

С. М. Хнзорян

## О роли жесткокрылых в опылении цветов

Вопрос с взаимосвязях цветов и насекомых опылителей давно уже привлекает внимание биологов. Однако сложная и длинная история становления этих взаимосвязей остается еще в значительной мере неясной, несмотря на ее большой интерес с точки зрения как морфолога, так и филогенетика; при этом особые трудности вызывает восстановление хода эволюции процесса энтомоопыления, отразившегося как на строении цветка, так и на строении насекомых опылителей. Хотя мы ничего точного не знаем на этот счет, имеется основание полагать, что первыми опылителями цветов оказались жесткокрылые, так как они представляют древнейшую ветвь насекомых, посещающих цветы. К сожалению, данные о значении жесткокрылых, как опылителей цветов, крайне скудны даже для таких стран, как Европа, энтомофауна которой сравнительно хорошо изучена. Поэтому в данной статье мы хотим привести некоторые из наших наблюдений над жуками, посещающими цветы; эти наблюдения проводились в разных странах Европы и за последние 5 лет в Армянской ССР, но носили случайный характер и, в частности, не стремились выявить роль жука в опылении цветов.

Громадное большинство жесткокрылых, развивающихся за счет растений, приурочено к цветковым растениям, и на споровых в Европе известны лишь следующие формы:

а) большая, разнообразная и довольно хорошо обособленная группа мицетофагов;

б) несколько фитофагов, развивающихся на папоротникообразных, а именно: 1) на хвощах: оба вида долгоносиков из рода *Grypidius*; несколько видов обширного рода *Vagous*, представители которого приурочены к разным болотным, в том числе и подводным растениям (*Equisetum*, *Alisma*, *Frankenia*, *Potamogeton*, *Myriophyllum* и др.), в стеблях которых они развиваются, часто никогда не вылезая из воды; 2) на *Azolla*: долгоносик *Stenopelmus rufinasus* Gyll., завезенный из Америки вместе с растением-хозяином в Западную Европу и всюду там с ним встречающийся.

Фауна голосеменных богата жесткокрылыми, но их цветы посещают лишь немногие виды. Так как эти растения опыливаются ветром, можно полагать, что насекомые бесполезны для растения, но это положение заслуживало бы проверки. Во всяком случае на цветах хвойных мы находили следующие виды:

*Сосна*. *Rhinomacer attelaboides* F. и *Diodyrhynchus austriacus* Ol., оба из бедного видами реликтового семейства *Nemonychidae*; ли-

чинки этих жуков развиваются в мужских соцветиях сосен (в Европе это семейство насчитывает еще два вида рода *Nemophis*, развивающихся в цветах *Delphinium*: европейский *N. lepturoides* L. на *D. consolida* L. и араксинский эндем *N. pubescens* Reitt. на *D. persica* Boiss.; оба эти вида всегда держатся на цветах кормового растения). Многочисленные и разнообразные щелкуны, личинки которых живут в почве, питаются корнями. Некоторые листоеды из рода *Luperus*, которые всегда держатся на соснах (личинки развиваются в почве). Долгоносики *Brachonux pineti* Паук. и *Anthonomus varians* Паук — оба вида развиваются на сосне. *Plinus dubius* Strm., личинка которого развивается, очевидно, в завядших мужских соцветиях сосны. Те точильщики из рода *Ernobius*, личинки которых развиваются в сосновых шишках. *Nylophilus nigrinus* Germ. вероятно случайный гость (жук и личинка — хищники и развиваются на сосне).

*Ель.* На цветах изредка встречаются булавоусые из родов *Corticaria* и *Cryptophagus*, вероятно случайные посетители цветов. Следует также ожидать нахождения тех точильщиков из рода *Ernobius*, которые развиваются в еловых шишках.

*Можжевельники.* Долгоносик *Nanophyes (Nanodiscus) transversus* A., личинки которого развиваются в плодах можжевельников и туй. Трубоверт *Aeletes tubicen* Boh., развивающийся на можжевельниках и кипарисах.

*Хвойниковые.* Фауна жесткокрылых хвойниковых состоит из близких родов долгоносиков: *Охуопух*, *Рагохуопух* и *Неохуопух*, специфически приуроченных к этим растениям и особенно богато представленных на Кавказе. Единственный наблюдавшийся нами вид *O. lupatus* Reitt. встречается в большом количестве в окрестностях Еревана в апреле на цветущих *Ephedra procera* F. et M.; в другие месяцы года этот долгоносик нам никогда не встречался.

*Пальмы.* Фауна пальм в Европе насчитывает лишь двух долгоносиков из рода *Derolomus*, развивающихся в мужских соцветиях пальмы *Chamaecops*, и одного короеда (*Coccotrypes dactyliperda* F.), развивающегося в финиках.

*Однодольные.* Цветы однодольных привлекают мало жесткокрылых, даже когда опыление производится насекомыми. Мы можем привести здесь лишь следующие примеры.

На ежеголовниках и рогозах: несколько листоедов радужниц (*Dopacia*, *Plateumaris*), развивающихся за счет этих растений. Взрослые часто на цветах, особенно в вечерние часы.

На рясковых: *Tanysphyrus lemnae* Паук., развивающийся на ряске и, может быть, полезный растению (разносчик семян?).

На аройниковых: характерный вонючий запах многих аройниковых привлекает карапузиков из рода *Sarginus*, которые иногда массами заполняют парус цветка. Эти виды развиваются за счет разных двукрылых на падали, навозе и растительных отбросах.

На злаках: на цветах злаков мы встречали лишь кузек, мягкотелок (*Henicopus*, *Dolichosoma*) и пыльцеедов (*Omophlus*, *Podonta*, *Stenopus*), питающихся пылью. Утром и вечером также попадают некоторые жужелицы зерноеды (*Amara*, *Zabrus*, *Orphonus*), иногда питающиеся пылью и тычинками злаков. Наконец, на колосьях *Calamagrostis* держатся долгоносики *Barytychius*.

В цветах *Juncus* развиваются представители рода *Cateretes* (сем. блестянок), взрослые особи которых полифаги.

На лилейных жуки очень редки. Только род *Allium* привлекает некоторые виды, особенно пестряков из рода *Trichodes*, которые иногда, например, в долине Аракса, систематически избирают их цветы.

Следует отметить, что листоеды из родственных родов *Crioceris* и *Lilioceris*, развивающиеся первые на спаржах, а вторые на лилиях, ландышах и Соломоновой печати, нам на цветах никогда не встречались, хотя обычно появляются в момент цветения растения хозяина.

На цветах касатиков (*Iris pseudacorus*) держатся листоеды из рода *Plateumaris* и долгоносики из рода *Mononychus*. Эти виды часто серьезно повреждают цветы. Там же встречается узкотелка *Oedemera crassicollis* Gyll. На *Stratiotes* известны долгоносики из рода *Bagous*, о которых мы говорили выше, но на цветах мы их никогда не находили. То же можно сказать о других видах этого рода, в частности о тех, которые развиваются на *Alisma* или *Potamogeton*.

На *Sagittaria*, *Butomus*, *Phragmites*, *Glyceria*, *Carex*, *Scirpus*, *Potamogeton* встречаются разные радужницы, часто заползающие в цветы кормовых растений. На этих же растениях развиваются также долгоносики (*Notaris*, *Thryogenes*, *Rhinoncus*, *Phytobius*, *Sphenophorus*, *Icaris* и др.), однако никогда не поднимающиеся на цветы.

На *Hydrocharidaceae*, в противовес литературным данным, мы жесткокрылых никогда не встречали.

*Двудольные.* Цветы двудольных привлекают очень большое количество жесткокрылых, перечислить которых не представляется возможным. Поэтому мы здесь ограничимся рассмотрением видов, посещающих лишь наиболее примитивные из наших семейств, а для прочих приведем общие замечания, в которых отразим наиболее обычные примеры взаимоотношений жесткокрылых и цветов.

Семейство лютиковых мало привлекает жуков. На *Delphinium* встречаются лишь вышеупомянутые *Nemolux*. На анемонах в альпийской зоне коротконадкрылые из рода *Anthobium*, развивающиеся в этих цветках; в лесной зоне разные блестянки из рода *Meligethes*, личинки которых свойственны другим растениям. На видах рода *Adonis* развиваются листоеды из рода *Entomoscelis*, которые, как правило, не посещают цветы. В цветах *Caltha* живет один редкий вид блестянок, *Meligethes coeruleovirens* Foerst. Некоторые виды этого же рода встречаются и на лютиках, хотя ни один из них в их цветах не развивается. На *Aconitum* известно несколько видов долгоносиков и дровосеков (*Agarantia*), но эти виды на цветах не встречаются.

В цветах кувшинок обычна радужница, *Donacia crassipes* F., изредка туда же залезает и кувшинный листоед (*Galerucella nymphaea* L.), который, однако, нормально держится на листьях кувшинок, служащих ему пищей. На цветах *Fumaria* мы никогда не видели жесткокрылых, хотя некоторые скрытнохоботники развиваются на этом растении.

Для прочих семейств двудольных мы рассмотрим здесь следующие случаи:

А. Виды, развивающиеся в цветах или плодах: среди многочисленных жесткокрылых, развивающихся в цветах, некоторые виды в имагинальной фазе систематически придерживаются цветов растения хозяина, другие же многоядны. Так, большинство долгоносиков, развивающихся в завязях цветов, всегда встречается в этих цветах. В качестве примеров можно указать на роды: *Miarus*, свойственный колокольчиковым (*Campanula*, *Phyteuma*, *Jasione*, *Migneauxia*), *Gymnetron* (*Plantago*, *Linaria*, *Matricaria*, *Veronica*, *Verbascum*, *Scrophularia* etc.), *Nanophyes* (*Erica*, *Lythrum*, *Peplis*, *Sedum*, *Umbilicus*), *Corimalia* (*Tamarix*), *Balaninus* (дуб, каштан, ольха, береза, вишня), *Balanobius* (ивы, дуб), *Anthonomus* (разные древесные и кустарниковые розоцветные, ильмы, каркас и др.), *Dorytomus* (ивовые), *Bradybatus* (клены), *Lygnodes* (ясень) и др. Трубнокрытые, особенно те, личинки которых развиваются в плодах (*Rhynchites*), обычно также придерживаются цветов кормовых растений. Наоборот, блестянки (сем. *Nitidulidae*) в имагинальной фазе часто проявляют большую полифагию, тогда как их личинки более или менее приурочены хотя бы к одному семейству. Так, большинство видов обширного рода *Meligethes* встречается на разнообразнейших цветах, тогда как их личинки—олигофаги (и заселяют крестоцветные, губоцветные, колокольчиковые, бобовые, бурачниковые и. реже, другие семейства). Однако виды подрода *Acanthogethes*, свойственные бобовым и родам *Cistus*, *Potentilla* и *Helianthemum*, всегда встречались нам на кормовых растениях.

Также приурочены к хозяину (*Solanum*) оба вида родственного рода *Pria*, тогда как в роде *Brachypterolus* наряду с одним строго приуроченным видом (*B. vestitus* Kiesw. на *Antirrhinum majus* L.) известно несколько полифагов.

Среди прочих жесткокрылых, развивающихся в цветах или плодах, можно указать на роды *Micrambe* (сем. *Cryptophagidae*), *Olibrus* (сем. *Phalacridae*)—последний на разных сложноцветных, *Urodon* (сем. *Urodonidae*) на крестоцветных и резеде, *Lochmaea crataegi* Forst. (сем. листоедов) на боярышнике. Все указанные формы—олигофаги, и имаго всегда придерживаются цветов хозяина. Наоборот, зерновки, которые все развиваются в плодах, в имагинальной стадии обычно полифаги. Наконец, среди коротконожек и мягкотелок есть виды, развивающиеся в цветах (*Anthobium*, *Dapasaena* и т. д.) и являющиеся то полифагами, то олигофагами.

Особое место занимают долгоносики из рода *Larinus*, развивающиеся в прицветнике разных чертополохов (*Echinops*, *Cousinia*, *Centaurea*, *Leuzea*, *Pallenis*, *Scolymus*, *Serratula* и др.). Обычно жук откладывает яички в еще нераспустившийся цветок, а затем его покидает; таким образом, он не может способствовать его опылению. Однако личинки, развивающиеся в прицветнике, выделяют сладкие вещества, состоящие из почти чистого сахара, привлекающие разных насекомых, особенно бронзовок, которые, часто массами, облепляют уже распустившийся цветок, глубоко залезая в соцветие. При этом некоторые виды проявляют определенную избирательную способность. Так, в долине Аракса мы регулярно встречали бронзовок *Potosia funesta* Mén. и *Aethiessa rugipennis* Burm. на цветах *Echinops sphaerocephalus* L., заселенных *Larinus oporordi* F.; на берегу Средиземного моря—*P. affinis* Andersch на цветах *Oporodon achantium* L., заселенных *L. cyparae* F. и т. д. Таким образом, опыление цветка требует здесь совокупного воздействия двух жуков. Заметим, что виды рода *Larinus* очень обычны и что редко можно найти цветок чертополоха, не содержащий хотя бы одной личинки долгоносика.

Б. Жуки, развивающиеся на растениях, но не за счет цветов или плодов. Для этой группы видов характерно появление имагинальной стадии жука в момент цветения растения хозяина, даже если взрослый жук никогда не посещает цветы, хотя его выплаживание могло произойти много раньше. Исключения из этого правила наблюдаются главным образом среди видов, развитие которых связано с распусканием почек или листвы (если оно не совпадает с периодом цветения) и для некоторых ксилофагов. Что же касается приверженности имаго к цветам, то она различна для разных систематических групп жесткокрылых. Так, среди долгоносиков большинство видов избегает цветов; у листоедов на цветах встречаются представители *Camptosomata* и *Euroda* (кроме трибы *Criocerini*), у дровосеков цветы посещают только виды подсемейства *Cerambycinae*, у златок роды *Anthaxia* и *Asmaeodera*, а также *Coraeus elatus* Marsh. и т. д. При этом, если вид развивается на растении, опыляемом насекомыми, жук обычно посещает только его цветы. В противном случае часто выбирается один или несколько видов цветов. Однако этот выбор может меняться со стацией, так что разные популяции одного и того же вида могут иметь разное поведение. Например, в западном Средиземноморье златки, посещающие цветы, систематически придерживаются желтых цветов (*Hieracium*, *Ranunculus* и др.), тогда как в Армении те же виды предпочитают цветы ромашек (*Pyrethrum*, *Anthemis*, *Matricaria*).

В Альпах дровосеки проявляют особое предпочтение к цветам борщевников, тогда как в Армении эти цветы мало привлекают жуков (правда, наши борщевники не тождественны альпийским). Можно также указать, что, в зависимости от условий среды, один и тот же вид иногда привлекается цветами, а иногда и нет. Например, широко распространенный мускусный усач (*Aromia moschata* L.), в зоне

островных лесов и в Армении, по нашим наблюдениям, на цветах никогда не встречается, тогда как в средиземноморских странах его часто можно видеть на зонтичных. То же можно сказать о *Nesydalis ulmi* Chev. и некоторых других жесткокрылых.

В. Жуки, развитие которых не связано с растениями или развивающиеся в почве. В этой группе также можно насчитать большое количество видов, имаго которых посещают цветы, например, среди нарывников, пыльцеедов, мягкотелок, булавоусых, коротконадкрылых, пестряков и др.; однако настоящая причина этих посещений, а тем более выбора того или иного растения, не всегда ясна, особенно для видов, экология которых недостаточно изучена. Поэтому мы здесь коснемся лишь некоторых наиболее простых случаев:

1. Выбор цветка объясняется как защитное приспособление. К этой категории, в частности, можно отнести следующие примеры:

а) Жук придерживается колючих цветов или растений.

Вообще всякие колючие растения являются излюбленным местом пребывания разнообразнейших насекомых, в том числе и видов, не имеющих с ними никакой связи (например, красотелы часто прячутся в можжевельники, хотя питаются исключительно определенными гусеницами, на этом растении никогда не встречаемыми, очевидно с целью защиты от птиц и грызунов; многие долгоносики, развивающиеся на травянистой растительности, часто массами собираются на сосновых ветках и пр.). Колючие цветы выбираются часто с той же целью. Так, многие нарывники посещают мордовники и *Eryngium*. Наиболее обычны на колючих цветах плохо летающие формы: бронзовки, щелкуны, шпанки, *Rhipiphoridae* и т. д. Наоборот, быстро летающие златки на колючих цветах очень редки. Часто выбор цветка специфичен. Так, на берегу моря *Eryngium maritimum* L. систематически посещается видами: *Bruchidius cinerascens* Gyll., *Stenalia testacea* F., *Stenoria apicalis* Latr., *Stenostoma coeruleum* Petagna. Первый из этих видов развивается на этом растении, образ жизни второго неизвестен, третий развивается в сотах пчелиных, а четвертый в корнях *Eryngium*.

б) Жук в цветке находит убежище.

Примером такого случая могут служить жуки из рода *Antherophagus*, развивающиеся в гнездах шмелей. Имаго держится на цветах в ожидании шмеля, к лапкам которого прицепляется и, таким образом, переносится в его гнездо, где и откладывает свои яйца. При этом, поскольку мы могли судить, он не питается цветами, но отыскивает глубокие цветы, в которых ему легко спрятаться. Особенно любит губоцветные (*Melittis*, *Lamium*), менее — некоторые другие (*Symphitum*, *Campanula*). На бобовых нам никогда не встречался, несмотря на их частую посещаемость шмелями, вероятно ввиду неподходящего строения цветка.

В качестве другого подобного примера можно сослаться на поведение степных пластинчатоусых из рода *Glaphyrus*.

Самки этих видов встречаются на сложноцветных и зарываются в цветок настолько, что видимым остается лишь конец брюшка. Спаривание происходит тут же, но при этом самец остается видимым и, следовательно, беззащитным. Прибавим, что эти виды охотно придерживаются колючих цветов.

в) Жук преследует криптический эффект.

Примеры криптического эффекта на цветах очень редки. Мы можем здесь привести только единственный нам известный случай. Многие златки, окрашенные в чернобурый цвет (подрод *Melanthaxia* из рода *Anthaxia*), систематически встречаются на желтых соцветиях (особенно одуванчиках), которые перед полным распусканьем имеют в своем центре черное пятно из еще не распустившихся венчиков, очень похожее на златку, сидящую в цветке, как по цвету, так и по объему. Прибавим, что златка всегда садится в самый центр цветка, но иногда на один цветок слетается несколько златок, и криптический эффект нарушается. Ни один из многочисленных видов ярко окрашенных *Anthaxia*, наоборот, на одуванчиках не встречается.

г) Жуки привлекаются запахом.

Хотя реакции жуков на запахи вероятно существенно отличаются от наших, однако в некоторых случаях можно установить бесспорную взаимосвязь между запахом цветка и видовым составом посетителей. Так, мы уже приводили пример ароидных. Другим примером могут служить цветы бузины, на которых встречается специфический род *Heterhelus* (сем. *Nitidulidae*), образ жизни которого не изучен. Кроме этого, можно указать на виды хотя и многоядные, но явно предпочитающие бузину: пестряки, некоторые бронзовки и блестянки. Напомним, что цветы бузины не имеют нектара. В других случаях запах может играть отпугивающую роль. Так, существует много цветов, на которых жесткокрылые никогда не встречаются.

д) Жук привлекается другими насекомыми.

Известен ряд видов жуков, имаго или личинка которых являются хищниками и охотятся на цветах, как некоторые пауки. К этой группе принадлежат многие мягкотелки, которые цветами не питаются, но часто бывают покрыты пылью. Выбор цветка очевидно определяется пищевым режимом. Так, виды рода *Malachius*—полифаги и посещают разные цветы, *Divales*, наоборот, мы встречали лишь в цветах *Cistus* и т. д.

е) Выбор цветка связан с биотопом и моментом лета.

Насекомое вынуждено выбирать те цветы, которые имеются в его биотопе в период лета. Но здесь следует отметить следующий момент: ранней весной взрослые жуки, как правило, гораздо многочисленнее других возможных опылителей, особенно бабочек, редко зимующих в имагинальной стадии; поэтому многие раноцветущие растения должны опыляться только жуками, у нас особенно оленками, которые при этом сильно повреждают опыляемый цветок.

ж) Опыление цветов, лишенных нектара.

Для таких цветов роль жесткокрылых вероятно значительна и заслуживает специального внимания. Так, цветы больших маков (*Papaver orientale* L.) в Армении часто бывают заполнены жуками из рода *Amphicoma*. Любопытно отметить, что в пестике этих маков развивается долгоносик *Ceutorrhynchus albiovittatus* Germ. Этот вид откладывает свои яички в нераспустившиеся бутоны маков, в цветах никогда не встречается, в противовес своим родственникам *C. maculata-alba* Hrbst и *dentatus* Panz., развивающимся в маленьких маках, не посещаемых *Amphicoma*. Можно полагать, что долгоносик не может проникнуть в цветок, набитый более сильными конкурентами, и поэтому изменил свой образ жизни. Возможно, что эти нравы выгодны и растению, так как большие цветы мака, привлекающие *Amphicoma*, не нуждаются в долгоносиках, тогда как для маленьких они могут оказаться очень полезными.

Цветы зверобоя, лишенные нектара, также привлекают много жесткокрылых, в основном из тех, которые развиваются на этом растении: *Chrysomela* (5 видов), *Cryptocephalus* (2 вида), *Arion* (1 вид). Однако значение этих насекомых, как опылителей, сомнительно, о чем свидетельствует быстрота, с которой зверобой распространился в Северной Америке, где его энтомофауна отсутствовала.

\* \* \*

В заключение нам остается напомнить, что, хотя у жесткокрылых и неизвестны морфологические приспособления к опылению цветов, столь достопримечательные у других насекомых (только у некоторых нарывников ротовые органы вытянуты в хоботок для сосания нектара), их роль как опылителей несомненно значительна и вызвала вероятно некоторые приспособления и со стороны растений.

Зоологический институт  
АН Арм. ССР

Поступило 7 XII 1953 г.

#### Ս. Մ. ԽՆԾՈՐՅԱՆ

### ԿԱՐԾՐԱԹԵՎԱՎՈՐՆԵՐԻ ԴԵՐԸ ԾԱՂԻԿՆԵՐԻ ՓՈՇՈՏՄԱՆ ԳՈՐԾՈՒՄ

#### Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Թեև կարծրաթևավորների մոտ հայտնի չեն մորֆոլոգիական հարմարանքներ ծաղիկների փոշոտման համար, սակայն նրանց դերը որպես փոշոտողներ, անշուշտ մեծ է:

Այս հոգվածը տեղեկություններ է տալիս կարծրաթևավորների ընտրողունակութեան մասին տարբեր բույսերի ծաղիկների նկատմամբ, ընտրողունակութեան պատճառները, Տրվում է նաև մի շարք ծաղիկների և մի քանի բույսերի այցելող կարծրաթևավորների դերը որպես փոշոտողներ:

Ծաղիկներին այցելող կարծրաթևավորների հսկայական մեծամասնությունը կապված է երկշաքիլավորների հետ: Սակայն նրանցից մի քանի տեսակներ հանդիպում են մի շարք պտերանմանների և մերկասերմերի ծաղիկների վրա, իսկ երբեմն զարգանում են վերջիններիս պտուղներում կամ ծաղկումն ավարտած արական ծաղիկներում:

Միաշաքիլավորների մեջ ուշագրավ են առավելապես ճահճային բույսերը:

Երկշաքիլավորների ծաղիկները վրա հանդիպում են շատ մեծ քանակությամբ կարծրաթևավորներ: Այդ կարծրաթևավորներից նրանք, որոնք զարգանում են որոշակի բույսի վրա հաճախ, բայց ոչ միշտ, այցելում են միմիայն այդ բույսի ծաղիկներին: