

Опыление цветковых растений насекомыми — слагаемые успеха



В. И. Хвир, С. В. Буга

Эволюция цветковых растений, как свидетельствуют результаты соответствующих палеобиологических исследований, проходила в теснейшей связи с животными-опылителями. По оценкам специалистов, не менее 100 000 видов животных участвуют в опылении более чем 250 000 видов цветковых растений. Расчеты экспертов Всемирной продовольственной организации ООН (ФАО) показывают, что около трети всех пищевых ресурсов человечества прямо либо косвенно зависят от результативности опыления растений теми или иными животными организмами. Еще большая зависимость от этой экологической группы организмов в Европе, где ими опыляются 238 из 264 возделываемых здесь сельскохозяйственных культур (84 %, на Земном шаре — 66 % сельхозкультур). В Беларуси невозможно получить хороший урожай семян клевера в условиях низкой численности опыляющих его пчелиных (главным образом, шмелей). На посевы гречихи к началу цветения вывозят передвижные пасеки — ульи, размещенные на специальных автоприцепах. Проблемы с опылением возникают и при возделывании новых, перспективных культур, таких как сераделла (птиценожка), галега и другие.

Нестабильность урожаев косточковых плодовых (в первую очередь — вишни) в большинстве районов Беларуси определяется совпадением периодов возвратных холодов и цветения садов, что обуславливает низкую эффективность опыления цветков насекомыми. И действительно, в теплые солнечные дни в кронах цветущих деревьев слышится сливающееся в гул,

оживленное жужжание шмелей, медоносных и одиночных пчел. При низких температурах эти перепончатокрылые насекомые малоактивны, и в садах стоит тишина, изредка нарушаемая неохотно перелетающими с места на место или ссорящимися между собой двукрылыми насекомыми — мухами-каллифоридами, саркофагидами и сирфидами. Именно им в годы с возвратными холодами в период цветения косточковых мы обязаны хотя бы минимальным урожаем плодов. Таким образом, эффективность опыления зависит от многообразия опылителей, наличия, наряду с основными, «запасных», которые могут компенсировать недостаточную численность или отсутствие первых. Разумеется, это правило ограничено в действии ситуацией, когда отсутствует выраженная специализация к опылению узкой группой животных (в условиях Беларуси это насекомые, так как многоножки, птицы и млекопитающие здесь не выступают в этом качестве). К примеру, большинство наших бобовых, цветки которых приспособлены к посещению пчелиными, малопривлекательны для мух или бабочек и практически не посещаются ими.

Для насекомоопыляемых растений с исключительно или преимущественно семенным размножением критически важно посещение цветков достаточным количеством эффективных опылителей. Для этого растения используют набор стимулов сначала для привлечения, а затем — поощрения таких посетителей. Соответственно, компоненты привлекательности (аттрактивности) цветков делят на первичные, действующие на расстоянии (дистан-

тно), и вторичные — действующие контартно. К первым относят форму и другие механические параметры цветков, их окраску в видимой (для насекомых, а не человека) части спектра, а также запахи. Вторичные включают нектар, пыльцу, изредка — эфирные масла и смолы.

Первичными аттрактантами для большинства антофильных (т. е. склонных к посещению цветков) насекомых, в силу высокой чувствительности их обоняния, являются запахи. Они особенно важны, когда невозможно использовать для навигации зрение, например, при маскировочной покровительственной (к примеру, зеленой) окраске цветков и соцветий, в условиях низкой освещенности под пологом теневого леса, в темное время суток. Вот почему в сумерках усиливается ароматоотделение у душистого табака, маттиолы, ночной фиалки.

Для наиболее эффективных опылителей характерны высокие способности к решению задач, где требуется тонкое обоняние. Так, пчелы с успехом различают свыше 1500 парных сочетаний запахов; они способны вычленять отдельные запахи из смесей, а значит, и найти источники нектара с помощью обоняния. Интенсивный запах увеличивает притягательность цветков без увеличения продукции нектара. Расстояние, на которое может распространяться запах, влияет на обилие антофилов, в частности пчел. У бабочек он является главным при дальней ориентации, а у пчел служит для распознавания цветков лишь при приближении.

Первичным аттрактантом служит также окраска цветков и соцветий. Функцию цветового сигнализатора несет на себе венчик, реже чашелистики, пестики или тычинки. Иногда, если цветки слишком малы, окраску приобретают прицветники, либо цветки организуются в плотные соцветия. Как известно, насекомые способны различать цвета, хотя видимый диапазон может сильно варьировать у разных видов. Так, пчелы и другие жалоносные перепончатокрылые демонстрируют лучшее восприятие света с длиной волны, находя-

щейся в красной и фиолетовой частях спектра, посещая преимущественно цветки с красным околоцветником. Двукрылые же тяготеют к желтым и белым цветкам. Некоторые бабочки (крапивницы, адмиралы, репейницы и другие нимфалиды) предпочитают желтые цвета, при этом первостепенное значение во время поиска цветка имеет именно этот признак. Немаловажную роль играет также восприятие насекомыми ультрафиолетового излучения. В частности, эксперименты с дополнительным освещением ультрафиолетом цветков крестоцветных приводили к увеличению их посещаемости насекомыми, что в свою очередь увеличивало продукцию семян.

Кроме простого восприятия цвета, антофильные насекомые способны различать предметы по их окраске в условиях разной освещенности, использовать сочетание окрасок как отличительную особенность многоцветных объектов, обобщать зрительные образы. Вследствие этого некоторые энтомофильные растения комбинируют различные цвета в окраске околоцветника. Такие более контрастные цветки быстрее различаются антофилами, например шмелями.

Форма цветков является вторичным аттрактантом, действующим при непосредственном приближении опылителя. Для большинства антофилов характерно предпочтение симметричных цветков несимметричным. Крупные цветки обладают большей привлекательностью, чем мелкие. Не меньшее значение имеет также сложность фигуры. Мухи, пчелы и дневные бабочки предпочитают спонтанно садиться на более сложные фигуры, а пчелы, сверх того, тяготеют к более рассеченным. В целом, усложнение формы цветков и соцветий приводит к исключению нежелательных посетителей и нектарных воров, способствует развитию консерватизма в выборе цветков определенных растений (цветочной константности) у опылителей, а также увеличению количества изъятой и оставленной пыльцы. Зачастую растения комбинируют все типы

аттрактантов, так как на длинных дистанциях насекомых в большей степени привлекают плотность растений (цветков) и окраска, а на ближних — запах.

Вторичным аттрактантом, продуцируемым подавляющим большинством цветковых растений, является нектар. Он представляет собой жидкие выделения специальных образований — нектарников, расположенных на цветоложе в местах, где возможен контакт опылителя с пыльниками, реже — вне цветка. Помимо функции привлечения, нектар обладает фитонцидными и бактериостатическими свойствами и защищает некоторые части цветка от микроорганизмов. Главные компоненты нектара сходны у всех растений: это вода и углеводы, набор и концентрация которых широко варьируют от вида к виду. Нектар активно выделяется лишь в период, предшествующий завязыванию семян, после чего деятельность нектарников заметно ослабляется и вскоре прекращается вовсе. Следует подчеркнуть, что продуцирование нектара является весьма энергоемким процессом, — «цена» нектара может составлять до 37 % дневной фотосинтетической продукции растения.

На привлекательность цветков и соцветий влияют также параметры их экспозиции. В условиях солнечного освещения они легко доступны для чешуекрылых и особенно перепончатокрылых, тогда как условия затенения неблагоприятны для этих насекомых. Вот почему в лиственных лесах многие растения цветут весной еще до формирования затеняющего полога листвы.

Зачастую даже родственные виды растений обладают различной привлекательностью для антофильных насекомых, а значит, отличаются способностью концентрировать на своих цветках и соцветиях опылителей. Примечательно, что чужеземные виды растений могут эффективно соревноваться за внимание опылителей с представителями местной флоры. Например, широкое распространение на большей части территории Беларуси приобрели к настоящему времени гигантские борщевики. Это растения с однократным цветени-

ем и исключительно семенным воспроизводством. В середине прошлого века они были завезены для возделывания в качестве кормовых культур, но успешно освоили различные биотопы вне сельхозугодий. Проведенные в Белорусском государственном университете исследования выявили, что соцветия борщевика Сосновского в наших условиях посещаются 110 видами насекомых, тогда как соцветия сныти обыкновенной — 189 видами, моркови дикой — 140, дудника лекарственного — 79, купыря лесного — 63 видами. При этом средняя плотность антофильных насекомых на соцветиях борщевика составляла 3,91 экз. на 10 соцветий, дудника — 3,53, сныти — 3,51, моркови — 3,26, купыря — всего 0,95 экз. на 10 соцветий. Несомненно, что высокая эффективность привлечения опылителей внесла свой вклад в продукцию семян, достаточную для успешного распространения борщевика на ранее неосвоенные им территории.

Итак, растение привлекло на свои цветки посетителей. Все ли они выполняют функции опылителей? Какова их эффективность в этом качестве? Рассмотрим основные параметры, которые влияют на результативность процесса.

Опыление предполагает перенос достаточного количества пыльцевых зерен определенного вида растений с цветка на цветок, с соцветия на соцветие. Транспортировка их насекомыми осуществляется произвольно, — просто они осуществляют ту или иную деятельность (питаются, отдыхают, общаются), контактируя с пыльцой, которая прилипает к телу на одном цветке и имеет шанс быть оставленной на другом. Совокупность находящихся на теле пыльцевых зерен носит название «пыльцевого груза». Его объем зависит как от особенностей морфологии (размеры тела, характер опушения и др.), так и поведения посетителей соцветий. Проведенные подсчеты показали, что посещающие соцветия сныти медоносные пчелы несут на теле в среднем 8700 пыльцевых зерен, одиночные пчелиные — 6000, мухисирфиды — 3100 зерен, тогда как мухи-

эмпидиды (толкунчики) — 200, а цветочные клопы — лишь около 150 пыльцевых зерен. Способность к набору и удержанию пыльцы обусловлена прежде всего уровнем опушенности тела насекомого. Так, у пчелиных плотность опушения в среднем составляет 70—75 волосков на квадратный миллиметр, у мух-сирфид — 40—60 шт./мм², у мух-эмпидид лишь 11 шт./мм², тогда как у большинства клопов их нет. Волоски на теле рабочих особей муравьев прижаты к его поверхности таким образом, что не оставляют возможности для транспортировки пыльцевых зерен.

Для успеха опыления растения важнейшее значение имеет такой параметр, как доля в пыльцевом грузе конспецифичных пыльцевых зерен, т. е. пыльцевых зерен своего вида. Так, у вербейников экземпляры, опылявшиеся смесью пыльцевых зерен, производили семян на 22—34 % меньше, чем опылявшиеся «чистой» пылью, содержащей только конспецифичные пыльцевые зерна. Соответствующие исследования посетителя соцветий сныти обыкновенной и осота полевого показали, что в пыльцевом грузе пчелиных доля конспецифичной пыльцы составляет около 95 %, мух-сирфид — около 90 %, тогда как у толкунчиков около 75 %, а у настоящих мух лишь 45 %.

Большинство насекомых испытывают естественные ограничения ресурсом времени на свое фуражирование (питание и/или сбор пыльцы и нектара). Поскольку запасы нектара в цветках ограничены, они вынуждены посещать многие цветки и/или соцветия, затрачивая на их «обработку» то или иное количество времени. Последовательное посещение многих цветков и/или соцветий является основной предпосылкой для перекрестного опыления: чем выше частота их смены, тем выше потенциальная эффективность посетителя в качестве переносчика пыльцы, а значит, и опылителя.

Под скоростью посещений подразумевается среднее число цветков и/или соцветий растений одного вида, посещенных и «обработанных» одним антофилом за еди-

ницу времени. Очевидно, чем выше скорость посещения, тем большее количество цветков и/или соцветий посетит одно насекомое, и чем она меньше, тем меньше шансов на перенос пыльцы между посещаемыми растениями. Таким образом, данный показатель количественно характеризует «работу» опылителя. Высокая скорость посещения цветков и/или соцветий положительно влияет как на изъятие пыльцы с растения-донора, так и на получение пыльцы растением-реципиентом, что в свою очередь определяет репродуктивный успех семенного размножения вида. Следовательно, чем значительнее будут различия между антофилами по анализируемому показателю, тем очевиднее будет их роль в переносе пыльцы. Насекомые, обладающие наибольшими показателями скорости посещения, должны рассматриваться как наиболее эффективные опылители.

Среди насекомых, посещающих соцветия купыря лесного, более высокие значения данного показателя характерны для мух-каллифорид — 3,1 соцветий/мин. и общественных пчелиных — 2,6 соцветий/мин. Минимальные значения скорости посещения отмечены для толкунчиков — 0,9 соцветий/мин., что делает мизерным их вклад в перенос пыльцы и перекрестное опыление растений.

Положение тела и характер передвижения по соцветиям также влияют на эффективность опыления. Так, если тело приподнято над пыльниками, то вероятность контакта насекомого с пылью понижается. В противоположном случае тело антофила достаточно обильно покрывается пылью. Последнее наблюдается преимущественно у пчелиных и мух-сирфид, которые также демонстрируют высокие показатели объема пыльцевого груза.

У ряда растений, в том числе представителей семейства зонтичных, при опылении пылью со своего соцветия завязывания семян не происходит, либо их процент незначителен. Перемещаясь в пределах соцветия, насекомое-опылитель способно ронять только что приобретенные (акцеп-

тированные) пыльцевые зерна, что приводит к неэффективному с точки зрения продукции семян самоопылению. Объем утрачиваемой антофильным насекомым пыльцы определяется такими параметрами, как доля повторных посещений цветков, длительность пребывания и оригинальность маршрута (число пересечений и наложений траектории движения) перемещений на соцветии. Повторное посещение соцветий вообще не характерно для одиночных пчелиных. Минимальные значения этого параметра отмечены у мух-сирфид и медоносных пчел (6—7 %), промежуточные — у мух-каллифорид и саркофагид (15 и 30 % соответственно), минимальные — у толкунчиков (65 %). В целом для маломобильных видов характерен высокий процент повторных посещений цветков в соцветии. Например, на цветущих зонтичных толкунчики не только часами не покидают одно соцветие, но и постоянно перемещаются по нему от одного зонтика к другому. Другие антофилы могут вовсе не питаться при посещении соцветий, а лишь использовать их как место пребывания, как это наблюдается у греющихся на солнце и контролирующей территориальный микроучасток мух-саркофагид.

В общем случае, посещая открытые и относительно плоские соцветия зонтичных, антофильные насекомые, двигающиеся по близкой к прямой траектории, имеют меньше шансов потерять на соцветии пыльцу, акцептированную в пределах этого же зонтика. И наоборот, чем более изогнута траектория перемещений антофила, тем выше вероятность оставить пыльцу в пределах соцветия. Количественно этот параметр можно оценить фрактальным измерением, применяющимся для описания характера движений животных и других объектов в двумерном пространстве. При прямолинейной траектории значения этого показателя равны единице, возрастая с увеличением криволинейности маршрута. По результатам проведенных исследований фрактальное измерение оказалось максимальным у толкунчиков и саркофагид, а минимальным — у пчелиных.

Полученные данные отражают принципиальные различия в стратегиях фуражирования этих насекомых. Пчелиные ведут себя на соцветиях так, чтобы как можно быстрее покинуть соцветие в случае недостаточных количеств нектара или пыльцы, не останавливаясь и не возвращаясь к уже обследованным цветкам. Двукрылые, наоборот, максимизируют время пребывания на соцветии и обследуют большее, чем пчелы, число цветков, нередко возвращаясь к уже посещенным зонтичкам. При этом шансы обнаружить значительное количество нектара уменьшаются, но в то же время нет и энергозатрат на перелеты между соцветиями. С точки зрения обеспечения перекрестного опыления первая поведенческая стратегия весьма «выгодна» насекомопопыляемым растениям, а вторая — нет.

Таким образом, разные группы антофильных насекомых крайне неравноценны во вкладе в перенос пыльцы и перекрестное опыление. Составим словесный портрет эффективного опылителя: это достаточно крупное (чтобы выдерживали цветки), сильноопушенное насекомое, энергично и без существенных задержек перемещающееся между цветками и соцветиями, не склонное к посиделкам и задумчивым прогулкам с витиеватыми маршрутом, и одновременно консервативное в предпочтении определенных видов растений. Данному описанию вполне соответствуют пчелиные (пчелы, общественные и одиночные пчелы), эффективность которых в качестве опылителей не нуждается в доказательствах. Мы же рассмотрели слагаемые их успеха на данном поприще. Важнее знать, кто является их «дублерами» — альтернативными опылителями, выполняющими эту функцию в отсутствие или при малой численности «основных работников». Это своеобразные перепончатокрылые и цветочные мухи (сирфиды или журчалки). Немаловажно, что большинство представителей этих систематических групп насекомых являются естественными врагами многих вредителей культивируемых растений. Но это уже тема отдельного рассмотрения.