

УДК 532.529.5

Определение скоростей оседания одиночных пыльцевых зерен и пыльцевых кластеров анемофильных растений, произрастающих в ЦСБС СО РАН

В.В. Головки¹, К.А. Хлебус², А.П. Беланова^{3*}

¹ Институт химической кинетики горения СО РАН
630090, г. Новосибирск, ул. Институтская, 3

² Институт гидродинамики им. М.А. Лаврентьева СО РАН
630090, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 15

³ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, лаборатория дендрологии
630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Поступила в редакцию 28.01.2020 г.

Исследована седиментация пыльцевых частиц ивы козьей, ивы пятитычинковой, березы даурской, подорожника среднего, мари белой, полыни Сиверса. Показано, что при распылении пыльцы этих видов образуется значительное количество кластеров из двух или более зерен, на долю которых приходится от 32,4 до 53,3% образующихся частиц. В состав кластеров входит от 59,4 до 79,2% распыленных зерен пыльцы. Определена скорость седиментации кластеров, в состав которых входит от 1 до 6 зерен пыльцы. Установлена зависимость скорости седиментации кластера от числа входящих в него пыльцевых зерен. Показана невозможность образования подобных кластеров из индивидуальных пыльцевых зерен на подложках импактора при оседании на них пыльцы.

Ключевые слова: скорость седиментации, пыльцевые зерна, кластеры, анемофильные растения, импульс воздуха; sedimentation rate, pollen grains, clusters, anemophilic plants, air impact.

Введение

Перенос пыльцевой компоненты атмосферного аэрозоля — необходимое условие семенного размножения анемофильных растений, которое обеспечивает генетический внутри- и межпопуляционный обмен. Этот процесс способствует переносу химических элементов в биоценозах [1–5] и вызывает вспышки аллергических заболеваний. Пыльцевые зерна (ПЗ) служат ядрами конденсации в процессах гетерогенной нуклеации водного пара в облаках при образовании капель; в периоды массового цветения ветроопыляемых древесных растений образуют дымку над лесными массивами [11].

Ключевым параметром для моделирования этого физического процесса является скорость седиментации пыльцевых частиц [6–8]. Ее теоретические расчеты затрудняются сложной формой ПЗ и их деформацией при высыхании, образованием кластеров из двух или большего числа ПЗ [9–12]. Скорость седиментации пыльцевых частиц (ПЧ) определяется экспериментально [11, 13].

В более ранних публикациях в основном исследовались скорости седиментации ПЧ ветроопыляемых растений Северной Америки и Западной Ев-

ропы. Определялись преимущественно скорости оседания индивидуальных ПЗ [14]. Не изучались зависимости скоростей седиментации кластеров от количества составляющих их ПЗ, при построении моделей атмосферного переноса пыльцы [15–17] не рассматривалась возможность распространения ветром кластеров из ≥ 2 ПЗ.

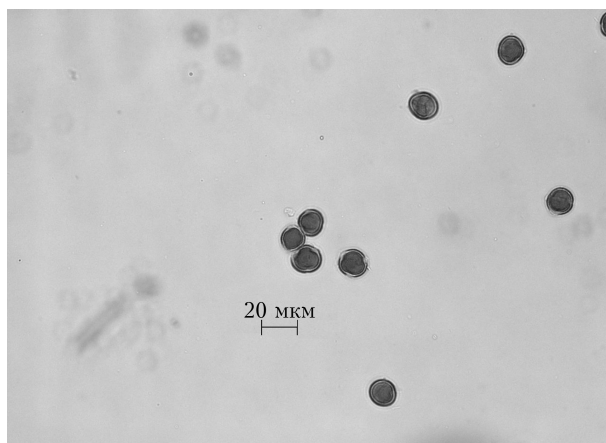
В настоящей работе исследовано оседание ПЧ ивы козьей, ивы пятитычинковой, березы даурской, подорожника среднего, мари белой, полыни Сиверса, произрастающих на территории ЦСБС СО РАН. Установлены скорости оседания ПЧ. Получены зависимости скоростей седиментации от числа ПЗ в их составе.

Материалы и методы

Как и в предшествующих исследованиях седиментации пыльцевых частиц анемофильных растений, была использована экспериментальная установка для распыления порошкообразных материалов. Ее устройство и методика проведения экспериментов описаны в [15, 18–20].

В каждом опыте осевшие на подложку ПЧ подсчитывались с помощью микроскопа МБИ-11. Вычислялось число единичных ПЗ, а также число кластеров, содержащих более одного ПЗ. Кластеры, содержащие 2, 3 и более ПЗ (рисунок), подсчитывались отдельно.

* Владимир Викторович Головки (golovko@kinetics.nsc.ru); Константин Александрович Хлебус (khlebus@hydro.nsc.ru); Анастасия Петровна Беланова (boronina.a@inbox.ru).



Осадок на подложку пыльцевых зерен ивы козьей

Можно предположить, что при распылении пылицы в экспериментальной установке пыльцевые кластеры образуются из оседающих одиночных ПЗ непосредственно на подложках.

При оценке возможного количества пыльцевых кластеров на подложке были сделаны следующие допущения: 1) ПЗ оседают на подложку независимо; 2) в формирующемся кластере ПЗ располагаются в один слой; 3) кластер образуется, если расстояние между геометрическими центрами ПЗ не более двух радиусов; 4) если математическое ожидание количества кластеров из произвольного числа ПЗ меньше единицы, то подобные (и более крупные) ПЧ не образуются.

Методика расчета математического ожидания количества пыльцевых кластеров и индивидуальных ПЗ на подложке была описана ранее [21]. Задача сводится к сравнению долей одиночных ПЗ от общего количества ПЗ, осевших на единицу площади подложки. Для оценки достоверности различия долей признака, характеризующегося альтернативным распределением, использован критерий Фишера с ϕ -преобразованием (угловое преобразование Фишера):

$$F = \frac{(\phi_1 - \phi_2)^2 \cdot N_{a \geq 1} N_{b \geq 1}}{N_{a \geq 1} N_{b \geq 1}} \sim F_{(a, df_1, df_2)}, \quad (1)$$

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 с числом степеней свободы — $df_1 = 1$; $df_2 = N_{a \geq 1} + N_{b \geq 2} - 2$.

Объемы выборок исчисляются тысячами ПЗ. Значения критерия Фишера $F = 3,8$; $6,6$ и $10,8$ при уровнях значимости $\alpha = 0,05$; $0,01$ и $0,001$ соответственно. Если значения критерия Фишера превышают указанные величины, то нулевую гипотезу (образование кластеров на подложке седиментометра) при заданных уровнях значимости следует отбросить.

Результаты и обсуждение

Подсчет под микроскопом позволяет определить число ПЗ в кластере и количество кластеров, состоящих из различного числа ПЗ, осевших на подложки (табл. 1). У ивы козьей, ивы пятитычинковой, березы даурской, подорожника среднего, мари белой, полыни Сиверса уверенно распознавались кластеры, содержащие до 6 ПЗ. В некоторых кластерах из семи и большего числа ПЗ последние располагались в более чем два слоя. Их толщина превышала глубину поля зрения микроскопа, что лишь приблизительно позволяло подсчитать число ПЗ в таких частицах. Доля кластеров из 7–9 ПЗ не превышала 3% от общего количества ПЧ, число кластеров из ≥ 10 ПЗ было незначительно (табл. 2). Скорости седиментации кластеров из семи и большего числа ПЗ не вычислялись. Данные ПЧ учитывались при оценке доли кластеров от общего числа частиц пылицы, оседающей на подложки, и доли ПЗ в составе кластеров.

При распылении пылицы в седиментометре образуется огромное количество кластеров из ≥ 2 ПЗ (табл. 1). Пыльцевые кластеры составляют от 32,4 (марь белая) до 53,3% (ива пятитычинковая) от общего количества образующихся ПЧ. В их состав входит от 59,4 до 79,2% распыленных ПЗ. Доля поверхности препаратов (p), соответствующая площади проекции общего числа ($N_{j \geq 1}$) ПЗ, осевших на подложку, составляла от 2,8 (подорожник средний) до 5,7% (ива пятитычинковая). Наблюдавшееся количество кластеров из j зерен пылицы отличалось от математического ожидания числа кластеров, которые возникли бы при их формировании на подложках из оседающих одиночных ПЗ (табл. 2).

Таблица 1

Вклад кластеров ПЗ в количество ПЧ, осевших на подложку, и доля ПЗ в составе кластеров от общего числа осевших на подложку ПЗ

Видовое название	Дата	Температура воздуха, °С	Влажность воздуха, %	Число		Относительная доля	
				частиц	зерен	агломератов из ≥ 2 ПЗ, %	ПЗ в агломератах из ≥ 2 ПЗ, %
Ива козья	13.06.2017	24	83	8085	17332	47,2	75,4
Ива пятитычинковая	18.06.2017	24	78	10670	23964	53,3	79,2
Береза даурская	18.07.2018	23	91	4372	8199	45,1	70,7
Подорожник средний	16.07.2018	22	82	5007	10271	45,8	73,6
Марь белая	08.08.2017	24	83	9820	16346	32,4	59,4
Полынь Сиверса	18.10.2018	24	78	18153	36377	43,0	71,6

Количество (n_j) и математическое ожидание (N_j) числа кластеров из j ПЗ шести видов анемофильных растений

Видовое название	Параметры	$N_{j \geq 1}$	$p, \%$	j												F_ϕ
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	≥ 10	≥ 20		
Ива козья	n_j	17332	3,6	4271	1507	910	578	336	230	125	82	46	32	2	80,9	
	N_j			11530	1876	407	122	46	13	5						
Ива пятитычинковая	n_j	23964	5,7	4988	2355	1352	886	450	291	174	114	60	23	76,6		
	N_j			12882	3291	941	322	78								
Береза даурская	n_j	8199	3,1	2402	1023	457	267	111	59	29	16	8	3	55,2		
	N_j			5824	808	157	43	15	5	2						
Подорожник средний	n_j	10271	2,8	2713	965	549	338	206	119	66	36	15	9	70,8		
	N_j			7584	946	170	43	14	4	2						
Марь белая	n_j	16346	4,3	6634	1604	704	419	224	117	61	46	11	8	1	36,0	
	N_j			9863	1987	494	166	66	5							
Полынь Сиверса	n_j	36377	4,1	10346	3287	1748	1260	675	385	218	144	90	46	7	94,0	
	N_j			22712	4259	1013	329	129	24							

Минимальное значение критерия Фишера $F_\phi = 36,0$ отмечено у мари белой, максимальное 94,0 — у полыни Сиверса. Все полученные значения выше порогового для уровня значимости 0,001, что указывает на формирование кластеров при распылении пыльцы.

Оседая через вращающуюся щелевую диафрагму, имеющую форму узкого сектора, ПЧ образуют на подложке седиментометра последовательный ряд отпечатков. Так как участок неравномерного движения ПЧ намного меньше длины седиментометра, при расчете скорости оседания сделано допущение, что во время экспозиции каждой диафрагмы этот процесс равномерный. На каждый из секторов оседали кластеры, скорость которых варьировалась от V_i до V_{i+1} см/с, где V_i и V_{i+1} — максимальная и минимальная скорости седиментации частиц i -го сектора. Последние рассчитывались по соотношению

$$V_i = \frac{H}{t_i}, \quad i = 2 \dots 11, \quad (2)$$

где $t_i = t_\phi(i-2)$; t_ϕ — длительность экспозиции секторов, подбираемая экспериментально; H — высота седиментационного цилиндра.

Скорость седиментации ПЧ, оседающих в пределах i -го сектора, вычислялась по формуле

$$\bar{V}_i = \frac{V_i + V_{i+1}}{2}. \quad (3)$$

Средняя скорость седиментации \bar{V}_j кластера из j зерен

$$\bar{V}_j = \exp \left(\frac{\sum_i n_{ij} \cdot \ln(\bar{V}_{ij})}{\sum_i n_{ij}} \right), \quad (4)$$

где \bar{V}_{ij} — среднее геометрическое значение скорости седиментации кластеров из j частиц, оседающих на i -й сектор; n_{ij} — число кластеров из j частиц, осевших на i -й сектор.

Среднегеометрические отклонения σ_{gj} от среднего значения \bar{V}_j кластера, состоящего из j зерен, рассчитывались по формуле

$$\sigma_{gj} = \exp \sqrt{\frac{\sum_i n_{ij} (\ln(\bar{V}_{ij}) - \ln(\bar{V}_j))^2}{\sum_i n_{ij}}}. \quad (5)$$

Для индивидуальных ПЗ и для кластеров наблюдается заметный разброс скоростей седиментации. Количество подсчитанных кластеров (j от 1 до 6), среднегеометрические значения и среднегеометрические отклонения их скоростей седиментации шести видов растений, представленных в экспозиции ЦСБС СО РАН, приведены в табл. 3.

С увеличением размера кластеров уменьшается их количество. При этом, несмотря на большое, статистически значимое количество одиночных зерен, именно у них отмечены максимальные стандартные геометрические отклонения скорости седиментации. Видимо, это связано с варьированием размеров индивидуальных ПЗ и наличием некоторого числа abortивных ПЗ, у которых сохраняется оболочка, а внутреннее содержимое разрушается, что приводит к разбросу скоростей оседания. С ростом числа ПЗ в кластере эти факторы, вероятно, взаимно компенсируются, а сам кластер становится более симметричным. В результате разброс значений скоростей седиментации уменьшается.

Скорость оседания кластера возрастает с увеличением количества составляющих его частиц. Ранее нами было показано [18], что скорости седиментации кластеров в зависимости от числа частиц в кластере хорошо аппроксимируются степенной зависимостью, построенной методом наименьших квадратов. Аппроксимационные зависимости строились из предположения, что

$$\bar{V}_j = \bar{V}_1 j^\alpha \quad \text{для } 1 \leq j \leq 6, \quad (6)$$

где \bar{V}_1 — средняя скорость единичного ПЗ.

Результаты определения скоростей седиментации ПЗ и их кластеров шести видов растений, представленных в экспозиции ЦСБС СО РАН

j	Параметры	Ива козья	Ива пяти- тычинковая	Береза даурская	Подорожник средний	Марь белая	Полынь Сиверса
1	n_j	4271	4988	2402	6634	2713	10346
	\bar{V}_j , см/с	1,2	1,2	2,5	1,6	1,6	1,3
	σ_g	1,3	1,3	1,4	1,4	1,3	1,4
2	n_j	1507	2355	1023	1604	965	3287
	\bar{V}_j , см/с	1,5	1,5	3,4	2,1	2,1	1,6
	σ_g	1,3	1,3	1,3	1,3	1,4	1,3
3	n_j	910	1352	457	704	549	1748
	\bar{V}_j , см/с	1,8	1,8	3,8	2,3	2,5	1,9
	σ_g	1,3	1,3	1,2	1,3	1,4	1,3
4	n_j	578	886	267	419	338	1260
	\bar{V}_j , см/с	1,9	1,9	4,1	2,5	2,8	2,0
	σ_g	1,3	1,2	1,3	1,3	1,3	1,2
5	n_j	336	450	111	224	206	675
	\bar{V}_j , см/с	2,1	2,0	4,3	2,6	2,9	2,1
	σ_g	1,3	1,2	1,2	1,3	1,3	1,2
6	n_j	230	291	59	117	206	385
	\bar{V}_j , см/с	2,2	2,1	4,5	2,8	3,2	2,2
	σ_g	1,3	1,2	1,2	1,3	1,3	1,2

Параметры α и \bar{V}_1 определялись из экспериментальных данных методом линейного регрессионного анализа в виде

$$Y_j = \beta + \alpha X_j, \quad (7)$$

где $Y_j = \ln(\bar{V}_j)$; $\beta = \ln(\bar{V}_1)$; $X_j = \ln(j)$. Достоверность используемой аппроксимации оценивалась по коэффициенту корреляции r .

Полученные данные для исследуемых нами растений можно аппроксимировать эмпирическими зависимостями, предложенными в табл. 4.

Таблица 4

Эмпирические зависимости и коэффициенты корреляции

Видовое название	Эмпирическая зависимость \bar{V}_j , см/с	Коэффициент корреляции r
Ива Козья	$1,2 \cdot j^{0,343}$	0,994
Ива пяти- тычинковая	$1,2 \cdot j^{0,317}$	0,987
Береза даурская	$2,5 \cdot j^{0,322}$	0,977
Подорожник средний	$1,6 \cdot j^{0,383}$	0,995
Марь белая	$1,6 \cdot j^{0,300}$	0,986
Полынь сиверса	$1,3 \cdot j^{0,298}$	0,988

На основе данных табл. 4 можно сделать вывод, что полученные средние значения скоростей седиментации кластеров ПЗ в зависимости от числа частиц в кластере аппроксимируются степенной зависимостью вида

$$\bar{V}_j = a j^k \text{ для } 1 \leq j \leq 6, \quad (8)$$

где размерные коэффициенты a (т.е. \bar{V}_1) и показатель степени k находятся из экспериментальных данных для каждого вида растений. Коэффициент

корреляции принимает значения в диапазоне $0,977 \leq r \leq 0,994$, показатель степени — в диапазоне $0,298 \leq k \leq 0,383$. Зафиксированный диапазон \bar{V}_j от 1,2 см/с для единичного ПЗ ивы козьей до 4,5 см/с для кластера из шести ПЗ березы даурской обусловлен различием размеров ПЧ. Наличие в пробах распыленной пылицы значительного числа кластеров, оседающих с большой скоростью, указывает на то, что подобное явление возможно и в природных условиях. Последнее предположение хорошо согласуется с тем фактом, что основное количество пылицы оседает вблизи от источника. Зависимости, установленные экспериментальным путем, позволяют оценить скорости седиментации кластеров, состоящих из произвольного числа ПЗ, что дает возможность оценки эквивалентных диаметров таких частиц и использования полученных значений при моделировании распространения пылицы в атмосфере.

Заключение

Установлено, что при экспериментальном распылении пылицы шести исследованных видов ветроопыляемых растений образуется значительное количество кластеров из двух или более ПЗ, на долю которых приходится 32,4–53,3% образующихся частиц, при этом в их состав входит 59,4–79,2% распыленных ПЗ.

Для пылицы ивы козьей, ивы пяти-тычинковой, березы даурской, подорожника среднего, мари белой, полыни Сиверса экспериментально определены скорости седиментации кластеров, в состав которых входит от 1 до 6 ПЗ.

Установлена эмпирическая зависимость скорости седиментации кластеров ПЗ от их размеров

для шести анемофильных видов растений, представленных в экспозиции ЦСБС СО РАН.

1. *Rogers C.A., Levetin E.* Evidence of long-distance transport of mountain cedar pollen into Tulsa, Oklahoma // *Int. J. Biometeorol.* 1998. V. 42, N 2. P. 65–72.
2. *Сладков А.Н.* Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 268 с.
3. *Doskey P.V., Ugoagwu B.J.* Atmospheric deposition of macronutrients by pollen at a semi-remote site in northern Wisconsin // *Atmos. Environ.* 1989. V. 23, N 12. P. 2761–2766.
4. *Rantio-Lehtimäki A.* Aerobiology of pollen and pollen antigens // *Bioaerosols Handbook*. Boca Raton, Florida: Lewis Publishers, 1995. P. 387–406.
5. *Федорова Р.В.* Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // *Тр. АН СССР*. 1952. Вып. 52. С. 91–103.
6. *Di-Giovanni F., Keyan P.G., Nasr M.E.* The variability in settling velocities of same pollen and spores // *Grana*. 1995. V. 34, N 1, P. 39–44.
7. *Jackson S.T., Lypord M.E.* Pollen dispersal models in quaternary plant ecology: Assumptions, parameters, and prescriptions // *Botan. Rev.* 1999. V. 65, N 1. P. 39–74.
8. *Burrows F.M.* Calculation of the primary trajectories of dust seeds, spores and pollen in unsteady winds // *New Phytol.* 1975. V. 75, N 2. P. 389–403.
9. *Owens J.N., Takaso T., Runions C.J.* Pollination in conifers // *Trends Plant Sci.* 1998. V. 3, N 12. P. 1360–1385.
10. *Erdtman G.* Handbook of palynology. Munksgaard: Copenhagen, Denmark. 1969. 486 p.
11. *Sosnoskie L.M., Webster T.M., Dales D., Rains G.C., Grey T.L., Culpepper A.S.* Pollen grain size, density, and settling velocity for Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*) // *Weed Sci.* 2009. V. 57, N 4. P. 404–409.
12. *Harrington J.B., Metzger K.* Ragweed pollen density // *Am. J. Bot.* 1963. V. 50, N 6. P. 532–539.
13. *Дунский В.Ф.* Аэромикробиология и прогнозирование болезней растений. Аэрозоли в защите растений. М.: Наука, 1982. С. 166–191.
14. *Истомин В.Л., Куценогий К.П.* Определение скорости седиментации спор плауна кластеров // *Теплофизика и аэромеханика*. 2001. Т. 8, № 2. С. 295–300.
15. *Грегори Ф.* Микробиология атмосферы. М.: Мир, 1964. 372 с.
16. *Федорова Р.В., Вронский В.А.* О закономерностях рассеивания пыльцы и спор в воздухе // *Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода*. 1980. № 50. С. 153–165.
17. *Истомин В.Л., Куценогий К.П.* Получение аэрозолей из порошкообразных материалов методом импульсного воздействия газом // *Теплофизика и аэромеханика*. 1998. Т. 5, № 1. С. 75–79.
18. *Головки В.В., Истомин В.Л., Куценогий К.П.* Определение скорости седиментации пыльцы сорных трав, как индивидуальных зерен, так и их агломератов // *Оптика атмосфер. и океана*. 2015. Т. 28, № 7. С. 655–660.
19. *Головки В.В., Истомин В.Л.* Определение скорости седиментации пыльцевых частиц анемофильных растений, произрастающих в Западной Сибири // *Оптика атмосфер. и океана*. 2017. Т. 30, № 9. С. 806–810.
20. *Головки В.В., Беланова А.П., Зуева Г.А.* Исследование кластерного состава пыльцевых частиц, поступающих в атмосферу во время цветения анемофильных растений // *Оптика атмосфер. и океана*. 2019. Т. 32, № 6. С. 476–481.

V.V. Golovko, K.A. Hlebus, A.P. Belanova. Estimation of sedimentation rates of single pollen grains and pollen clusters of anemophilic plants growing in CSBG SB RAS.

Sedimentation of the pollen particulates of goat willow, bay willow, asian black birch, hoary plantain, white goosefoot, and sieversian wormwood is studied. It is shown that the dispersion of the pollen of these six species provides a considerable number of clusters of two or more grains, composing from 32.4 to 53.3% of the resulting particles. These clusters contain from 59.4 to 79.2% of the pollen dispersed. The sedimentation rate of the clusters, including from 1 to 6 pollen grains, is estimated. The dependence of the agglomerate sedimentation rate on the number of the pollen grains included is derived. The impossibility of formation of similar clusters on impactor substrates when spraying pollen is shown.