hieracium umbellatum*; 19–23 — *Taraxacum officinale*; 24–25 — *Scorzoneroideas autumnalis*. 1, 4, 7, 8, 9 — вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6 — вид пыльцевого зерна с полюса. 10, 12–14, 16–19, 21–24 — общий вид пыльцевого зерна. 2, 5, 11, 20, 25 — скульптура поверхности пыльцевого зерна. 1, 2, 4, 10, 15, 19, 20, 24, 25 — СЭМ; 3, 6–9, 12–14, 16–18, 21, 23 — СМ. Условные обозначения: СЭМ — сканирующий электронный микроскоп; СМ — светооптический микроскоп.

Fig. 3. Pollen morphology of some melliferous species of *Carduoideae* and *Cichorioideae* (Asteraceae). 1–3 — *Cirsium arvense*; 4–9 — *Centaurea jacea*; 10–14 — *Cichorium intybus*; 15–18 — *Hieracium umbellatum*; 19–23 — *Taraxacum officinale*; 24–25 — *Scorzoneroideas autumnalis*. 1, 4, 7, 8, 9 — equatorial view of pollen grain. 3, 6 — polar view of pollen grain. 10, 12–14, 16–19, 21–24 — general view of pollen grains. 2, 5, 11, 20, 25 — detail of ornamentation. 1, 2, 4, 10, 15, 19, 20, 24, 25 — SEM; 3, 6–9, 12–14, 16–18, 21, 23 — LM. Symbols: SEM — scanning electron microscope; LM — light microscope.

1. Шипы низкие (не более 1.5 мкм высотой), ширококонические. Характерны для пыльцевых зерен *Centaurea jacea* (рис. 3, 5; рис. 4, 4).

2. Шипы средних размеров (2–4.5 мкм высотой), с широким основанием. Выявлены на поверхности пыльцевых зерен большинства видов подсемейства *Asteroideae* (за исключением *Helianthus tuberosus*) и *Cirsium arvense* из подсемейства *Carduoideae* (рис. 2, 3; рис. 3, 1–3). В этой группе можно выделить узкоконические шипы, характерные для пыльцы *Tussilago farfara* (рис. 2, 26–29).

3. Шипы высокие (7–10 мкм высотой), с широким основанием, резко заостренные от поло-

вины высоты шипа. Характерны для пыльцевых зерен *Helianthus tuberosus* (рис. 2, 21, 22).

Скульптура считается наиболее консервативным признаком, у пыльцы изученных видов, вариаций по этому признаку в пределах одного вида не выявлено.

Шиповато-гребенчатый (эхино-лофатный) тип выявлен у пыльцы видов из подсемейства *Cichorioideae* (рис. 3, 11, 20, 25). Узкоконические шипы располагаются по узким гребням, разделяющим поверхность пыльцевого зерна на лакуны — округлые или округлоугловатые углубления. Лакуны, на дне которых расположены

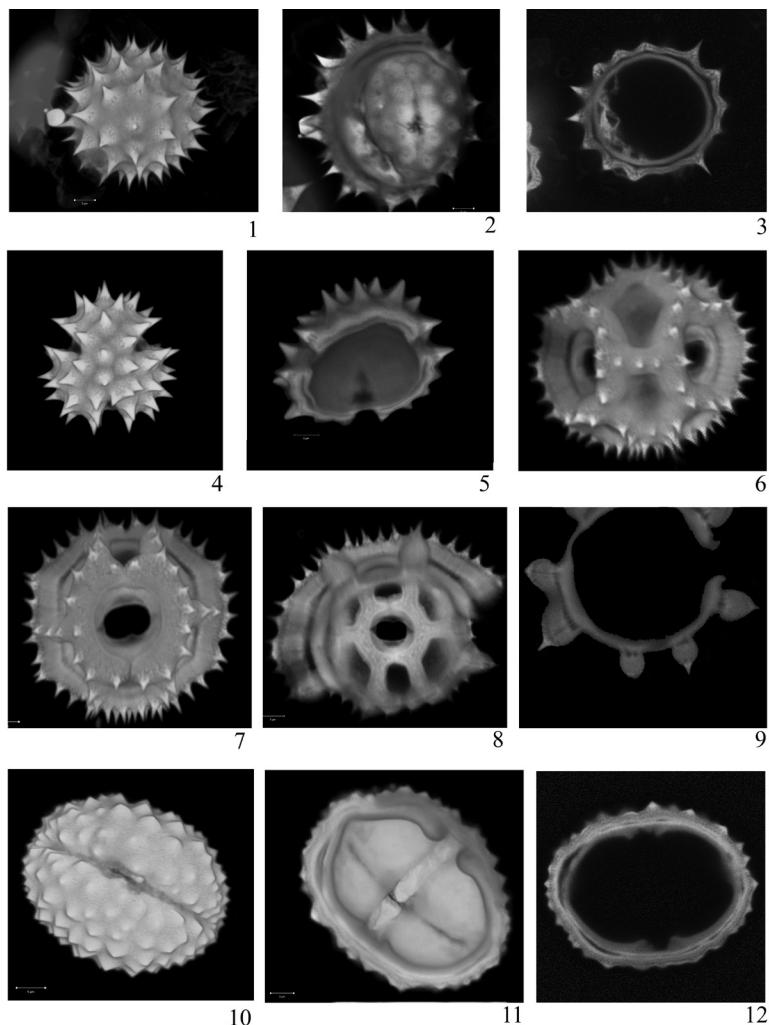


Рис. 4. Морфология пыльцы некоторых медоносных видов Asteraceae на КЛСМ. 1–3 — *Helianthus tuberosus*; 4–5 — *Solidago canadensis*; 6–9 — *Taraxacum officinale*; 10–12 — *Centaurea jacea*. 1, 4, 6, 7, 10 — общий вид пыльцевого зерна. 2, 5, 8, 11 — вид на апертуру с внутренней стороны пыльцевого зерна. 3, 9, 12 — оптический срез пыльцевого зерна. Условные обозначения: КЛСМ — конфокальный лазерный сканирующий микроскоп.

Fig. 4. Pollen morphology of some melliferous species of Asteraceae (CLSM). 1–3 — *Helianthus tuberosus*; 4–5 — *Solidago canadensis*; 6–9 — *Taraxacum officinale*; 10–12 — *Centaurea jacea*. 1, 4, 6, 7, 10 — general view of pollen grains. 2, 5, 8, 11 — view of the aperture from the inside of the pollen grain. 3, 9, 12 — optical section of pollen grain. Symbols: CLSM — confocal laser scanning microscope.

апертуры, называются апертурными, остальные – безапертурными. Соседние лакуны могут соединяться узкими щелевидными каналами, иногда можно наблюдать слияние соседних лакун в одну более крупную. Поверхность гребней между шипами покрыта многочисленными микроскопическими перфорациями, которые можно рассмотреть только при использовании СЭМ. Сходные перфорации выявлены также на дне безапертурных лакун, тогда как дно ячей с апертурами имеет шероховатую или почти гладкую поверхность.

*Таксономическое значение
палинологических признаков*

Сравнительный морфологический анализ пыльцы изученных видов показал, что в целом основные палиноморфологические признаки достаточно стабильны. По комплексу этих признаков можно выделить 2 палинологические группы и несколько подгрупп.

Палиногруппа 1. Шиповатые пыльцевые зерна с типичной меридиональной бороздно-оровой апертурой (рис. 2; рис 3, 1–9).

По форме пыльцевого зерна, размерам, форме шипов, строению оболочки и внутренних апертур можно выделить несколько подгрупп:

1. Подгруппа – *Anthemis*. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, оры часто плохо различимые, экваториально вытянутые, незначительно заходят за края борозд. Шипы на поверхности экзины ширококонические, 2–4 мкм высотой, в основании с довольно крупными перфорациями. Экзина с 2 рядами столбиков без полости. При светооптическом исследовании хорошо просматриваются высокие ровные столбики внутреннего ряда эктэкзины (рис. 2, 1–5).

2. Подгруппа – *Tussilago*. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, реже эллипсоидальные. Оры крупные, отчетливые, линзовидные, незначительно заходят за края борозды. Шипы узконескапидальные, гладкие. Расположены на довольно большом расстоянии друг от друга. При светооптическом исследовании столбики не просматриваются. Экзина каватная (рис. 2, 26–30).

3. Подгруппа – *Helianthus*. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, борозды узкие, часто плохо просматриваются. Оры некрупные, экваториально вытянутые. Шипы до 7 мкм вы-

сотой, резко заостряются в верхней половине, плотно прилегают друг к другу. При светооптическом исследовании столбики не просматриваются, экзина каватная (рис. 2, 21, 22).

4. Подгруппа – *Cirsium*. Пыльцевые зерна крупные, почти сфероидальные, борозды часто плохо просматриваются. Оры некрупные, экваториально вытянутые. Шипы с широким основанием, сильно заостренные. Экзина с 2 рядами столбиков, столбики плохо просматриваются при светооптическом исследовании, экзина без полости (рис. 3, 1–3).

5. Подгруппа – *Centaurea*. Пыльцевые зерна эллипсоидальные. Борозды довольно широкие, оры нечеткие в очертании, сильно вытянуты по экватору, почти сливаются концами, образуя нечеткий экваториальный поясок. Шипы не более 1.5 мкм высотой, ширококонические. Экзина толстая, заметно утолщена по краям ор, при светооптическом исследовании выглядит многослойной, столбики не просматриваются (рис. 3, 4–9).

Палиногруппа 2. Пыльцевые зерна эхино-лофатные с нечеткими апертурами, расположеными на дне лакун (рис. 3, 10–25).

Пыльцевые зерна сфероидальные, в очертании округло-угловатые. Главной особенностью этих зерен является наличие лакун. Лакуны – округлые или слегка угловатые понижения на поверхности зерна, образованные за счет редукции верхних слоев экзины. Гребни лакун с многочисленными перфорациями и узконескапидальными шипами. В пределах этой палиногруппы пыльцевые зерна разных родов практически не различаются.

Палинологический анализ системы Asteraceae

Подсемейство *Astroideae*: пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые с перфорированно-шиповатой скульптурой. Триба *Anthemideae* характеризуется пыльцой с двумя рядами столбиков эктэкзины, отсутствием полости между столбиками и ниже лежащими слоями экзины. Столбики хорошо просматриваются при светооптическом исследовании. По палинологическим признакам роды этой трибы не различаются. Дисперсная пыльца легко определяется только до трибы.

Трибы *Astereae*, *Gnaphalieae*, *Heliantheae*, *Senecioneae* характеризуются каватной пыль-

цой. Оболочка образована одним рядом тонких, высоких, часто извилистых и плотно прилегающих друг к другу столбиков. Выявить палинологические признаки, характерные для каждой из этих триб, не представляется возможным из-за недостаточного объема изученного материала. Разные роды из этой группы различаются между собой размерами и формой шипов, а также размерами кавы. В трибе *Senecioneae* была изучена морфология пыльцы 2 видов: *Senecio vulgaris* и *Tussilago farfara*. По узкоконическим редко расставленным шипам пыльцевые зерна *Tussilago farfara* отличаются от зерен *Senecio* и пыльцы других изученных видов из этой группы.

Подсемейство *Carduoideae*. Из этого подсемейства изучена пыльца 2 видов: *Cirsium arvense* и *Centaurea jacea*, оба из трибы *Cardueae*. По строению экзины пыльца этих видов относится к разным типам: каватному (*Centaurea jacea*) и некаватному с двумя слоями столбиков (*Cirsium arvense*). Кроме того, они различаются и по другим палиноморфологическим признакам: ширине борозд, размерам и очертанию эндоапертур. Сложно выделить какие-то конкретные отличительные признаки пыльцы подсемейства. Однако по сочетанию палинологических признаков пыльца этих видов хорошо отличается от пыльцы представителей других изученных подсемейств. В дисперсном состоянии пыльца *Cirsium arvense* и *Centaurea jacea* легко определяется до рода.

Подсемейство *Cichorioideae*. Все изученные виды относятся к одной одноименной трибе. Эхино-лофатные пыльцевые зерна с 3 неясными апертурами, расположенными на дне глубоких лакун, отличаются от пыльцевых зерен изученных видов из 2 других подсемейств.

Пыльцевые зерна изученных видов из 5 разных родов имеют одинаковые морфологические признаки. Роды по пыльце различить не представляется возможным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характеристики пыльцевых зерен (форма, особенности строения и расположения апертур, скульптуры, ультраструктура экзины) являются важными диагностическими признаками не только для семейства Asteraceae в целом, но и для подсемейств, часто триб, реже отдельных родов. В продуктах пчеловодства пыльцевые зерна легко определяются до подсемейства. В подсемействе *Astroideae* палиноморфологически выделяется триба *Anthemideae*. Однако представители этой трибы имеют сходную пыльцу, которую в дисперсном состоянии невозможно определить до рода. Роды из трибы *Astereae* также плохо различаются по пыльце. В трибе *Senecioneae* пыльца *Senecio vulgaris* достоверно отличается от пыльцы *Tussilago farfara* и имеет много общих черт с пыльцой видов из триб *Astereae* и *Gnaphalieae*. Пыльцевые зерна представителей подсемейства *Cichorieae* в меду и других продуктах пчеловодства можно определить только до уровня подсемейства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (ААА-А19-119031290052-1). Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН с использованием оборудования ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН и препаратов из «Коллекции пыльцы и спор современных растений лаборатории палинологии БИН РАН».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Карташова Н. Н. 1955. Медоносные растения Томской области. Томск. 80 с.
2. Верещагин В. И. 1961. Медоносные растения Алтайского края. Барнаул. 100 с.
3. Глухов М. М. 1974. Медоносные растения. 7-е изд. М. 303 с.
4. Пельменев В. К. 1985. Медоносные растения. М. 144с.
5. Chauhan M. S., Farooqui A., Trivedi A. 2017. Plants foraged by bees for honey production in northern India: The diverse flora of India and its implications for apiculture. — Acta Palaeobot. 57(1): 119–132. <https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0003>
6. Курманов Р. Г. 2020. Использование палинологического и физико-химического методов при характеристике Российских монофлерных видов меда. — Вестник Омского ГАУ. 3(39): 58–65. <https://elibrary.ru/wqkzbx>
7. Бурмистров А. Н., Никитина В. А. 1990. Медоносные растения и их пыльца. М. 73с.

8. Горлачев В. П., Решетова С. А. 2013. Органолептическая и палинологическая оценка некоторых местных медов Забайкальского края. — Вестник ЗабГУ. 6(97): 3–7. <https://elibrary.ru/sdjdf>
9. Rasololarioja T. M., Ramavolololona P., Ramamonyisoa R., Clemencet J., Lebreton G., Delatte H. 2019. Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera* unicolor in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar. — *Palynology*. 43(2): 292–320.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1443980>
10. Чепурной И. П., Русакова Т. М. 1981. Определение ботанического происхождения меда. — Пчеловодство. 9: 25–26.
11. Курманов Р. Г., Галеев Р. И. 2021. Картографирование медоносных угодий Европейской части России. — Вестник МГУ. Серия 5. География. 3: 77–85. <https://elibrary.ru/qowmbk>
12. Shukla V., Kumar A. 2020. Melissopalynological and physicochemical analysis of honey samples from Prayagraj District, Uttar Pradesh. — *Acta Palaeobot.* 60(1): 123–133.
<https://doi.org/10.35535/acpa-2020-0004>
13. Vaissière B. E., Vinson S. B. 1994. Pollen morphology and its effect on pollen collection by honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), with special reference to upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). — *Grana*. 33(3): 128–138. <https://doi.org/10.1080/00173139409428989>
14. Цвелеев Н. Н. 2000. Определитель сосудистых растений северо-западной России. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. СПб. 782 с.
15. Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
16. Красная книга Новгородской области. 2015. СПб. 479 с.
17. Красная книга Псковской области. 2014. Псков. 543 с.
18. ГОСТ РФ 19792-2017 “Мед натуральный. Технические условия”. 17 с. <https://docs.cntd.ru/document/1200157439> (In Russian)
19. Skvarla J. J., Turner B. L. 1966. Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen. A review. — *Ann. Missouri Bot. Garden*. 53: 220–256. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/20103577>
20. Bolick M. R. 1978. Taxonomic, evolutionary, and functional considerations of Compositae pollen ultrastructure and sculpture. — *Plant Syst. Evol.* 130(3–4): 209–218.
<https://doi.org/10.1007/BF00982805>
21. Blackmore S. A., Wortley A. H., Skvarla J. J., Gabarayeva N. I., Rowley J. R. 2010. Developmental origins of structural diversity in pollen walls of Compositae. — *Plant Syst. Evol.* 284(1): 17–32.
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0232-2>
22. Bahadur S., Taj S., Long, W., Ahmad M. 2022. Pollen morphology and its implication in the taxonomy of some selected tribes of the Asteraceae of Hainan Island South China. — *Bot. Rev.* 88(3): 271–298.
<https://doi.org/10.1007/s12229-022-09277-3>
23. Hayat K., Khan W. M., Khan M. N., Shah S. N. 2023. Pollen morphological investigation of selected species of family Asteraceae from Pakistan by using light and scanning electron microscopy. — *Microsc. Res. Tech.* 86(10): 1258–1273. <https://doi.org/10.1002/jemt.24308>
24. Аскерова Р. К. 1987. Палинология цикориевых. Compositae: Cichorioideae. Баку. ЭЛМ. 208 с.
25. Blackmore S. A. 1982a. A functional interpretation of Lactuceae (Compositae) pollen. — *Pl. Syst. Evol.* 141(2): 153–168. <https://doi.org/10.1007/BF00986415>
26. Blackmore S. 1982b. Palynology of subtribe Scorzonerinae (Compositae–Lactuceae) and its taxonomic significance. — *Grana*. 21(3): 149–160.
<https://doi.org/10.1080/00173138209427691>
27. Wang H., Wortley A. H., Blackmore S. 2009. Pollen morphology of Crepidinae and Lactucinae (Asteraceae: Cichorieae) and its systematic significance. — *Grana*. 48(3): 160–178.
<https://doi.org/10.1080/00173130902931209>
28. Пригорьева В.В., Коробков А.А., Брицкий Д.А., Михайлова Л.В. 2015. Морфология пыльцы представителей трибы Anthemideae (Asteraceae). — Бот. журн. 100(10): 1040–1047.
<https://doi.org/10.1134/S000681361510004X>
29. Akyalçın H., Arabaci T., Yıldız B. 2011. Pollen morphology of six *Achillea* L. sect. *Achillea* (Asteraceae) species in Turkey. — *Turk. J. Bot.* 35(2): 183–201.

https://doi.org/10.3906/bot-1005-23

30. Akyalçin H., Arabaci T., Yıldız B. 2014. Pollen morphology of some *Achillea* L. sect. Babounya (DC.) O. Hoffm. (Asteraceae) species from Turkey. — *Acta Bot. Gallica*. 161(2): 129–149.
https://doi.org/10.1080/12538078.2014.899158

31. Dauti A., Kapidani G., Pupuleku B., Kallajxhiu N., Jançe A., Turku S. 2016. Palynomorphological data of some species of the genus *Achillea*. — *Acad. J. Interdiscip. Stud.* 5(3S1): 74–78.
https://doi.org/10.5901/ajis.2016.v5n3s1p74

32. Pehlivan S. 1995. Pollen morphology of some Turkish endemic *Centaurea* L. — *Grana*. 34(1): 29–38.
https://doi.org/10.1080/00173139509429030

33. Abid R., Qaiser M. 2023. Pollen morphology of *Lactuca* L. (s. lat.) (Cichorieae: Asteraceae) from Hindukush, Western Himalayan and Karakorum ranges and its taxonomic significance. — *Palynology*. 47(1): 2089927.
https://doi.org/10.1080/01916122.2022.2089927

34. Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. *Angiosperms*. Stockholm. 539 p.

35. Гавrilова О. А. 2014. Применение конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ) для исследования морфологии оболочки пыльцевых зерен. — *Бот. журн.* 99(10): 1139–1147. <https://elibrary.ru/stsjkz>

36. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.

37. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. С. 48–51.

38. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Е.2. Л. 184с.

39. *PalDat* — a palynological database (2000 onwards, www.paldat.org)

40. Skvarla J. J., Turner B. L., Patel V. C., Tomb A. S. 1977. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. — In: *The biology and chemistry of the Compositae*. London. Vol. 1. P. 141–265.

Pollen of Some Melliferous and Pollen-Bearing Species of the Asteraceae Family in the North-West of Russia

© 2024. M. V. Braga¹, V. V. Grigorjeva¹, N. A. Medvedeva^{1, 2, *}, D. A. Britski¹, O. A. Gavrilova¹

¹*Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia*

²*Herzen State Pedagogical University, St. Petersburg, Russia*

*e-mail: namedvedeva@mail.ru

Abstract — Using light, scanning electron and confocal laser scanning microscopes, the pollen morphology of 23 wild and introduced melliferous plant species belonging to 21 genera of the Asteraceae family, which are widely distributed in the Leningrad, Novgorod, and Pskov regions was studied. It was found that pollen grains of all the studied species are of medium size, from 18 to 50 microns, 3-aperturate, with an echinate or echinolophate type of exine. Dispersed in honey, pollen is easily determined to the family, subfamily and often to the tribe and genus. The obtained data will help honey producers to identify the pollen of the Asteraceae family plants in the tested honey samples.

Keywords: Asteraceae, honey plants, pollen grains, pollen morphology

ACKNOWLEDGMENTS

This work was performed as a part of State Assignment (AAA-A19-119031290052-1) of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. In this study, the permanent preparations from the “Collection of modern pollen and spores of the Laboratory of Palynology of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences” were used.

REFERENCES

1. Kartashova N. N. 1955. [Honey plants of the Tomsk Region]. Tomsk. 80 p. (In Russian).
2. Vereshchagin V. I. 1961. [Honey plants of the Altai Territory]. Barnaul. 100 p. (In Russian)
3. Glukhov M. M. 1974. [Honey plants. 7th ed.]. Moscow. 303 p. (In Russian)
4. Pelmenev V. K. 1985. [Honey plants]. Moscow. 144 p. (In Russian)
5. Chauhan M. S., Farooqui A., Trivedi A. 2017. Plants foraged by bees for honey production in northern India: The diverse flora of India and its implications for apiculture. — *Acta Palaeobot.* 57(1): 119–132.

https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0003

6. Kurmanov R. G. 2020. Use of palynological and physico-chemical analysis methods in the characterization of Russian monofloral honey types. — Vestnik of Omsk SAU. 3(39): 58–65. <https://elibrary.ru/wqkzbx> (In Russian).
7. Burmistrov A. N., Nikitina V. A. 1990. [Honey plants and their pollen]. Moscow. 73c. (In Russian).
8. Gorlachev V. P., Reshetova S. A. 2013. Organoleptic and palynological assessment of some local honey from Zabaikalsky Kray. — Transbaikal State University Journal. 6(97): 3–7. <https://elibrary.ru/sdjdf1> (In Russian)
9. Rasolarijao T. M., Ramavovololon P., Ramamonjisoa R., Clemencet J., Lebreton G., Delatte H. 2019. Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera* unicolor in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar. — *Palynology*. 43(2): 292–320.

https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1443980

10. Chepurnoy I. P., Rusakova T. M. 1981. [Determination of the botanical origin of honey]. — *Pchelovodstvo*. 9: 25–26. (In Russian)
11. Kurmanov R. G., Galeev R. I. 2021. Mapping honeylands of the European part of Russia. — *Moscow University Bulletin. Series 5. Geography*. 3: 77–85. <https://elibrary.ru/qowmbk> (In Russian)
12. Shukla V., Kumar A. 2020. Melissopalynological and physicochemical analysis of honey samples from Prayagraj District, Uttar Pradesh. — *Acta Palaeobot.* 60(1): 123–133.

https://doi.org/10.35535/acpa-2020-0004

13. Vaissière B. E., Vinson S. B. 1994. Pollen morphology and its effect on pollen collection by honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), with special reference to upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). — *Grana*. 33(3): 128–138. <https://doi.org/10.1080/00173139409428989>
14. Tsvelev N. N. 2000. Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces). St. Petersburg. 781 p. (In Russian)
15. [Red Data Book of the Leningrad Region: the plant world]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russian)
16. [Red Data Book of the Novgorod Region]. 2015. St. Petersburg. 479 p. (In Russian)
17. [Red Data Book of the Pskov Region]. 2014. Pskov. 543 p. (In Russian)
18. GOST RF 19792-2017 [“Natural honey. Technical conditions”]. 17 p. <https://docs.cntd.ru/document/1200157439> (In Russian)
19. Skvarla J. J., Turner B. L. 1966. Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen. A review. — *Ann. Missouri Bot. Garden*. 53: 220–256. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/20103577>
20. Bolick M. R. 1978. Taxonomic, evolutionary, and functional considerations of Compositae pollen ultrastructure and sculpture. — *Plant Syst. Evol.* 130(3–4): 209–218.

https://doi.org/10.1007/BF00982805

21. Blackmore S. A., Wortley A. H., Skvarla J. J., Gabarayeva N. I., Rowley J. R. 2010. Developmental origins of structural diversity in pollen walls of Compositae. — *Plant Syst. Evol.* 284(1): 17–32.

https://doi.org/10.1007/s00606-009-0232-2

22. Bahadur S., Taj S., Long, W., Ahmad M. 2022. Pollen morphology and its implication in the taxonomy of some selected tribes of the Asteraceae of Hainan Island South China. — *Bot. Rev.* 88(3): 271–298.

https://doi.org/10.1007/s12229-022-09277-3

23. Hayat K., Khan W. M., Khan M. N., Shah S. N. 2023. Pollen morphological investigation of selected species of family Asteraceae from Pakistan by using light and scanning electron microscopy. — *Microsc. Res. Tech.* 86(10): 1258–1273. <https://doi.org/10.1002/jemt.24308>
24. Askerova R. K. 1987. [Palynology of chicory. Compositae: Cichorioideae]. Baku. 208 p. (In Russian)
25. Blackmore S. A. 1982a. A functional interpretation of Lactuceae (Compositae) pollen. — *Pl. Syst. Evol.* 141(2): 153–168. <https://doi.org/10.1007/BF00986415>
26. Blackmore S. 1982b. Palynology of subtribe *Scorzonerinae* (Compositae: Lactuceae) and its taxonomic significance. — *Grana*. 21(3): 149–160.

https://doi.org/10.1080/00173138209427691

27. Wang H., Wortley A. H., Blackmore S. 2009. Pollen morphology of Crepidinae and Lactucinae (Asteraceae: Cichorieae) and its systematic significance. — *Grana*. 48(3):160–178.

https://doi.org/10.1080/00173130902931209

28. Grigorieva V. V., Korobkov A. A., Britsky D. A., Mikhailova L. V. 2015. Pollen morphology in representatives of the subtribe *Anthemideae* (Asteraceae). — *Bot. Journal*. 100(10): 1040–1047.

<https://doi.org/10.1134/S000681361510004X> (In Russian)

29. *Akyalçin H., Arabaci T., Yıldız B.* 2011. Pollen morphology of six *Achillea* L. sect. *Achillea* (Asteraceae) species in Turkey. — *Turk. J. Bot.* 35(2): 183–201.
<https://doi.org/10.3906/bot-1005-23>

30. *Akyalçin H., Arabaci T., Yıldız B.* 2014. Pollen morphology of some *Achillea* L. sect. *Babounya* (DC.) O. Hoffm. (Asteraceae) species from Turkey. — *Acta Bot. Gallica.* 161(2): 129–149.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2014.899158>

31. *Dauti A., Kapidani G., Pupuleku B., Kallajxhiu N., Jançe A., Turku S.* 2016. Palynomorphological data of some species of the genus *Achillea*. — *Acad. J. Interdiscip. Stud.* 5(3S1): 74–78.
<https://doi.org/10.5901/ajis.2016.v5n3s1p74>

32. *Pehlivan S.* 1995. Pollen morphology of some Turkish endemic *Centaurea* L. — *Grana.* 34(1): 29–38.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429030>

33. *Abid R., Qaiser M.* 2023. Pollen morphology of *Lactuca* L. (s. lat.) (Cichorieae: Asteraceae) from Hindukush, Western Himalayan and Karakorum ranges and its taxonomic significance. — *Palynology.* 47(1): 2089927.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2022.2089927>

34. *Erdtman G.* 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.

35. *Gavrilova O. A.* 2014. Application of confocal laser scanning microscopy to the study of pollen wall morphology. — *Botanicheskiy Zhurnal.* 99(10): 1139–1147. <https://elibrary.ru/stsjkz> (In Russian)

36. *Kupriyanova L. A., Aleshina L. A.* 1967. [Palynological terminology of angiosperms]. Leningrad. 84 p. (In Russian)

37. *Kupriyanova L. A., Aleshina L. A.* 1972. [Pollen and spores of plants from the flora of the European part of the USSR. Vol. I]. Leningrad. P. 48–51. (In Russian)

38. *Kupriyanova L. A., Aleshina L. A.* 1978. [Pollen of dicotyledons from the flora of the European part of the USSR. Vol. 2]. Leningrad. 184 p. (In Russian)

39. *PalDat* — a palynological database (2000 onwards, www.palddat.org)

40. *Skvarla J. J., Turner B. L., Patel V. C., Tomb A. S.* 1977. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. — In: The biology and chemistry of the Compositae. London. Vol. 1. P. 141–265.