

НЕКТАР КАК ВОЗОБНОВЛЯЕМЫЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕСУРС

Э.П. Нарчук¹, Л.Я. Морева²

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия;

² Кубанский государственный университет, Краснодар, Россия

Эл. почта: chlorops@zin.ru

Статья поступила в редакцию 07.07.2015; принята к печати 01.07.2015

Нектар, секретлируемый продукт покрытосемянных растений, рассмотрен как биологический ресурс, который в умеренной зоне возобновляется ежегодно. Обрисовано строение и функционирование нектарников – органов растения, производящих и выделяющих нектар. Даны сведения о составе нектара и его количестве, выделяемом некоторыми растениями. Рассмотрены природные потребители нектара – насекомые, птицы и млекопитающие – и значение нектара как фактора коэволюции животного и растительного мира. Даны краткие сведения о нектаропродуктивности основных ландшафтов России и о перспективах увеличения продукции важного пищевого продукта для человека – меда.

Ключевые слова: нектар, биологический ресурс, нектаропродуктивность, природные потребители нектара, медоносная пчела.

NECTAR AS A RENEWABLE NATURAL RESOURCE

E.P. Narchuk¹, L.Ya. Moreva²

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia;

²Kuban State University, Krasnodar, Russia

E-mail: chlorops@zin.ru

In the present paper the nectar, a secreted product of angiosperm plants, is treated as a natural resource, which in the temperate climatic conditions is renewed annually. The structure and functions of the nectary, the nectar-producing plant organ, are outlined. Data on nectar composition and amounts produced by exemplary plants are provided. Natural consumers, from insects to birds and mammals, and the significance of nectar as a factor of coevolution of plants and animals are discussed. Data on nectar production capacity of the main landscapes present in Russia and the prospects for using nectar as an important biological resource are reviewed.

Keywords: nectar, biological resource, nectar production capacity, natural consumers of nectar, melliferous bees.

«Ресурсы биологические – источники и предпосылки получения необходимых людям материальных и духовных благ, заключенные в объектах живой природы».

Н.Ф. Реймерс [54, с. 451]

«Красотой и ароматом наших цветов и накоплением больших запасов меда мы, конечно, обязаны существованию насекомых».

Ч. Дарвин [15, с. 566]

Введение

В умеренной зоне, в которой расположена основная часть территории России, с началом каждого вегетативного сезона зацветают покрытосеменные растения, энтомофильные цветки которых содержат нектар, и цветение разных растений продолжается до осени. Выделяемый растениями нектар является важным биологическим ресурсом, который потребляется многими животными и человеком. Природные ресурсы – часть всей совокупности природных условий существования человечества, используемых для удовлетворения материальных и культурных потребностей общества. Наряду с энергетическими, земельными и минеральными ресурсами человечество с начала своего существования потребляло биологические – растительные и животные ресурсы. Проблема обеспечения человечества биологическими ресурсами остается одной из важнейших в мире.

Нектар – водный раствор сахаров с примесью аминокислот и других веществ, продуцируемый специализированными секреторными структурами растения – нектарниками [7]. Нектар как природный

ресурс имеет наряду с общими свойствами природных ресурсов ряд особенностей.

– Дискретность размещения в природе мельчайшими дозами вплоть до нанодоз.

– Неравномерность размещения в природе. Одни ландшафты более богаты нектароносными растениями и нектаром (широколиственные и особенно липовые леса, луга, посевы энтомофильных растений). Другие ландшафты, например, темнохвойные леса, песчаные пустыни, им бедны.

– Неоднородность по составу в зависимости от вида растений.

– Зависимость по количеству и составу от многих трудно учитываемых факторов, таких как фаза развития цветка, метеорологические факторы (температура, влажность, освещенность), эдафические условия, широта и высота местности, время суток и другие.

– В умеренной зоне – зависимость от времени года: образование только в период вегетационного сезона.

– Повторяемость появления нектара в умеренной зоне с каждым вегетативным сезоном.

– При освоении естественных биоценозов и переводе их в агроландшафты количество этого ресурса может даже возрастать при условии культивирования энтомофильных культур.

– Образование нектара как ресурса не требует материальных и энергетических затрат. Затраты необходимы только на его добычу. Специальные посевы нектароносных растений, фацелии и других, занимают небольшие площади по сравнению общей площадью, занятой энтомофильными растениями. Отсюда вытекает насущная необходимость охраны и сохранения естественных ландшафтов и их растительности для ежегодного воспроизводства нектара.

– Невозможность для человека изъять этот ресурс из природы непосредственно. Этот ресурс человек изымает из природы только с помощью медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.). Пчела при этом служит своего рода орудием производства, в качестве которого в данном случае выступает не приспособление или механизм, изобретенные человеком, а живое существо.

Выделение нектара

Термин «нектарник» был предложен Карлом Линнеем. Известный швейцарский ботаник Огюстен Декандоль определил нектарники так: «Эксекреторные железы, какие наблюдаются в цветках, заслуживают общего названия, главным образом потому, что каково бы ни было их положение на том или другом из цветочных органов, какова бы ни была величина, форма, строение этих желез – все они секретируют более или менее сладкий сок, представляя весьма одинаковый характер во всех известных растениях – замечательное обстоятельство, в достаточной мере доказывающее аналогию структуры в железах, вырабатывающих нектар» (цит. по [27]).

Различают нектарники флоральные, расположенные в цветке покрытосеменного растения, и экстрафлоральные. Последние могут располагаться на главных жилках листа, обычно на нижней стороне, черешках, цветоножках или на молодых частях стебля.

Высказывается предположение, что экстрафлоральные нектарники служат для привлечения муравьев, которые защищают растения от растительноядных насекомых. Это соображение представляется сомнительным, так как часто муравьи охраняют на растениях колонии тлей, которые высасывают соки из растений и тем самым приносят им значительный вред. Еще Ч. Дарвин описал посещение пчелами и сбор ими нектара из экстрафлоральных нектарников на прилистниках вики и других бобовых [16].

Флоральные нектарники есть у однодольных и двудольных растений и имеют большое значение в репродуктивной биологии растений. Они сильно варьируют по форме, структуре и положению в цветке в зависимости от систематической принадлежности растения [4, 5, 23, 27, 63, 80].

Общая характеристика структуры нектарников многих растений совпадает с анатомическим определением эмергенций. Все нектарники – эмергенции, возникающие путем деления клеток эпидермиса и субэпидермальных слоев. Они в большинстве случаев достаточно четко оформлены и занимают определенное место в цветке. Нектарники могут располагаться на лепестках, чашелистиках, тычиночных нитях, тычинках, пестиках, у основания столбиков, на цветоножке. В результате возникает поразительное

разнообразие нектарников. На чашелистиках нектарники встречаются редко, но у липы они располагаются при основании чашелистика с внутренней стороны в месте прикрепления чашелистика к цветоножке. У актиноморфных выделяют два пути образования нектарников, наиболее распространенный – на стаминодиях, более специализированный – на чашелистиках [25]. У яблони выпуклые или бугорчатые нектарники располагаются на цветоножке. У робинии псевдоакации – на цветоножке между тычиночной колонкой и завязью [40, 41]. Нектарник черной смородины покрывает нижнюю часть цветочной трубки и верхнюю часть завязи [60]. У горчицы нектарники расположены у основания тычинок. В цветках крыжовника, остролистного клена, конского каштана нектарники находятся на цветоножке. В цветках клена они образуют кольцеобразное утолщение, окружающее основание пестика. У растений семейства астровых нектарники образуют кольцо в основании цветочной трубки. У черники нектарники располагаются на наружной стороне у основания тычинок. Также на цветоножке между внутренним кругом тычинок и чашелистиками находятся нектарники у гераней. У тамарикса округлый нектарный диск расположен на цветоножке между завязью и тычинками [9]. В мужских цветках огурцов нектарник расположен на месте пестика, в женских – в виде вогнутой чаши окружает основание столбика [48]. В чашечковидных цветках нектарники лежат открыто или частично покрыты волосками или чешуйками. У примитивных покрытосеменных растений, обладающих большим и неопределенным числом частей цветка, нектар может выделяться неоформленными нектарниками, возникающими на различных органах цветка [27]. У наиболее высокоразвитых растений, особенно у спайнолепестных, нектарники находятся в основном на основании завязи или на самой завязи, иногда в шпорцах, у свободнопестных нектарники не имеют определенного положения [41]. Форма нектарников разнообразна: сосочковидные, выпуклые, бугорчатые, плоские, вогнутые, желобчато-бороздчатые [27, 41].

Нектарники делятся на 4 типа, и в каждом типе выделяется несколько подтипов [27].

1-й тип. Нектарники – эмергенции, возникающие при делении клеток эпидермиса и субэпидермального слоя органов цветка.

2-й тип. Морфологически не оформленные нектарники, их роль выполняют эпидермальные и субэпидермальные клетки.

3-й тип. Нектарники, возникшие из зачатков (примордиев) листьев.

4-й тип. Нектарники, являющиеся модифицированными лепестками.

В общем, нектарники могут возникать из рудиментов цветка или из любого органа цветка и располагаться на вполне развитых частях цветка. Разнообразно и анатомическое строение нектарников [4, 5, 23]. Иногда нектарники не выражены морфологически [27]. Они могут состоять из небольшой группы секреторных клеток или могут представлять собой комплекс гистологически выраженных тканей. Клетки нектарника имеют признаки, характерные для специализированных железистых клеток: большой объем протопласта, высокая плотность гиалоплазмы, сильное развитие пластид (хромопластов) и

эндоплазматического ретикулума. В фазе прекращения выделения нектара в протопласте клеток происходят дегенеративные изменения [4, 5].

Нектарники появились независимо в различных линиях развития растений, затем последовали модификационные изменения в пределах отдельных порядков и семейств. Об этом свидетельствует разнообразие форм нектарников [26]. Главное филогенетическое направление расположения нектарников в цветках – акроцентропетальное, то есть нектароносная ткань перемещается от наружных органов во внутренние и в гинецей – от его основания на верхнюю часть завязи [65].

Нектар выделяют некоторые современные папоротники, но это исключительно редкое явление. Так у папоротника орляка *Pteris aquilina* в основаниях листовых пластин выделяется сахаристая жидкость, охотно потребляемая муравьями. По мнению А.Л. Тахтаджяна [57, 59], первичные покрытосеменные не имели нектара. Нектарники возникают у примитивных двудольных (магнолиофиты) и достигают кульминационного развития у мальвовых (например, у липы). Напротив, у однодольных идет их угасание, вплоть до полной редукции у злаков [57–59]. Цветки современных видов некоторых семейств двудольных растений, которые считаются примитивными, также не имеют нектарников [26].

Вначале считали, что нектар нужен растениям для роста зародышей. Ч. Дарвин [13, 14] на большом фактическом материале дал широкую обобщающую теорию происхождения и значения нектара и его биологической роли для привлечения опылителей. Изучая перекрестное опыление растений, он писал: «Я высказал мысль, что содержащие сахар вещества нектара первоначально выделялись в качестве продукта отброса при химических изменениях, происходящих в соке, и что в тех случаях, когда этот продукт отброса случайно выделялся внутри покровов цветка, он начал использоваться для важной цели перекрестного опыления, причем количество его впоследствии сильно увеличилось, и он начал накапливаться различными путями. Этот взгляд становится вероятным, поскольку листья некоторых деревьев в известных климатических условиях без помощи каких-либо железок выделяют жидкость, содержащую сахара, называемую медвяной росой» [15, с. 580]. Считается, что появление нектара тесно связано с антофилией насекомых, только с появлением насекомых-опылителей возникновение нектара стало биологически оправданным [11].

Некоторыми авторами нектаровыделение рассматривается как средство для избавления от избытков продуктов углеводного обмена, возникающих в результате недостатка азота для синтеза белков в период цветения растений [27, 51, 52]. Возможно, что в период развития листового аппарата и формирования цветков расходуются все пластические вещества, поступающие в большом количестве для их роста. Но после того как рост и развитие заканчиваются, а фотосинтез продолжается, у растений накапливается избыток пластических веществ, которые и выделяются в виде нектара. После оплодотворения завязи вновь требуется усиленное питание, и нектаровыделение прекращается. Так как нектар состоит из компонентов весьма сложного состава, то они и в молодом плоде могут играть в какой-то степени роль питательных и стимулирующих веществ [27].

Значение нектара состоит не только в привлечении опылителей у перекрестно опыляемых растений. Высказывается предположение, что нектар из-за содержания в нем, кроме сахаров, еще и аминокислот необходим для нормального завершения процесса оплодотворения [9]. В начале развития семян нектар резорбируется завязью и цветоножом. Нектар и нектарники обладают также фитонцидным и бактериостатическим действием, и фитонцидность нектара и нектарников является одним из факторов естественного иммунитета, предохраняющего части цветка от инфекций [27]. Нектар также способствует прорастанию пыльцы [29]. Таким образом, биологическая роль нектара состоит не только в привлечении опылителей, но и в создании фитонцидной зоны в цветке, усилении роста пыльцевых трубок и питании молодого спорофита, возникающего в семязачке [29].

Образуется нектар из флоэмного сока, который трансформируется клетками нектарника. Во флоэме основным растворенным веществом является сахароза. В нектарниках она подвергается инверсии, в результате которой в нектаре в разной пропорции содержатся сахароза, глюкоза, фруктоза. Роль клеток нектарника состоит в осуществлении ферментативного превращения сахаров, поступающих из флоэмы, и изменения содержания других веществ за счет их повторного поглощения и транспорта во флоэму [4]. У некоторых растений флоральные нектарники содержат хлоропласты и осуществляют фотосинтез, и в них синтезируется сахар для образования нектара. Нектар выделяется всей поверхностью нектарника через эпидермальные клетки путем диффузии, через кутикулярные щели, через эпидермальные устьица, через сосочки или железистые волоски. Например, у липы нектароносная паренхима имеет форму многоклеточных сосочков [41]. Кутикула не блокирует выход нектара, так как имеет незначительную толщину [5]. Клетки нектарников изменяют состав и концентрацию флоэмного сока так, что нектар по сравнению с флоэмным соком обеднен аминокислотами, фосфатами и витаминами, и в нем преобладают моносахара, а во флоэмном соке – сахароза [4, 5].

Нектар выделяется растениями только в теплую погоду. Для большинства растений минимальная температура, при которой выделяется нектар, – это +10 °С, с повышением температуры процесс усиливается, и наиболее интенсивно выделяется нектар при температуре +16–25 °С [45].

Механизм выделения нектара изучался рядом авторов, и выдвинуто несколько гипотез его образования и выделения [21, 22, 50, 85, 76–78, 81, 88, 93]. Одна из первых гипотез о выделении нектара основана на предположении о преобладании в растениях углеводов над азотистыми соединениями. По другим представлениям выделение нектара происходит вследствие застоя ассимиляционного тока при остановке роста частей цветка. Подчеркивалось значение обеспеченности сахарами для выделения нектара [97].

В 1969 г. А.К. Васильев выдвинул апоплазматическую гипотезу нектаровыделения и в 2003 г. модифицировал ее в гипотезу сплошного потока нектара. По этой гипотезе нектар выделяется из апоплазмы в капельножидкой форме под давлением сплошным потоком, при этом сахара переносятся вместе с водой, а не путем диффузии сахаров, как предполагалось ранее [65]. Цитоплазма всех клеток нектарника,

кроме устьичных, связана пласмодесмами, образуя симплазму [6–8]. Концентрация осмотически активных веществ в апоплазме выше, чем в симплазме. Эта разница вызывает поступление воды в апоплазму из симплазмы. В результате создается гидростатическое давление для фильтрации нектара через микропоры клеточных оболочек и выхода его на поверхность. Этот механизм выделения нектара применим к нектарникам всех типов, морфологии и анатомии, наличия или отсутствия устьиц и собственной проводящей системы. Процесс выделения нектара зависит в первую очередь от степени развития и состояния андрогцея и геницея. У протогеничных видов нектарники начинают секретировать еще в бутоне, когда пыльники не пылят, а рыльце уже готово к приему пыльцы. У протоандричных видов нектар также начинает секретировать в бутоне, когда пыльники пылят, а рыльце не готово. В это время выделение нектара ничтожно. Максимальное количество нектара выделяется, когда пыльники пылят, а на рыльце происходит прорастание пыльцы. У тыквы (*Cucurbita pepo* L.) капли нектара на нектарниках появляются через 1–2 часа после раскрытия цветка [49]. После процесса оплодотворения происходит резкое сокращение выделения нектара, в частности, за счет резорбции его частями цветка. Резорбированный нектар направляется в завязь.

Состав нектара

Состав нектара весьма сложен и специфичен для каждого растения. Это – водный раствор различных химических соединений, в котором преобладают сахара: в основном сахароза, глюкоза и фруктоза в различных сочетаниях в зависимости от вида растения и многих внешних факторов. Кроме того, могут присутствовать мальтоза, раффиноза, рибоза, моноза, арабиноза [27, 83, 97–100]. Большое число разных сахаров найдено в составе нектара тыквы *Cucurbita pepo* L. и черной смородины *Ribes nigrum* L. Мальтоза в нектаре люцерны составляет 0–11% от всех сахаров, а в нектаре красного клевера – 1–7% [66]. В составе нектара гречихи – 23–28% сахаров, эспарцета и фацелии – 35–45, малины – 25, конского каштана – 74,5% [1]. Содержание сахаров в нектаре может быть весьма высоким. В нектаре мушмулы *Mespilus germanica* L. содержится до 84% сахаров, софоры *Sophora japonica* L. – 86, прутняка *Vitex agnus castas* L. – 80, астрагала *Astragalus* sp. – 80% [40]. В составе нектара подсолнечника в зависимости от

сорта содержится 54,8–62,0% сахаров, преимущественно сахарозы, в нектаре липы мелколистной – в среднем 51% сахаров, в нектаре тыквы – 20,6–37,0, в нектаре белого донника – 28,7–69,7, в нектаре люцерны посевной – 30–50% сахаров [49, 56]. В нектаре красного клевера сахара составляют 20–75% в зависимости от многих факторов, но также и от количества нектара в цветке: чем меньше нектара, тем выше его сахаристость [34].

Кроме сахаров нектар содержит в небольшом количестве аминокислоты (около 1%) и другие органические и минеральные кислоты, фосфаты, витамины и некоторые ферменты [68]. Фосфаты играют существенную роль в фосфорилировании сахаров при секреции нектара. В нектаре обнаружены аминокислоты триптофан, валин, тирозин, α-аланин, серин, глутаминовая и аспаргиновая кислоты, аргинин, аспарагин, треонин и глицин [28, 62, 82]. Считается, что глутаминовая и аспаргиновая кислоты препятствуют кристаллизации сахаров в нектаре. Однако птицы и пчелы избегают цветков с высоким содержанием этих аминокислот [69, 70].

По мнению некоторых авторов, растения, относящиеся к одним и тем же систематическим группам, имеют один и тот же тип нектара [24]. На основании исследования состава 899 видов растений М.С. Персиваль (M.S. Persival) пришла к заключению, что состав сахаров и их пропорции в нектаре каждого вида имеют тенденцию оставаться постоянными и являются характерными для семейства и что у растений из более древних систематических групп в нектаре преобладает сахароза, а в более продвинутых – наблюдается тенденция к более «сбалансированному» содержанию сахарозы, глюкозы и фруктозы [82]. Но, например, у мальвовых и крестоцветных преобладают моносахара, а у губоцветных и жимолостных – сахароза [24], и во всех этих семействах имеются растения с «сбалансированным» составом сахаров в нектаре. Считается, что у длиннотрубчатых цветков в нектаре преобладает сахароза, у цветков открытого типа – фруктоза и глюкоза [97, 99]. Но в целом к настоящему времени не накоплено достаточно данных для суждения о связи между составом нектара и положением растения в филогенетической системе.

Количество сахаров в нектаре зависит от многих факторов, в частности, от влажности почвы, на которой произрастает растение, и ее плодородия [55]. Типичные соотношения количеств основных сахаров в обычных медоносных растениях приведены в табл. 1.

Табл. 1

Типичные соотношения содержания (%) основных сахаров в нектаре (по [24, 28, 79])

Вид растений	Сахароза	Глюкоза	Фруктоза
Липа <i>Tilia cordata</i> L.	48,4	32,4	19,2
Подсолнечник <i>Helianthus annuus</i> L.	5,8	35,9	58,3
Гречиха посевная <i>Fagopyrum sagittatum</i> Gilib.	36,1	33,3	30,6
Рапс <i>Brassica nana</i> L.	9,5	47,0	43,5
Кориандр <i>Coriandrum sativum</i> L.	18,3	47,2	34,0
Горчица белая <i>Sinapis alba</i> L.	18,5	41,5	39,9
Фацелия <i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth.	55,5	23,5	21,0
Малина <i>Rubus idaeus</i> L.	11,85	35,15	53,1
Яблоня садовая <i>Malus domestica</i> L.	66,2	16,3	17,5
Клевер полевой <i>Trifolium pratense</i> L.	43,0	35,7	26,3

Потребители нектара

Нектар является пищевым ресурсом для многочисленных животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития. У таких антофильных животных возникают адаптивные изменения ротового аппарата и приспособления к опылению различных цветков. Кроме высокой организации в строении насекомых и других опылителей, более высокого уровня развития достигают механизмы их нервной сигнализации для визуального различения цветков и дифференциации их запахов. С другой стороны, у растений видоизменялась форма цветков и развились приспособления к выделению и укрытию нектара. Таким образом, сопряженная эволюция цветковых растений и антофильных животных ведет к увеличению морфологического и таксономического разнообразия в животном и растительном мире.

Наиболее многочисленные и известные потребители нектаров относятся к классу насекомых, для многих из них нектар – единственный пищевой ресурс. Однако в тропических регионах значительную долю потребителей нектара составляют, кроме насекомых, птицы, летучие мыши и некоторые нелетающие млекопитающие [84, 87, 91, 92].

Птицы

Цветки покрытосеменных посещают около 2 тысяч видов птиц, относящихся к 50 семействам, из них 1400 видов – специализированные антофилы [12]. Цветки, адаптированные для опыления птицами, встречаются в 112 семействах растений [73]. Среди птиц наиболее известные потребители нектара – колибри (*Trochilidae*). В таксономическом отношении они выделяются в отдельный подотряд отряда стрижеобразных. Колибри с их весом от 1,6 до 20 г относятся к числу самых мелких птиц. Адаптации к питанию нектаром включают у них способность зависать в воздухе и даже давать задний ход, что обеспечивается мощной летательной мускулатурой. Колибри, когда пьют нектар, не садятся на цветки, а парят над ними. Клюв тонкий, у многих видов изогнутый. Тонкий язык имеет трубчатую форму с шиповидными выростами на вершине. При открытом клюве образуется трубка, втягивающая нектар. Потребность в пище высокая, за сутки колибри съедают в 2 раза больше, чем весят. В Южной Америке насчитывается до 320 видов колибри, которые живут везде до высоты 4500 м над уровнем моря; несколько видов проникли в Северную Америку.

На Гавайских островах до 100 эндемичных древесных видов растений, нектар которых потребляют птицы [75]. В тропиках Старого света эту нишу занимают нектарницы (*Nectariniidae*), медососы (*Meliphogidae*) и медоуказчики, которые не родственны колибри, но имеют некоторые черты сходства с ними. У нектарниц оперение такое же яркое, как у колибри, но без металлического отлива и оптической окраски. Клювы у них также длинные и изогнутые, и язык приспособлен для добывания нектара. Но в полете они не способны зависать на одном месте. Медососы, или сахарные птицы, крупнее нектарниц, они скромнее окрашены, но имеют такой же длинный, загнутый книзу клюв. Медососов насчитывается до 200 видов, их общий ареал охватывает Австралию, Новую Зеландию, Новую Гвинею и Океанию. Язык у этих птиц расщеплен на конце в кисточку, с помощью

которой они добывают нектар и пыльцу. Они тесно связаны с эвкалиптами, цветки которых они посещают и играют большую роль в их опылении. Медососы распространены в Австралии и Полинезии. Они потребляют нектар и пыльцу.

Млекопитающие

Другая группа позвоночных-потребителей нектара – это некоторые летучие мыши, обитающие в тропиках. В тропиках Старого света нектаром питаются крыланы (*MacroGLOSSINAE*), а в тропиках Нового света – листоносы (*Glossophaginae*). Мелкие виды летучих собак питаются нектаром и пыльцой цветков. У нектароядных летучих мышей язык длинный, высовывающийся, со щетинковидными сосочками на конце, образующими кисточку, которая втягивает и удерживает нектар [71].

Нектаром питаются некоторые мелкие грызуны, живущие в кронах деревьев, а в Австралии даже мелкие кенгуру. Описано питание грызунов нектаром цветков *Protea*, цветки которого они опыляют [96]. Питающиеся нектаром грызуны из группы *Phalangeridae* имеют длинный высовывающийся язык с кисточкой волосков и щетинок на конце. Для них нектар цветков – основная пища. Все нектароядные млекопитающие питаются на крупных тускло окрашенных цветках, выделяющих большое количество нектара. Грызуны потребляют нектар из цветков *Proteaceae*, *Loasaceae*, *Melastomaceae* и *Hyacinthaceae*, выделяющих много нектара. Посещают грызуны цветки ночью. Например, цветки *Massonia* выделяют за ночь 182 мг нектара; нектар – желеобразный, содержит сахарозу (42%), глюкозу (23%), фруктозу (32%) и ксилозу (3%) [64, 72]. Ксилоза присутствует в нектаре *Protea*, а птицы и насекомые избегают нектара, содержащего этот сахар [94].

Питание нектаром у птиц и других позвоночных, по мнению некоторых авторов [83, 86], возникло как следствие утоления жажды. Имеется утверждение, что из млекопитающих наиболее древние группы питались нектаром и являлись постоянными опылителями растений, также древних [86].

Насекомые

Если в тропических регионах потребителями нектара выступают самые различные животные – птицы, млекопитающие и насекомые, то в умеренной зоне из представителей животного мира потребителями нектара являются только насекомые. Нектар цветков – источник пищи взрослых насекомых, особенно из высших отрядов: перепончатокрылых, двукрылых и чешуекрылых. Общественные насекомые, такие как пчелы, шмели и осы, кормят нектаром и личинок. Посещающие цветки насекомые, относящиеся к более древним примитивным отрядам, питаются в основном пыльцой и, как правило, не потребляют нектар. Они обладают ротовым аппаратом грызущего типа и не могут потреблять жидкий нектар, часто расположенный в глубине цветка. У жуков горбатов (*Mordellidae*) и малашек (*Malachidae*) обнаружены изменения в строении ротового аппарата, указывающие на приспособление к сбору пыльцы. У жуков-малашек наружные и внутренние лопасти максилл усажены щетинками, расширенными на конце или ложковидными, которые служат для захвата пыльцы [89]. Представителей многих семейств жуков (жест-

кокрылые, Coleoptera), таких как Scarabaeidae, Buprestidae, Melyridae, Cantharididae, Anthicidae, Coccinellidae, Byturidae, Cerambycidae, Curculionidae, Bruchidae, Chrysomelidae, Meloidae, Staphilinidae, можно увидеть на цветках питающимися в основном пыльцой. Очень тесная связь с цветками имеется у представителей семейств Cleridae, Mordellidae, Malachidae, Alleculidae, Nitidulidae, Oedemeridae. Однако только у некоторых представителей этой группы насекомых появляются приспособления к потреблению нектара. У некоторых жуков-нарывников (Meloidae), например, у видов рода *Nemagnatha*, развился примитивный хоботок: удлинённые наружные лопасти максилл (челюстей) образуют при соприкосновении канал, по которому нектар поднимается к ротовому отверстию. У всех видов рода *Leptopalpus* такой канал образует соприкасающиеся удлинённые максиллярные щупики, которые усажены волосками. У других жуков вооружённые густыми волосками лопасти максилл погружаются в нектар и затем переносят его в ротовое отверстие [10]. Опыление цветков жуками – кантарофилия рассматривается как первичный способ опыления покрытосеменных [59]. Однако эта гипотеза подвергается критике [10, 51].

Примитивными полинофагами были не только жуки, но и другие насекомые – некоторые Orthoptera, Neuroptera, Thysanoptera, Mecoptera, низшие Hymenoptera – Symphyta. Полинофагия возникла параллельно и независимо в разных отрядах насекомых в палеозое – начале мезозоя при питании пыльцой голосеменных.

Нектар явился мощным фактором привлечения насекомых-опылителей, которые питаются нектаром, а не пыльцой. Это большинство бабочек, обладающих длинными хоботками, перепончатокрылых и двукрылых. В эволюции становления этих отрядов появление нектара в цветках и переход к питанию нектаром сыграли существенную роль. Прежде всего это вело к видоизменению их ротовых частей для приспособления к доставанию нектара. Сопряжённая эволюция антофильных насекомых и перекрестно опыляемых растений привела к возникновению и способствовала созданию таксономического разнообразия и тех, и других.

Двукрылые

Нектаром питаются в преобладающем большинстве двукрылые насекомые (Diptera), за исключением кровососущих форм и афагов. Некоторые, например Syrphidae, употребляют в пищу также пыльцу. Многие двукрылые имеют короткие хоботки и используют нектар открытых цветков. Крупные соцветия зонтичных привлекают многих двукрылых, и на их соцветиях численность двукрылых превышает численность пчел [10]. У кровососущих насекомых Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae, имеющих относительно длинный колющий хоботок, самцы питаются только нектаром и никогда не сосут кровь, в отличие от кровососущих Muscidae, таких как Stomoxidini, у которых кровью питаются и самцы, и самки. Но даже кровососущие самки иногда потребляют нектар. Представители других семейств Nematocera – это либо афаги, то есть имаго, вообще не питаются, как у большинства Chironomidae и Cecidomyiidae, либо потребляют нектар (Bibionidae, Chaoboridae, Tipulidae, Limoniidae). Некоторые Li-

moniidae, например, виды рода *Elephantomyia* Osten-Sacken, обладают длинными хоботками.

Среди высших двукрылых Brachycera имаго многих семейств питаются нектаром. Даже некоторых хищников, например Empididae, можно наблюдать питающимися нектаром на цветках. В ряде семейств имеются специальные адаптации к питанию на цветках с углублёнными нектарниками. Среди них наиболее известны длиннохоботницы Nemestrinidae, зависающие над цветками. Удлинение хоботка происходит за счёт удлинения основания нижней губы и лабеллумов, а у Empididae – за счёт вытягивания роострума. При эволюции хоботка двукрылых основные изменения произошли в смене функции нижней губы и ее щупиков. В исходном сосущем хоботке двукрылых она служит для фиксации отдельных частей. Затем число члеников щупиков сокращается, границы между ними сглаживаются и возникают примитивные лабеллумы. Дальнейшая эволюция приводит к возникновению псевдотрахеи из складок кутикулы и усложнению замыкательного аппарата. При этом во многих группах происходит удлинение самих лабеллумов и других частей хоботка [20].

У высших двукрылых сильно развит оральный диск нижней губы со сложной системой псевдотрахеи, при этом лабеллумы нижней губы приспособлены к поглощению нектара. Превращение нижнегубных щупиков в специализированный орган сбора пищи, характерный только для двукрылых насекомых, рассматривается как один из важнейших эволюционных преобразований, обеспечивающий современный прогресс этого отряда [20]. У двукрылых насекомых различают два типа хоботков. Один – с широкими мягкими лабеллулами и многочисленными, с 20–40 псевдотрахеями, при этом общая длина хоботка обычно небольшая. Другой тип – лабеллумы узкие жесткие с небольшим числом (1–5) псевдотрахеи. У некоторых мух-жужжал (Bombyliidae) лабеллумы четко разделяются снаружи на два членика, из которых концевой в 1,5–2 раза длиннее основного [18, 19]. При этом обычно хоботки длинные как по абсолютной длине, так и по относительной по сравнению с размером тела насекомого. На наружной поверхности лабеллумов хоботков расположены многочисленные трихонидные сенсиллы, которые служат контактными хеморецепторами [20]. Внутренняя поверхность лабеллумов представляет собой мембрану, пронизанную системой каналов, названных псевдотрахеями за сходство с трубками трахей насекомых. Замыкающий аппарат псевдотрахеи имеет сложную структуру, и при смыкании краев псевдотрахеи из открытого канала превращается в замкнутую полую трубку. Наиболее длинными хоботками в отряде Diptera обладают представители семейств Bombyliidae, Acroceridae и Nemestrinidae, и все они относятся к надсемейству Bombylioidea. У Bombyliidae хоботки достигают длины 15–40 мм, а у тропического вида *Moegistorhynchus longirostris* Wiedemann из сем. Nemestrinidae хоботок до 100 мм длиной [67]. Такие длиннохоботные виды могут доставать нектар из трубчатых цветков с длиной трубки 35–60 мм [87]. Двукрылые насекомые с длинными хоботками преимущественно обитают в аридных и тропических регионах.

Антофильные мухи-журчалки (Syrphidae), мухи-большеполюбки (Conopidae), тахины (Tachinidae), на-

стоящие мухи (Muscidae) и цветочницы (Anthomyiidae) имеют довольно короткие мускоидные хоботки и питаются обычно на открытых цветках. Но у некоторых видов хоботок удлиняется и, например, у журчалок рода *Rhingia*, конопид из родов *Conops*, *Sicus*, *Zodion*, тахин из родов *Phasia*, *Echinomyia*, достигает длины 5–6 мм, что дает им возможность использовать нектар из цветков с длинной трубкой венчика. Более мелкие представители семейств и группы Acalyptratae: Tephritidae, Lauxaniidae, Drosophilidae, Chloropidae и др. – также встречаются обычно на открытых цветках, где потребляют нектар. Все имаго двукрылых, которые потребляют нектар, используют в пищу и другие сахаросодержащие жидкости – выделения глей и червцов, а также жидкости, образующиеся при разложении органических субстратов.

Чешуекрылые

В эволюции становления отряда Lepidoptera приспособление к поглощению нектара сыграло весьма существенную роль. Наиболее длинные и тонкие хоботки, приспособленные для высасывания нектара из различных цветков, в том числе цветков с длинным трубчатым венчиком, развит у высших бабочек Ropalocera, Sphingidae и др. Он состоит из сильно вытянутых наружных лопастей максилл, которые приняли желобовидную форму и при сложении образуют трубку. Длинный хоботок бабочек сворачивается в спираль. Цветки с длинной трубкой венчика имеются во многих семействах покрытосеменных, они опыляются только бабочками и получили название сфингофильные цветки. Крупные бабочки Sphingidae при питании нектаром не садятся на цветок, а парят над ним, как птицы колибри. Многие бабочки Noctuidae, Sphingidae активны в сумерки и ночью и питаются на цветках, открывающихся в это время суток. Бабочки потребляют в основном жидкий нектар с невысоким содержанием сахаров 15–25% и часто с высоким содержанием аминокислот. Нектар с низким содержанием сахаров более жидкий и быстрее всасывается хоботком бабочки, что позволяет насекомому не задерживаться долго на цветке и избегать хищников [90, 95]. Однако некоторые Hesperinidae используют нектар с содержанием сахаров 40–65% [85]. К настоящему времени в мире описано 165 тысяч видов бабочек [74]. В России обитают 8879 видов бабочек, их них 5044 вида Microlepidoptera и 3832 вида Macrolepidoptera [30]. Длиннохоботные двукрылые и бабочки с их наидлиннейшими хоботками добывают нектар из цветков, который недоступен пчелам. Но и мелкие мотыльки посещают цветки и потребляют нектар [17].

Перепончатокрылые

Представители отряда перепончатокрылых (Hymenoptera) питаются нектаром не только во взрослой фазе, но некоторые из них (Apoidea) выкармливают нектаром своих личинок [53]. Имаго низших перепончатокрылых (Xyleidae) питаются пыльцой, питание пыльцой характерно и для некоторых других групп перепончатокрылых. Более прогрессивные формы – Ichneumonidae, Braconidae и др. – переходят к питанию нектаром. Такая же тенденция прослеживается в питании личинок. У стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Aprocrita) питание личинок животной массой преобладает. Однако было показано

в результате экспериментов, что и в ячейках ос всегда имеется наряду с плотоядной пищей и капелька нектара [10]. Также экспериментально подтверждено кормление личинок муравьев сладкой жидкостью [31]. Только личинки пчелиных (Apoidea) и личинки складчатокрылых ос в подсемействах Mosaridinae и Pollybiinae, распространенных в субтропиках и тропиках, выкармливаются исключительно нектаром и пыльцой. Представителей этих подсемейств называют вespoидными осами. Переход к питанию нектаром и пыльцой произошел параллельно и независимо у Mosaridinae и Pollybiinae, последние переносят пыльцу в зобике, как и примитивные пчелиные Colletidae. У остальных пчелиных места переноса пыльцы и нектара разделены. Нектар переносится в зобике, пыльца – на всем теле, брюшке, на ногах, и, как высшее достижение, у медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) и шмелей (*Bombus*) на задних лапках образована специальная площадка для сбора пыльцы – корзиночка. Хоботок для всасывания нектара у высших пчел и шмелей образован вытянутыми нижней челюстью и нижней губой. У медоносной пчелы длина хоботка 6,8–7,2 мм, в зависимости от породы. Грызуще-лижущесосущий ротовой аппарат пчелы обеспечивает сбор дискретно размещенного нектара – от капающего (из цветков липы в период обильного его выделения) до мельчайших доз, вплоть до нанопорций из других цветущих растений [47].

Шмели (*Bombus*) и пчелы рода *Apis* – общественные насекомые, они собирают пыльцу и нектар не только для собственного питания, но в большом количестве для выкармливания потомства. Нектар они перерабатывают в особый продукт – мед, сохраняя его в сотах для кормления потомства и питания самих пчел в неблагоприятное время года, когда отсутствует цветущая растительность. Пчелы очень разнообразны, диапазон размера их тела 2–40 мм. К настоящему времени известно не менее 21 тысячи видов пчел из 520 родов и 11 семейств [53]. Они составляют заметный элемент наземной биоты и распространены везде, где растут энтомофильные растения.

В процессе превращения нектара в мед пчелы обогащают его некоторыми ферментами, удаляют часть воды и изменяют соотношение сахаров. Соотношение глюкозы и фруктозы обычно близко к единице. Сахароза и другие сахара представлены в меньшем количестве, вода составляет 17–21% [1]. Благодаря пчелам и шмелям, потребителями нектара, используя его в переработанном пчелами или шмелями виде, то есть в виде меда, смогли стать некоторые крупные млекопитающие, в том числе человек.

Количество нектара и его определение

Определение количества выделяемого нектара производят методом микрокапилляров (микропипетками), промокая полосками фильтровальной бумаги, или методом смыва. Первый метод дает наиболее точные результаты. При методе смыва, при котором отдельные цветки погружаются в дистиллированную воду определенного объема, в которой затем химическим путем определяется количество сахара, получаются результаты, завышенные в несколько раз [42, 61].

Данные о количестве нектара и содержании в нем сахаров для всех видов растений, имеющиеся в ли-

температуре, очень различаются. Это зависит как от методики определения, так и от того, что на количество нектара и его состава влияют многочисленные трудно учитываемые факторы, начиная от места произрастания растения, фазы развития цветка, времени суток, освещения и кончая многими метеорологическими и эдафическими факторами. Даже цветки одного и того же вида, имеющие разную окраску, выделяют неодинаковое количество нектара, светло-розовые цветки эспарцета выделяют нектара несколько меньше, чем цветки малиновой окраски [32]. При внесении калийных и фосфорных удобрений выделение нектара растениями увеличивается иногда вдвое, при внесении азотных удобрений – уменьшается [2]. Количество выделенного нектара прямо пропорционально силе солнечного освещения. Экземпляры одного и того же вида, расположенные в разных условиях освещения, выделяют нектар с разной интенсивностью. Цветки, находящиеся на солнце, выделяют нектара на 20–30% больше, чем экземпляры, растущие в тени. Растения, находящиеся под пологом леса, меньше выделяют нектара, чем растущие на освещенных местах. Разреживание полога до определенной степени сомкнутости повышает нектаропродуктивность лесных энтомофильных растений [47].

В зарубежной литературе количество нектара на один цветок выражают его объемом в микролитрах, в отечественной литературе – обычно в микрограммах или массой содержащих в них сахаров, также в микрограммах. Одни авторы указывают количество выделяемого нектара одним цветком за один день, другие – за весь период цветения, третьи – количество нектара, выделяемого растениями, занимающими 1 гектар посева или насаждения. Это затрудняет сравнение данных о количестве нектара, выделяемого разными растениями. Кроме того, многие авторы не указывают, каким методом был определен объем выделяемого нектара. Особенно этим страдают некоторые публикации в журнале «Пчеловодство».

Наибольшие количества нектара выделяются представителями тропической флоры, которых опыляют птицы (колибри) и летучие мыши [71]. Раздельнолепестные цветки выделяют нектара в 2,5 раза больше, чем спайнолепестные цветки [27, 41].

По степени нектаровыделения травянистые растения уступают древесным. Также, чем выше помещаются цветки в соцветии, тем меньше нектара они выделяют [40]. У раздельнополых растений женские цветки выделяют больше нектара, чем мужские. Женский цветок огурцов выделяет за день $1,290 \pm 0,038$ мг нектара, мужской значительно меньше – $0,687 \pm 0,054$ мг [48]. Женский цветок тыквы выделяет 93,6 мг нектара, мужской – 37,5 мг [49]. Приведем некоторые данные о количестве нектара, выделяемого основными медоносами за время цветения. Один цветок кипрея *Chamaenerium angustifolium* Scop. выделяет 0,5–12 мг нектара [44], а в благоприятных условиях – до 26 мг [10]. Для черной смородины наибольшее количество нектара, выделяемого одним цветком, составляет $3,901 \pm 0,210$ мг [60]. Один цветок липы мелколистной выделяет 0,15–7,45 мг нектара, липы крупнолистной – 0,50–11,54, малины – до 14, донника – 0,16 мг [1]. Один цветок подсолнечника выделяет 0,16–0,94 мг, эспарцета – 0,18–0,64, люцерны – 0,18–0,67 у цветков 1-го укоса и 0,01–0,42 мг у

цветков 2-го укоса [49]. Один цветок горчицы выделяет 0,24 мг нектара, гречихи – 0,17, фацелии – 0,70, белого донника – 0,09 мг [42].

Зная содержание нектара или сахара на 1 цветок, число цветков на 1 растении, число растений на 1 га, рассчитывают значение этих показателей на 1 га сообщества или посева культурных растений. Эти данные нужны пчеловодам для подсчета количества пчел для определения возможного количества меда, которое можно получить с данной территории или посева, а также необходимых для более надежного опыления растений. Предложены формулы для подобных расчетов [43]. В них учитывается также длительность цветения в днях. В результате получают данные о нектаропродуктивности или медопродуктивности с учетом того, что медоносная пчела собирает только 1/3–1/2 возможного нектара.

Яблоневые сады производят нектар в количестве 27 кг/га, в первый день цветения – 1,43 кг/га, на 5-й день, когда нектара выделяется больше всего, – 7,21 кг/га [43]. По другим данным, яблоневый сад производит нектар в количестве до 30 кг/га [33]. Для основных нектароносов приводятся следующие данные: горчица белая дает в первый день цветения 0,61 кг/га, а больше всего – 23 кг/га – на 10-й день цветения; липа в первый день дает 3,77 кг/га, а наибольшее количество – на 7-й день цветения – 43,0 кг/га; робиния псевдоакация в первый день цветения дает 2,14 кг/га, а наибольшее количество – на 7-й день – 36,4 кг/га [43]. По другим данным величины для нектароносных возделываемых культур такие (кг/га): гречиха – 36–117 в зависимости от сорта, подсолнечник – 17,6–31,0, горчица – 40,4–82,3, кориандр – 20,7–42, рыжик – 12,5–30,0, фацелия – 261,8–412,9 [33]. Нектароносность насаждений малины – 42,4–120,5 кг/га, одно дерево липы мелколистной производит обычно 1,7–4,5 кг нектара, максимально до 26 кг [49]. На Северном Кавказе нектаропродуктивность основных медоносов следующая (кг/га): робиния псевдоакация – 300–600, караган древовидный – 50–150, гречиха посевная – 70–130, гледичия трехколючковая – 200–250, конский каштан – 25–70, клен полевой – до 1000, клен остролиственный – 150–200, липа крупнолиственная – 900–1500, липа мелколиственная – 500–1000, яблоня домашняя – 20–30, абрикос – 25, гречиха посевная – 70–130, донник белый – 200–500, люцерна посевная (без полива) – 25–50, подсолнечник 30–60, рапс озимый – 30–60, кориандр посевной – 60–100, фацелия рябинколистная – 150–300 [45]. Для сбора потенциального запаса нектара необходимо большое количество пчелосемей. Рабочая пчела может собрать в зобик до 65 мг нектара [1]. Чтобы собрать 100 г нектара, пчелы должны посетить около 1 млн цветков. Для получения 1 кг меда пчелы приносят в улей 50 млн порций нектара [37].

Нектар в России

Территория России располагается в нескольких ландшафтных зонах, и в каждой из них есть определенный набор цветковых растений, производящих нектар.

В зоне тундры и лесотундры имеются большие заросли нектаропроизводящих растений: ивы, малина, морощка, черника, травянистые растения. Нектара производится много. Однако из-за длительной

и суровой зимы содержание пчел, а только с помощью медоносной пчелы человек может утилизировать нектар, экономически невыгодно. Этот ресурс остается невостребованным.

Хвойная тайга занимает в России до 800 млн га. Покрытосеменные нектаропроизводящие растения произрастают в основном по полянам и вырубкам, так что запас нектара в этом ландшафте невелик.

Смешанные и лиственные леса составлены во многом нектароносными древесными насаждениями. Такие породы, как клены, ивы, вязы и особенно липы, богаты нектаром. Кроме того, в этих лесах произрастают многочисленные кустарники и травы, также богатые нектаром. Все виды лип: мелколистная, крупнолистная, амурская, маньчжурская, липа таке, – произрастающие на территории России, производят большое количество нектара. Луга с разнообразными травянистыми цветущими растениями и плодовые сады также вносят свой вклад в запас нектара этого ландшафта.

В зоне лесостепи запас нектара смещается в сторону посевов энтомофильных сельскохозяйственных культур, хотя еще велик его запас на лугах и сенокосах. В степной зоне с почти полной распашкой запасы нектара сосредоточены на посевах и в лесополосах. В лесополосах основные нектароносы – робиния псевдоакация, гледичия трехколочковая, конский каштан. Наибольшее количество нектара собирается с полей подсолнечника, гречихи, рапса, горчицы, кориандра, эспарцета, люцерны, белого донника, фацелии. До 65% потенциальных запасов меда приходится на естественные угодья и 35% – на посевы сельскохозяйственных растений [38].

Оценку по нектару для всей территории России можно найти в работах В.Н. Кулакова, специально исследовавшего этот вопрос. Им рассчитан медовый потенциал для всей России с указанием, какие культуры и дикорастущие растения выделяют нектар, в каком количестве, сколько можно получить меда в каждом регионе России [35–39]. По его подсчетам в России запасы нектара могут обеспечить 51 млн пчелиных семей с учетом того, что пчелы собирают только 1/3 потенциальных запасов нектара. Остальное количество используется другими потребителями или может быть недоступно из-за погодных условий. Большая доля, до 86%, нектара сосредоточена в естественных угодьях, сельскохозяйственные культуры содержат только 14% [38]. Однако нектар культурных полей более доступен человеку в связи с большей транспортной обеспеченностью. Современные энтомофильные сельскохозяйственные культуры и естественные угодья позволяют увеличить число пчелосемей в 10 раз и получать ориентировочно 500 млн кг меда в год. Действительно, основные нектаропроизводящие сельскохозяйственные культуры – подсолнечник и гречиха – выращиваются в Российской Федерации на огромных площадях. Но посевные площади гречихи постепенно сокращались начиная с 1992 г., и в 2014 г составляли 1,008 тыс. га. Основной регион производства – Алтайский край [<http://ab-centre.ru/articles/proizvodstvo-grechihiv-rossii-po-regionam-itogi-2014-goda>]. Посевные площади подсолнечника растут начиная с 1990 г., и за 5 лет (2009–2014) выросли на 10,1%. В 2014 г. они составляли 69039 тыс. га. В первую десятку регионов возделывания входят Саратовская, Волгоградская,

Оренбургская, Воронежская, Самарская области и Алтайский, Ставропольский и Краснодарский края [<http://ab-centre.ru/articles/proizvodstvo-semyan-podsolnechnika-v-2014-godu>].

На региональном уровне ситуация будет рассмотрена в Краснодарском крае, занимающем ведущее место по производству многих видов растениеводческой продукции в Российской Федерации. Его территория расположена на границе умеренного и субтропического поясов, общая земельная площадь – 8,4 млн га. На территории края леса занимают – 1,7 млн га, лесополосы – 0,13, сельскохозяйственные угодья – 3,66 млн га. Эти площади неоднородны по составу нектаросодержащих растений и по запасам нектара, всего на территории края произрастает 505 видов основных медоносных растений, принадлежащих к 76 семействам.

В лесных предгорной и горной зонах Краснодарского края растительный покров представлен смешанными широколиственными лесами с подстилающим покровом кустарников, травянистых растений и эфемероидов. Кормовая база для пчел представлена богатым видовым составом медоносных растений. Цветение медоносов не прекращается с марта до конца сентября, что обеспечивает непрерывность медосбора пчелам с ранней весны до глубокой осени. Основными медоносными растениями являются различные эфемероиды, ивы, черноклен, боярышник, липа, каштан и большое разнообразие кустарниковых и травянистых растений. В травостое отмечены медуница мягчайшая, дорикниум греческий, молочай острый, яснотка пурпурная, яснотка белая, тимьян двуформенный, душица обыкновенная, золотарник гигантский и др. Основной медоносный ресурс – дикорастущие грушевые леса, боярышник, каштан и липовые насаждения, а также травянистые растения лугов и вырубков. Самым важным медоносом предгорья является липа кавказская (*Tilia caucasica* Rupr.). Дерево в возрасте 50–70 лет является наиболее нектаропродуктивным. Один гектар липового леса при благоприятных погодных условиях способен дать 1 т меда, но липа на территории Краснодарского края большие площади не занимает. Разреживание полога леса до определенной степени сомкнутости повышает нектаропродуктивность лесных медоносов. На склонах разных экспозиций и высот меняются сроки наступления фазы цветения одних и тех же видов растений и их нектарная продуктивность. На южном склоне цветение всегда начинается раньше, а на северном растения начинают цвести на 1–6 дней позже, чем на южном. Это продлевает сроки сбора нектара в предгорных и горных условиях. Перспективная медопродуктивность гор – от 80 до 120 тыс. т.

Кубанская равнина, где ранее расстились степи, практически полностью имеет сельскохозяйственный ландшафт, перемежающийся лесополосами. Основу агроландшафта составляет полевой севооборот, включающий выращивание наиболее ценных пищевых, кормовых и технических культур [46]. Основные энтомофильные растения агроценозов равнинной зоны – плодовые сады, рапс, эспарцет, люцерна, кориандр, гречиха, подсолнечник, бахчевые (овощные и кормовые), люцерна (семенные участки). Наиболее ранними медоносами являются плодовые

культуры (абрикос, черешня, вишня, слива, груша и яблоня). Во время их цветения происходит активное наращивание силы пчелиных семей.

Лесополосы составлены растениями, выделяющими много нектара, прежде всего это робиния псевдоакация, гледичия трехколючковая и др. Под пологом лесополос произрастают до 150 видов медоносных травянистых растений и кустарников, обилие и видовой состав которых определяется возрастом лесополос. Наибольшее разнообразие травянистых нектароносных растений отмечено в старых лесозащитных насаждениях [45]. Энтомофильные растения лесополос края могут обеспечить весенний медосбор в течение 40–50 дней, а поддерживающий медосбор – в течение 70–90 дней. Самым сильным медоносным растением в насаждениях лесополос является робиния псевдоакация (акация белая). Сплошные площади составляют 59,4 тыс. га по всем районам Краснодарского края. Медопродуктивность акации белой составляет 800–1000 кг/га. Оптимальные условия для наибольшего выделения нектара цветками акации белой создаются в утренние часы, каждый цветок выделяет 5–7 мг (определено методом микропипеток). Концентрация сахара в нектаре утром составляла 50,55%. В жаркую и ветреную погоду, что свойственно для северных районов Краснодарского края, концентрация сахара в нектаре повышается до 67% за счет испарения воды. Повышение температуры до +33 °С снижает нектаровыделение в 8 раз по сравнению с нектаровыделением при температуре +15 °С (соответственно 0,88 мг нектара с концентрацией сахара 62% и 7,14 мг – 50%). В период цветения белой акации по показаниям контрольного улья пчелиная семья в день приносит от 1,5 до 4–5 кг нектара, а в зависимости от силы семьи – иногда до 10 кг. Весной и осенью с растений лесополос пчелы больше носят пыльцу, а во время цветения акации – больше нектара.

Перспективная медопродуктивность равнинной зоны Краснодарского края – 227 тыс. тонн. По другим данным потенциальные минимальные и максимальные запасы меда Краснодарского края определены в 117–144 тыс. тонн [37, 38]. Пчеловодство имеет большое значение на территории Краснодарского края не только для получения ценной продукции (мед, воск, прополис, пыльца, перга, маточное молочко и др.), но и как важный фактор повышения урожайности энтомофильных сельскохозяйственных культур. Дополнительный урожай, получаемый от опыления медоносными пчелами, до 10 раз и более превышает стоимость прямой продукции пчеловодства. Для опыления сельскохозяйственных энтомофильных культур, возделываемых в крае, по оптимальным нормам необходимо как минимум 700 тыс. пчелиных семей. Если учесть, что в крае имеется около 350 тыс. семей и многие из пасек мобильные, то для полноценного опыления необходимо еще 125 тыс. семей, чтобы полностью использовать имеющийся ресурс нектара, а также обеспечить перекрестное опыление растений и получение полноценной семенной продукции.

Вообще, ресурс нектара в России используется недостаточно. Годовая норма потребления меда в России в 4,5 раза меньше рекомендованной нормы и составляет всего 400 г на одного человека в год [3]. По данным журнала «Апимондия» среднее потребление меда в Европе составляет 7–10 г в день на одного человека, в России этот показатель менее 1 г (цит. по [39]). Стимулирование развития пчеловодства в России для более полного использования биологического ресурса нектара – это государственная задача. К возобновляемым биологическим ресурсам можно также отнести другие продукты пчеловодства: прополис, пыльцу и воск, которые человек получает от медоносной пчелы.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Буренин НА, Котеева ГН. Справочник по пчеловодству. Москва: Колос; 1977.
2. Бурмистров АН. Влияние удобрений на нектаропродуктивность растений. Тр ин-та пчеловодства. 1964;126-38.
3. Валинский А. Пчеловоды просят льгот. Парламентская газета. 2015;46(2675):6.
4. Васильев АЕ. Субмикроскопическая морфология клеток нектарников. Ботан журн. 1969;54(7):1015-31.
5. Васильев АЕ. Новые данные по ультраструктуре клеток нектарников цветка. Ботан журн. 1971;56(9):1292-306.
6. Васильев АЕ. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука; 1977.
7. Васильев АЕ. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения. Ботан журн. 2003;88(10):1-8.

8. Васильев АЕ, Котеева ПК. Нектар: состав, роль, механизм образования. Ботан. журн. 2010;95(10):1361-79.
9. Герасимова-Навашина ЕН. Еще об одной возможной биологической функции нектарников. Ботан журн. 1966;51(12):1748-50.
10. Глухов ММ. Медоносные растения. Москва: Колос; 1974.
11. Гринфельд ЭК. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ; 1978.
12. Гринфельд ЭК. Нектар цветков и его значение в природе. Вестн ЛГУ. 1983;9(2):33-41.
13. Дарвин Ч. Основы происхождения видов. Сочинения. Том 3. Москва-Ленинград; АН СССР; 1939.
14. Дарвин Ч. Различные формы цветов у растений одного и того же вида. Сочинения. Том 7. Москва-Ленинград; АН СССР; 1948. с. 31-251.

15. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Сочинения. Том 6. Москва-Ленинград; АН СССР; 1950. с. 255-626.
16. Дарвин Ч. Органы растения, выделяющие нектар. Сочинения. Том 6. Москва-Ленинград; АН СССР; 1950. с. 629.
17. Дарвин Ч. Сосут ли *Tineina* и другие мелкие мотыльки цветки, и если сосут, то какие именно. Сочинения. Том 6. Москва-Ленинград; АН СССР; 1950. с. 638.
18. Зайцев ВФ. Микроструктура лабеллумов хоботка двукрылых (Diptera). I. Строение замыкательного аппарата псевдотрахеи. Энтомологический обзор. 1982;61(3):517-22.
19. Зайцев ВФ. Микроструктура лабеллумов хоботка двукрылых (Diptera). II. Остов псевдотрахеи. Строение и эволюция. Энтомологический обзор. 1984;63(1):35-9.
20. Зайцев ВФ. Эволюционные тенденции морфофункциональных адаптаций. СПб.: Наука; 1992.
21. Зауралов ОА. Физиология выделения нектара цветками. Ботан журн. 1971;56(1):134-7.
22. Зауралов ОА. Образование и выделение нектара. Усп совр биол. 1985;99(2):303-12.
23. Зауралов ОА, Суворова СА. Анатомическое строение нектарников гречихи (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.), ваточника (*Asclepias cornutum* Descn.) и тыквы (*Cucurbita pepo* L.). Ботан журн. 1966;51:114-9.
24. Зауралов ОА, Яковлева ЛП. Состав сахаров некоторых медоносных растений. Растительные ресурсы. 1973;9(3):444-50.
25. Иванова А. К эволюции нектарников у актиноморфных лютиковых. Докл Акад. наук Армянской ССР. 1948;9(5):213-7.
26. Имс А. Морфология цветковых растений. Москва; 1964.
27. Карташова НН. Строение и функции нектарников цветка двудольных растений. Томск; 1965.
28. Карташова НН, Новикова ТН. Хроматографическое исследование химического состава нектара. Томск; 1964.
29. Карташова НН, Цитленок СМ. Гистохимические исследования некоторых растений в онтогенезе в связи с процессом нектаровыделения. Вопросы антологии. Л.: Наука; 1969. с. 23-40.
30. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Ред.: Синева СЮ. Санкт-Петербург: Товарищество научных изданий КМК; 2008.
31. Кипятков ВЕ. Фотопериодическая реакция и регуляция сезонного развития у муравья *Murgica tubra* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.; 1974.
32. Кириленко СК, Ломонос ГТ. Состав нектара. Пчеловодство. 1974;10:15-6.
33. Копельниковский ГБ. Сорты и нектаропродуктивность энтомофильных сельскохозяйственных растений. Тр ин-та пчеловодства. 1967:147-59.
34. Корешков ВМ. Сахаристость нектара. Пчеловодство. 1971;6:15-6.
35. Кулаков ВН. Оценка нектарной и медовой продуктивности растений. Пчеловодство. 2007;5:24-6.
36. Кулаков ВН. Медоносные угодья и медовый потенциал РФ. Вестн Российской Акад с.-х. наук. 2011;4:78-80.
37. Кулаков ВН. Оценка медовых запасов субъектов Российской Федерации. Вестн Российской Акад с.-х. наук. 2011;6:81-3.
38. Кулаков ВН. Структура медоносной базы Российской Федерации. Пчеловодство. 2012;3:31-2.
39. Кулаков ВН. Исследование соответствия количества пчелиных семей медоносной базе регионов РФ. Вестн Российской Акад с.-х. наук. 2012;2:79-80.
40. Кулиев АМ. Строение нектарников и процесс выделения нектара у некоторых цветковых растений. Пчеловодство. 1959;12:26-32.
41. Кулиев АМ. Морфологическая эволюция нектарников у покрытосеменных растений. Кировобад; 1959.
42. Ливенцова ЕК. О методике определения нектаропродуктивности растений. Пчеловодство. 1954;11:33-8.
43. Михайлишин СВ. Расчет медовых запасов. Пчеловодство. 1976;5:18-9.
44. Михайлова ЕЛ. К вопросу о природе нектарников кипрея. Труды Томского отделения Всесоюзного ботанического общества. 1964;5:121-4.
45. Морева ЛЯ. Трофические связи медоносных растений и пчел в условиях Западного Кавказа. Краснодар; 2005.
46. Морева ЛЯ, Мегес РК, Украинец АА. Цветочный конвейер садовых культур. Пчеловодство. 2011;4:22-3.
47. Морева ЛЯ, Нарчук ЭП, Мегес РК. Нектар как один из природных ресурсов планеты. Пчеловодство. 2014;10:8-9.
48. Немирович-Данченко ЕН. К вопросу о нектароносности и биологии цветения огурцов. Труды Томского отделения Всесоюзного ботанического общества. 1964;5:127-32.
49. Остащенко-Кудрявцева АК. Нектароносность некоторых культурных и дикорастущих растений. Пятигорск: Ордженикидзовское краевое издательство; 1937.
50. Панкратова НМ. Исследование процесса выделения нектара. Журн общ биол. 1950;11(4):299-305.
51. Первухина НВ. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука; 1970.
52. Пономарева ЕГ. Кормовая база пчеловодства и опыление сельскохозяйственных растений. М.: Колос; 1980.
53. Радченко ВГ, Песенко ЮА. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). СПб.: 1994.
54. Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль. 1999.
55. Русакова ГМ. Влияние влажности почвы на нектароносность гречихи в разных почвенных условиях. Научные труды института пчеловодства. 1973:160-6.
56. Саркисова ММ. Природа нектарников и процесс нектаровыделения у сельскохозяйственных культур. Автореф дис. ... канд. биол. наук. Кировобад, 1957.
57. Тахтаджян АЛ. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ; 1954.

58. Тахтаджян АЛ. Происхождение покрытосеменных растений. М.; 1954.
59. Тахтаджян АЛ. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л.: Наука; 1964.
60. Цитленок СМ. Нектаропродуктивность черной смородины. Пчеловодство. 1971;3:42-3.
61. Яковлева-Малахова ЛП. Вопросы методики учета нектара некоторых энтомофильных растений. Ученые записки института пчеловодства. 1967;15:3-39.

Общий список литературы/Reference List

- Burenin NA, Koteyeva GN. Spravochnik po Pchelovodstvu. Moscow: Kolos; 1977. (In Russ.)
- Burmistrov AN. [The effect of fertilization on plant nectar production]. Trudy Instituta Pchelovodstva. 1964:126-38. (In Russ.)
- Valinsky A. [Apiarists ask for privileges]. Parlamentsraya Gaseta. 2015;46(2675):6. (In Russ.)
- Vasilyev AYe. [Submicroscopic morphology of nectary cells]. Botan Zhurn. 1969;54(7):1015-31. (In Russ.)
- Vasilyev AYe. [New data on the ultra-structure of flower nectary cells]. Botan Zhurn. 1971;56(9):1292-306. (In Russ.)
- Vasilyev AYe. Funktsionalnaya Morfologiya Sekretornykh Kletok Rasteniy. [Functional Morphology of Plant Secretor Cells]. Leningrad: Nauka; 1977. (In Russ.)
- Vasilyev AYe. [Why nectar is secreted? On the mechanism of nectar secretion]. Botan Zhurn. 2003;88(10):1-8. (In Russ.)
- Vasilyev AYe, Koteyeva PK. [The nectar: Its composition, role, and production mechanism]. Botan Zhurn. 2010;95(10):1361-79. (In Russ.)
- Gerasimova-Navashina YeN. [On another possible biological function of nectaries]. Botan Zhurn. 1966;51(12):1748-50. (In Russ.)
- Glukhov MM. Medonosnye Rasteniya. [Melliferous Plants]. Moscow: Kolos; 1974. (In Russ.)
- Grinfeld EK. Proiskhozhdeniye i Razvitiye Antofilii u Nasekomykh. [The Origin and Development of antophilia in insects]. Leningrad: Izdatelstvo LGU; 1978. (In Russ.)
- Grinfeld EK. [Flowers nectar of and its importance in nature]. Vestnik LGU. 1983;9(2):33-41. (In Russ.)
- Darwin Ch. Osnovy Proiskhozhdeniye Vidov. Sochineniya. Tom 3. Moscow-Leningrad; AN SSSR; 1939. (In Russ.)
- Darwin Ch. [The different forms of flowers on plants of the same species]. In: Darwin Ch. Sochineniya. Tom 7. Moscow-Leningrad; AN SSSR; 1948. p. 31-251. (In Russ.)
- Darwin Ch. [The effects of cross- and self-fertilization in vegetable kingdom]. In: Darwin Ch. Sochineniya. Tom 6. Moscow-Leningrad; AN SSSR. 1950. p. 255-626. (In Russ.)
- Darwin Ch. [Nectar secreting organs of plants]. In: Darwin Ch. Sochineniya. Tom 6. Moscow-Leningrad; AN SSSR. 1950. p. 629. (In Russ.)
- Darwin Ch. [Do the Tineina or other small moths suck flowers, and if so what flowers?]. In: Darwin Ch. Sochineniya. Tom 6. Moscow-Leningrad; AN SSSR. 1950. p. 638. (In Russ.)
- Zaitzev VF. [Proboscis labellum microstructure in Diptera. I. The structure pseudotracheal sphincter]. Entomologicheskoye Obozreniye. 1982;61(3):517-22. (In Russ.)
- Zaitzev VF. [Proboscis labellum microstructure in Diptera. II. The carcass of pseudotracheas: Its structure and evolution. Entomologicheskoye Obozreniye]. 1984;63(1):35-9. (In Russ.)
- Zaitzev VF. Evolyutsyonnye Tendentsii Morfofunktsionalnykh Adaptatsiy. [Evolutionary Trends of Morpho-Functional Adaptations]. Saint-Petersburg: Nauka; 1992. (In Russ.)
- Zauralov OA. [Physiology of nectar secretion by flowers]. Botan Zhurn. 1971;56(1):134-7. (In Russ.)
- Zauralov OA. [The producing and secretion of nectar]. Usp Sovr Biol. 1985;99(2):303-12. (In Russ.)
- Zauralov OA, Suvorova SA. [The anatomical structure of nectaries in buckwheat (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.), milkweed (*Asclepias cornutum* Decsn) and pumpkin (*Cucurbita pepo* L.)]. Botan Zhurn. 1966;51:114-9. (In Russ.)
- Zauralov OA, Yakovleva LP. [Composition of sugars of some melliferous plants]. Rastitelnye Resursy. 1973;9(3):444-50. (In Russ.)
- Ivanova AK. [On the evolution of nectaries in actinomorphic Ranunculaceae]. Doklady Akademii Nauk Armyankoy SSR. 1948;9(5):213-7. (In Russ.)
- Ims A. Morfologiya Tsvetkovykh Rasteniy. [Morphology of Flowering Plants]. Moscow; 1964. (In Russ.)
- Kartashova NN. [The structure and functions of flower nectaries in Dicotyledonous plants]. Tomsk; 1965. (In Russ.)
- Kartashova NN, Novikova TN. [Chromatographic studies of the chemical composition of nectar]. Tomsk; 1964. (In Russ.)
- Kartashova NN, Tzitlenok SM. [Histochemical studies of some plants in ontogenesis as related to the process of nectar secretion]. In: Voprosy Antekologii. Leningrad: Nauka; 1969. p. 23-40. (In Russ.)
- Sinev SYu, ed. Katalog Cheshuyekrylykh (Lepidoptera) Rossii. [Catalogue of Lepidoptera of Russia]. Saint-Petersburg: KMK; 2008. (In Russ.)
- Kipyatkov BYe. [Photoperiodical reaction and the regulation of seasonal development in the ant *Myrmica rubra* L]. PhD Theses. Leningrad; 1974. (In Russ.)
- Kirilenko SK, Lomonos DT. [Composition of nectar]. Pchelovodstvo. 1974;10:15-6. (In Russ.)
- Kopelnikovskiy GB. [The varieties and nectar producing ability of entomophilic agricultural plants]. Trudy Instituta Pchelovodstva. 1967:147-59. (In Russ.)
- Koreshkov VN. [Sugar contents in nectar]. Pchelovodstvo. 1971;6:15-6. (In Russ.)
- Kulakov VN. [Assessment of nectar and honey productivity of plants]. Pchelovodstvo. 2007;5:24-6. (In Russ.)
- Kulakov VN. [Melliferous lands and honey potential of the Russian Federation]. Vestnik Rossiyskoy Akademii Selskokhosiaystvennykh Nayk. 2011;4:78-80. (In Russ.)

37. Kulakov VN. [Assessment of honey reserves of the subjects of the Russian Federation]. *Vestnik Rossiyskoy Akademii Selskokhoziaystvennykh Nayk*. 2011;6:81-3. (In Russ.)
38. Kulakov VN. [The Structure of the melliferous base of the Russian Federation]. *Pchelovodstvo*. 2012;3:31-2. (In Russ.)
39. Kulakov VN. [A study of the adequacy of the number of bee hives to the melliferous base in regions of the Russian Federation]. *Vestnik Rossiyskoy Akademii Selskokhoziaystvennykh Nayk*. 2012;2:79-80. (In Russ.)
40. Kuliyeв AM. [The structure of nectaries and the process of nectar secretion in some flowering plants]. *Pchelovodstvo*. 1959;12:26-32. (In Russ.)
41. Kuliev AM. Morphological evolution of nectaries in angiospermea plants. Kirovobad. 19596. (In Russ.)
42. Liventzova EK. [On a method for the determination of nectar producing ability of plants]. *Pchelovodstvo*. 1954;11:33-38. (In Russ.)
43. Mikhaylishin SV. [Calculation of honey reserves]. *Pchelovodstvo*. 1976;5:18-9. (In Russ.)
44. Mikhaylova YeL. [On the nature of nectaries in willow herb bay]. *Trudy Tomskogo Otdeleniya Vsesoyuznogo Botanicheskogo Obshchestva*. 1964;5:121-4. (In Russ.)
45. Moreva LYa. [Trophic connections of melliferous plants and bees under Western Caucasus conditions]. Krasnodar; 2005. (In Russ.)
46. Moreva LYa, Meges RK, Ukrainetz AA. [Flowers conveyor of garden plants]. *Pchelovodstvo*. 2011;4:22-3. (In Russ.)
47. Moreva LYa, Nartshuk EP, Meges RK. [Nectar as a natural resource of our planet]. *Pchelovodstvo*. 2014;10:8-9. (In Russ.)
48. Nemirovich-Danchenko YeN. [On nectar production and flowering biology in cucumbers]. *Trudy Tomskogo Otdeleniya Vsesoyuznogo Botanicheskogo Obshchestva*. 1964;5:127-32. (In Russ.)
49. Ostashenko-Kudriavtzeva AK. [Nectar producing ability of some cultured and wild plants]. Piatigorsk: Ordzenikidsovskoye Kraevoe Izdatelstvo; 1937. (In Russ.)
50. Pankratova NM. [A study of nectar secretion process]. *Zhurn Obshchey Biologii* 1950;11(4):299-305. (In Russ.)
51. Pervukhina NV. *Problemy Morfologii i Biologii Tsvetka*. [Problems Flower Morphology and Biology]. Leningrad: Nauka; 1970. (In Russ.)
52. Ponamoreva EG. *Kormovaya Basa Pchelovodstva i Opyleniye Selskokhoziaystvennykh Rasteniy*. [The alimentary base of apiculture and the pollination of agricultural]. Moscow: Kolos, 1980. (In Russ.)
53. Radchenko VG, Pesenko YuA. *Biologiya Pchel*. [Biology of Bees (Hymenoptera, Apoidea)]. Saint-Petersburg; 1994. (In Russ.)
54. Remers NF. *Prirodopolzovaniye*. [Nature Management]. Moscow: Mysl'; 1999. (In Russ.)
55. Rusakova GM. [The influence of soil humidity on nectar productivity of buckwheat under different soil conditions]. *Nauchnye Trudy Instituta Pchelovudstva*. 1973:160-6. (In Russ.)
56. Sarkisova MM. [The nature of nectaries and the process of nectar secretion in some agriculture plants]. PhD Theses. Kirovobad; 1957. (In Russ.)
57. Takhtajan AL. *Voprosy Evoliutsyonnoy Morfologii Rasteniy*. [Issues in the Evolutional orphology of plants]. Leningrad; Izdatelstvo LGU; 1954. (In Russ.)
58. Takhtajan AL. *Proiskhozhdeniye Pokrytosemennykh Rasteniy*. [The Origin of Angiosperms Plants]. Moscow, 1954. (In Russ.)
59. Takhtajan AL. *Osnovy Evoliutsyonnoy Morfologii Pokrytosemennykh*. [Foundation of the Evolutional orphology of angiosperms]. Moscow-Leningrad: Nauka; 1964. (In Russ.)
60. Tzitlenok SM. [Nectar production ability of black currants]. *Pchelovodstvo*. 1971;3:42-3. (In Russ.)
61. Yakovleva-Malakhova LP. [Issues in methods for calculation of nectar in some entomophilous plants]. *Uchenye Zapiski Instituta Pchelovodstva*. 1967;15:3-39. (In Russ.)
62. Baker HG, Baker I. The occurrence and significance of the amino acids in floral nectar. *Plant Systematics Evolut*. 1986;151:175-86.
63. Bernardello G. A systematic survey of floral nectaries. In: *Nectaries and Nectar*. Dordrecht: Springer Verlag; 2007. p. 19-128.
64. Cocucci M, Sérsic AN. Evidence of rodent pollination in *Cajophora coronata* (Loasacea). *Plant Systematics Evolut*. 1998;211:113-28.
65. Fahn A. *Secretory Tissues in Plants*. London, New York: Academic Press; 1979.
66. Furgala B, Gochnauer TA, Holdaway FG. Constituent sugar of some northern legume nectars. *Bee World*. 1958;39(8):203-5.
67. Goldblatt P, Mannig GC. The long probosced fly pollination system in Southern Africa. *Ann Missouri Bot Garden*. 2000;87(2):146-70.
68. Gottsberger G, Arnold T, Linskens HF. Intraspecific variation in the amino acid contents in floral nectar. *Botanica Acta*. 1989;102(2):141-4.
69. Hainsworth FR, Wolf LL. Nectar characteristics and food selection by humming birds. *Oekologia* (Berlin). 1976;25:101-13.
70. Inouye DW, Walter CD. Responses of honey bees (*Apis mellifera*) to amino acid solution mimicking floral nectar. *Ecology*. 1984;65:618-25.
71. Jaeger P. Les aspect actuels du problème de la Chéiroptérogamie. *Bull Inst Français d'Afrique Noir*. 1954;16(3):797-821.
72. Johnson SD, Pauw A, Midaley J. Rodent pollination in the African lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). *Am J Bot*. 2001;88(10):1768-93.
73. Knoll F. *Die Biologie der Blute*. Berlin; 1956.
74. Laithwaite EA, Watson A, Whalley PES. *The Dictionary of Butterflies and Moths in Colour*. London; Michael Josepf; 1975.
75. Lammers ThG, Freeman CE. Ornithophily among the Hawaiian *Lobelioidea* (Campanulaceae): evidence from floral nectar sugar composition *Am J Botany*. 1986;7(11):1613-19.
76. Lüttge U. Über die Zusammensetzung des Nectars und den Mechanismus seiner Secretion I. *Planta*. 1961;56(2):189-212.
77. Lüttge U. Über die Zusammensetzung des Nectars und den Mechanismus seiner Secretion III. *Mitteilungen. Die Rolle der Rückresorption und der spezifischen Zuckersecretion*. *Planta*. 1962;59(2): 175-94.

