

УДК 581.162.32:575.825

## ОЦЕНКА ПОЛНОГО КОЛИЧЕСТВА И СОСТАВА ПЫЛЬЦЫ, ПЕРЕНОСИМОЙ НА ТЕЛЕ НАСЕКОМЫХ, ПОСЕЩАЮЩИХ РАСТЕНИЯ С ШИРОКИМ КРУГОМ ОПЫЛИТЕЛЕЙ

С.Н. Лысенков

Проведена оценка количества и состава пыльцы на теле насекомых (преимущественно мух), посещающих растения с широким кругом опылителей. Пыльцу смывали, счищали в микропробирку типа эппендорф и подсчитывали с помощью камеры Горяева. Этот подход позволяет получить значительно большие количества пыльцы, чем методы, использовавшиеся в других работах. Показано, что количества пыльцы разных видов растений на теле насекомого не коррелируют друг с другом. Большинство исследованных опылителей-генералистов не проявляют высокой степени цветочного постоянства, перенося значительное количество пыльцы других видов растений. Видимо, существует индивидуальная изменчивость насекомых по предпочтению разных растений.

**Ключевые слова:** опыление, пыльца, двукрылые, жуки.

Для оценки эффективности опылителей используют несколько методов. Такие показатели, как частота посещения и степень цветочного постоянства не учитывают, соприкасается ли насекомое с пыльниками и рыльцем. Определение количества пыльцы, переносимой насекомым на теле, также лишь косвенно позволяет оценить эффективность переноса пыльцы, но обладает рядом преимуществ перед наблюдениями за поведением. В случае растений с большим числом мелких цветков в соцветии этот метод гораздо менее трудоемок, чем более точная оценка эффективности опыления – подсчет пыльцы, оставляемой на рыльце пестика (Zych, 2007). Виды со сходным поведением, но разной морфологией, могут различаться как общим количеством пыльцы на теле, так и загрязненностью посторонней пыльцой.

Работ, оценивающих полное количество пыльцы на теле насекомого, не так много. По-видимому, это связано с трудоемкостью процесса. В настоящее время нет и общепринятого метода подсчета. В некоторых работах способ подсчета пыльцы вообще не описан (Gómez, Zamora, 1992). Некоторые авторы использовали для сбора пыльцы с тела клейкие ленты (Escaverage, Wagner, 2004; Kwak et al., 2005 и др.), другие – фуксиновый гель [этот прием приведен в качестве основного в руководстве (Kearns, Inoue, 1993)]. Такие методы особенно хороши для анализа пыльцы на отдельных частях тела (Paton, Turner,

1985; Lamborn, Ollerton, 2000). Другие исследователи счищали пыльцу с тела насекомых кисточкой (Zych, 2007) и/или смывали этанолом (Bernhardt, 1984; Ne'eman et al., 2006), глицерином (Philipp et al., 2006) или водой (Yeboah Gyan, Woodell, 1987). Крупную пыльцу, как у болотной герани, иногда подсчитывали прямо под бинокулярным микроскопом (Длусский и др., 2000). Чаще всего количество пыльцы на теле разбивают на классы обилия и точно не подсчитывают.

В данном сообщении приведены результаты подсчета пыльцы на теле насекомых, посещающих растения с широким кругом опылителей, с помощью модифицированной методики, при которой процедура смыва пыльцы повторяется несколько раз. Это позволяет удостовериться в том, что на теле не осталось значимых количеств пыльцы.

### Материалы и методика

Оценивали количество и «чистоту» (долю пыльцы того вида растений, на котором насекомое было поймано) пыльцы на теле представителей распространенных групп опылителей. Исследовали представителей трех семейств растений, различающихся размером пыльцы<sup>1</sup>: Ариaceae (мелкая; 0,0033 мм<sup>3</sup>), Asteraceae (средняя; 0,0088 мм<sup>3</sup>), Geraniaceae (очень крупная; 0,9178 мм<sup>3</sup>). Исследованные виды насекомых-опылителей различались по трем параметрам: размеры, опушенность и характер питания.

<sup>1</sup>В скобках приведен объем 1000 пыльцевых зерен по данным Длусского и Лавровой (2001).

Исследовали девять видов: мелкие, не опушенные, питающиеся пыльцой жуки-мягкотелки *Rhagonycha fulva* (Coleoptera: Cantharididae; длина тела 10,5–13,5 мм), собранные только на жабрице порезниковой *Seseli libanotis* (Apiaceae); относительно крупные, передвигающиеся на длинных ногах, питающиеся нектаром толкунчики *Empis tessellata* (Diptera: Empididae; длина тела 8,5–12,5 мм), собранные только на купуре *Anthriscus sylvestris*; мелкая, с жесткими щетинками, питающаяся нектаром и пыльцой муха *Phaonia angelica* (Diptera: Muscidae; длина тела 7–9 мм), собранная на купуре, чертополохе *Cordus crispus* (Asteraceae) и болотной герани *Geranium palustre* (Geraniaceae); питающиеся пыльцой мухи-журчалки (Diptera: Syrphidae), как мелкие *Sphaerophoria menthastris* (длина тела 8–10 мм), собранные на ромашке *Tripleurospermum inodorum* (Asteraceae) и дуднике *Angelica sylvestris* (Apiaceae), так и крупные, опушенные *Helophilus pendulus* (длина тела 11–13 мм, собраны на герани), *Eristalis nemorum* (длина тела 11–12 мм, собраны на сныти *Aegopodium podagraria*) и *E. arbustorum* (длина тела 9–11 мм, собраны на ромашке), крупные, с жесткими волосками, питающиеся нектаром *Sarcophaga carnaria* (Diptera: Sarcophagidae; длина тела 10–16 мм), собранные на жабрице и мелкие опушенные, питающиеся нектаром *Lucilia illustris* (Diptera: Calliphoridae, длина тела 5–10 мм). Сборы проводили летом 2007 и 2008 гг. на Звенигородской биостанции МГУ. На каждом из видов растений отлавливали по 25 особей каждого вида насекомых.

Опылителей ловили на растениях, не используя по возможности сачок, а захватывая их за крылья. Хотя Длусский и др. (2000) указывают, что ловля сачком не влияет на обнаруженное на теле количество пыльцы болотной герани, мы решили использовать сачок как можно реже, так как чаще всего изучали пыльцу гораздо меньшего размера, чем у герани. Пойманное насекомое фиксировали 70%-м этанолом в микропробирке типа эппендорф (фирма «Эппендорф»). На пробирке отмечали дату сбора и вид растения, на котором была поймана данная особь.

Пыльцу с тела насекомого счищали кисточкой и смывали в спирт в тот же эппендорф, в котором хранилась данная особь, так как за время хранения часть пыльцы уже могла отстать от тела. Предварительные опыты показали, что после нескольких минут таких действий новая пыльца с тела насекомого не счищалась. Пыльца, которая могла остаться на кисточке, также смывалась в спирт. Предварительная проверка под бинокулярным микроскопом показала, что после этого сколько-нибудь значимых количеств пыльцы

на кисточке также не остается. Спирт в эппендорфе взбалтывался, чтобы отделить пыльцевые зерна от стенок. После всех этих действий из эппендорфа отбирали пипеткой небольшие количества спирта (их объем зависел от обнаруженной концентрации пыльцы). Содержание пыльцы в пробах оценивали с помощью четырехклеточной камеры Горяева. Для ускорения подсчета и уменьшения ошибки использовали гематоцитометр. По необходимости в эппендорф добавляли воду, чтобы смыть оставшуюся пыльцу. Подсчет прекращали после того, как в нескольких последовательных пробах не обнаруживалось ни одного пыльцевого зерна.

### Результаты и обсуждение

Полученные нами значения количества пыльцы превышают сообщенные ранее другими исследователями. Так, например, в работе Длусского и др. (2000) число пыльцевых зерен на теле крупных сирфид *Eristalis* sp. измерялось сотнями, в то время как у нас – тысячами. Средние значения количества пыльцевых зерен на теле всех групп посетителей пастернака (мухи и божьи коровки) не превышали 500 в работе Зангерла и Беренбаума (Zangerl, Berenbaum, 2009). По данным Зыха (Zych, 2007), значительная часть посещающих соцветия борщевика насекомых вообще не несла пыльцы; тот же порядок количества пыльцы, что и в наших данных (тысячи пыльцевых зерен на особи) – отмечен только на птицах, опыляющих *Banksia ericifolia* (Paton, Turner, 1985). Кроме того, только у одной особи *Phaonia angelica*, пойманной на болотной герани, мы не выявили пыльцы на теле – в цитированных выше работах доля насекомых, не несущих пыльцу, была существенно выше. По-видимому, при использовании других методов недоучитывается часть находящейся на теле пыльцы.

Общее количество пыльцы на теле насекомых разных видов приведено на рис. 1. Для насекомых, пойманных на зонтичных и сложноцветных, дисперсионный анализ показал наличие значимых различий между разными видами опылителей по логарифмам общего количества переносимой на теле пыльцы (в обоих случаях  $p < 0,0001$ ). Наименьшее количество пыльцы, значимо отличающееся от всех других видов, как и ожидалось, обнаружено на *Sphaerophoria menthastris* – самой мелкой из исследованных мух, почти не касающейся телом соцветия, в отличие от сравнимого с нею по размерам жука *Rhagonycha fulva*, активно ползающего по цветкам и переносящего гораздо больше пыльцы. Значимо большее количе-

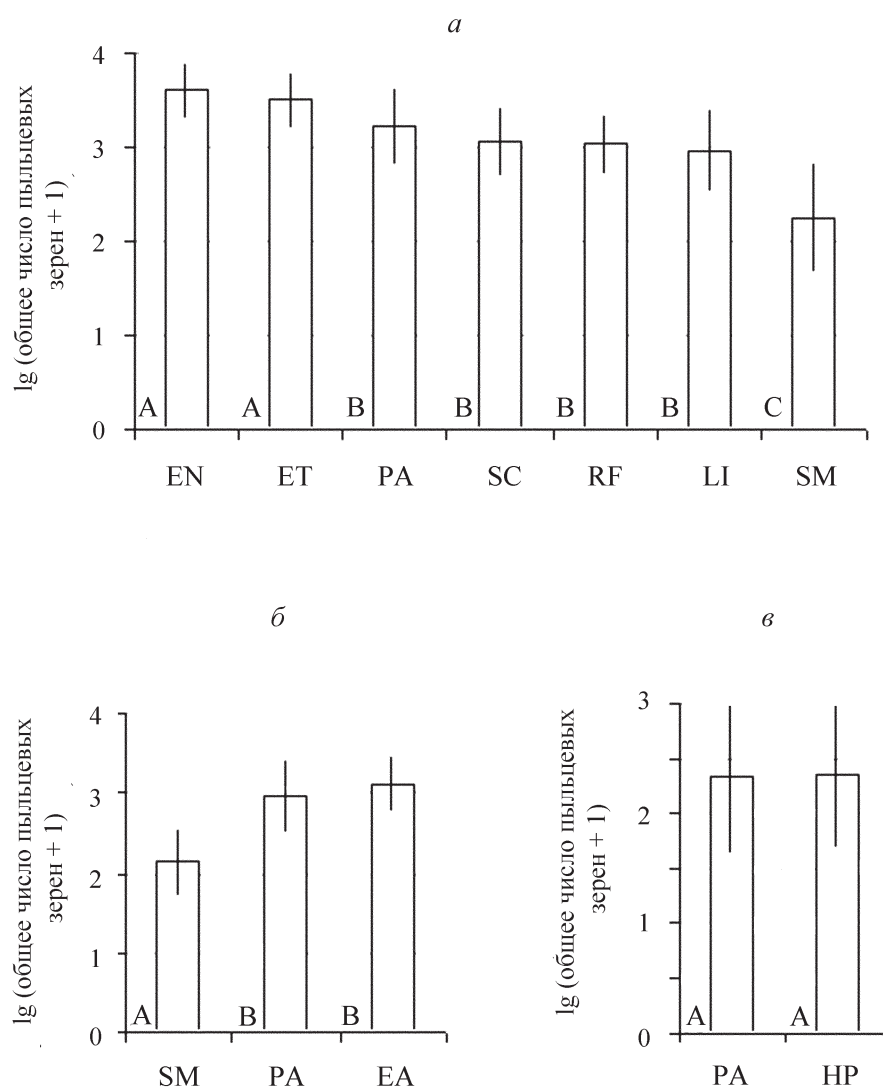


Рис. 1. Логарифм общего числа пыльцевых зерен (приведены средние значения и стандартное отклонение) на теле опылителей, пойманных на: *а* – зонтичных, *б* – сложноцветных, *в* – герани. Виды растений приведены в тексте. Пары видов, возле столбцов которых нет общих букв, значительно различаются. Обозначения видов насекомых: RN – *Rhagonycha fulva*; EA – *Eristalis arbustorum*; EN – *Eristalis nemorum*; ET – *Empis tessellata*; HP – *Helophilus pendulus*; LI – *Lucilia illustris*; PA – *Phaonia angelicae*; SC – *Sarcophaga carnaria*; SM – *Sphaerophoria menthastris*

ство пыльцы обнаружено на теле крупных опушенных сирфид *Eristalis nemorum* и толкунчиков *Empis tessellata*. Последнее неожиданно, так как это небольшое насекомое ходит по соцветиям на длинных ногах и, по-видимому, на его тело попадает пыльца с соседних зонтиков, которых он касается. На сложноцветных растениях достоверно меньше пыльцы, чем два других исследованных вида насекомых, переносит самая мелкая *Sph. menthastris*.

Чем больше на теле насекомого собрано пыльцы одного вида, тем меньше остается места для пыльцы других видов. Поэтому логично предпо-

жить, что количество посторонней пыльцы на теле насекомых должно отрицательно коррелировать с количеством пыльцы того вида растений, на котором оно было поймано. Однако ни для одного вида насекомых, особи которого переносили пыльцу более, чем одного вида растений, не было выявлено значимой корреляции этих показателей (таблица). Таким образом пыльца растений разных видов, по-видимому, не конкурирует друг с другом за место на теле опылителей, что не отменяет возможной конкуренции за место на рыльце пестика (Waser, 1978).

**Коэффициенты корреляции количества пыльцы того вида растений, на котором было собрано насекомое, с количеством пыльцы иных видов растений на теле насекомых**

Семейство растений	Число пыльцевых зерен		Объем пыльцы	
Apiaceae	0,34	0,00	0,5*	0
	EN	ET	EN	ET
	-0,12	-0,2	-0,13	-0,28
	PA	SC	PA	SC
	-0,06	0,31	-0,06	0,31
	LI	SM	LI	SM
Asteraceae	-0,15	-0,30	-0,15	-0,28
	SM	PA	SM	PA
Geraniaceae	-0,32	-0,08	-0,33	-0,09
	PA	HP	PA	HP

Обозначения видов насекомых: EN – *Eristalis nemorum*; ET – *Empis tesseolata*; HP – *Helophilus pendulus*; LI – *Lucilia illustris*; PA – *Phaonia angelicae*; SC – *Sarcophaga carnaria*; SM – *Sphaerophoria menthastri*. Значимый коэффициент корреляции отмечен звездочкой.

Средние значения долей пыльцы зонтичных (рис. 2, а) в общем количестве пыльцы у всех видов насекомых, собранных на представителях этого семейства, были выше 90% и значимо различались только у мягкотелок *Rhagonycha fulva*, не несущих посторонней пыльцы, и наименее «чистой» *Sarcophaga carnaria*. Отметим, что только у жуков-мягкотелок *R. fulva*, специализирующихся на зонтичных, не было обнаружено ни одной особи, несущей пыльцу другого вида растений (рис. 2). Во время сбора это был самый массовый вид посетителей жабрицы – на одном сложном зонтике находились порядка десяти особей, и другие растения в этот период они, по-видимому, не посещали.

Существует значимая сильная отрицательная корреляция средних значений долей пыльцы зонтичных с дисперсией этого показателя ( $r_s = 0,94$ ;  $p = 0,005$ ). Эта зависимость возникает из-за того, что дисперсия растет, а среднее значение падает за счет малого числа особей, несущих мало пыльцы зонтичных. Эта корреляция нарушает одно из предположений дисперсионного анализа, но соответствующий непараметрический критерий (Краскела–Уоллиса) также выявляет значимые различия.

На герани и на сложноцветных доли посторонней пыльцы также значимо различались (рис. 2, б–в). Как на герани, так и на сложноцветных значение этого показателя было значимо выше у *Phaonia angelica*.

Высокая доля посторонней пыльцы на теле этих мух вкуче с высокой дисперсией этого показателя свидетельствует, по-видимому, о низком уровне цветочного постоянства – тенденции на уровне отдельных особей посещать один вид растений, даже если при этом приходится пропускать другие пригодные для питания растения (Waser, 1986). Посетители зонтичных проявляли большее цветочное постоянство, хотя средние значения долей пыльцы растений этого семейства у большинства из них достоверно не различались. Впрочем, в данном случае дисперсия повышается, а среднее значение снижается за счет наличия нескольких особей с низкой долей пыльцы зонтичных, что может указывать на существование индивидуальных различий в предпочтениях, однако для достоверной проверки этой гипотезы наших данных недостаточно.

Отметим, что среди исследованных посетителей сложноцветных только у крупной журчалки *Eristalis arbustorum* (ни у одной особи) на теле не было обнаружено посторонней пыльцы. Однако этот вид известен как генералист (Длусский, Лаврова, 2001). Причиной такого высокого цветочного постоянства явилось, по-видимому, ценогическое окружение на исследованном участке – относительно близко к ромашке в это время цвел только пастернак посевной *Pastinaca sativa* (Apiaceae). Особи *E. arbustorum* не были зарегистрированы на этом растении – возмож-

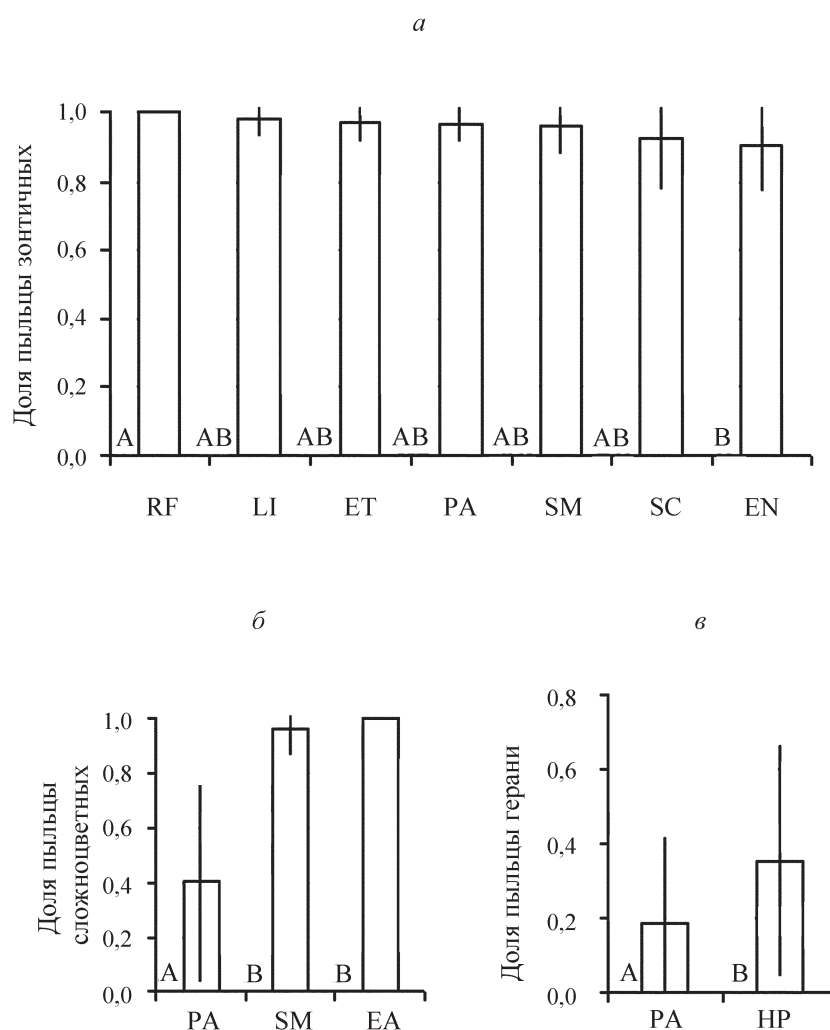


Рис. 2. Доля пыльцевых зерен (приведены средние значения и стандартное отклонение) того вида растений, на котором были собраны опылители, в общем числе пыльцевых зерен на теле. Опылители были пойманы на: *а* – зонтичных, *б* – сложноцветных, *в* – герани. Виды растений приведены в тексте. Пары видов, в столбцах которых нет общих букв, значимо различаются. Обозначения видов насекомых см. на рис. 1

но, оно было менее привлекательным, по сравнению с ромашкой, для этой мухи.

Данные по численности пыльцевых зерен логично дополнить данными по объему пыльцы, так как размер пыльцы разных растений различается на порядки. Прежде всего, можно ожидать, что именно из-за разницы в размерах не была обнаружена ожидаемая корреляция между посторонней пыльцой и пыльцой того вида растений, на котором насекомые были собраны. Однако только в одном случае коэффициент корреляции объемов этих двух групп пыльцы оказался значим, но вопреки ожиданиям был положительным (таблица). Эту положительную корреляцию можно объяснить связью обоих этих показателей с размерами насекомых: на крупном насекомом может

поместиться больше пыльцы. Однако тот факт, что значимая корреляция обнаружена только у одного вида из всех исследованных говорит о том, что такая корреляция скорее всего не существует и проявилась случайно.

Данные по суммарным количеству и объему пыльцы чаще всего также согласованы (сравним порядок видов и достоверность различий на рис. 1 и 3). Посещавшие герань *H. pendulus* ожидаемо несут на теле значимо больший объем пыльцы, чем *Ph. angelica*, а посещавшие зонтичные журчалки *Eristalis nemorum* несут значимо больше пыльцы, чем толкунчик *Empis tessellata*. Однако количество пыльцевых зерен в каждой из этой пар видов значимо не различалось.

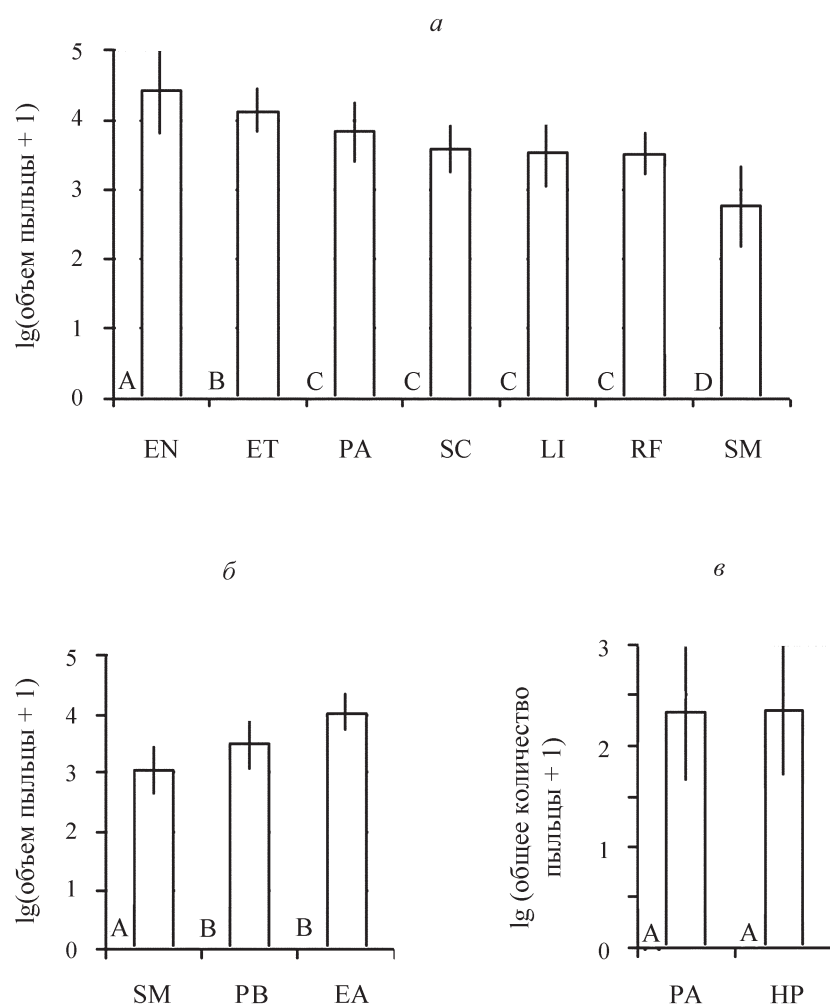


Рис. 3. Логарифм общего количества пыльцы в  $1000 \text{ мм}^3$  (приведены средние значения и стандартное отклонение) на теле опылителей, пойманных на: *а* – зонтичных, *б* – сложноцветных, *в* – герани. Виды растений приведены в тексте. Пары видов, возле столбцов которых нет общих букв, значительно различаются

Сравнение объемных долей (рис. 4) дает результаты, отличные от таковых при использовании долей в общем числе пыльцевых зерен. Хотя на всех семи видах насекомых, собранных на зонтичных, посторонняя пыльца составляла менее 10% от общего числа пыльцевых зерен, только на трех видах (*Rhagoxycha fulva*, *Sphaerophoria menthastri* и *Sarcophaga carnaria*) объемная доля посторонней пыльцы была ниже этого значения. В то же время на сложноцветных и на герани объемная доля посторонней пыльцы была ниже количественной. Это различие очевидно связано с размерами пыльцы – гигантские пыльцевые зерна герани даже в небольшом количестве дают большой объем, а мелкие пыльцевые зерна зонтичных даже

при подавляющем количестве дают небольшой суммарный объем.

Таким образом, все исследованные виды посетителей растений переносят значительное количество пыльцы, не обнаруживаемой другими методами. При этом количество пыльцы одного вида растений не зависит от количества посторонней пыльцы. Большинство исследованных опылителей-генералистов не проявляют высокой степени цветочного постоянства и на индивидуальном уровне. Видимо, существует индивидуальная изменчивость насекомых по этому показателю: отдельные особи могут предпочтительно посещать тот или иной вид из цветущих в данное время.



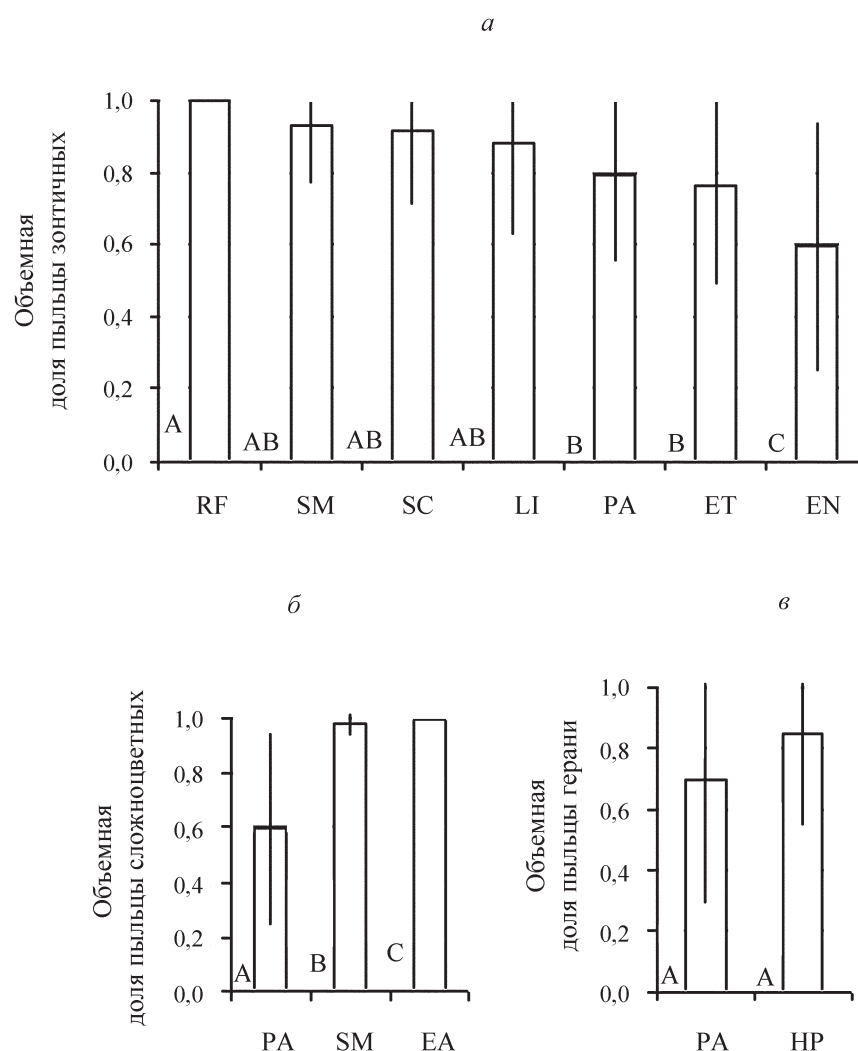


Рис. 4. Доля пыльцевых зерен (приведены средние значения и стандартное отклонение) того вида растений, на котором были собраны опылители, в общем объеме пыльцевых зерен на теле. Опылители были пойманы на: а – зонтичных, б – сложноцветных, в – герани. Виды растений приведены в тексте. Пары видов, в столбцах которых нет общих букв, значительно различаются

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 13-04-01967-а)

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М., Лаврова Н.В. Сравнение имагинального питания некоторых видов журчалок (Diptera, Syrphidae) // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. С. 57–65
- Длусский Г.М., Лаврова Н.В., Ерофеева Е.А. 2000 Механизмы ограничения круга опылителей у иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*) и двух видов герани (*Geranium palustre* и *G. pratense*) // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. С. 181–197
- Bernhardt. P. 1984 The pollination biology of *Hibbertia stricta* (Dilleniaceae) // Plant Systematics and Evolution. 1984. Vol. 147. P. 267–277
- Escaverage N., Wagner J. 2004 Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population // Plant Biology. 2004. Vol. 6. P. 606–615
- Gómez J.M., Zamora R. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system // Oecologia. 1992. Vol. 91. P. 410–418
- Kearns C.A., Inouye D.W. Techniques for pollination biologists. Niwot, 1993. 583 pp.
- Kwak M.M., Hoffmann F., Hunneman H. Pollination quantity and quality in relation to plant population size, flower diversi-

- ty and flower constancy of syrphids in the devil's bit scabious *Succisa pratensis* (Dipsacaceae) // Hoffmann F. Biodiversity and pollination. Flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes. Groeningen, 2005. 224. P.
- Lamborn E., Ollerton J. Experimental assessment of the functional morphology of inflorescences of *Daucus carota* (Apiaceae): testing the 'fly catcher effect' // Functional Ecology. 2000. Vol. 14. P. 445–454
- Ne'eman G., Shavit O., Shaltiel L., Shmida A. Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination // J. Insect Behavior. 2006. Vol. 19. P. 383–401
- Paton D.C., Turner V. 1985 Pollination of *Banksia ericifolia* Smith: birds, mammals and insects as pollen vectors // Australian J. Botany. Vol. 33. P. 271–286
- Philipp, M., Böcher J., Siegismund, H. R., Nielsen, L. R. 2006 Structure of a plant-pollinator network on a pahoehoe lava desert of the Galápagos Islands // Ecography. Vol. 29. P. 531–540
- Waser N.M. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species // Oecologia. 1978. Vol. 34. P. 223–236
- Waser N.M. Flower constancy: definition, cause and measurement // The American Naturalist. 1986. Vol. 127. P. 593–603
- Yeboah Gyan K., Woodell S.R.J. Analysis of insect pollen loads and pollination efficiency of some common insect visitors of four species of woody rosaceae // Functional Ecology. 1987. Vol. 1. P. 269–274
- Zangerl A.R., Berenbaum M.R. Effects of florivory on floral volatile emissions and pollination success in the wild parsnip // Arthropod-Plant Interactions. 2009. Vol. 3. P. 181–191
- Zych M. On flower visitors and true pollinators: the case of protandrous *Heracleum sphondylium* L. (Apiaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2007. Vol. 263. P. 159–179.

Поступила в редакцию 18.12.12

## QUANTITY AND COMPOUND OF POLLEN BEARING ON THE BODIES OF INSECTS IN GENERALIZED PLANT-POLLINATOR SYSTEMS

*S.N. Lysenkov*

Quantity and compound of the pollen bearing by insects (mostly flies), visiting generalist plants differing with the pollen grain size were evaluated. The pollen was washed and cleansed off into an eppendorf and were quantified by Goryaev's chamber. This method yields significantly larger pollen load sizes than were documented in other researches. The quantities of pollen of different plant species does not correlate with each other. The most of studied generalist pollinators do not show high flower constancy bearing significant amount of pollen, belonging not to the plant species from which the insect was collected. Apparently there is individual variation in insect preferences to different plants.

**Key words:** pollination, pollen load, Diptera, Coleoptera.

**Сведения об авторе:** Лысенков Сергей Николаевич – науч. сотр. кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (s\_lysenkov@mail.ru).