



УДК [504.75+581.5]:330.15  
DOI 10.18413/2712-7443-2021-45-1-5-27

## Теоретическая и прикладная экология и антэкология в аграрном природопользовании

Иванов Е.С.<sup>1</sup>, Кочуров Б.И.<sup>2</sup>, Муртазов А.К.<sup>1</sup>, Бирюкова Е.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ФГБОУ ВО РГУ имени С.А. Есенина,  
Россия, 390000, г. Рязань, ул. Свободы, д.46

<sup>2</sup>Институт географии РАН,  
Россия, 119017, г. Москва, Старомонетный переулок, д. 29, стр. 4  
E-mail: e.ivanov@365.rsu.edu.ru, camertonmagazin@mail.ru

**Аннотация.** Антэкология и прикладная экология опираются на общие законы экологии. Несмотря на многочисленность публикаций по этой проблематике, практически отсутствуют исследования действия некоторых законов, аксиом и постулатов общей экологии в сфере антэкологии и аграрного природопользования. Целью исследования явилось обоснование перспективности действия некоторых законов, аксиом и постулатов общей экологии в сфере кофункционирования энтомофильных и анемофильных агробиоценозов, естественных экосистем и сообществ перепончатокрылых специализированных насекомых-опылителей в антэкологии, прикладной антэкологии и аграрном природопользовании. Особое внимание уделено нормированному взаимообусловленному функционированию перекрёстноопыляющихся культур и антофильных насекомых-опылителей, как фактору получения экологически безопасной продукции, органического производства энтомофильных культур и биологически активных продуктов пчеловодства (БАПП). Сформулированы интегрированные задачи научных исследований в области антэкологии и аграрного природопользования для различных климатических и экологических условий субъектов Российской Федерации.

**Ключевые слова:** концепции экологии, прикладная антэкология, агенты опыления, нормативы опыления, перекрёстноопыляющиеся агробиоценозы, безопасные органические продукты энтомофильных культур и медоносных пчел, инновационные биотехнологии аграрного природопользования.

**Благодарности:** статья подготовлена по теме Государственного задания № 0148-2019-0007 «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования».

**Для цитирования:** Иванов Е.С., Кочуров Б.И., Муртазов А.К., Бирюкова Е.В. 2021. Теоретическая и прикладная экология и антэкология в аграрном природопользовании. Региональные геосистемы, 45(1): 5–27. DOI: 10.18413/2712-7443-2021-45-1-5-27

---

## Theoretical and applied ecology and antecology in agricultural nature management

Evgeniy S. Ivanov<sup>1</sup>, Boris I. Kochurov, Andrey K. Murtazov<sup>1</sup>, Elena V. Biryukova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ryazan State University named for S.A. Yesenin  
46 Svobody St, Ryazan, 390000, Russia

<sup>2</sup>Institute of Geography RAS,  
29/4 Staromonetnyy pereulok, Moscow, 119017, [Russia](#)  
E-mail: e.ivanov@365.rsu.edu.ru, camertonmagazin@mail.ru



**Abstract.** Antecology and applied ecology are based on the general laws of ecology. Despite the numerous publications on this issue, there is practically no research on the operation of certain laws, axioms and postulates of general ecology in the field of antecology and agricultural nature management. The aim of the study was to substantiate the prospects for the operation of certain laws, axioms and postulates of general ecology in the field of co-functioning of entomophilic and anemophilic agrobiocenoses, natural ecosystems and communities of hymenopteran specialized insect pollinators in antecology, applied antecology and agricultural nature management. Special attention is paid to the normalized mutually dependent functioning of cross-pollinating crops and anthophilic insect pollinators, as a factor in obtaining environmentally safe products, organic production of entomophilic crops and biologically active bee products (BAPP). The integrated tasks of scientific research in the field of antecology and agricultural nature management for various climatic and environmental conditions of the subjects of the Russian Federation are formulated.

**Keywords:** ecology concepts, applied anthecology, pollinators, regulatory pollination standards, cross-pollinated agrocoenosis, ecologically-friendly products of entomophilic crops and honey-making bees, innovative biotechnologies of agriculture environmental management.

**Acknowledgements:** The article is prepared on the topic of State Task No. 0148-2019-0007 "Assessment of physical, geographical, hydrological and biotic changes in the environment and their consequences for creating the foundations of sustainable nature management".

**For citation:** Ivanov E.S., Kochurov B.I., Murtazov A.K., Biryukova E.V. 2021. Theoretical and applied ecology and antecology in agricultural nature management. *Regional Geosystems*, 45(1): 5–27. DOI: 10.18413/2712-7443-2021-45-1-5-27

## Введение

Антэкология (anthos – цветок, oikos – жилище, logos – учение) это раздел экологической науки, первоначально изучающий влияние абиотических и биотических факторов среды на цветение и опыление естественных растительных сообществ. Этот термин впервые предложил Ch. Robertson в 1904 г. С научной точки зрения термин оказался наиболее удачным, вошедшим в современную науку и образование.

В настоящее время выделяют два основных направления отмеченной науки:

1) антэкология [Пономарев, 1969; 1970] – она охватывает различные аспекты экологии цветка и экологии опыления;

2) прикладная антэкология [Фегри, Пэйл, 1982] – имеющая два важных и различных аспекта: это обеспечение урожая сельскохозяйственных культур и контроль за работой пчел, чтобы обеспечить максимальную продукцию меда.

Прикладную антэкологию также разделяют на два раздела: а) агроантэкологию [Иванов, 1999; Иванов и др., 2000] – раздел сельскохозяйственной экологии, изучающий влияние абиотических и биотических факторов среды на цветение, опыление и урожайность агрофитоценозов, трофические ресурсы пчеловодства, медовую, пыльцевую и опылительную продуктивность экосистем медоносных пчёл; б) аэропалиноэкологию [Иванов и др., 2009] – раздел, изучающий состав, закономерности формирования, динамику пыльцевого дождя и его влияние на экологию и здоровье человека.

В пределах антэкологии Ю.А. Песенко [1974] выделяет понятия: аутэкология опыления, аутантэкология и синэкология опыления, синантэкология. В аутантэкологии объектом изучения является опылительная система одного вида растений, строение, функционирование цветка, механизмы привлечения опылителей и переноса пыльцы, а также морфологические и этологические особенности его опылителя. Синантэкология рассматривается как направление изучения взаимоотношения всех или основных видов локальной энтомофильной флоры и фауны опылителей.

На самом деле, нет смысла исследовать опылительные системы энтомофильных растений вне их связи со всеми видами насекомых-опылителей, если обилие этих переносчиков пыльцы и сборщиков нектара близко к естественному [Иванов, 1999]. По нашему мнению, принимая во внимание предложенные понятия А.Н. Пономарёва [1969; 1970], К. Фегри и Л. Пэйла [1982], антэкология является наукой, исследующей влияние абиотических и биотических факторов среды на цветение, опыление, продуктивность растений и их сообществ.

В прикладном направлении, по обобщённым данным учёных, антэкология изучает процессы опыления сельскохозяйственных и лекарственных культурных и других видов растений по многим взаимосвязанным задачам: роль опыления в интродукции, селекции, гибридизации; нектаропродуктивность и пыльцепродуктивность; нормированное опыление медоносными и одиночными пчёлами, шмелями; опосредованное влияние опыления на повышение урожайности семян и плодов; нормирование работы медоносных пчёл для получения максимальных медосборов; пыльцевой мониторинг атмосферы по сезонам года; прогноз и оценка экологических рисков волн пыления и пыльцевой аллергии (поллинозов) на здоровье человека; таксономические признаки пыльцы и географические различия пыления таксонов; влияние экологических факторов на процесс эмиссии пыльцы, её распространение и длительность сезона палинации; механизмы циркуляции и распространения пыльцевых зёрен и дальний транспорт пыльцы в атмосфере и др.

В целом, по данным аспектам ученые исследуют влияние абиотических и биотических факторов среды на цветение, пыление, опыление, продуктивность (урожайность) естественно-произрастающих видов растений и возделываемых человеком сортов, клонов, линий и гибридов культурных растений; трофические ресурсы пчеловодства (нектарные, пыльцевые, падевые – животного и растительного происхождения) и пути их повышения путём воздействия ростовыми веществами, микро-и макроудобрениями энтомофильных и анемофильных растений; медопродуктивность пасек; опылительную эффективность пород медоносных пчёл, видов одиночных пчёл и шмелей; состав и закономерности формирования пыльцевого дождя в связи с диагностикой, прогнозированием, профилактикой и лечением сезонного аллергического риноконъюнктивита у животных и человека и пр.

Безусловно, антэкология и прикладная экология опираются на общие законы экологии, по трактовке Н.Ф. Реймерса [1990; 1994] и А.В. Каверина [1996], применительно к системе концепций современной экологии Г.С. Розенберга [1991]. На основании изложенного нами строится инновационная интерпретация рассматриваемых концепций применительно к фундаментальной и прикладной антэкологии путём дополнительного анализа определений и понятий в специальных толковых словарях русского языка [Даль, 2014; Ушаков, 2014], четырёх томах Большой Советской Энциклопедии [Большая Советская Энциклопедия, 1970; 1972; 1975; 1979], специальных энциклопедических словарях [Голубев, Волокитин, 1985; Быков, 1988] и др.

Опыление как биоэкологический фактор проявляется в типах самоопыления и перекрестного опыления покрытосеменных растений. Эволюция механизмов опыления рассматривается в направлении функциональной эффективности процесса опыления коадаптированных особенностей цветка и переносчиков пыльцы, на уровне межбиогеоценозного взаимодействия цветковых растений, насекомых-опылителей и абиотических агентов опыления [Иванов, 1999; Иванов, Прибылова, 2006].

В зависимости от морфофизиологических особенностей и динамики пыляще-воспринимающего комплекса у цветковых растений в определенных экологических условиях проявляются черты монофильности, амфифильности и полифильности [Голубев, Волокитин, 1985; Иванов, 1996; 1999]. Функционирование репродуктивной сферы покрытосеменных растений рассматривается с позиции совокупного и динамического взаимодействия мужских и женских гаметофитов на внешних и внутренних биологических уровнях:



цветка, соцветия, цветоносных побегов и ветви, клона, гибрида, сорта, линии, породы, популяции и вида.

Исследование процессов сопряженного взаимодействия энтомофильных и анемофильных растений с насекомыми-опылителями и абиотическими способами переноса пыльцы различных экологических групп позволяет внести ясность в понимание некоторых механизмов адаптации и степени эффективности перекрестноопыляющихся сообществ к тем или иным биотическим и абиотическим агентам опыления. Это даёт возможность выйти на решение важнейшей проблемы человечества: получать в агроэкосистемах достаточное количество высококачественных экологически безопасных традиционных или современных органических продуктов и кормов растительно-животного происхождения, с учетом экологических факторов, путем нормированной панмиксии (амфимиксиса) и создания непрерывного нектарно-пыльцевого трофического конвейера для перепончатокрылых эффективных насекомых-опылителей. К этим опылителям в России принадлежат антофильные, облигатные насекомые, питающиеся в основном пыльцой и нектаром из цветков покрытосеменных растений: медоносные, одиночные пчёлы и шмели, разделяющиеся по типу их трофических связей на монолекты и узкие олиголекты, узкие и широкие полилекты [Радченко, Песенко, 1994].

Отсюда вытекает цель нашей работы – обосновать перспективность действия некоторых законов, аксиом и постулатов общей экологии в сфере кофункционирования энтомофильных и анемофильных агробиоценозов, естественных экосистем и сообществ перепончатокрылых специализированных насекомых-опылителей в исследованиях антэкологии, прикладной антэкологии и аграрного природопользования.

### Объекты исследования

Для реализации цели исследования изучались следующие понятийные концептуальные задачи в форме законов, аксиом и постулатов: системного сепаратизма; оптимальности; последовательности прохождения фаз развития; биогенной миграции атомов В.И. Вернадского; «всё или ничего» Х. Боулича; внутреннего динамического равновесия.

Впервые проанализированы шесть концепций общей экологии для поиска эффективных путей практического получения ежегодного повышенного и стабильного органического и традиционного урожая энтомофильных и анемофильных культур и биологически активных продуктов пчеловодства (БАПП). **Аксиома системного сепаратизма** позволяет изучить механизмы ковзаимодействия перекрестноопыляемых культур и медоносных пчёл в эколого-антропогенных условиях для повышения продуктивности пасек и цветковых агробиоценозов. **Закон оптимальности** дает возможности исследовать оптимальные параметры взаимодействия факторов абиотической и биотической среды на проявление самоопыления, перекрёстного опыления и апомиксиса в энтомофильных биоценозах агробиоценозах. **Постулат последовательности прохождения фаз развития применяется** в целях развития смены процессов самоопыления и перекрёстного опыления в цветковых биоценозах и агробиоценозах, в связи с усилением процессов самоопыления обоеполых энтомофильных цветков и сохранения пищевой нектарной-пыльцевой продуктивности для насекомых-опылителей. **Закон биогенной миграции атомов Вернадского** гарантирует прогнозирование пищевых токсикозов насекомых-опылителей, влияние элементов на выделение и сбор нектара, пади, пыльцы и образование продуктов пчеловодства, посещаемость цветков насекомыми-опылителями и продуктивность цветковых агробиоценозов. Это влияние непосредственно отражается на экологической безопасности опыления, медопродуктивности пасек и урожайности энтомофильных агробиоценозов. **Аксиома внутреннего динамического равновесия** позволяет исследовать цветковые агробиоценозы, в которых без регулирования человеком нарушается и исчезает образование большой и стабильной органической и традиционной продукция. В связи с изложен-

ным, необходимо применять нормированно-интегрированные, без применения пестицидов, экологически безопасные биотехнологии по использованию, охране и возобновлению медоносных, одиночных пчёл и шмелей и медоносных ресурсов для формирования экологически безопасной стабильно-высокой органической и традиционной продукции цветковых агробиоценозов и пасек. Закон «всё или ничего» обеспечивает исследования нормативов подпороговых, пороговых и свёрпороговых раздражений рыльца пестика пыльцой насекомоопыляемых и ветроопыляемых культур из-за неодинаковой плотности пыльцы на рыльцах. Качество естественного отбора мужских гамет пыльцы во многом зависит от физиологического и биохимического состояния гинецея и андроцея, эффективности кратного посещения цветков насекомыми-опылителями и абиотических способов опыления. Вероятно, это связано с воздействием дозированной выработки концентрации определённых флавоноидов в пыльце и флоризина в основаниях цветочных столбиков и других веществ. От этого во многом и зависит качество панмиксии и урожайность цветковых агробиоценозов.

## Результаты и их обсуждение

### 1. Аксиома системного сепаратизма: разнокачественные составляющие системы всегда системно независимы.

Н.Ф. Реймерс [1994] допускает изучение данного закона как аксиомы. Мы придерживаемся аналогичной точки зрения, так как формулировка закона соответствует определению аксиомы [Большая Советская Энциклопедия, 1970; Ушаков, 2014]. Аксиома – положение некоторой теории, которая при дедуктивном построении этой теории не доказывается в ней, а принимается за исходное положение, принимаемое без доказательств. Обычно в качестве аксиом выбираются те предложения рассматриваемой теории, которые заведомо являются истинными или могут в рамках этой теории считаться таковыми. Между разнокачественными составляющими системы существует функциональная связь, может быть взаимопроникновение элементов, но это не лишает целостности входящих в систему структурных элементов. Например, организм состоит из разных органов с диплоидным набором клеток тканей. Но ни один из них «не заинтересован» в ухудшении работы другого органа или уменьшении его резервов. Наоборот, в составе системы организма каждый орган тесно связан с другими гуморально и общей судьбой. Вместе с тем, печень не может быть частью сердца, а лишь является функциональной составляющей пищеварительной системы [Каверин, 1996]. Таковы же взаимоотношения во всех системах, в т.ч. и в системах антэкологии и прикладной антэкологии. Например, пыльцевое зерно не является составной частью пестика, но входит в состав важнейшей части репродуктивной системы перекрестноопыляющихся растений – цветка – и определяет его функционирование.

Насекомые-опылители разных экологических групп (медоносные, одиночные пчёлы, шмели, бабочки, мухи, жуки, муравьи и др.) как составные части различных экосистем, структурно независимы друг от друга и от энтомофильных и анемофильных видов растений (сортов, клонов, линий, гибридов, популяций, видов), входящих в естественные экосистемы и агроэкосистемы. Однако, между антофильными насекомыми – опылителями (особенно антофильными) и амфимиктическими растениями, являющимися составными частями полевых, плодовых, овощных, лекарственных, технических и прочих агробиоценозов, существует функциональная связь, взаимоопределяющая их репродуктивность. Насекомые на протяжении онтогенеза получают из пищи (нектар, пыльца, падь) углеводы, белки, жиры, макро- и микроэлементы, витамины, гормоны, энергию и т.д. для осуществления своих жизненных функций, продолжения рода и биологического прогресса. Цветковые растения через пылящее-воспринимающий комплекс [Голубев, Волокитин, 1985] и объединяющие факторы насекомо- и ветроопыления, путём естественного микрогаметного отбора, обеспечиваются панмиксией, и через двойное оплодотворение закладываются



качественные основы урожайных ресурсов [Иванов, 1999], что в случае отсутствия применения пестицидов, агрохимикатов и других веществ обеспечивает формирование качественной органической продукции.

В итоге, представители цветкового растительного и животного опылительного миров, на фоне определённых абиотических факторов, интегрируются в единое целое, движущее их прогрессивную эволюцию. Это саморегулирует экосистемы насекомых-опылителей, цветковых естественно-произрастающих видов и сельскохозяйственных культур, размножающихся половым путём.

Безусловно, аксиома позволяет исследовать базисную цель – механизмы коэволюции структурно-независимых энтомофильных растений и пчел как экосистем на фоне экологических и антропогенных факторов для решения следующих задач: наращивания силы пчелиных семей, удовлетворения их трофических потребностей, через создание непрерывных нектарно-пыльцевых конвейеров в специальных перекрёстноопыляющихся севооборотах и для получения высоких урожаев мёда, других продуктов БАПП, семян, плодов, овощей, орехов и лекарственных растительных продуктов. Несомненно, необходимо создание всеобъемлющей системы сохранения биоразнообразия насекомых-опылителей как функциональных агентов, определяющих получение органической и традиционной продукции в аграрном природопользовании и поддерживающих функционирование разнообразных естественных цветковых экосистем.

**2. Закон оптимальности.** С наибольшей эффективностью любая система функционирует в некоторых, характерных для неё пространственно-временных пределах (или: никакая система не может сужаться или расширяться до бесконечности).

В данном случае мы соглашаемся с Н.Ф. Реймерсом [1994] и А.В. Кавериним [1996], что вышеописанная формулировка действительно соответствует определению закона [Большая Советская Энциклопедия, 1972]. Закон – необходимое существенное устойчивое и повторяющееся отношение между явлениями. Заметим, что не всякая связь – закон (связь может быть случайной и необходимой), закон – необходимая связь. Различают законы функционирования (связь в пространстве, структура системы) и развития (связь во времени), динамические (детерминированные) и статистические законы.

Размер функционирования системы должен соответствовать выполняемым ею функциям. Такой размер называют характерным размером системы. Никакой целостный организм не в состоянии превысить критические размеры, обеспечивающие поддержание его энергетики (у животных они зависят от поиска достаточного количества пищи, у растений определяются скоростью усвоения и передачи питательных веществ). Подобно тому, как в процессе эволюции глобальной экосистемы (биосферы) Земли на её поверхности сложились оптимальные лесистость, опустыненность, степная растительность, тундровые ландшафты, на региональном уровне также должны поддерживаться лесистость, распаханность и луговая растительность и т.д. [Реймерс, 1994; Каверин, 1996].

Закон оптимальности предусматривает целый комплекс агроэкобиологических факторов, приёмов и нормативов, с помощью которых обеспечивается качественное опыление и получение стабильно высоких урожаев энтомофильных культур и медосборов пчел как экосистем, с учётом интересов охраны природы и рационального использования биологических ресурсов [Иванов, Прибылова, 2001]. Некоторые параметры, влияющие на миксогенное опыление (свободное перекрёстное) и использование трофических ресурсов: размер полей, плодовых насаждений, плантаций и бахчей; степень самоопыления меллитофильных растений и морфофизиологические адаптационные структуры само- и перекрёстного опыления; плотность и размещение основных сортов и сортов-опылителей; подбор одновременно цветущих взаимоопылителей с одинаковой продолжительностью и интенсивностью цветения; условия для гнездования, размножения и функционирования экосистем насекомых-опылителей и полезных энтомофагов; методы размещения и функ-

ционирования экосистем медоносных пчёл на период цветения фитоценозов и агробиоценозов; индексы обилия и доминирования насекомых-опылителей – медоносных, одиночных пчёл и шмелей на единицу учёта.

Следует отметить некоторые оптимальные индексы обилия: яблоня (вступившая в плодоношение) 1,7...2 и смородина чёрная 3...5 особей на 1000 цветков; подсолнечник 17...22 особей на 100 корзинок; рапс яровой 70...80 и люцерна посевная 170...220 насекомых-опылителей на 100 кв. м. [Иванов, 1999]. Также необходимо постоянно уточнять следующие параметры: температурно-влажностные режимы почвы и воздуха в период опылений и нектаровыделения культур; пыльцепродуктивность растений и степень их пищевой аттрактивности для насекомых-опылителей; нектаропродуктивность новых и перспективных энтомофильных сортов, адаптированных к нектарогенезу, при неблагоприятных погодных условиях; пространственное распределение насекомых-опылителей в цветковых фитоценозах и их конкуренция; создание и подбор безвредных для пчёл быстро разлагающихся химических веществ (инсектициды, нематоциды, гербициды и др.) при получении традиционной продукции и применение биологических безвредных средств для получения органической продукции в фазы цветения, опыления и плодоношения перекрестноопыляющихся культур.

Таким образом, согласно закону, в любых экосистемах происходит становление оптимальных параметров взаимодействия основных факторов абиотической и биотической природы на проявление самоопыления, перекрёстного опыления и апомиксиса в естественных и созданных человеком энтомофильных сообществах. Размеры последних агроэкосистем необходимо устанавливать с учётом видов, сортов, клонов, линий, гибридов и видов экспериментальным путём. Причём, их размер и размещение в пространстве может изменяться в зависимости от лабильности амфимиксиса, наличия сборщиков нектара и переносчиков пыльцы (индексов обилия и доминирования) и лесозащитных полос с нормальными условиями для обитания насекомых-опылителей, защищающих агробиоценозы от сильных ветров, задерживающих снежный покров для положительной влагообеспеченности и защиты от морозов.

**3. Постулат последовательности прохождения фаз развития.** Фазы развития природных экосистем могут следовать лишь в эволюционно и функционально закреплённом порядке (исторически, эволюционно, геохимически и физиологически обусловленным), обычно от относительно простого к сложному, как правило, без выпадения промежуточных этапов, но возможно, с очень быстрым их прохождением или эволюционно закреплённым отсутствием [Реймерс, 1994; Каверин, 1996].

На наш взгляд, этот закон в большей степени соответствует определению постулата, которое звучит так: «Постулат – предложение (правило) в силу каких-либо соображений и «принимаемое» без доказательства, но с обоснованием, которое служит в пользу его «принятия» [Большая Советская Энциклопедия, 1975]. Постулат, принимаемый как истина, является аксиомой. Мы принимаем это определение и рассматриваем закон последовательности фаз развития Н.Ф. Реймерса [1994] и А.В. Каверина [1996] как постулат прохождения фаз развития.

Метаморфоз насекомых с полным превращением может идти лишь в направлении яйцо-личинка-куколка-имаго, без выпадения или смен последовательности любой из фаз. Убрать из них какую-то фазу практически невозможно (иногда доступно лишь несколько сократить её во времени). Нельзя существенно отклонить и направление развития, можно только задержать или несколько ускорить его путём регуляции внутренних взаимосвязей. Постулат последовательности прохождения фаз нередко игнорируется, например, попытка вырастить хвойные лесные культуры там, где согласно природному алгоритму смены пород им должны предшествовать в сукцессионном процессе другие виды древесных растений. Иногда такие культуры удаётся вырастить, но они либо заболевают, либо оказыва-



ются нежизнестойкими и погибают от малейших отклонений в среде жизни [Реймерс, 1994; Каверин, 1996].

Постулат последовательности прохождения фаз в антэкологии может иметь следующее применение [Иванов, Прибылова, 2001]. Более природными экологическими системами в большей степени являются энтомофильные агробиоценозы и в меньшей степени – экосистемы медоносных пчёл. В фенофазы цветения различных культур и видов растений, и в периоды роста и развития рас (пород) пчёл, происходят важные биологические процессы. Пчёлы осуществляют перекрёстное опыление, собирая при этом нектар, пыльцу и падь растительного и животного происхождения как корм для своей жизнедеятельности. Прохождение фаз онтогенеза растений и пчёл зависит от фотопериодизма и соответствия ритма их развития природным алгоритмам. Отсюда вытекает важнейшее положение аграрного природопользования – сортовое районирование энтомофильных культур и породное районирование пчёл. Гарантированная и чистая экологически безопасная органическая и традиционная продукция в виде семян, плодов, овощей, орехов, лекарственных растительных ресурсов, мёда, прополиса, маточного молочка, пчелиного яда, трутнёвого гомогената, воска, пчелиного подмора и др., будет получена только при рациональном и безвредном внедрении в сельскохозяйственное производство инновационных биотехнологий перекрёстноопыляющихся культур и пород пчёл, максимально адаптированных по фазам своего развития к местным климатическим условиям (без применения пестицидов, ветеринарных и иных химических препаратов). Надо учитывать и тот факт, что начало цветения и качественное опыление перекрёстноопыляющихся культур может задерживаться из-за позднего схода снежного покрова весной, временного похолодания, выращивания растений на холодных и малопрогреваемых склонах, применения регуляторов роста и др.

В свою очередь, длительность опыления возрастает в результате неблагоприятной погоды, при дефиците насекомых-опылителей и искусственной изоляции цветков [Куренной, 1971; Димча, 1988]. Однако убрать фазу цветения (опыления) из онтогенеза растений и насекомых-опылителей невозможно.

Постулат применим на практике для развития парадигмы чередования (смены) процессов самоопыления и перекрёстного опыления в естественных и искусственно создаваемых цветковых сообществах путём усиления функции самоопыления гермафродитных цветков энтомофильных растений, без снижения их трофической привлекательности (нектарной и пыльцевой продуктивности), для эффективных перепончатокрылых насекомых-опылителей (одиночных и медоносных пчёл, шмелей). Постулат в данных межбиогеоценозных взаимодействиях биологических систем репродуктивной сферы энтомофильных растений и агентов опыления должен опираться на генетические закономерности прохождения фаз спорофитов и гаметофитов, трофические особенности адаптированных к сбору нектара и пыльцы насекомых-опылителей, на основе процессов онтогенеза и филогенеза.

**4. Закон биогенной миграции атомов Вернадского.** Биогенную миграцию атомов А.В. Каверин определяет как закон. Другие авторы [Иванов, Иванов, 2003] опираются на работу Г.С. Розенберга [1991] и др. источники, в которых это явление рассматривается как аксиома биогенной миграции атомов [Быков, 1988; Дедю, 1989; Реймерс, 1990]. Принимая последнюю точку зрения, исследуем аксиому биогенной миграции атомов. Её формулировка гласит: «Миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция) или же она протекает в среде, геохимические особенности которой ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $H_2O$  и т.д.) обусловлены живым веществом, ... которое действовало на Земле в течение всей геологической истории».



Поскольку человек и все его цивилизации в процессе жизнедеятельности воздействуют прежде всего на биосферу (её живые организмы – население), постольку они тем самым изменяют условия биогенной миграции атомов, создавая её более глубокие предпосылки перемен для химических сдвигов в исторической перспективе.

Следовательно, по Н.Ф. Реймерсу, процесс может стать саморазвивающимся, не зависящим от желания человека и практически, при глобальном размахе, неуправляемым. Отсюда вытекает одна из самых насущных потребностей человечества – сохранение живого покрова Земли в относительно неизменённом состоянии. Аксиома биогенной миграции атомов, прежде всего, определяет необходимость учёта воздействия на биоту при любых реализованных проектах на преобразование природы. Она также даёт человеку ключи для сознательного и активного предотвращения нежелательных биохимических процессов на планете, включая РФ и управление ими в её субъектах. Там, где раньше были сделаны упущения и среда жизни деградировала, на её основе возможно активное (но постепенное) выправление сложившегося положения, главным образом с помощью «мягкого», опосредованного управления природными процессами [Каверин, 1996; Кочуров, 2016].

Производство же аграрной продукции в настоящее время сопровождается мощным отрицательным воздействием пестицидов (инсектицидов, гербицидов, фунгицидов, нематоцидов и т.д.) на растительно-животную биоту, человека, приземную атмосферу и почвенно-водную среду. Результатом химического прессинга является изменение условий биогенной миграции атомов, включая и период сопряжённого взаимодействия цветущих энтомофильных агрофитоценозов (естественных фитоценозов) и адаптированных насекомых-опылителей (по линии трофического и репродуктивного взаимодействий) [Галиулин и др., 2015].

Неупорядоченное и безграмотное использование пестицидов может приводить к попаданию в БАПП мутагенных и токсичных элементов. Например, в процессе питания медом и пергой личинок и имаго пчёл, не исключён их индуцированный мутагенез и токсикоз. Кроме того, при недостаточной санитарно-ветеринарной экспертизе мед экологически, биохимически, трофически и физиологически опасен и для генетики человека. Например, в условиях антропогенного воздействия в процессе адсорбции в пыльце меда (и других БАПП) могут накапливаться радионуклиды, соли тяжёлых металлов, пестициды, повышенные дозы элементов макро- и микроудобрений и др. мутагенов, либо токсиантов.

Опасен и перенос загрязнённой пыльцы для цветковых растений и экологической безопасности получаемой продукции населению. При переносе пыльцевых зёрен насекомыми-опылителями на рыльце пестика, увлажнённого специально выделенным жидким секретом, происходит их набухание и прорастание пыльцевых трубок. В процессе прорастания пыльцевых трубок, содержащих мужские гаметофиты, под воздействием гормонов пыльцы, между ними идет естественный микрогаметный отбор, что определяет качество двойного оплодотворения (амфимиксиса). При этом возможно вредное влияние всего комплекса химических загрязняющих веществ и их компонентов на гаплоидный набор мужских спермиев и женских яйцеклеток.

Имеются факты накопления мутаций в плодах, овощах, семенах, орехах, вегетативных зелёных частях растений, которые идут в готовом или переработанном виде на питание человека и кормление животных. Это угрожает пищевыми токсикозами, создавая реальную основу для мутаций и болезней человека, и появлением животных с опасными произвольно полученными селективными генами. В итоге, вероятен синтез ранее неизвестных и далеко не безопасных новых форм белков.

В отечественной науке, занимающейся созданием новых цветковых культур растений и пород пчёл и модифицированных биотехнологий возделывания энтомофильных растений, разведения медоносных пчёл, пчёл-листорезов и шмелей и др., обязательно сле-



дует учитывать возможные биохимические изменения по цепям питания и межбиогeoценозного взаимодействия перекрестноопыляющихся сортов, клонов, линий и гибридов и эффективных, подконтрольных человеку, насекомых-опылителей (медоносные пчелы, шмели, пчелы-листорезы).

Аксиома биогенной миграции атомов идеально вписывается в концепцию аграрного природопользования в сфере производства органической продукции БАПП и перекрестноопыляющихся культур. Она позволяет прогнозировать кормовые токсикозы насекомых-опылителей и воздействие различного поэлементного состава на нектарогенез, сбор нектара, пади, пыльцы и создание БАПП, посещаемость цветков насекомыми-опылителями и продуктивность цветковых агробиоценозов. Данное воздействие, как положительное, так и отрицательное, может непосредственно отразиться на экологической безопасности опылительной и медовой продукции пчелиных семей и урожайности энтомофильных культиваров.

Большой проблемой является перемещение мутагенных элементов по трофическим цепям через питание человека медом, в состав которого входит пыльца, иногда и падь различного происхождения. Кроме того, пыльцевая обножка, собираемая медоносными пчелами на медицинские цели, должна проходить жёсткую санитарно-ветеринарную экспертизу, чтобы избежать попадания опасных веществ в пищевые добавки и лекарственные препараты.

**5. Аксиома внутреннего динамического равновесия.** Данная аксиома как закон была сформулирована Н.Ф. Реймерсом в 1975 году [Реймерс, 1992]. Формулировка закона гласит: «Вещество, энергия, информация и динамические качества отдельных природных систем и их иерархия взаимосвязаны настолько, что любое изменение одного из этих показателей вызывает сопутствующие функционально-структурно количественные и качественные перемены, сохраняющие общую сумму вещественно-энергетических, информационных и динамических качеств систем, где эти изменения происходят, или в их иерархии».

В нашем понимании вышеописанная формулировка не соответствует определению закона. Закон – необходимое существенное устойчивое и повторяющееся отношение между явлениями [Большая Советская Энциклопедия, 1972]. Но не всякая связь является законом, т.к. закон – необходимая связь. Из описанной формулировки закона и определения аксиомы, с точки зрения других исследователей [Иванов, Иванов, 2003], предлагается рассматривать этот закон как аксиому внутреннего динамического равновесия.

Отметим важнейшие для практики следствия из аксиомы внутреннего динамического равновесия по Н.Ф. Реймерсу [1994]:

1. Любое изменение среды (вещества, энергии, информации, динамических качеств экосистем) неизбежно приводит к развитию природных цепных реакций, идущих в сторону нейтрализации произведённого изменения или формулирования новых природных систем, образование которых при значительных изменениях среды может принять необратимый характер.

2. Взаимодействие вещественно-энергетических экологических компонентов (энергии, газов, жидкостей, субстратов, организмов, продуцентов, консументов и редуцентов), информации и динамических качеств не линейно, т.е. слабое воздействие или изменение одного из показателей может вызвать сильное отклонение в других (и во всей системе в целом).

3. Перемены, производимые в крупных экосистемах, относительно необратимы. Проходя по иерархии снизу-вверх – от места воздействия до биосферы в целом, они меняют глобальные процессы и тем самым переводят их на новый эволюционный уровень.

4. Любое местное преобразование природы вызывает в глобальной совокупности биосферы и в её крупнейших подразделениях ответные реакции, приводящие к относи-

тельной неизменности эколого-экономического потенциала, увеличение которого возможно лишь путём значительного возрастания энергетических вложений.

С нашей точки зрения, это одна из главных аксиом сельскохозяйственного природопользования. Небольшие изменения мест обитания, размножения и функционирования экосистем насекомых-опылителей и иной полезной в природе энтомофауны, которые происходят на малой площади, существенно не отражаются на качестве опыления и получения высоких и стабильных, экологически безопасных, ежегодных урожаев энтомофильных культур, а также на производстве продукции БАПП – органического меда, прополиса, маточного молочка, апитоксина, воска, трутнёвого гомогената, настойки пчелиного подмора и пр., зерна, крупы, плодов, овощей, орехов, лекарственных растений и др. биоресурсов.

При значительных нарушениях динамического равновесия в энтомофильных естественных экосистемах и агробиоценозах (распашка и мелиорация естественных земельных угодий с колониями насекомых-опылителей и мест гнездования одиночных пчёл, уничтожение природной естественной нектарно-пыльцевой растительности, неумеренный выпас сельскохозяйственных животных на кормовых участках с гнездованием полезных насекомых-опылителей, частые механические обработки поверхностного слоя почвы, исключающие гнездование насекомых-опылителей, безграмотное применение различных пестицидов, макро- и микроудобрений, стимуляторов роста, аттрактантов и репеллентов, приводящих к гибели полезных одиночных и эусоциальных пчёл, дефицит эффективных биопрепаратов для защиты цветковых растений, насекомых-опылителей и полезных энтомофагов, сокращение периода использования травостоя многолетних бобовых нектарно-пыльцевых культур в севооборотах, частые подтопления кормовых энтомофильных угодий пчёл и др.) требуются большие вложения материальных средств и энергии для их нормальной жизнедеятельности [Скребцова и др., 1996; Иванов, 1999].

Составными элементами поддержания динамического равновесия в энтомофильных агробиоценозах в области антэкологического ковзаимодействия популяций цветковых растений и насекомых-опылителей являются: введение медоносных культур в севообороты (с учётом аллелопатического совмещения чередуемых сортов, линий и гибридов), посев медоносных растений в междурядьях сада, применение пожнивных и поукосных посевов нектароносных растений, посев смешанных кормовых и медоносных культур, введение в поле-садо- и лесозащитные насаждения древесно-кустарниковых медоносных пород, сохранение и улучшение медоносной флоры деревень, сел и городов, выведение культур и их использование в период цветения в неблагоприятную погоду с обильным и стабильным выделением нектара и пыльцы, применение кочевков для повышения медосборов пасек и качественного опыления в целях панмиксии полевых, кормовых, овощных, плодовых, лекарственных и иных энтомофильных растений, прогноз цветения и диагностика медосборов, применение микро- и макроэлементов, регуляторов роста для стимуляции нектаровыделения, использование пахучих аттрактантов в целях привлечения насекомых-опылителей на цветущие перекрёстноопыляющиеся культуры, создание непрерывных нектарно-пыльцевых конвейеров и приманочных посевов для медоносных, одиночных пчёл и шмелей, других полезных насекомых и энтомофагов, улучшение плодородия почв для увеличения нектаропродуктивности растений и повышения медопродуктивности пасек и др.

Внутреннее динамическое равновесие присуще всем антэкологическим системам. В природных энтомофильных фитоценозах параметры этих систем должны быть постоянны (вещество, энергия, информация, достаточное наличие адаптированных насекомых-опылителей и т.д.). Любое изменение, скорее всего, приведёт к развитию нехарактерных реакций для данных систем. В перекрёстноопыляющихся агробиоценозах внутреннее ди-



намическое равновесие, без регулирования человеком, нарушается, теряется их высокая и стабильная органическая продукция.

Чтобы избежать этих цепных реакций, необходимо создавать рациональные интегрированные, без применения пестицидов, биотехнологии (на основе биологии растений и насекомых-опылителей, экологических законов, постулатов и аксиом) по использованию, охране и возобновлению пчелиных и нектарно-пыльцевых ресурсов в целях получения экологически безопасной высокой и устойчивой органической продукции энтомофильных растений и пасечных экосистем.

Значительные нарушения устойчивого динамического равновесия в межбиогеоценозном функционировании систем *энтомофильные фитоценозы – природная среда – насекомые-опылители* могут приводить к необратимым изменениям и, как следствие, к их переходу на иные пути эволюции.

**6. Закон «всё или ничего».** Данному закону Х. Боулича, Н.Ф. Реймерс [1994] и А.В. Каверин [1996] уделяют большое внимание. Его формулировка гласит: «Подпороговые раздражения не вызывают нервного импульса («ничего») в возбуждаемых тканях, а пороговые стимулы или суммы подпороговых воздействий создают условия для формирования максимального ответа («всё»), или в общественном смысле – слабые воздействия могут не вызывать у природной системы ответных реакций до тех пор, пока, накопившись, они не приведут к развитию бурного динамического процесса».

Соотнесём формулировку закона с определением концепции [Большая Советская Энциклопедия, 1979]. Концепция – определённый способ понимания, трактовки какого-либо явления, процесса, основная точка зрения на предмет.

С позиции антэкологии и прикладной антэкологии, на наш взгляд, следует изучить нормативы подпороговых, пороговых и сверхпороговых раздражений тканей рыльца пестика пыльцевыми зёрнами энтомофильных и анемофильных цветков различных видов, сортов, клонов, линий и гибридов растений. В них подобные нормативы могут варьировать из-за различной концентрации (количества) пыльцевых зёрен на рыльцах. В отмеченном варианте конкурентный естественный отбор спермиев (мужских гамет) пыльцы может происходить с неодинаковой эффективностью, в зависимости от физиологического и биохимического состояния гинецея и андроцея и степени эффективности кратного посещения цветков пчёлами и шмелями, а также влияния абиотических агентов опыления. Вероятно, это связано с воздействием дозированной выработки концентрации определённых флавоноидов и др. веществ на пеликулу рыльца, определяющих степень разбухания пыльцевых зёрен и прорастание пыльцевых трубок к женской гамете в завязь гинецея. Результатом такого явления может быть резкое падение либо повышение продуктивности перекрёстноопыляющихся агробеоценозов и естественных экосистем.

В отмеченных сообществах эффективность переноса пыльцы насекомыми-опылителями или ветром (даже при частичном переносе и попадании пыльцы на рыльце), в условиях неблагоприятного высокого или низкого температурно-влажностного, светового, ветрового и дождевого режимов, резко ограничивается. Например, посещаемость цветков насекомыми-опылителями при этом значительно падает, а возможные осадки осаждают анемофильную пыльцу за пределами рылец пестиков. При отрицательных же параметрах абиотической среды репродуктивные системы андроцея (пыльцевые зёрна) и гинецея (пестиковые ткани), возможно, не позволят запустить положительные механизмы прорастания пыльцевых трубок. В таком случае пчёлы и ветер не в состоянии распространять достаточное количество пыльцы и стимулировать качественное прорастание пыльцевых трубок с мужскими спермиями по причине их очень низкой плотности на рыльце пестиков каждого цветка. При благоприятных экологических условиях кратность попадания пыльцы на рыльце пестика увеличивается, пороговая величина пыльцевых зёрен возрастает и на рыльце может попасть достаточное количество жизнеспособной пыльцы (за счёт

увеличения плотности пыльцевых зёрен) для качественного перекрёстного опыления и последующим эффективным амфимиксисом, и возрастанием урожайности возделываемых культур.

Не случайно количество пыльцевых зёрен на один семязачаток значительно выше у перекрёстноопыляющихся видов, по сравнению с самоопыляющимися: облигатные перекрестники – 5859,2, факультативные перекрестники – 796,6, преимущественно автогамные – 168,5, облигатные автогамные – 27,7, клейстогамные – 4,7, а более разрозненные цветковые растения, с особой ритмичкой растянутого цветения, существенно снижают вероятность переноса пыльцы на рыльце, что при предполагаемой ксеногамии реализуется увеличенным количеством пыльцевых зёрен в расчёте на каждый семязачаток [Cruden, 1977; 2000].

Более поздние зарубежные опыты показали, что количество завязавшихся семян у *Schefflera heptaphylla* лимитировано количеством пыльцевых зёрен, попавших на рыльце [Pei et al., 2011].

Последующие исследования у пяти представителей *Scheffleras L.*, с разными типами цветков, позволили сделать вывод, что соотношение мужских гаметофитов и семязачатков и есть индикатор эффективности пыльцы, показатель вероятного попадания на каждое рыльце необходимого числа пыльцы для наиболее полного завязывания семян [Нуралиев, 2012].

Весьма значимые эксперименты проведены учеными Мичуринского аграрного университета по изучению факторов, влияющих на прорастание и рост пыльцевых трубок у многих важнейших в России сортов яблони [Палфитов, 2001; 2003; 2015; 2017; Палфитов и др., 2010; 2011; Палфитов, Молодцов, 2013; Молодцов, 2014]. Результаты исследований показывают, что остановка роста пыльцевых трубок происходит при высоком содержании ингибитора ростовых процессов флоризина (примерно 27 % вес.) в основаниях сухих столбиков цветочных пестиков яблони и низком содержании гликозидов флавонолов (меньше 9 % вес.) в сухой пыльце опылителя. Флавонолы пыльцы в количестве свыше 9 % вес. нейтрализуют ингибирующее действие флоризина пестиков и способствуют росту пыльцевых трубок. Лучшим по самоопыляемости считается тот сорт яблони, пыльца которого содержит больше флавоноидов и меньше флоризина в основаниях цветочных столбиков. Сорта яблони, склонные к самоопылению, являются лучшими опылителями и при перекрёстном опылении. При миксогенном опылении завязываемость плодов сортов яблони возрастает от 6 до 16 %, с увеличением флавонолов в пыльце от 2 до 12 % (вес.) и улучшением качества пыльцевых трубок при прорастании в пестиках, а содержание флоризина в основаниях столбиков уменьшается от 30 % до 11 % (вес.). Остановка процесса самоопыления сортов яблони происходит из-за прекращения роста пыльцевых трубок в тканях пестика при малом содержании флавонолов в пыльце (2–6 % вес.) и высоком содержании флоризина в основаниях столбиков ( $Co = 20\text{--}30$  % вес. и более). При 2–5 % флавонолов в пыльце и флоризина в столбиках 18–30 % (от с.м.) яблоня проявляет свойство самоопыляемости. Наибольшую урожайность и экономическую эффективность при свободном опылении и самоопылении показывают сорта яблони с низким содержанием флоризина в столбиках цветков и высоким содержанием флавонолов в пыльцевых зёрнах. При пчелоопылении яблони уровень завязываемости плодов выше у сортов с меньшим содержанием флоризина в пестиках (11–13 % абс.). Самая низкая завязываемость плодов установлена у сортов яблони с высоким наличием флоризина в основаниях пестиков (23 – 28 % вес.) и низким содержанием флоризина (1 – 3 % вес.) в пыльце цветков соседних сортов яблони.

Следовательно, для качественного перекрёстного опыления яблони медоносными пчёлами необходимо создавать сорта с низким содержанием флоризина в пестиках и высокой концентрации флавонолов в пыльцевых зернах, в условиях одновременного отсут-



ствия в период цветения соседних сортов яблони с малым содержанием флавонолов в мужских гаметофитах и большим содержанием флоризина в пестиках цветков. Ведь у яблони пыльца липкая и тяжёлая [Алешин, 1933] и независимо от силы ветра и степени самоопыления яблоня нуждается в обязательном перекрёстном опылении насекомыми [Куренной, 1978; Шеметков, 1983]. Но число и размещение сортов яблони в пределах квартала определяется именно уровнем их самоплодности [Кудрявец и др., 1991].

По нашему мнению, это в значительной степени может влиять на себестоимость урожаев яблони, т.к. в зависимости от различных соотношений в цветках мужских гаметофитов и семязачатков, флоризина и флавонола, в кварталах яблони необходимо вкладывать различные соотношения численности саженцев основных сортов и сортов-опылителей. В итоге, чем больше деревьев сорта опылителя яблони, тем выше будет себестоимость урожая основного сорта, так как приходится вкладывать больше дополнительных средств на селекцию эффективных сортов опылителей и их размножение. В выведенных сортах-опылителях и основных сортах яблони должно быть оптимальное соотношение флоризина и флавонола, спермиев и женских спорангиев, нормирующих качество и при самоопылении (автогенное и гейтоногенное), и при перекрестном опылении (ксеногенное и миксогенное), обеспечивая качественную панмиксию и стабильно-высокие урожаи.

В то же время, протерогиничный цветок яблони при неблагоприятных экологических условиях исключает самоопыление посредством меллиитофилии [Иванов, 1999]. Однако гермафродитизм цветков яблони в экстремальных односортовых насаждениях (т.е. в отсутствии сорта-опылителя), исключающих межсортовое перекрестное опыление (при благоприятной погоде), может служить и эффективному автогенному опылению, посредством переноса тяжёлой и липкой пыльцы медоносными, одиночными пчёлами и шмелями. Поэтому исследования мичуринских учёных по установлению эффективных биохимических механизмов самоопыления односортовых насаждений яблони и выведению её автогенных сортов, являются ценным открытием аграрного природопользования в производстве высококачественной органической и экологически безопасной продукции плодовоговодства. Но тема односортового плодоношения энтомофильных сортов яблони при опылении пчёлами и шмелями имеет ещё одну чрезвычайную тонкость. Селекционный процесс основных сортов яблони должен обеспечить аттрактивность цветков для адаптированных и эффективных насекомых-опылителей, через сохранение механизма высокого и стабильного выделения нектара и отсутствие стерильности пыльцевых зёрен.

Несомненно, проявление разноуровневого самоопыления энтомофильной яблони (цветок, ветвь, дерево, сорт-клон) – ценное биологическое, антропоэкологическое и хозяйственное свойство аграрного природопользования. С одной стороны, оно обеспечивает перспективность закладки односортовых агробиоценозов при обязательной меллиитофилии. С другой стороны, создаются новые адаптированные сорта-клоны, более склонные к гомогамии и автомиксису, с оптимальным соотношением ингибиторов роста и гормонов, высокой нектаропродуктивностью и пыльцепродуктивностью цветка и высокой фертильностью мужских гаметофитов пыльцы.

Стратегически важными облигатными энтомофильными культурами в России также являются масличный протерандричный подсолнечник [Скребцова и др., 1996; Иванов, 1999] и кормовая люцерна синяя [Скребцова и др., 1996]. Согласно принципу необратимости эволюционных преобразований [Dollo, 1893], наши исследования позволяют выдвинуть следующую гипотезу. Эффективными биотическими посредниками в осуществлении автогенного и гейтоногенного опыления подсолнечника и люцерны, по линии консортивно-трофических связей, могут выступать разные породы взаимно адаптированных медоносных пчёл и цветков, виды одиночных пчёл и шмелей. Наиболее важным направлением сохранения жизнеспособности пыльцы подсолнечника и люцерны признаётся создание

адаптированных к самоопылению сортов и гибридов, с одновременным сохранением энтомофильно-функциональных признаков цветка. В первую очередь, у подсолнечника, это закрепление гермафродитизма, сохранение жёлтого или оранжевого цвета пыльников и оптимальной длины и указанных цветов трубчатых цветков, визуальнo аттрактивных для насекомых-опылителей, сохранение тяжелой, липкой, шиповатой, трофически привлекательной и высокопитательной для медоносных пчёл пыльцы и др. Закрепление гермафродитизма и энтомофильного облика цветка, вероятно, будет коррелировать с высокой нектарностью цветка и медопродуктивностью культуры, что, возможно ускорит решение проблемы качественного энтомофильного опыления и нормированной панмиксии, и стабильно-высокой урожайности агробиоценозов подсолнечника. Среди активных и эффективных переносчиков пыльцы подсолнечника на первом месте стоят медоносные, одиночные пчелы и шмели (в отличие от абиотической случайной анемофилии, исключаяющей гарантированное перекрёстное опыление).

В отличие от эволюции репродуктивной сферы подсолнечника, эволюция медоносных пчёл и цветков люцерны, по линии трофических и репродуктивных связей, долгое время носила дивергентный характер, что является явным признаком неполной адаптации имаго рабочих медоносных пчёл к сбору пыльцы и нектара, и опылению люцерны. Межбиogeоценозное взаимодействие медоносных пчёл и люцерны исторически занимало ограниченный временной период по причине их формирования в различных географических и ландшафтно-экологических условиях, ограничивая их коэволюцию. В нашем понимании, изучение данных процессов взаимoaдaптaции должно основываться на выводе И.М. Хохуткина [1998] о том, что «реакции организма, возникающие в связи с воздействием факторов внешней среды, являются первоначально функциональными раздражителями, вызывающими, в свою очередь, и формообразовательные процессы». Разумеется, принцип необратимости в сфере репродукции можно изменить селекцией на самоопыление. Однако, в таком случае (по линии трофических связей) снизится численность и биоразнообразие полезных перепончатокрылых агентов опыления и производство БАПП.

Облигатный перекрёстноопылитель подсолнечник, которому свойственна самостерильность, при самоопылении может давать плодовитое потомство [Плачек, 1928]. Но самоопыление всегда сопровождается ослабленным потомством, часто полным бесплодием, низкой всхожестью семян и другими признаками вырождения.

Современные исследования гибридов подсолнечника на самофертильность и пчелопосещаемость доказывают [Зайцев, 2014], что сочетанием высокой самофертильности и аттрактивности для медоносных пчёл обладают сорта подсолнечника Енисей, Богучарец, Бузулук, межлинейный гибрид Юпитер, самоопыленная линия ВК-551. При недостатке насекомых-опылителей гибриды подсолнечника с высокой самофертильностью в меньшей степени снижают урожайность, чем обычные сортообразцы. Достоверной корреляции между самофертильностью и избирательностью оплодотворения не установлено. Но сочетание высокой самофертильности и пчелопосещаемости носит сложный полигенный характер, и изучение характера пчелопосещений подсолнечника – актуальная проблема.

Нарушения при самоопылении и оплодотворении подсолнечника обычно происходят в результате анатомических (асинхронность между созреванием пыльцы и восприимчивостью рыльца) и экологических барьеров (повышенная относительная влажность воздуха, дожди при температуре воздуха выше 30 градусов по Цельсию), влияющих на жизнеспособность пыльцы, восприимчивость рыльца и рост пыльцевой трубки [Astizet al., 2011].

В отличие от подсолнечника, люцерна синяя значительно хуже опыляется медоносными пчелами из-за погодных условий, триппинга «замковых» цветков и нанесения молодым рабочим пчелам (сборщикам нектара и пыльцы) сросшейся тычиночной колонкой удара в горловую выемку при сборе нектара через зев венчика, отпугивая их от





повторного посещения цветков. В такой ситуации необходимы сильные пчелиные семьи, с большим количеством постоянно меняющихся молодых рабочих пчёл для опыления люцерны.

Известные российские селекционеры люцерны И.К. Ткаченко, Е.В. Думачева, В.Л. Бабенков, Т.И. Воронкина [2008] видят возможное решение её семенной проблемы созданием высоко самофертильных линий, но с сохранением аллогамного типа опыления цветка, что выгодно при наличии насекомых-опылителей. Чередувание же аллогамии с частичным инцухтом позволит сохранить все признаки сорта люцерны в течении большого числа поколений [Квасова, Шумный, 1987; Коваленко и др., 2008]. Самоопыление у люцерны, как вторичное явление, вызванное неблагоприятными условиями среды для перекрёстного опыления, выполняющего страховочную функцию, может составлять от 2 до 40 % [Нагибин и др., 2015], особенно при отсутствии нужных опылителей, несвоевременном цветении и т.п. Автогамия становится актуальной в эпоху урбанизации и массового применения химических реактивов, что пагубно влияет на энтомофауну.

С нашей точки зрения, такое состояние аграрного природопользования не соответствует положению о создании современных экологически безопасных биотехнологий энтомофильных культур и медоносных пчёл по производству органической продукции, наносит значительный вред окружающей среде, создаёт неблагоприятные условия для рекреации и здоровья человека, значительно снижает численность и плотность видового разнообразия полезных энтомофагов и насекомых-опылителей.

В условиях низкой плотности аборигенных меллитофильных насекомых-опылителей (одиночные пчёлы + шмели) динамика вскрывания цветков люцерны может оказаться параметром эффективности адаптации той или иной породы медоносных пчёл к опылению люцерны. Но породная адаптация медоносных пчёл на открытие цветков люцерны – трудный и длительный процесс. Следует выявить биоэкологические возможности пород пчёл на вскрывание цветков люцерны и получить легко вскрываемые высоконектарные сорта, линии и гибриды люцерны, одновременно стимулирующие взаимоадаптации как к энтомофильному опылению, так и к увеличению мёдопродуктивности агробиоценозов люцерны. Возникающая же флороспециализация имаго рабочих медоносных пчёл на степень эффективности вскрывания цветков люцерны базируется на их политрофизме и показывает гетерогенность изучаемых пород. Увеличение вскрываемости цветков люцерны до среднестатистической величины и повышение параметров нектаропродуктивности её цветков могут послужить важными антэкологическими показателями встречной селекции для повышения опылительной продуктивности селекционируемых пород пчёл и медоносной ценности сортов люцерны в целях привлечения агентов опыления, собирающих нектар и пыльцу, обеспечивая своё развитие и гарантированный высокий урожай перекрестноопыляющихся агрофитоценозов.

Формирование стойких трофических и поведенческих адаптаций имаго рабочих медоносных пчёл к сбору пыльцы и нектара и вскрыванию цветков люцерны предлагается начать с создания для пчелиных семей непривычной фитоценотической среды обитания, где возможно запустить «генерации» поколений рабочих пчёл в процессе их достаточного питания пыльцой и нектаром люцерны, при отсутствии в агробиоценозах люцерны и на сопредельных территориях других конкурентных энтомофильных медоносных растений. В сравнении с яблоней домашней, у подсолнечника и люцерны синей пороговые нормативы по оптимальному опылению облигатных гермафродитных цветков не установлены, особенно по содержанию и оптимальному соотношению флоризина в пестиках, флавонола в пыльце и других веществ.

В целом, агенты опыления – медоносные, одиночные пчёлы, шмели и ветер «работают» опосредованно – переносят пыльцу, осуществляя опыление, а лишь затем происходит оплодотворение, при определённых биоэкологических условиях создавая основы за-



кладки стабильно-высоких урожаев при перекрестном опылении и вариативной панмиксии. Но без оптимальных метеорологических и экологических параметров для роста, питания и фотосинтеза цветковых растений, фазы (режимы) их цветения, пыления, опыления и оплодотворения будут более низкими. Это может привести к значительной потере экономически выгодных урожаев органической продукции, необходимой и для животных и человека.

### Заключение

На основании изложенного возникают интегрированные задачи научных исследований в различных климатических и экологических условиях субъектов Российской Федерации:

1. Сферы взаимодействия репродуктивных органов цветка (гинецеев и андроцеев) основных видов, сортов, гибридов, линий энтомофильных и анемофильных растений и определения их нормированных параметров:

а) подпороговой плотности пыльцевых зёрен на рыльцах пестиков, гормональных и иных веществ в пыльцевых зернах и пестиках, блокирующих эффективную панмиксию;

б) минимальной пороговой плотности пыльцы на рыльце пестиков, ростовых и ингибирующих веществ пыльцевых зёрен и пестиков, для определения положительной нормы прорастания пыльцевых трубок и осуществления удовлетворительного двойного оплодотворения;

в) оптимальной сверхпороговой плотности мужских гаметофитов на рыльцах пестиков, флавоноидов и иных веществ в пыльцевых зернах и пестиках в целях создания конкуренции (путём естественного микрогаметного отбора) пыльцевых трубок, определяющих качество слияния мужских гамет с яйцеклетками для формирования полноценных зигот и эндосперма в целях заложения основ экологически безопасных высоких и экономически выгодных урожаев перекрестноопыляющихся растений;

г) основных нормированных абиотических показателей межбиогенного функционального взаимодействия насекомых-опылителей и репродуктивных сфер энтомофильных растений, обеспечивающих взаимный динамический процесс их ковзаимодействия по обеспечению высокой урожайной продуктивности и биологического прогресса;

д) опылительных (кратных) нормативов посещаемости цветков медоносными и одиночными пчёлами, шмелями и оптимальную численность переносимых ими пыльцевых зерен для эффективного опыления покрытосеменных культур.

2. Инновационные биотехнологии (без применения пестицидов и др. опасных веществ для беспозвоночных и позвоночных организмов, включая человека, и окружающую среду) межбиогенного взаимодействия энтомофильных культур, пород медоносных пчёл, видов одиночных пчёл и шмелей – в целях получения экологически безопасной органической продукции для животных и населения, и условий сохранения видовой биоразнообразия насекомых-опылителей:

а) в обычных севооборотах перекрестноопыляющихся травяных, кустарниковых и древесных агробиогенозов, с соответствующими лесозащитными полосами (для полей, садов, бахчей), кормовыми условиями и гнездящимися ресурсами (для насекомых-опылителей);

б) в специальных севооборотах нектарно-пыльцевых конвейеров различных жизненных форм перекрестноопыляющихся культур для высоких медосборов медоносных пчёл, с лесозащитными полосами для основных культур и антофильных насекомых, где будет обеспечено их гнездование, кормление и размножение;

в) интегрированной селекции пород медоносных пчёл и различных перекрестноопыляющихся культур, в связи с повышением их взаимной продуктивности в агробиогенозах.



### Список использованных источников

1. Большая Советская Энциклопедия. Т. 1. 1970. М., Советская энциклопедия, 608 с.
2. Большая Советская Энциклопедия. Т. 9. 1972. М., Советская энциклопедия, 624 с.
3. Большая Советская Энциклопедия. Т. 20. 1975. М., Советская энциклопедия, 608 с.
4. Большая Советская Энциклопедия. Т. 13. 1979. М., Советская Энциклопедия, 608 с.
5. Быков Б.А. 1988. Энциклопедический словарь. Алма-Ата, Наука, 212 с.
6. Даль В.И. 2014. Толковый словарь русского языка: современное написание. М., АСТ, 735 с.
7. Дедю И.И. 1989. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев, Молдавская Советская Энциклопедия, 408 с.
8. Иванов Е.С., Наумкин В.П., Дагаргулия К.И. 2000. Словарь основных терминов и смежных понятий агроантэкологии. Орёл, Орловский государственный аграрный университет, 57 с.
9. Кочуров Б.И. 2016. Экодиагностика и сбалансированное развитие. М., Издательский дом «ИНФРА-М», 362 с.
10. Кудрявец Р.П. 1991. Плодовые культуры. Справочник. М., Агропромиздат, 383 с.
11. 12. Плачек Е.М. 1928. Узкородственное разведение (Inzucht) в применении к селекции подсолнечника. Дневник Всесоюзного Съезда Ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 91–92.
13. Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование. М., Издательство «Мысль», 640 с.
14. Реймерс Н.Ф. 1992. Охрана природы и окружающей человека среды. Словарь-справочник. М., Просвещение, 320 с.
16. Ушаков Д.Н. 2014. Толковый словарь современного русского языка. М., Аделант, 800 с.

### Список литературы

1. Алешин Е.И. 1933. Введение в селекцию и сортоизучение плодовых растений. М., Сельхозгиз, 316 с.
2. Галиулин Р.В., Галиулина Р.А., Кочуров Б.И. 2015. Техногенное загрязнение окружающей среды канцерогенными веществами. Теоретическая и прикладная экология, 2: 42–46.
3. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. 1985. Актуальные проблемы экологии опыления антофитов. Успехи современной биологии, 99 (2): 292–302.
4. Димчя Г.Г. 1988. Опыление подсолнечника на участках гибридизации. Пчеловодство, 1: 16–17.
5. Зайцев А.Н. 2014. Исходный материал селекции гибридов подсолнечника на самофертильность и пчелопосещаемость. Дис...канд. с.-х. наук. Краснодар, 120 с.
6. Иванов Е.С. 1999. Агрэкологическое обоснование панмиксии и использования урожайных ресурсов энтомофильных фитоценозов. Дис...док. с.-х. наук. М., 318 с.
7. Иванов Е.С. Классификация основных терминов и понятий антэкологии по опылению и оплодотворению энтомофильных культурных растений. Академия пчеловодства. г. Рыбное Рязанской области. 1996 г. - 18 с. ВИНТИ 26.04.98 № 1344-B96.
8. Иванов Е.С., Иванов А.Е. 2003. Аксиомы биогенной миграции атомов и внутреннего динамического равновесия в антэкологии и апидалогии. В кн.: Ботаника, экология, сельское хозяйство. Материалы докладов межвузовской научно-практической конференции. Рязань, 27–28 февраля 2003 года. Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина: 40–43.
9. Иванов Е.С., Посевина Ю.М., Северова Е.Э. 2009. Научно-методический базис магистерской программы специальной дисциплины «Аэропалиноэкология». В кн.: Вопросы региональной географии и геоэкологии. Межвузовский сборник научных трудов. Вып. 9. Рязань, Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина: 152–161.
10. Иванов Е.С., Прибылова Е.П. 2001. Применение некоторых концепций экологии в репродуктивной ботанике и пчеловодстве. Материалы 2-й Международной научно-практической конференции «Интермед». Рыбное, 14 сентября 2001 года. Научно-исследовательский институт пчеловодства: 81–84.
11. Иванов Е.С., Прибылова Е.П. 2006. Экологическое нормирование панмиксии и нектарно-пыльцевых ресурсов энтомофильных сообществ. Рязань, Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина, 172 с.

12. Каверин А.В. 1996. Экологические аспекты использования агроресурсного потенциала (на основе концепции сельскохозяйственной экологии). Саранск, Издательство Мордовского университета, 220 с.
13. Квасова Э.В., Шумный В.К. 1987. Перспективы использования автогамии в селекции люцерны на повышенную семенную продуктивность. В кн.: Генетические методы в селекции кормовых трав. Тезисы научно-методического совещания. Дотнува, 2–3 июня 1987 года. Вильнюс: 15–16.
14. Коваленко В.И., Ибрагимова С.С., Шумный В.К., Лаптева П.С., Лаптев А.В. 2008. Триппинг и эволюция систем размножения видов рода *Nedicago* L. Сельскохозяйственная биология, 8: 35–40.
15. Куренной Н.М. 1971. Биологические особенности перекрестного опыления яблони в молодых и плодоносящих садах. В кн.: Научные труды Ставропольского сельскохозяйственного института, Т. 7. Вып. 34, Ставрополь: 7–273.
16. Куренной В.Н. 1978. Роль ветра в переносе пыльцы и перекрестном опылении яблони. В кн.: Научные труды Ставропольского сельскохозяйственного института, Вып. 41, Т. 2. Ставрополь: 43–46.
17. Молодцов М.А. 2014. Диагностика самоопыляемости сортов яблони по содержанию флавоноидов в репродуктивных структурах цветков. Автореф. ... канд. с.-х. наук. Мичуринск, 23 с.
18. Нагибин А.Е., Тормозин М.А., Зырянцева А.А. 2015. Селекционная работа на люцерне на среднем Урале. Аграрный вестник Урала, 7 (137): 20–24.
19. Нуралиев М.С. 2012. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках пяти азиатских представителей *SCHEFFLERAS*. L. (*ARALIACEAE*) с разным планом строения цветка и его репродуктивной биологии этих видов. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 117 (4): 48–55.
20. Палфитов В.Ф. 2001. Биохимическая диагностика репродуктивных и вегетативных особенностей яблони. Вестник Мичуринского аграрного университета, 1 (1): 115–123.
21. Палфитов В.Ф. 2003. Диагностика самоплодности и силы роста яблони. Мичуринск, Издательство Мичуринский государственный аграрный университет, 198 с.
22. Палфитов В.Ф., Козлов Н.Е., Молодцов М.А. 2011. Взаимовлияние сортов яблони на завязываемость плодов при пчелоопылении. Вестник Мичуринского Государственного Аграрного Университета, 2-1: 18–21.
23. Палфитов В.Ф., Козлов Н.Е., Молодцов М.А. 2010. Эндогенные факторы совместимости сортов яблони при опылении. Вестник Мичуринского Государственного Аграрного Университета, 2: 41–46.
24. Палфитов В.Ф., Молодцов М.А. 2013. О связи самоплодности сортов яблони с содержанием флавоноидов в генеративных структурах их цветков. Вестник Мичуринского Государственного Аграрного Университета, 1: 8–11.
25. Палфитов М.А. 2017. Прогнозирование плодовитости сортов яблони и выбор лучших среди них опылителей по содержанию флавоноидов в репродуктивных структурах их цветков. Мичуринск, Изд-во Мичуринского аграрного университета, 160 с.
26. Палфитов М.А. 2015. Сопоставление сортов яблони по содержанию флоризина в пестичных цветках и флавонолов в пыльце. Ветеринария, Зоотехния и Биотехнология, 5: 52–58.
27. Песенко Ю.А. 1974. О биоценологическом направлении в исследованиях по экологии опыления зоофильных растений. Журнал общей биологии, 35 (4): 507–517.
28. Пономарев А.Н. 1970. О постанове и направлениях антэкологических исследований. Ученые записки Пермского государственного университета. Биология, 206: 3–10.
29. Пономарев А.Н. 1969. Предмет и некоторые аспекты антэкологии. В кн.: Вопросы антэкологии. Материалы к симпозиуму по антэкологии. Пермь, 26–30 мая 1969 года. Ленинград, Наука: 43–45.
30. Радченко В.Г. Песенко Ю.А. 1994. Биология пчёл (*Hymenoptera*, *Apoidea*). СПб., Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука», 351 с.
31. Реймерс Н.Ф. 1994. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М., Журнал «Россия Молодая», 367 с.

32. Розенберг Г.С. 1991. К построению системы концепций современной экологии. *Общая биология*, 52 (3): 422–440.
33. Скребцова Н.Д., Иванов Е.С., Дроздов В.Б. 1996. Экологические и эволюционные аспекты взаимодействия агроценозов люцерны и медоносных пчёл. Рязань, ВНИИМС, 102 с.
34. Ткаченко И.К., Думачева Е.В., Бабенков В.Л., Воронкина Т.И. 2008. Проблемы и задачи автогамии у люцерны. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки*, 3 (43): 60–68.
35. Фегри К., Пэйл Л. 1982. Основы экологии опыления. М., Мир, 379 с.
36. Хохуткин И.М. 1998. Экологическая обусловленность индивидуального и исторического развития моллюсков. *Экология*, 4: 297–303.
37. Шеметков М.Ф. 1983. Использование пчёл для опыления сельскохозяйственных культур. В кн.: *Советы пчеловоду*. Минск, Колос: 14–185.
38. Astiz V., Iriarte L.A., Flemmer A., Hernandez L.F. 2011. Self-compatibility in modern hybrids of sunflower (*Helianthus annuus* L.) fruit set in open and self-pollinated (bag isolated) plants grown in two different locations. *Helia*, 34 (54): 129–138.
39. Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31 (1): 32–46.
40. Cruden R.W. 2000. Pollen grains: why so many. *Plant Systematics and Evolution*, 222 (1): 143–165.
41. Dollo L. 1893. Les lois de l'évolution. *Bulletin De La Société Belge De Géologie*, 7: 164–166.
42. Pei N., Luo Z., Schlesman M.A., Zhang D. 2011. Synchronised protandry and hermaphroditism in a tropical secondary forest tree, *Schefflera heptaphylla* (Araliaceae). *Plant systematics and evolution*, 296: 29–39.

## References

1. Aleshin E.I. 1933. *Vvedeniye v selektsiyu i sortoizucheniye plodovykh rasteniy* [Introduction into selection and into study of fruit plants variety]. Moscow, Selkhozgiz, 316 p.
2. Galiulin R.V., Galiulina R.A., Kochurov B.I. 2015. Technogenesis contamination of environment by cancerogenic substances. *Theoretical and Applied Ecology*, 2: 42–46 (in Russian).
3. Golubev V.N., Volokitin Yu.S. 1985. Aktualnyye problemy ekologii opyleniya antofitov [Actual problems of pollination ecology of anthophytes]. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 99 (2): 292–302.
4. Dimchya G.G. 1988. Opyleniye podsolnechnika na uchastkakh gibridizatsii [Pollination of sunflower on hybridization sites]. *Pchelovodstvo*, 1: 16–17.
5. Zaitsev A.N. 2014. *Iskhodnyy material selektsii gibridov podsolnechnika na samofertilnost i pcheloposeshchayemost* [Source material for selection of sunflower hybrids for self-fertility and bee attendance]. Dis. ... cand. agric. sciences. Krasnodar, 120 p.
6. Ivanov E.S. 1999. *Agroekologicheskoye obosnovaniye panmiksii i ispolzovaniya urozhaynykh resursov entomofilnykh fitotsenozov* [Agroecological justification of panmixia and use of crop resources of entomophilic phytocenoses]. Dis. ... doc. agric. sciences. Moscow, 318 p.
7. Ivanov E.S. 1996. *Klassifikatsiya osnovnykh terminov i ponyatiy antekologii po opyleniyu i oplodotvoreniyu entomofilnykh kulturnykh rasteniy* [Classification of basic terms and concepts of antecology for pollination and fertilization of entomophilic cultural plants]. Abstract. dis. ... doc. agric. sciences. Rybnoye, 18 p.
8. Ivanov E.S., Ivanov A.E. 2003. Aksiomy biogennoy migratsii atomov i vnutrennego dinamicheskogo ravnesiya v antekologii i apidologii [Axioms of biogenic migration of atoms and internal dynamic equilibrium in antecology and apidology]. In: *Botanika. ekologiya. selskoye khozyaystvo* [Botany, ecology, agriculture]. Materials of reports of the inter-university scientific and practical conference. Rязань, 27–28 February. Ryazanskiy gosudarstvennyy universitet imeni S.A. Esenina: 40–43.
9. Ivanov E.S., Posevina Yu.M., Severova E.E. 2009. Nauchno-metodicheskiy bazis masterskoy programmy spetsialnoy distsipliny «Aeropalinoekologiya» [Scientific and methodological basis of the master's program of the special discipline "Aeropalinoecology"]. In: *Voprosy regionalnoy geografii i geookologii* [Issues of regional geography and geoecology]. Scientific and methodological basis of the mas-

- ter's program of special discipline "Aeropalinoecology". Intercollegiate collection of scientific works. V. 9. Ryazan, Ryazanskiy gosudarstvennyy universitet imeni S.A. Esenina: 152–161.
10. Ivanov E.S., Pribylova E.P. 2001. Primeneniye nekotorykh kontseptsiy ekologii v reproduktivnoy botanike i pchelovodstve [Application of some concepts of ecology in reproductive botany and beekeeping]. Materials of the 2nd International scientific and practical conference "INTERMED". Rybnoye, 14 September 2001. Nauchno-issledovatel'skiy institut pchelovodstva: 81–84.
11. Ivanov E.S., Pribylova E.P. 2006. Ekologicheskoye normirovaniye panmiksii i nektarno-pyltsevykh resursov entomofilnykh soobshchestv [Ecological balancing of panmixia and nectar-pollen resources of entomophilic communities]. Ryazan, Ryazanskiy gosudarstvennyy universitet imeni S.A. Esenina, 172 p.
12. Kaverin A.V. 1996. Ekologicheskoye normirovaniye panmiksii i nektarno-pyltsevykh resursov entomofilnykh soobshchestv [Ecological aspects of the use of agro-resource potential (based on the concept of agricultural economology)]. Saransk, publishing house of the Mordovian University, 220 p.
13. Kvasova E.V., Shumny V.K. 1987. Perspektivy ispolzovaniya avtogamii v selektsii lyutserny na povyshennuyu semennuyu produktivnost [Prospects for using autogamy in alfalfa breeding for increased seed productivity]. In: Geneticheskiye metody v selektsii kormovykh trav [Genetic methods in the selection of forage grasses]. Abstracts of the scientific and methodological meeting. Dotnuva, 2–3 June 1987. Vilnius: 15–16.
14. Kovalenko V.I., Ibragimova S.S., Shumny V.K., Lapteva P.S., Laptev A.V. 2008. Tripping i evolyutsiya sistem razmnozheniya vidov roda *Nedicago* L. [Tripping and evolution of reproduction systems of species of *Nedicago* L. genus]. *Selskokhozyaystvennaya biologiya*, 8: 35–40.
15. Kurennoy N.M. 1971. Biologicheskkiye osobennosti perekrestnogo opyleniya yabloni v molodykh i plodonosyashchikh sadakh [Biological features of cross-pollination of apple trees in young and fruiting gardens]. In: Nauchnyye trudy Stavropolskogo selskokhozyaystvennogo institute [Scientific works of the Stavropol agricultural Institute], Is. 34, V. 7. Stavropol: 7–273.
16. Kurennoy V.N. 1978. Rol vetra v perenose pyltsey i perekrestnom opylenii yabloni [The Role of wind in pollen transfer and cross-pollination of apple trees]. In: Nauchnyye trudy Stavropolskogo selskokhozyaystvennogo institute [Scientific works of the Stavropol agricultural Institute], Is. 41, V. 2. Stavropol: 43–46.
17. Molodtsov M.A. 2014. Diagnostika samoopylyayemosti sortov yabloni po sodержaniyu flavonoidov v reproduktivnykh strukturakh tsvetkov [Diagnostics of self-pollination of apple varieties dependent on content of flavonoids in the reproductive structures of blossom]. Abstract dis. ... cand. agric. sciences. Michurinsk, 23 p.
18. Nagibin A.E., Tormozin M.A., Zyryantseva A.A. 2015. Breeding work with alfalfa in the Middle Urals. *Agrarian Bulletin of the Urals*, 7 (137): 20–24 (in Russian).
19. Nuraliev M.S. 2012. Pollen /ovule ratio in flowers of five Asian species *SCHEFFLERAS*. L. (ARALIACEAE) with various flower groundplane and its possible significance for reproductive biology of these species. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii*, 117 (4): 48–54 (in Russian).
20. Palfitov V.F. 2001. Biokhimicheskaya diagnostika reproduktivnykh i vegetativnykh osobennostey yabloni [Biochemical diagnosis of reproductive and vegetative characteristics of apple trees]. *Vestnik Michurinskogo agrarnogo universiteta*, 1 (1): 115–123.
21. Palfitov V.F. 2003. Diagnostika samoplodnosti i sily rosta yabloni [Diagnostics of self-fertility and growth strength of an apple tree]. Michurinsk, Publ. Michurinsk State Agrarian University, 198 p.
22. Palfitov V.F., Kozlov N.E., Molodtsov M.A. 2011. Reciprocal compatibility of Apple trees variety to fruit inception with pollination of bees. *Bulletin of Michurinsk State Agricultural University*, 2-1: 18–21 (in Russian).
23. Palfitov V.F., Kozlov N.E., Molodtsov M.A. 2010. Endogenous factors of compatibility for Apple trees varieties during pollination. *Bulletin of Michurinsk State Agricultural University*, 2: 41–46 (in Russian).
24. Palfitov V.F., Molodtsov M.A. 2013. About connection between Apple trees varieties self-compatibility and flavonoids content in their flowers generative structures. *Bulletin of Michurinsk State Agricultural University*, 1: 8–11 (in Russian).



25. Palfitov M.A. 2017. Prognozirovaniye plodovitosti sortov yabloni i vybor luchshikh sredi nikh opyliteley po sodержaniyu flavonoidov v reproduktivnykh strukturakh ikh tsvetkov [Forecasting the fruitfulness of Apple varieties and selecting the best pollinators among them for the content of flavonoids in the reproductive structures of their flowers]. Michurinsk, Publishing House of Michurinsk agrarian University, 160 p.
26. Palfitov M.A. 2015. Comparison of the content apple varieties phlorizin in pistil and pollen flavonol. *Veterinary, Zootechnics and Biotechnology*, 5: 52–58 (in Russian).
27. Pesenko Yu.A. 1974. O biotsenologicheskoy napravlenii v issledovaniyakh po ekologii opyleniya zoofilnykh rasteniy. [About the biocenological direction in research on the ecology of pollination of zoophilic plants]. *Zhurnal obshchey biologii*, 35 (4): 507–517.
28. Ponomarev A.N. 1970. O postanove i napravleniyakh antekologicheskikh issledovaniy [On the nature and directions of antecological research]. *Uchenyye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 206: 3–10.
29. Ponomarev A.N. 1969. Predmet i nekotoryye aspekty antekologii [The subject and aspects of antecology]. In: *Voprosy antekologii [Antecology issues]. Materials of Antecology Symposium. Perm, 26–30 May 1969. Leningrad, Publ. Nauka: 43–45.*
30. Radchenko V.G., Pesenko Yu.A. 1994. *Biology of Bees (Gymenoptera, Apoidea)*. Saint-Petersburg, St. Petersburg Printing House 1 VO "Nauka", 351 p. (in Russian)
31. Reimers N.F. 1994. *Ekologiya (teorii. zakony. pravila. printsipy i gipotezy) [Ecology (theories, laws, rules, principles and hypotheses)]*. Moscow, *Zhurnal "Rossiya Molodaya"*, 367 p.
32. Rosenberg G.S. 1991. K postroyeniyu sistemy kontseptsiy sovremennoy ekologii [Building a system of concepts for modern ecology]. *Obshchaya biologiya*, 52 (3): 422–440.
33. Skrebtsova N.D., Ivanov E.S., Drozdov V.B. 1996. *Ekologicheskiye i evolyutsionnyye aspekty vzaimodeystviya agrotsenozov lyutserny i medonosnykh pchel [Ecological and evolutionary aspects of interaction of agrocenoses of alfalfa and honeybees]*. Ryazan, Publ. VNIIMS, 102 p.
34. Tkachenko I.K., Dumacheva E.V., Babenkov V.L., Voronkina T.I. 2008. Problems and the tasks of autogamy in Lucerne. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences Series*, 3 (43): 60–68 (in Russian).
35. Fegri K., Peil L. 1982. *Osnovy ekologii opyleniya [Fundamentals of pollination ecology]*. Moscow, Publ. Mir, 379 p.
36. Khokhutkin I.M. 1998. The ecological dependence of ontogeny and phylogeny in mollusks. *Russian Journal of Ecology*, 4: 297–303 (in Russian).
37. Shemetkov M.F. 1983. *Ispolzovaniye pchel dlya opyleniya selskokhozyaystvennykh kultur. [Use of bees for pollination of agricultural crops]*. In: *Sovety pchelovodu [Tips for beekeepers]*. Minsk, Publ. Kolos: 14–185.
38. Astiz V., Iriarte L.A., Flemmer A., Hernandez L.F. 2011. Self-compatibility in modern hybrids of sunflower (*Helianthus annuus* L.) fruit set in open and self-pollinated (bag isolated) plants grown in two different locations. *Helia*, 34 (54): 129–138.
39. Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31 (1): 32–46.
40. Cruden R.W. 2000. Pollen grains: why so many. *Plant Systematics and Evolution*, 222 (1): 143–165.
41. Dollo L. 1893. Les lois de l'evolution. *Bulletin De La Société Belge De Géologie*, 7: 164–166.
42. Pei N., Luo Z., Schlesman M.A., Zhang D. 2011. Synchronised protandry and hermaphroditism in a tropical secondary forest tree, *Schefflera heptaphylla* (Araliaceae). *Plant systematics and evolution*, 296: 29–39.

#### ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

**Иванов Евгений Сергеевич**, профессор, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры географии, экологии и природопользования Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина, Рязань, Россия

#### INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

**Evgeniy S. Ivanov**, Professor, Doctor of Agricultural Sciences, Professor of the Department of Geography, Ecology and Nature Management of the Ryazan State University named after S.A. Yesenin, Ryazan, Russia



**Кочуров Борис Иванович**, профессор, доктор географических наук, ведущий научный сотрудник отдела физической географии и проблем природопользования Института географии РАН, Москва, Россия

**Муртазов Андрей Константинович**, доктор технических наук, доцент ВАК, профессор кафедры географии, экологии и природопользования Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина, Рязань, Россия

**Бирюкова Елена Вадимовна**, кандидат географических наук, доцент кафедры географии, экологии и природопользования Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина, Рязань, Россия

**Boris I. Kochurov**, Professor, Doctor of Geographical Sciences, Leading Researcher, Department of Physical Geography and Environmental Problems of the Institute of Geography RAS, Moscow, Russia

**Andrey K. Murtazov**, Doctor of Technical Sciences, Associate Professor of the Higher Attestation Commission, Professor of the Department of Geography, Ecology and Environmental Management of the Ryazan State University named after S.A. Yesenin, Ryazan, Russia

**Elena V. Biryukova**, Candidate of Sciences in Geography, Associate Professor of the Department of Geography, Ecology and Nature Management of the Ryazan State University named after S.A. Yesenin, Ryazan, Russia