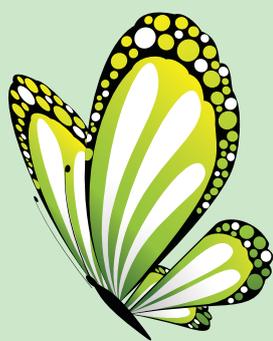


Министерство просвещения Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение дополнительного образования
«Федеральный центр дополнительного образования
и организации отдыха и оздоровления детей»

АНТЭКОЛОГИЯ



Методические
рекомендации
по изучению цветения
и опыления растений



2024

Министерство просвещения Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение дополнительного образования
«Федеральный центр дополнительного образования
и организации отдыха и оздоровления детей»

АНТЭКОЛОГИЯ

**МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ
ПО ИЗУЧЕНИЮ ЦВЕТЕНИЯ
И ОПЫЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ**

Москва
Народное образование
2024

УДК 371.398
ББК 74.200.58
А 72

С о с т а в и т е л и:
А. В. Панин, Л. П. Худякова

А 72 Антэкология. Методические рекомендации по изучению цветения и опыления растений / Сост. А. В. Панин, Л. П. Худякова. — М. : Народное образование, 2024. — 28 с.

ISBN 978-5-87953-726-0

Печатается в соответствии с решением педагогического совета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения дополнительного образования «Федеральный центр дополнительного образования и организации отдыха и оздоровления детей» (протокол № 8 заседания педагогического совета от 27.12.2023 г.)

Рекомендуют к печати:

ведущий научный сотрудник отдела агроботаники и *insitu* сохранения генетических ресурсов растений Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, кандидат биологических наук
Л. В. Багмет,

заведующий Перкальским дендрологическим парком
Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук»,
кандидат биологических наук *Д. С. Шильников.*

ISBN 978-5-87953-726-0

ББК 74.200.58

Введение

Предлагаемое методическое пособие ориентировано как на педагогов, так и на обучающихся, проявляющих интерес к исследовательской деятельности.

На протяжении многих веков человечество живёт рядом с удивительными живыми существами — растениями. Растения — ключевые компоненты любой экосистемы, так как, являясь продуцентами, создавая органические вещества, служащие пищей для других организмов, а также выделяя кислород, они обеспечивают жизнедеятельность абсолютно всех живых существ на Земле.

Цветение и опыление растений — сложные и важные процессы в жизнедеятельности растений. Для раскрытия ключевых закономерностей в развитии, как растительного мира в целом, так и отдельных групп цветковых растений, чрезвычайно важно изучение влияния абиотических и биотических факторов среды на цветение и опыление.

В настоящем методическом пособии рассмотрен краткий очерк развития антэкологии как науки. Подробно охарактеризованы типы и способы опыления растений. Особое внимание уделено методам изучения цветения и опыления растений, рассмотрены прикладные вопросы исследования цветения и опыления растений.

При подготовке данных методических рекомендаций авторами проработан значительный объём научной литературы по обозначенной тематике.

Теоретический материал (в значительном сокращении) приводится согласно современным учебным пособиям: Е. И. Демьяновой (2010), А. Г. Девятова и А. С. Зернова (2023), которые, несомненно, должны стать настольными книгами для всех, кто заинтересуется теми или иными аспектами антэкологии.

Раздел, посвящённый методическим подходам при исследовании цветения и опыления растений, изложен в логике методических работ А. Н. Пономарёва (1960, 1969), с учётом опыта по изучению авторами цветения и опыления ряда групп растений, особенно злаков.

Охарактеризована практическая значимость антэкологических исследований в различных сферах деятельности человека.

1. Краткий очерк развития антэкологии

Цветение и опыление растений как явления интересовали учёных давно. Основателями науки об экологии опыления считаются немецкие ботаники, работавшие в XVIII веке — Йозеф Готлиб Кёльрёйтер и Курт Поликарп Йоахим Шпренгель. С тех пор появилось значительное количество обзорных работ, самой известной из которых, пожалуй, является обзор экологии опыления норвежского учёного Кнута Фегри и голландского ученого Леендерта ван дер Пэйла (1982).

Огромный вклад в изучение процессов цветения и опыления растений в нашей стране внесли ботаники Пермского государственного университета под руководством профессора Анатолия Николаевича Пономарёва.

Наука об изучении цветения и опыления растений получила название «антэкология». Впервые термин антэкология (греч. anthos — цветок, oikos — жилище, logos — учение) предложил Ч. Робертсон. С научной точки зрения этот термин оказался наиболее удачным и часто употребляемым.

Антэкология — наука, изучающая многообразие возможных взаимоотношений цветущего растения с внешним миром, а также особенности внешнего и внутреннего строения цветка и его развития.

А. Н. Пономарёв (1969) уточнял, что антэкология включает в себя экологию цветка и экологию опыления.

Согласно А. Н. Пономарёву, экология опыления должна включать сложные и разнообразные связи между цветком и средой, вскрывать зависимость опыления не только от агентов, непосредственно осуществляющих его, но и от многих других экологических факторов, действующих косвенно. В рамках антэкологии одним из приоритетных направлений является изучение консортивных взаимодействий растения (автотрофа) и животных (гетеротрофных компонентов).

Консорции (Беклемишев, 1951; Раменский, 1952) — это «...сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их среды» (Раменский, 1952). То есть консортами являются различные организмы (чаще всего гетеротрофы), каким-либо образом влияющие на жизнь растения, при этом сам автотроф (т. е. растение) является ядром (детерминантом) консорции (Мазинг, 1966; Работнов, 1978, 1998). В определение «консортивные отношения» вкладывается понимание экологически взаимосвязанных процессов трансформации энергии (Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, 1986) как в пределах самой консорции, так и в экосистеме, слагающейся различными консорциями.

В. Н. Голубев и Ю. С. Волокитин (1985) раскрыли структурно-функциональное определение термина «антэкология»: они объединяют несколько

терминов, связанных со структурными особенностями цветка, цветением, опылением. В содержание термина «антэкология» входят не только структурно-функциональные признаки, но и экологические.

В современной науке антэкология и прикладная антэкология включают в себя экологию цветка и экологию опыления. Экология цветка представляет в сущности его экологическую морфологию и рассматривает различные структурные механизмы преимущественно морфологического и физиологического характера, обеспечивающие опыление цветков ветром, насекомыми, птицами, летучими мышами, водой и другими агентами. Богатство форм цветков возникло в процессе приспособительной эволюции путём их экологической специализации к разным агентам и условиям опыления.

Кроме учения о консорции наиболее важными аспектами антэкологических исследований являются: биология цветка, ход и продолжительность цветения, нектарность, пыльцевая продуктивность и репродуктивный успех (Пономарёв, 1960; Nilsson, 1992; Злобин, 2000).

Несмотря на значительный объём исследований, выполненных в области антэкологии, многие вопросы процесса цветения и опыления остаются малоизученными до настоящего времени и требуют крайне пристального внимания со стороны исследователей.

2. Понятие о типах и способах опыления растений

Опылением у цветковых растений называют перенос пыльцы с пыльников на рыльце пестика, а оплодотворением — слияние мужской половой клетки (спермия) с женской (яйцеклеткой). Пыльца попадает на рыльце различными путями, в связи с чем выделяют типы и способы опыления. К типам опыления относят перекрёстное опыление и самоопыление. У покрытосеменных более широко распространено перекрёстное опыление, когда рыльце опыляется пыльцой с цветков других растений того же вида. Здесь в процессе оплодотворения соединяются гаметы, происходящие от неродственных растений. В зависимости от агентов переноса пыльцы различают следующие способы перекрёстного опыления: биотические (энтомофилия, орнитофилия, хироптерофилия и др.) и абиотические (анемофилия и гидрофилия). Если рыльце опыляется пыльцой своего цветка или другого, но того же растения, говорят о самоопылении (идиогамия, инбридинг) (Демьянова, 2010).

Перекрёстное опыление представляет основной тип опыления, оно свойственно подавляющему большинству цветковых растений. Огромное разнообразие морфологических форм цветков, всевозможных приспособлений появилось в процессе приспособительной эволюции (специализации) цветковых растений к различным способам перекрёстного опыления. Также в цветках имеется множество приспособлений как морфологического, так и физиологического характера, ограничивающих самоопыление и способствующих перекрёстному опылению (разделение полов, диогогамия, гетеростилия и др.).

Эволюция цветковых растений протекает в русле перекрёстного опыления, обуславливая обмен генами и интеграцию мутаций, поддерживает высокий уровень гетерозиготности популяций, определяет единство и целостность вида, что в итоге формирует широкое поле для естественного отбора. Самоопыление, особенно постоянное, справедливо рассматривается как явление, вызванное условиями среды, неблагоприятными для перекрёстного опыления. Оно выполняет страхующую (компенсаторную) функцию. Постоянное самоопыление трактуется как тупик эволюционного развития, предвещающий деградацию и вымирание. В данном случае происходит расщепление вида на серию чистых линий, что приводит к затуханию процессов микроэволюции и видообразования. В этой правильной, но, как увидим далее, несколько односторонней точке зрения на эволюционное значение самоопыления, нашли отражение идеи Ч. Дарвина. В 1876 году в Лондоне вышла в свет его книга «Действие перекрёстного опыления и самоопыления в растительном мире», в которой он высказал мысль о том, что «природа испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению». В своей книге он описал многочисленные приспособления,

предотвращающие самоопыление. Указав на вредное действие постоянного самоопыления, Ч. Дарвин отнюдь не отрицал его значения вообще. Однако из работ Ч. Дарвина совсем не вытекает, что самоопыление всегда и во всех случаях имеет неблагоприятные последствия.

По современным представлениям самоопыление может оказывать и благотворное влияние на процессы видообразования. Так, И. И. Шмальгаузен в книге «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора» (1968) даёт следующее толкование проблемы. При свободном скрещивании внутри больших популяций любая удачная комбинация признаков будет сейчас же распадаться и не сможет быть удержана потомством. Поэтому некоторое ограничение свободного скрещивания так же необходимо для прогрессивной эволюции, как и само свободное скрещивание и комбинирование. По мнению автора, временное прекращение скрещиваний имело, очевидно, огромное значение в процессе эволюции у большинства растений. В самоопылении растений, таким образом, следует видеть изоляцию новых форм. Самоопыление способствует быстрому распространению новой формы и сохраняет её от дезинтеграции (Демьянова, 2010).

2.1. Способы перекрёстного опыления

2.1.1. Биотическое опыление

По представлениям современных исследователей первичной и основной формой опыления у цветковых растений является биотическое опыление, то есть опыление, осуществляемое животными, прежде всего насекомыми.

Энтомофилия или опыление насекомыми — это форма опыления, при которой пыльца растений распространяется насекомыми. Цветки, опыляемые насекомыми, обычно привлекают к себе насекомых яркими красками, иногда с заметными узорами, они также могут обладать привлекательным ароматом, который в некоторых случаях имитирует феромоны насекомых. Насекомые-опылители, такие, как пчёлы, имеют приспособления для выполнения своей роли. Это потребовало коэволюции (сопряжённой эволюции) насекомых и цветковых растений в развитии поведения насекомых при опылении и механизмов опыления цветков, что принесло пользу обеим группам.

Существуют растения, опыляющиеся какой-то одной, строго специфической систематической группой насекомых.

Меллитофилия — опыление при помощи перепончатокрылых. Перепончатокрылые относятся к наиболее подвижным, активным, эффективным опылителям. В первую очередь это пчёлы и шмели. Роль их исключительно велика

по сравнению с другими группами опылителей (Фегри, Пэйл, 1982). Это относительно крупные насекомые со значительными потребностями в пище для себя и для выращиваемого потомства. Они легко обучаются на протяжении своей короткой жизни, легко приобретают определённые навыки и посещают только те цветки, в которых имеется большое количество пыльцы и нектара. Лишь по истощении ресурсов у таких цветков они переходят к менее урожайным. Всё указанное прежде всего относится к общественным пчёлам (родам *Apis* и *Bombus*).

Миофилия — опыление при помощи двукрылых.

Поведение двукрылых на цветках характеризуется гораздо большим многообразием, чем у представителей какой-либо иной группы насекомых. В первую очередь это связано с их огромной видовой насыщенностью. Однако в пределах семейства или рода двукрылых, напротив, существует большое однообразие в питании как нектаром, так и пыльцой. Двукрылые не выкармливают своё потомство, а потребляют пищу только для поддержания собственной жизнедеятельности, нуждаясь главным образом в углеводах. Белки они получают не только из пыльцы, но и из других источников. Отдельные таксономические группы двукрылых весьма неодинаковы в качестве опылителей: одни из них питаются пыльцой и нектаром, обнаруживая более тесную связь с растением, другие только пыльцой или нектаром. Кровососущие комары из рода *Aedes* посещают цветки многих растений, в том числе отмечаются и на некоторых орхидеях. Опыление производят как самцы, так и самки. Посещение цветков даёт возможность молодым самкам длительно существовать и поддерживать активность до питания кровью. Они продолжают потреблять нектар и после принятия крови в период созревания половых продуктов, а также после переваривания крови. Самцы *Aedes* также отыскивают нектар, но используют его менее активно, чем самки.

Психофилия — опыление дневными бабочками и **фаленофилия** (или **сфингофилия**) — опыление ночными бабочками. Бабочки не выкармливают своё потомство — собранная пища идёт на свои нужды. Часть из них употребляют пыльцу и нектар для питания, другие откладывают в цветках яйца. Личинки бабочек в дальнейшем питаются семяпочками этих растений. К переносу пыльцы чешуекрылые плохо адаптированы. Чешуйчатая поверхность их тела почти не удерживает пыльцу. Её они переносят на хоботке, верхней части головы и ногах. Цветовое зрение доказано как для дневных, так и для ночных бабочек.

Дневные бабочки хорошо различают красный цвет. Дневные и ночные бабочки как опылители неодинаковы по поведению: дневные садятся на цветок, а сумеречные или ночные парят рядом с цветком. В том и другом случае у опыляемых ими растений нет «посадочной площадки», характерной для пчелоопыляемых растений. Цветки, опыляемые дневными бабочками, яркие, прямостоячие, актиноморфные. Нектар глубоко спрятан в трубках или шпорцах, цветочная

трубка узкая, нектар обильный. Как правило, присутствуют указатели нектара. Цветки характеризуются дневным ритмом распускания, на ночь они обычно закрываются. Запах имеют слабый. Дневными бабочками опыляются цветки некоторых горечавок, гвоздики травянки, г. разноцветной и других растений.

Цветки, опыляемые ночными бабочками, характеризуются светлой окраской, вечерним или даже ночным ритмом распускания цветков. Ночью они источают сильный сладковатый аромат, постепенно ослабевающий к утренним часам. Нектар глубоко спрятан в длинных узких трубках венчика или шпорцах. В составе нектара преобладает сахароза. Указатели нектара отсутствуют. Окраска цветков белая или они слабо окрашенные.

Кантарофилия — опыление при помощи жуков.

Жуки (*Coleoptera*) — древний отряд насекомых, возникший задолго до появления цветковых растений. Освоив пыльцу в качестве источника пищи, жуки стали одними из первых опылителей и могли иметь значение в появлении цветка и энтомофилии у растений. В наши дни определённые виды жуков, этого громадного по численности отряда, встречаются на цветках не случайно, а систематически, закономерно, поэтому они приобрели соответствующие адаптации.

Жуки питаются пыльцой или нектаром, как правило, не трогая при этом другие части растения. Повреждения, если они имеют место, обычно наблюдаются на нераспустившихся цветках или у тех растений, тычинки которых скрыты в трубке венчика (например, у бобовых) и недоступны жукам. Во всяком случае, польза, которую жуки приносят, опыляя растения, больше вреда, который могут нанести растению те немногие жуки, которые постоянно повреждают цветки. Будучи древнейшими опылителями, жуки принимают участие в опылении цветковых, стоящих на различных ступенях эволюционного развития.

Мирмекофилия — опыление при помощи муравьёв.

Случаи истинного опыления муравьями крайне немногочисленны. Они известны у млечника морского (*Glaux maritima*) и некоторых других видов растений. В Швеции изучен процесс опыления с помощью муравьёв у дивалы многолетней (*Scleranthus perennis*). Среднее расстояние переноса пыльцы этими насекомыми составляет всего 22,5 см. По мнению исследователей, возможной причиной незначительного распространения мирмекофильных растений является именно пространственное ограничение переноса пыльцы. Поскольку ползающие опылители (например, муравьи) тратят на перемещение несравненно меньше энергии, чем летающие, мирмекофильные растения могут производить меньше нектара, теряя при этом в дальности переноса пыльцы (Svensson, 1985).

Трипсофилия — опыление с помощью трипсов.

Трипсов можно отнести к числу второстепенных опылителей. Эти крошечные насекомые более известны как вредители сельскохозяйственных культур

(хлебный трипс, табачный трипс и др.). Они могут повреждать и цветки. У них колюще-сосущий ротовой аппарат, а потому общепринятым является мнение, что трипсы питаются соками тканей цветка. Тем не менее почти постоянное присутствие трипсов в цветках многих растений (в отечественной флоре чаще всего у представителей сложноцветных и лютиковых) приводит к убеждению, что они выполняют определённую роль в опылении некоторых цветковых. Питание трипсов и их личинок пыльцой впервые установлено Э. К. Гринфельдом (1962). Насекомые прокалывают оболочку пыльцевого зерна и высасывают его содержимое. Отмечено, что трипсы концентрируются в цветках с созревшими пыльниками, где на стенках венчика имеется много пыльцы. Они питаются и нектаром, окуная в его каплю конец ротового конуса, а также эксудатом рыльца, содержащего сахар и жир. Однако основной их пищей является пыльца. Приведём примеры растений, в опылении которых принимают участие трипсы. Наиболее яркой иллюстрацией является лантана камара (*Lantana camara*) — красивоцветущее полукустарниковое тропическое растение, культивируемое в северных широтах в оранжерейных и комнатных условиях.

Сапромиофильное опыление или цветки-ловушки.

Цветки привлекают насекомых главным образом своим запахом. На приманку чаще всего попадают падальные и навозные мухи и жуки. Они не заинтересованы ни в пыльце, ни в нектаре и не имеют стимула для посещения каких-либо специальных частей цветка. Они привлекаются и летят на запах разлагающегося белка, ожидая найти белок как источник этого запаха. Не найдя его, они обычно после некоторого бесцельного перемещения пытаются покинуть цветок, но на какое-то определённое время не могут этого сделать. Сапромиофильные цветки обнаружены в различных семействах: аронниковые (*Araceae*), орхидные (*Orchidaceae*), раффлезиевые (*Rafflesiaecae*), кирказоновые (*Aristolochiaceae*), анноновые (*Annonaceae*) и др. Цветки-ловушки более всего свойственны представителям семейства аронниковые (*Araceae*). Попадая в камеру во время рыльцевой стадии цветения, насекомые (мухи, комары, жуки) не могут из неё выйти. Во время тычиночной стадии они обсыплются пыльцой и выпускаются из камеры после увядания специальных стерильных волосков, заграждающих выход, и перелетают на другие растения.

Обманное опыление.

Как известно, для привлечения насекомых-опылителей цветки используют целый арсенал своего рода «красивой рекламы»: форму, цвет, запах, нектар, пыльцу, жирные масла, съедобные волоски на органах цветка, видимые и невидимые метки нектара и т. д. Однако некоторые из них добиваются успеха опыления обманным путём, привлекая насекомых «пустыми обещаниями» и не давая

взамен никакой пищи или предоставляя некоторое её количество, но значительно меньше ожидаемого. Так, существуют ложно-нектарные, ложно-пыльцевые и ложно-масличные цветки. Имитаторы наличия цветковой пищи фактически паразитируют на взаимосвязи между поставляющим эту пищу цветком и его посетителями — насекомыми. Для обманного опыления у растений выработался целый ряд приспособлений — от сравнительно простых до сложных. Особую изобретательность в обмане опылителя демонстрируют орхидные. Так, ятрышник мужской (*Orchis mascula*), имеет красно-фиолетовые цветки, собранные в колосовидные соцветия. Цветки лишены нектара и действуют обманом на различных пчёл (Nilsson, 1983). Последние привлекаются и эксплуатируются растением благодаря превосходству орхидеи в окраске её цветков по сравнению с другими нектароносными видами сообщества. Орхидея не имитирует ни одно из служащих пищей пчёлам растений ни своим видом, ни запахом. Успеху посещения её опылителями способствует и малочисленность цветущих одновременно с нею пищевых растений. Цветки посещают самки шмелей и многие одиночные пчёлы. Морфология цветков ятрышника мужского приспособлена к группе нескольких видов пчёл-опылителей, но не специализирована на каком-либо одном виде из этой группы. Более сложные отношения между цветком и опылителем складываются в случае мимикрии как способа привлечения опылителей. Орхидеи имитируют нектароносные и богатые пыльцой цветки, полового партнёра, убежище для отдыха и место откладывания яиц.

Опыление позвоночными животными.

Орнитофилия — опыление при помощи птиц.

Во многих районах земного шара, особенно тропических, значима роль птиц в опылении растений. Районы распространения орнитофилии следующие: тропическая Америка, а также внетропические районы Южного полушария, тропическая Азия и Австралия, пустыни Южной Африки. Орнитофилия обнаружена примерно в 110 семействах цветковых растений (протейные, банановые, бромелиевые, миртовые, лилейные, бобовые и др.). Известно около 2000 видов птиц из 50 семейств, осуществляющих орнитофилию. Например, в Америке это в основном колибри, в Старом Свете — цветососы и нектарницы, в Австралии и Азии — медососы и попугаи лори. Необыкновенно велико разнообразие орнитофильных видов в горах Центральной и Южной Америки. Как правило, на одних и тех же растениях отмечаются разные виды птиц. В Австралии свыше 100 видов птиц регулярно посещают цветки 250 видов растений. В Австралии и Новой Зеландии птицы заменяют отсутствующих там высокоспециализированных опылителей из длиннохоботковых пчёл и шмелей.

Хироптерофилия — опыление при помощи летучих мышей.

Опыление летучими мышами распространено в тропиках Азии, Америки, реже Австралии и Африки. Ориентированность на опыление летучими мышами присутствует у более 60 семейств, примерно 270 родов и 750 видов покрытосеменных. В Америке некоторые виды летучих мышей летом мигрируют в южные штаты США, посещая кактусы и агавы в Аризоне. В указанных районах совместно существуют насекомоядные и растительноядные летучие мыши. Полагают, что эволюция последних шла от употребления в пищу плодов некоторых тропических растений к использованию для этой же цели цветков. Питание нектаром сформировалось и у колибри в результате охоты за насекомыми. Хироптерофильные растения — это по большей части деревья (при том нередко высокие) и лианы, реже кустарники и даже травы. Они относятся ко многим семействам из разных подклассов двудольных, а также к однодольным (виды банана, агавы).

Опыление нелетающими млекопитающими.

Это явление характерно для тропических стран. Подобный способ опыления наиболее широко представлен в Южной Африке (Капская область) и в Юго-Западной Австралии. В качестве опылителей выступают мышеподобные сумчатые животные, грызуны (мыши, крысы, землеройки), лемуры, опоссумы и др. (Armstrong, 1979). На шерсти они переносят пыльцу как в пределах одного растения, так и между растениями. Наиболее частыми посетителями цветков являются млекопитающие с массой тела около 100 г. Вероятно, они нуждаются в нектаре как дополнительном источнике питания. Многие из опылителей потребляют и пыльцу (например, опоссум в Австралии). Наиболее часто нелетающими млекопитающими посещаются протейные и миртовые, реже — представители других семейств, имеющие клейкую пыльцу. Последняя без посредников не может попасть на рыльце даже своего цветка.

2.1.2. Абиотическое опыление

Гидрофилия — опыление с помощью воды.

Обитание цветковых растений в водной среде, особенно в морях, вероятно, вторично. Лишь около 40 видов покрытосеменных живут в морях. Морская стихия оказалась для большинства из них недоступной. Как правило, водные растения образуют цветки и соцветия над поверхностью воды. Опыление у них, как и у их наземных сородичей, осуществляется в воздушной среде при помощи насекомых и ветра.

Гидрофильные растения в одинаковой степени распространены в тропических и умеренных областях, что, безусловно, связано с физическими свой-

ствами водной среды. Остаётся нерешённым вопрос, почему гидрофилия практически не встречается у двудольных растений. У большинства высокоспециализированных гидрофильных растений околоцветник (особенно у однополых цветков) сильно редуцирован. Их репродуктивные органы приспособлены к опылению водой. У одних гидрофильных растений опыление происходит под водой (гипогидрофилия), у других — на поверхности воды (эпигидрофилия). Опыление в толще воды свойственно взморникам (виды *Zosteraceae*), дзанникеллии щитовидной (*Zannichelli apeltata*), наядам (виды *Najas*), посидонии океанской (*Posidonia oceanica*), солелюбкам (виды *Halophila*), роголистникам (виды *Ceratophyllum*) и некоторым другим представителям семейств рдестовые, водокрасовые, посидониевые, дзанникеллиевые, талассиевые, солелюбковые, роголистниковые. Как следует из перечисления, гипогидрофилия отмечена только у морских растений (за исключением видов роголистника). В приспособлениях этих растений к опылению в воде имеется много общего. Так, их цветки распускаются в воде, не выступая над её поверхностью. Пыльца лишена наружной оболочки (экзины), или последняя сильно редуцирована. Она может долгое время пребывать под водой, в то время как у сухопутных растений малейшая сырость очень быстро лишает пыльцу жизнеспособности. Пыльца оказывается либо легче воды, либо имеет один с ней удельный вес. В последнем случае она будет плавать в толще воды, и опыление произойдёт под водой. Пыльца гидрофильных растений огромна по размерам по сравнению с пылью наземных видов. В некоторых случаях она более чем в 120 раз превышает по размерам пыльцу последних. Как правило, пыльца имеет вытянутую форму, иногда на концах снабжена крючками.

У некоторых морских гидрофилов пыльцевые зёрна соединены в длинные слизистые цепочки («спагетти»). У других пыльца прорастает в пыльниках и с пыльцевыми трубками плавает до встречи с пестиком. При столкновении с рыльцами она прикрепляется к ним своими крючками или обвивается вокруг них. Исследователи предполагают, что при этом в зоне контакта пыльцевых зёрен и рылец происходит аутолиз. Биологический смысл подобных приспособлений заключается в увеличении вероятности оплодотворения. Однако такие адаптации в сфере опыления, в свою очередь, увеличивают риск самоопыления, в связи с чем в водной среде встречается много двудомных растений.

Анемофилия — опыление с помощью ветра.

По мнению большинства современных исследователей анемофилия у цветковых вторична. Анемофильные растения произошли от энтомофильных предков, в том числе и от продвинутых в эволюционном отношении. Ветроопыление у покрытосеменных возникло на основе обоеполого энтомофильного цветка и вызвало его структурную перестройку. Оно представляет особое направление

приспособительной эволюции цветковых в условиях, ограничивающих биотическое опыление. Количественное соотношение энтомофильных и анемофильных растений в мировой флоре точно не установлено. Предполагают, что примерно одна десятая часть всех Семенных растений опыляется ветром. Соотношения между ветроопылением и другими способами опыления неодинаковы в разных регионах земного шара.

Специальные подсчёты показали, что подавляющее большинство растений, доминирующих в растительном покрове внетропической суши, «вверяют перенос своей пыльцы ветру» (Лавренко, 1947). Таковы, например, злаки в степях, на лугах и в саваннах, различные маревые и полыни в пустынях, карликовые берёзки в тундре, пушицы и осоки на болотах и в тундре, листопадные породы в лесах умеренного климата. Следует отметить, что в этих местообитаниях анемофильные растения играют ведущую роль если не по количеству видов, то по численному участию их особей в растительных сообществах.

В тропическом поясе, особенно в дождевых тропических лесах, изобилующих опыляющими животными, господствуют биотические способы опыления. Мощная завеса листьев, фильтрующая пыльцу, и ежедневные ливневые дожди неблагоприятны для опыления ветром. Богатство видового состава тропических флор, приводящее к удалённости друг от друга растений одного вида, также не способствует ветроопылению.

2.1.3. Совмещение энтомофильного и анемофильного способов опыления (амбофилия)

Некоторые анемофильные растения могут опыляться также и насекомыми. Такое двойственное опыление получило название амбофилии. Сочетание энтомо- и анемофилии отмечено у многих растений из разных семейств: у видов подорожников (*Plantago*), осок (*Carex*), камышей (*Scirpus*), рогозов (*Typha*), щавелей (*Rumex*), горцев (*Polygonum*), ревеней (*Rheum*), злаков (тропических и умеренных широт) и многих других. Исследователи полагают, что в процессе эволюции переход к амбофилии совершался двумя путями: 1) у анемофильных видов в популяциях, живших в защищённых от ветра местностях, где отбор благоприятствовал особям, опыление которых происходило с помощью биотических агентов; 2) в популяциях энтомофильных видов, обитавших в открытых ветреных местах, где элиминация особей с облигатной энтомофилией также вела к амбофилии (Stelleman, 1984). Так, например, у осоковых опыление невзрачных цветков, собранных в густые соцветия, происходит в основном с помощью ветра. Однако в ряде районов земного шара (Центральной

Америке, Южной Африке, Западной Африке, тропической Австралии) в их опылении активное участие принимают насекомые — мухи-журчалки, настоящие мухи, пчёлы и жуки. В указанных районах привлечение насекомых идёт за счёт прицветников. Опыление насекомыми и ветром свойственно и частухе подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*). Установлено, что пыльца частухи содержит сравнительно небольшое количество склеивающих веществ, свойственных анемофильным растениям. Вследствие этого опыление у частухи проходит по типу промежуточного (между анемо- и энтомофилией), причём у отдельных растений может преобладать то один, то другой тип опыления. В ветреную погоду опыление насекомыми бывает минимальным и преобладает ветроопыление. При более слабом ветре пыльца попадает только на соседние растения или же происходит самоопыление. Напротив, в семействе ореховые (*Juglandaceae*), типично ветроопыляемом, у платикарии шишконосной (*Platycarya strobilacea*), опыление двукрылыми рассматривается как переход от анемофилии к энтомофилии.

Недавние исследования, проведённые на севере Японии, показали, что в зависимости от погодных условий значение насекомо- и ветроопыления бывает неодинаковым. Во влажную и пасмурную весну высокая завязываемость семян больше зависела от насекомоопыления, а в сухую и солнечную весну — от ветроопыления. Поскольку эффективность ветроопыления в большей степени подчинена погодным условиям, чем насекомоопыление, последнее в этом районе играет роль подстраховки.

Таким образом, суждение о способах опыления, опирающееся только на морфологическое строение цветков, рассматриваться не должно.

Примеры амбофилии свидетельствуют о возможности совмещения различных (абиотических и биотических) агентов опыления. Более того, у некоторых растений наблюдается даже определённая закономерность в смене способов опыления. Хорошим примером является опыление каштана настоящего (*Castaneasativa*, сем. *Fagaceae*), наличие у него энтомо- и анемофилии. Цветки хорошо посещаются насекомыми-опылителями из различных отрядов насекомых: чешуекрылых, двукрылых, жёсткокрылых и др., привлекаемыми нектаром и сперматическим запахом. Пыльцевые зёрна, в отличие от других энтомофилов, лишены скульптуры, слабо клейкие. После открывания пыльников пыльца теряет даже свою слабую клейкость, и тогда она легко рассеивается ветром. Таким образом, в конце цветения каштан настоящий переходит к ветроопылению. Подобная же смена способов опыления в процессе цветения обнаружена и у других цветковых (виды родов эрика (*Erica*), дряква (*Cyclamen*) и др.).

2.2. Приспособления растений к самоопылению

Самоопыление — тип опыления у цветковых растений, при котором опыление осуществляется пылью того же самого цветка.

При самоопылении пыльца из пыльников переносится на рыльце пестика того же самого цветка или между цветками одного растения. К самоопыляемым растениям относятся горох, фиалки, пшеница, помидоры, ячмень, фасоль, нектарин.

Различают несколько способов самоопыления.

Автогамия (от др.-греч. *αὐτός* — «сам» и *γάμος* — «брак») — перенос пыльцы на рыльце пестика того же хазмогамного (открытого) цветка. Реализуется разными способами: в бутонах (буточная автогамия), при прямом соприкосновении рыльца и пыльников (контактная автогамия), при высыпании пыльцы из пыльников и оседании её на рыльце под действием собственной тяжести (гравитационная автогамия), ветра (ветроавтогамия), мельчайших насекомых, обитающих в цветке (трипс-автогамия).

Буточная автогамия встречается реже, чем другие способы автогамии, отмечена у представителей семейств гвоздичные, бобовые, розовые, норичниковые, злаки. Контактную автогамию можно наблюдать у седмичника европейского, цирцеи альпийской, майника двулистного. Обязательная контактная автогамия наблюдается у копытня европейского. Гравитационная автогамия наблюдается у одноцветки. Гравитационной автогамии может способствовать ветер, поскольку при раскачивании и сотрясении растений пыльца высыпается через отверстия (поры), имеющиеся в пыльниках вересковых и грушанковых. Трипс-автогамия встречается у разных растений, чаще всего у сложноцветных с мелкими трубчатыми цветками.

При **гейтоногамии** (от др.-греч. *γείτων* — «сосед» и *γάμος* — «брак») опыление происходит в пределах одного растения. Процесс может совершаться различными путями. Например, под влиянием собственной тяжести пыльца с верхних цветков соцветия может попадать на рыльца нижерасположенных цветков. Таким образом происходит опыление у многих вересковых. Гейтоногамии может способствовать ветер или животные, посещающие цветки. Гейтоногамия возможна также при непосредственном контакте восприимчивых рылец одних цветков со вскрывшимися пыльниками соседних цветков. Подобный контакт отмечается в густых соцветиях, состоящих из множества мелких цветков, находящихся в разной стадии цветения (некоторые зонтичные, астровые, капустные, гвоздичные, маревые).

При **клеистогамии** (от др.-греч. *κλειστός* — «закрытый» и *γάμος* — «брак») опыление осуществляется в никогда не открывающихся цветках. Это явление

широко распространено у дикорастущих и культурных растений. Обнаружено почти у 700 видов растений из почти 60 семейств. Клейстогамия наблюдается у арахиса, некоторых видов фиалок, гусмании, кислицы обыкновенной, кактусов рода фрайлея.

Самоопыление (в любой форме) рассматривается как вторичное явление, вызванное крайними условиями среды, неблагоприятными для перекрёстного опыления. В таких случаях оно выполняет страхующую функцию, выступая в качестве резервного способа опыления. Чаще всего случаи самоопыления отмечаются у растений тундры, темнохвойной тайги, высокогорий, пустынь и у ранццветущих весенних растений.

Самоопыление в большей мере свойственно однолетникам, чем многолетникам. Ч. Дарвин в автобиографии писал, что природа испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению, уточнив при этом, что растению, очевидно, более выгодно производить семена путём самоопыления, чем не производить их совсем или производить в крайне малом количестве.

По современным представлениям, самоопыление может оказывать и благоприятное влияние на процессы видообразования. И.И. Шмальгаузен в книге «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора» (1968) даёт следующее толкование проблемы. При свободном скрещивании внутри больших популяций любая удачная комбинация признаков будет распадаться и не сможет быть удержана потомством. Поэтому некоторое ограничение свободного скрещивания так же необходимо для прогрессивной эволюции, как и само свободное скрещивание и комбинирование. В самоопылении следует видеть изоляцию новых форм. Самоопыление способствует быстрому распространению новой формы и сохраняет её от дезинтеграции.

В самоопыляемых популяциях поддерживается определённый уровень генетической изменчивости.

3. Методы изучения цветения и опыления растений

Особенности антэкологии отдельных видов растений издавна привлекают внимание исследователей. Установлено, что суточный ритм цветения и опыления является важным видовым признаком и играет несомненную роль в процессах симпатрического видообразования. Суточная динамика (ритмика) цветения и опыления растений изучается в связи с вопросом видообразования и систематики ряда групп растений.

Для лучшего понимания и объективного восприятия многообразия подходов и возможностей антэкологических исследований рассмотрим классификацию растений по цветению и опылению.

Классификация растений по цветению и опылению

I. По фенологическим срокам цветения:

- а) растения, цветущие рано весной;
- б) растения, цветущие в середине весны — начале лета;
- в) растения, цветущие в первой половине лета;
- г) растения, цветущие в середине — второй половине лета — осенью;
- д) растения, имеющие второе цветение за вегетационный период.

II. По суточному ритму:

- а) растения, цветущие в ночное время;
- б) растения, цветущие в утренние часы;
- в) растения, цветущие днём;
- г) растения, цветущие в сумеречное (вечернее) время.

III. По характеру и ритму цветения:

- а) растения с растянутым во времени цветением;
- б) растения с одноразовым взрывным цветением (практически одномоментное/кратковременное раскрытие большинства цветков);
- в) растения с порционным цветением (пульсирующий характер раскрытия цветков).

Для изучения цветения и опыления растений необходимо иметь:

- часы с секундомером;
- метеорологические приборы для разового измерения погодных-климатических параметров (термометр, психрометр Ассмана, гигрометр, анемометр, люксметр) или соответствующие самописцы (термограф, психрограф/гигрограф, и др.);
- пинцеты разных размеров;

- ножницы;
- нитки и иголки;
- бумагу для этикеток;
- фонарик;
- фотоаппарат или экшн-камеру;
- журнал для записей.

В процессе эволюции у растений выработались определённые особенности морфологии цветка (т. е. его строения), архитектоники (расположения на оси соцветия) и стратегии цветения.

Так, например, у ряда растений цветки наклонены вниз, что предохраняет их от попадания дождевой воды (ландыш, купена, медуница, прострел луговой, рябчик русский и многие другие). У некоторых видов раскрытие цветков осуществляется в строго определённое время суток, в которое максимальную активность проявляют насекомые-опылители (для энтомофильных видов), или происходит большая интенсивность движения воздушных масс для переноса пыльцы (для анемофильных видов).

Стратегия цветения выражается в суточных ритмах цветения (в ночные и ранние утренние часы при достаточной влажности воздуха у мезофитов, в дневные жаркие полуденные часы у ксерофитов) и в динамике цветения (растянутое, порционное, взрывное или взрывчатое, хаотичное цветение).

Сезонный период цветения отдельного цветка может осуществляться в течение одного дня (то есть может быть кратковременным) (лён, ослинник и др.) или нескольких дней (лилии, розы, тюльпаны и др.). Продолжительность цветения отдельного цветка от момента раскрытия бутона до отцветания, то есть опадания листочков околоцветника (или лепестков венчика, или цветочных чешуй у злаков) тоже может быть различной.

При изучении цветения, то есть при проведении антропоэкологических исследований, выясняются:

- фенологические ритмы цветения: сроки цветения растений изучаемого вида в популяции в целом, продолжительность цветения отдельных растений, является ли цветение одноразовым или с повторением;
- суточная динамика цветения в связи с условиями внешней среды: постепенное, взрывное (или взрывчатое), в том числе порционное, пульсирующее и др.;
- продолжительность цветения отдельного цветка, всего отдельного соцветия;
- динамика и общая продолжительность цветения соцветия;
- продолжительность цветения совокупности всех цветков/соцветий на отдельных растениях;
- коэффициент цветения соцветия (отношение количества раскрывшихся цветков к общему количеству сформировавшихся бутонов);

– коэффициент плодочветния (процентное отношение цветков, завязавших плоды и семена, к общему количеству цветков в соцветии).

При изучении цветения соцветия следует отмечать:

- начало цветения, т.е. раскрытия первых цветков в соцветии;
- массовое цветение (раскрытие большинства цветков в соцветии);
- спад цветения (начало отцветания первых цветков);
- конец цветения (закрытие последних цветков или их опадение);
- последовательность раскрытия цветков в соцветии (цветки открываются хаотично, акропетально (сверху вниз), базипетально (снизу вверх), открываются цветки в определённой части (например, в середине соцветия, или в его левой или правой части и т. п.).

При наблюдении за цветением отдельного цветка необходимо отмечать:

- характер раскрытия околоцветника у цветков (или лепестков венчика в случае наличия двойного околоцветника или цветковых чешуй — у злаков);
- динамику, в том числе одновременность или разновременность выдвижения из цветка рылец пестиков и тычинок;
- длину тычиночных нитей, размеры пыльников;
- начало вскрывания пыльников и рассеивания пыльцы;
- начало завядания и опадания пыльников;
- время закрывания цветков/цветковых чешуй и их увядание или опадание рылец пестиков.

Экология опыления представляет сложную проблему. У анемофильных растений она сводится в основном к условиям и процессам, определяющим жизнеспособность пыльцы, а у энтомофильных — к экологии насекомых опылителей.

Опыление растений тесно связано со специфическими особенностями среды обитания.

Изучение цветения и опыления растений должно носить эколого-географический и биоценотический характер и, по возможности, должно быть локализовано в различных фитоценозах. Объектами для таких исследований следует выбирать в первую очередь эдификаторы и характерные растения различных экологических групп (например, кальцефиты, петрофиты, псаммофиты, типичные лесные виды и т. п., а также виды растений, занесённые в Красную книгу).

Необходимо всестороннее экологическое исследование цветения и опыления растений с более точным учётом влияния различных экологических факторов, не только непосредственно влияющих на ход цветения, но и косвенно действующих — тепла, света, атмосферных осадков, влажности воздуха и почвы, ландшафтной и биоценотической обстановки в целом.

Отсутствие благоприятных условий отрицательно сказывается на цветении растений.

Ухудшение погоды (резкое повышение или понижение температуры, выпадение осадков, сильный ветер) отрицательно влияют на цветение растений. При этом цветение может совсем не осуществляться, цветки не раскрываются, либо может нарушиться ритмика суточного цветения (время и динамика цветения). При слишком высокой температуре пыльца быстро высыхает, не успевает попасть на рыльце пестика и прорасти на нём.

Эффективность или успешность (результативность) цветения и опыления отражается на репродуктивной стратегии растений, их семенной продуктивности.

При изучении **энтомофильных** видов растений должны быть проведены тщательные энтомологические исследования: 1) выяснен систематический состав насекомых-опылителей, их приуроченность к цветковым растениям; 2) изучена динамика посещаемости цветков насекомыми в течении суток и сопоставлена с распусканием цветков и выделением нектара.

Важно обратить внимание на поведение насекомых на цветках: собирают ли они только нектар или только пыльцу, или одновременно и то, и другое. Поскольку у некоторых растений цветки посещаются насекомыми лишь в определённое время суток, то учёт и фиксацию насекомых-опылителей на них нужно проводить в соответствующие сроки (утро, день, вечер или после предварительного установления активности насекомых-опылителей в конкретные часы).

Особый интерес представляет изучение анэкологии ветроопыляемых растений. При изучении ветроопыляемости (анемофилии) следует различать структурную и динамическую анемофилию.

Структурная анемофилия. Анемофильным растениям свойственна сыпучесть пыльцы, связанная с отсутствием или малым количеством клеящих веществ и жирных масел на поверхности пыльцевых зёрен. Пыльцевые зёрна по этой причине не склеены, обособлены друг от друга и сухие.

Дальность рассеивания пыльцы анемофильных растений изучается методом экспонирования предметных стёкол, смазанных вазелином или глицерин-желатином, размещённых (выставленных) навстречу потоку воздуха (ветра) на разном расстоянии от изучаемого цветущего (материнского) растения, на разной высоте от поверхности почвы, в разном положении: горизонтально, вертикально, под различным углом, а также выставленных в определённое время суток.

Экзина пыльцевых зёрен энтомофильных растений тонкая, поэтому их пыльца очень чувствительна к сухости воздуха и быстро утрачивает жизнеспособность. Рыльца более долговечны, могут сохраняться несколько суток.

Жизнеспособность пыльцы определяется методом её проращивания в чашках Петри на агаризированном сахаре.

Несмотря на предположение о способности пыльцы анемофильных растений разноситься движением воздуха на большие расстояния от материнского

растения, обеспечивающейся лёгкостью и летучестью пыльцы, тщательные исследования выявили, что жизнеспособная пыльца большинства таких растений разносится относительно недалеко. При этом большое значение имеет высота растений с «пылящими» соцветиями (цветками).

Рассмотрим факторы и приспособления, способствующие ветроопылению.

Так как большая листовая масса растений препятствует распространению пыльцы листопадных деревьев умеренного пояса, цветение их происходит либо до распускания листьев (ольха клейкая, ольха серая, лещина обыкновенная и др.), либо одновременно с распусканием листьев (берёза повислая, берёза пушистая, дуб черешчатый и др.).

У ветроопыляемых растений соцветия обычно возвышаются над листовой массой (злаки, осоки, подорожники).

У луговых растений с неподвижными соцветиями тычиночные нити, находящиеся в скрученном состоянии, при усилении ветра резко распрямляются, и пыльца выбрасывается из пыльников в воздух.

Рыльца цветков злаков устроены как «собиратели» пыльцы; оседание пыльцы идет тем активнее, чем больше скорость ветра при пылении растений.

Ограниченность времени и быстрота рассеивания пыльцы особой конкретного вида растений (в частности злаков) обеспечивает вероятность попадания пыльцы на рыльце пестика растений тех же самых видов (которым принадлежит пыльца), что создаёт более высокую насыщенность пылью воздуха около соцветий, чем при растянутом цветении и при вялотекущем его характере. Это способствует эффективности опыления и характеризует экономность анемофилии как приспособительного механизма опыления растений.

Не только структурные особенности цветка и пыльцы, но и динамика самого процесса опыления имеет важное приспособительное значение для опыления ветром.

Динамическая анемофилия. Динамика процесса цветения и опыления определяет наиболее важные и специфические приспособления к опылению ветром. Динамическая анемофилия проявляется в суточной ритмике цветения и опыления, то есть в приуроченности цветения и опыления конкретного вида к определённом периоду суток и в её динамике.

По мнению А.Н. Пономарёва (1964), приуроченность цветения и опыления к тому или иному периоду суток у большинства видов злаков столь определённые и постоянные, что должны считаться хорошим видовым признаком, не менее значимым, чем какие-либо морфологические признаки. Это утверждение весьма справедливо и для целого ряда растений других систематических групп. Время начала раскрытия цветков, начала активного пыления обусловлено генетически и присуще каждому виду.

Суточная ритмика цветения и опыления — замечательный феномен анэкологии ряда групп растений. Он заключается в том, что цветение и опыление у каждого вида (и даже отдельных внутривидовых таксонов — подвидов, разновидностей и форм) приурочено к определённой времени суток. Это явление трактуется сейчас как важнейшее приспособление к перекрёстному опылению (опылению ветром) и как существенный таксономический признак, успешно используемый в систематике растений.

Динамика цветения растений изучается методом количественного учёта как отдельных раскрывшихся цветков, так и целых соцветий.

Пронумерованными этикетками отмечаются соцветия у разных наблюдаемых особей в популяции растений изучаемого вида. Поблизости с растениями на уровне соцветий устанавливаются измерительные приборы для фиксации показателей температуры (термометр) и относительной влажности воздуха (аспирационный психрометр Ассмана или гигрометр), освещённости (люксметр), силы движения воздуха (анемометр) или соответствующие приборы самописцы — термограф, гигрограф и т. д.

При раскрывании цветков производится их подсчёт (у раскрывшихся цветков пинцетом удаляются пыльники).

При постепенном характере раскрывания цветков подсчет производится через равные промежутки времени, например, в 10, 15, 30 минут, то есть в течение всего суточного периода цветения.

При взрывном характере — сразу после взрыва цветения; если таких взрывов несколько, то отмечается, что цветение носит порционный характер. Подсчитываются цветки каждой порции (внутри порции) и суммируются.

Степень различия фенологических сроков и суточного времени цветения у разных внутривидовых таксонов характеризуют степень систематической дифференциации как между конкретными (отдельными) родственными видами, так и между отдельными внутривидовыми таксонами. Совпадение сроков и суточного времени цветения разновидностей служит доказательством их систематической близости в пределах одного вида, а несовпадение сроков и ритмики цветения обеспечивает биологическую изоляцию или частичное биологическое разобщение и способствует формированию их таксономического обособления и расхождения в эволюционном аспекте.

В отечественной литературе этот вопрос был впервые поставлен профессором А. Н. Пономарёвым (Пономарёв, 1959, 1969; Пономарёв, Русакова, 1968), высказавшим мнение о вероятной роли биологической изоляции, вызванной несовпадением суточных периодов опыления, в симпатрическом видообразовании у злаков. Более поздние исследования подтвердили, что биологическая изоляция по срокам цветения характерна и для других групп растений.

4. Прикладные аспекты антэкологии

Прикладная антэкология позволяет применять на практике выявляемые в ходе антэкологических исследований закономерности цветения и опыления растений.

В прикладной антэкологии изучаются процессы опыления сельскохозяйственных, 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;
- нормирование работы медоносных пчёл для получения максимальных медосборов;
- опосредованное влияние опыления на повышение урожайности семян и плодов;
- пыльцевой мониторинг атмосферы по сезонам года;
- влияние экологических факторов на процесс эмиссии пыльцы, её распространение и длительность сезона палинации;
- прогноз и оценка экологических рисков волн пыления и пыльцевой аллергии (поллинозов) на здоровье человека;
- таксономические признаки пыльцы и географические различия пыления таксонов;
- механизмы циркуляции и распространения пыльцевых зёрен и дальний транспорт пыльцы в атмосфере и др.

В целом, по данным аспектам исследуются: 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 на энтомофильных и анемофильных растения; мёдопродуктивность пасек; опылительная 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.

Антэкологические исследования, несомненно, также должны занимать достойное место при изучении популяций охраняемых растений (Демьянова, 2006). В большинстве работ по природоохранной тематике предметом исследования является возрастная структура популяций и жизненность особей. Оценка состояния ценопопуляций редких видов растений подчас просто констатирует сложившуюся ситуацию, по сути дела никак её не объясняя. Опылительные механизмы в значительной мере определяют систему скрещивания у того или иного вида, что, в свою очередь, обуславливает стратегию и тактику выживания, неодинаковую у разных видов. Как известно, в зависимости от набора приспособлений в разных сферах жизнедеятельности устойчивость к агрессивной среде будет неодинаковой у разных растений. Вот этот запас (или лимит) прочности в системе скрещивания как раз практически не изучается, хотя в жизненном цикле охраняемых растений прежде всего следует находить самые уязвимые места. При изучении систем скрещивания у охраняемых растений важно выяснить, какой лидирующий тип опыления у изучаемого растения — перекрёстный либо самоопыляемый, — или исследуемый вид имеет смешанную систему скрещивания. Последняя способна в определённой мере нивелировать эффект недостатка опылителей у энтомофилов (Демьянова, 2010).

5. Рекомендуемая литература

1. *Девятков А. Г., Зернов А. С.* Антэкология и карпология: учебное пособие к спецкурсам / Под ред. Д. Д. Соколова и А. П. Сухорукова. — Москва : Товарищество науч. изданий КМК, 2023. — 178 с.
2. *Демьянова Е. И.* Антэкология: учебное пособие по спецкурсу. — Пермь : Пермский гос. ун-т, 2010. — 116 с.
3. *Иванов Е. С., Водорезов А. В., Бирюкова Е. В., Губин В. В.* Антэкология и рациональное использование продуктов пчеловодства: учебное пособие. М. : РУСАНС, 2024. — 350 с.
4. *Иванов Е. С., Кочуров Б. И., Муртазов А. К., Бирюкова Е. В.* Теоретическая и прикладная экология и антэкология в аграрном природопользовании // Региональные геосистемы. — Белгород: Изд-во Белгор. гос. нац. исслед. ун-та, 2021. — Т. 45. № 1. — С. 5–7.
5. *Пономарёв А. Н.* Изучение цветения и опыления // Полевая геоботаника. — Москва; Ленинград, 1960. — Т. 2. — С. 9–19.
6. *Пономарёв А. Н.* Предмет и некоторые аспекты антэкологии // Вопросы антэкологии: материалы к симпозиуму по антэкологии. — Пермь; Ленинград : Наука, 1969. — С. 43–45.
7. *Фегри К., Л. ван дер Пейл.* Основы экологии опыления. — Москва : Мир, 1982. — 377 с.

Содержание

| | |
|--|----|
| Введение | 3 |
| 1. Краткий очерк развития антэкологии | 4 |
| 2. Понятие о типах и способах опыления растений | 6 |
| 2.1. Способы перекрёстного опыления | 7 |
| 2.1.1. Биотическое опыление | 7 |
| 2.1.2. Абиотическое опыление | 12 |
| 2.1.3. Совмещение энтомофильного и анемофильного способов опыления (амбофилия). | 14 |
| 2.2. Приспособления растений к самоопылению | 16 |
| 3. Методы изучения цветения и опыления растений | 18 |
| 4. Прикладные аспекты антэкологии | 24 |
| 5. Рекомендуемая литература | 26 |

**Антэкология.
Методические рекомендации
по изучению цветения и опыления
растений**

Составители: А. В. Панин, Л. П. Худякова

Корректор: Надежда Маркова

Дизайн и вёрстка: Максим Буланов

АНО ИД «Народное образование»
109341 Москва, ул. Люблинская, д. 157, корп. 2
E-mail: narob@yandex.ru
www.narodnoe.org