

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Ф. Н. ПРАВДИН

**РОЛЬ СТРУКТУРЫ СОЦВЕТИЙ СЛОЖНОЦВЕТНЫХ РАСТЕНИЙ
В ФОРМИРОВАНИИ БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ С ОБИТАЮЩИМИ
В НИХ НАСЕКОМЫМИ**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 9 VI 1948)

Корзинка сложноцветного растения представляет собой высокоорганизованное соцветие, своеобразие структуры которого заключается в скученности цветков, сидящих на общем цветоносе и заключенных внутри общей обертки. Как известно, подобная структура соцветия обеспечивает растению, при наличии большого количества относительно мелких цветков, привлекательность последних для насекомых-опылителей^(1, 2). Представляет интерес выяснить, какую роль играет подобная структура соцветий сложноцветных в формировании биотических связей с обитающими в них насекомыми.

Наши многолетние наблюдения в природе дают основание считать, что средства, которыми корзинки сложноцветных располагают в целях привлечения опылителей и защиты цветков от неблагоприятных воздействий среды, одновременно создают специфические условия, способствующие обитанию в соцветиях определенных форм насекомых. В ряде случаев биология этих последних становится в такой степени приспособленной к обитанию в корзинках, что существование насекомых подобного рода делается невозможным при отсутствии специфических растений-хозяев.

Весьма важным моментом в поведении имаго любого обитателя корзинки является способ, которым насекомое пользуется в целях помещения яйца в надежное место. Среди внутрикорзиночных обитателей сложноцветных распространены три основных типа откладки яиц: 1) откладка внутрь соцветия сверху, 2) откладка под листочки обертки и 3) откладка внутрь соцветия через ткани обертки и цветоноса. Первый тип откладки яиц широко распространен среди обитающих в корзинках трипсов, жуков, бабочек, двукрылых и перепончатокрылых. Наиболее примитивной его формой являются те случаи, когда насекомые, проникая в раскрытую корзинку сверху, откладывают яйца между цветками (например, *Pegohylemyia seneciella* Meade, пестрокрылка родов *Ensina*, *Trypanea* и др., сафлурный долгоносик *Larinus syriacus* Gyll.)⁽³⁻⁵⁾. В ряде случаев при таком способе откладки самки видов, обладающих длинным яйцекладом, могут откладывать яйца в корзинку, находящуюся еще в фазе бутонизации. Так, обитающая в корзинках *Cirsium* пестрокрылка *Euribia stylata* F., опускаясь на вершину бутона, легко просовывает яйцеклад между начинающимися расходиться листочками обертки.

Для некоторых видов бабочек, обитающих в крупных корзинках представителей триб *Cynareae* и *Heliantheae*, чрезвычайно характерна откладка яиц в трубку сросшихся пыльников (*Homoeosoma nebulella* Hb., *Feltia subgothica* Haw.)^(6, 7). При способе откладки яиц, когда

насекомые проникают в соцветие сверху, корзинки не всех сложноцветных одинаково доступны для форм, летающих в сумерки или в ночное время. Соцветия, закрывающиеся на ночь, лучше изолируют свои цветки от посещения такими насекомыми. Наоборот, соцветия незакрывающиеся, в которых преобладают трубчатые цветки, более легко доступны для насекомых, откладывающих яйца в темноте, и, в первую очередь, для бабочек.

Второй тип откладки — под листочки обертки — широко распространен среди двукрылых обитателей корзинок (*Cecidomyiidae*, *Chloropidae*, *Trypetidae*). При этом в одних случаях яйца располагаются между листочками обертки (*Perrisia tau-saghyzi* Dombr.) (8), в других они могут проталкиваться глубоко внутрь корзинки и даже вводиться внутрь отдельных цветков (*Euribia quadrifasciata* Meig.) (9).

Третий тип откладки часто встречается у тех форм долгоносиков, жуки которых не заползают внутрь корзинки. Так, самка *Larinus jaceae* F. просверливает головотрубкой отверстие между листочками обертки корзинки *Carduus uncinatus* до тех пор, пока не прогрызет венчик цветка, в трубку которого затем и откладывает яйцо (10). Среди других видов *Larinus*, а также у видов рода *Ceuthorrhynchus* (*C. tau-saghyzae* Luk., *C. punctiger* Gyll., *C. optator* Först.) распространен способ откладки в основание цветоложа или даже в ткань цветоноса ниже корзинки. При этом также вначале выгрызается ямка, а затем откладывается яйцо в паренхимную ткань. Некоторые виды трипсов откладывают яйца в ткань листочков обертки цветущей корзинки (11).

В процессе приспособления к обитанию внутри соцветий сложноцветных у определенных форм насекомых выработались свои специфические особенности, которые, помимо характера откладки яиц, проявляются также и в поведении личиночных стадий. Поэтому в одной и той же корзинке несколько видов ее обитателей могут существовать совместно, вследствие того, что каждый из них занимает внутри соцветия свою «микронишу». Одни из них свободно передвигаются между цветками, другие углубляются в семянку, третьи уходят в цветоложе и т. д. При свободном передвижении внутри корзинки характер поведения личинок зависит главным образом от устройства их ротового аппарата и способа питания. При этом характер повреждения бывает строго определенным для того или иного вида или группы видов со сходным образом жизни. Так например, личинки жуков *Phalacridae*, обитающие в корзинках сложноцветных трибы *Cichorieae*, прогрызают в семянках овальные дырочки, питаются преимущественно зародышами (11, 12). В ряде случаев свободное обитание личинок внутри соцветий может привести к некоторым деформациям последних, выражающимся в том, что корзинки вздуваются и остаются нераскрытыми, как это имеет место при поселении некоторых видов галлиц рода *Contarinia* на *Sonchus* или *Hieracium*.

Дальнейшим усложнением в характере использования корзинки является уход личинки внутрь завязи или семянки. К таким формам можно отнести специфичных зерновок (*Dahlbruchus* и *Cosmobruchus*), обитающих в семенах *Dahlia* и *Cosmos* (13), и целый ряд двукрылых. При этом развитие некоторых галлиц внутри генеративных органов приводит часто к деформации последних и образованию характерных галлов. Весьма важным в жизни многих обитателей корзинок является уход личинок в глубь тканей цветоложа, что имеет место у некоторых долгоносиков, пестрокрылок, галлиц и бабочек. Под воздействием проникающих в него личинок цветоложе может сильно вздуться и внутри его образуются галлы, специфичные для каждого отдельного вида галлообразователя.

Роль структуры корзинки в процессе отбора обитающих в ней форм насекомых очень велика. Всякое изменение структуры в ту или иную

сторону может повлечь за собою улучшение условий существования для одних видов и ухудшение для других. Так например, в плотно закрывающихся корзинках трибы *Cichorieae* создаются благоприятные условия для свободно развивающихся внутрикорзиночных обитателей и, наоборот, неблагоприятные условия для форм, обитающих в цветоложе. Наиболее подходящие условия для обитания внутри паренхимных тканей складываются в соцветиях представителей таких триб, как *Cynareae*, *Inuleae* и *Anthemideae*, обладающих мощно развитыми мясистыми цветоложами.

Сильное измельчание корзинок приводит к уменьшению видового разнообразия их обитателей и отбору мелких форм. Поэтому в корзинках *Artemisia* обитают преимущественно мелкие личинки двукрылых (пестрокрылки и галлицы). В ряде случаев поселение галлообразующих форм на таких мелких корзинках может привести к тому, что вся корзинка целиком превратится в галл, как это имеет место, например, при обитании *Rhopalomyia ptarmicae* Vallot. на *Achillea millefolium*. Заселение корзинок минирующими формами также связано со структурой корзинок и находится в зависимости от анатомического строения листочков обертки. Поэтому среди представителей трибы *Cynareae* именно корзинки артишока, имеющие сочные мясистые листочки обертки, оказались заселенными минирующими мушками (*Agromyza apfelbecki* Str.) и долгоносиками (*Apion carduorum* Kirb.) (14).

Влияние структуры соцветия на поведение развивающихся в нем личинок отчетливо видно в тех случаях, когда близкие виды одного рода насекомых приспосабливаются к жизни в различных по структуре корзинках. Долгоносики рода *Larinus* приспособились к обитанию в соцветиях сложноцветных трибы *Cynareae*, обычно характеризующихся обильным количеством заключенных в них цветков и более или менее развитым цветоложем. Резкое отклонение в этой трибе показывает род *Echinops*, одноцветковые корзинки которого группируются на общем небольшом цветоложе в соцветие первого порядка. Как правило, личинки видов *Larinus* или свободно обитают в корзинке или уходят в глубь цветоложа. В то же время личинка *Larinus maculosus*, обитающая на *Echinops ritro*, в силу структурных особенностей соцветия хозяина, не может найти для своего существования условий, аналогичных тем, в которых развиваются другие виды *Larinus*. В каждом сложном соцветии *Echinops* могут развиваться три личинки долгоносика. Они размещаются прямо на цветоложе, на котором скусывают отдельные цветки. Отделенные от цветоложа цветочки личинка склеивает друг с другом и под их покровом начинает строить плотный кокон, в котором и происходит окукливание личинки (15).

Глубокий отпечаток накладывает структура корзинки и на длительность цикла развития обитающих в соцветии насекомых, лимитируя период активной деятельности личиночной стадии весьма ограниченными сроками жизни самой корзинки. Особенно резко это проявляется на примере представителей *Cichorieae*, у которых после созревания семян листочки обертки раскрываются, а семена сдуваются ветром. В корзинках такого типа или весь цикл развития обитателей должен закончиться к моменту созревания семян, или личиночная стадия принуждена уйти в какое-либо надежное место. В первом случае возникают жизненные формы с укороченным циклом развития, во втором — формы с более длинным циклом развития, чаще всего годичным. Жизненные формы с укороченным циклом развития имеют тенденцию давать несколько поколений в год, что в свою очередь в известных случаях приводит к олигофагии, так как растение, являвшееся хозяином для данного поколения паразита, может уже закончить плодоношение к моменту вылета следующего поколения. Новое поколение в этом случае вынуждено выбирать для откладки яиц других хо-

заяв. Примеры, иллюстрирующие данное положение, легко найти среди пестрокрылок. *Ensina sonchi* L. может давать за лето свыше 10 поколений⁽¹⁶⁾ и развиваться на различных видах целого ряда родов трибы *Cichorieae* (*Sonchus*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Crepis*, *Scorzolera*, *Tragopogon*, *Chondrilla* и др.). Хорошо известно, что личинки пестрокрылок окукливаются обычно в том месте, где они развиваются⁽¹⁷⁾. Виды пестрокрылок, формирующие в цветоложе галл, могут зимовать в личиночной стадии в отмершей корзинке, остающейся на высохшем стебле, как это имеет место, например, у *Euribia stylata* F. В этом случае покоящиеся в галле личинки приспосабливаются к перенесению низких температур, т. е. приобретают новое физиологическое свойство, которым не обладают пестрокрылки с коротким циклом развития.

Помимо того, что обитание в корзинках определенного типа влияет на всю биологию данного вида насекомого, оно отражается и на его морфологических признаках. Так, у большинства зерновок (*Bruchidae*) и, особенно, у обитающих в семенах мотыльковых растений, тело жуков бывает коротким и имеет округлую форму. Характерной особенностью двух родов (*Dahlbruchus* и *Cosmobruchus*), личинки представителей которых развиваются в семянках сложноцветных, является сильная вытянутость тела (длина превышает ширину в 2—3 раза), что связано с удлинённой формой семянок растений-хозяев (видов *Dahlia* и *Cosmos*)⁽¹⁴⁾.

Из 12 палеарктических видов пестрокрылок рода *Euribia*, для которых точно известны растения-хозяева⁽¹⁷⁾, только 1 вид *E. cardui* L. развивается постоянно в стеблевых галлах, остальные же живут в корзинках и проявляют тенденцию к уходу в цветоложе с последующим образованием в нем галлов. Как правило, для представителей рода *Euribia* характерен цилиндрический яйцеклад, длина которого или почти равна длине брюшка или значительно превышает ее (в 1½—2 раза). Резкое уменьшение длины яйцеклада отмечено у *E. stigma* Lw. Яйцеклад самки этого вида едва достигает длины последних двух тергитов. Это уменьшение длины яйцеклада у *E. stigma*, повидимому, может быть объяснено приспособлением к откладке яиц в мелкие плоские корзинки, характерные для трибы *Anthemideae*.

Подобные примеры показывают, что в длительном процессе эволюции вокруг корзинки сложноцветного отбираются такие формы обитателей, которые приспособлены к ней не только биологически, но и морфологически.

Поступило
3 IV 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Müller. Die Befruchtung der Blumen, Leipzig, 1873. ² Р. Knuth, Handb. d. Blütenbiologie, 2—3, 1898—1905. ³ E. Cameron, J. Ecol., 23, No. 2, 265 (1935). ⁴ П. А. Вельтишев. Сов. субтропики, № 9, 72 (1937). ⁵ А. Е. Родд, В. В. Гусаковский и Ю. К. Антонова. Вредители богарных культур в Средней Азии, Ташкент, 1933. ⁶ Н. Сахаров, Подсолнечная моль (*Homoeosoma nebulella* Hb.), М., 1935. ⁷ W. V. Balduf. Proc. Ent. Soc. Wash., 33, № 4, 81 (1931). ⁸ Ф. Н. Правдин. Вредители и болезни каучуконосных растений, сб. I, М., 1935, стр. 28—46. ⁹ G. C. Varley, Proc. Roy. Ent. Soc. London, Ser. A, 12, 109 (1937). ¹⁰ М. Е. Тер-Минасян. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 3, 428 (1936). ¹¹ Ф. Н. Правдин. Вестн. технич. культур, № 1, 38 (1940). ¹² М. С. Гиляров, там же, № 4, 62 (1940). ¹³ J. C. Bridwell, Proc. Ent. Soc. Wash., 33, No. 2, 37 (1931). ¹⁴ А. А. Штакельберг, (ред.), Список вредных насекомых СССР, Тр. по защ. раст., 1 сер., энтом. в. 5, Л., 1932. ¹⁵ А. Фабр. Инстинкт и нравы насекомых, 2, СПб, 1905. ¹⁶ М. С. Гиляров и Л. М. Лукьянович. Вредители и болезни каучуконосных растений, сб. 2, М., 1938, стр. 22—47. ¹⁷ F. Hendel, Trypetidae; in E. Lindner, Die Fliegen der Palaearktischen Region, Lief. 17, Stuttgart, 1927.